

УДК 564.53:551.763

В. В. ДРУЩИЦ и И. А. МИХАЙЛОВА

## О СИСТЕМАТИКЕ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТОВ

Критически рассмотрена систематика меловых аммоноидей, разработанная О. Шиндевольфом и И. Видманном. На основании изучения морфогенеза предлагается разделить позднемезозойских аммоноидей на три отряда — *Phylloceratida*, *Lytocerotida* и *Ammonitida*. Тетрагониты не заслуживают выделения в столь высокий ранг, как подотряд или надсемейство. Подотряд *Ancyloceratina* признается сборным. Надсемейства *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae* отнесены к аммонитидам. Надсемейство *Ancylocerataceae* разделено между литоцератидами и аммонитидами. Среди аммонитид, кроме того, рассмотрены надсемейства *Hoplitaceae*, *Desmoscerataceae* и *Acanthocerataceae*.

Интерес к систематике юрских и меловых аммонитов, как, впрочем, и к систематике всех остальных групп, особенно возрос при подготовке к печати справочников по палеонтологии, которые были опубликованы вначале во Франции (под ред. Ж. Пивто, 1952 — 1961), затем в Советском Союзе (под ред. Ю. А. Орлова, 1958 — 1964) и, наконец, в Соединенных Штатах Америки (под ред. Р. Мура, 1953—1972). Публикация последней сводки еще не закончена; вместе с тем ряд томов, выпущенных ранее, уже переработан и переиздан.

При разработке систематики обнаружилось разные подходы и различная оценка таксономических признаков. Наиболее четко принципы систематики были сформулированы В. Е. Руженцевым (1960), который при изучении палеозойских аммоноидей основывался на следующих принципах: хронологическом, принципе гомологий, онтогенетическом, принципе основного звена и хорологическом. К сожалению, систематика мезозойских аммоноидей большинством исследователей строилась преимущественно на внешних признаках взрослой раковины, ее форме и скульптуре, характере устьевого края. Такой подход объяснялся слабой изученностью онтогенетического развития мезозойских аммоноидей, что в свою очередь связано с большой сложностью лопастной линии и значительным числом родов и видов.

В опубликованных сводках по палеонтологии юрские и меловые аммониты были разделены на три подотряда — *Phylloceratina*, *Lytocerotina* и *Ammonitina*. Позднее один из авторов (Друщиц, 1962 а, б) предложил рассматривать их в качестве отрядов. Однако за одинаковыми названиями скрывалось разное понимание их объема, систематического состава и путей развития. Только один отряд филлоцератид как будто бы не вызывал больших разногласий. Наоборот, при рассмотрении систематического состава литоцератид и аммонитид обнаружилось значительное расхождение во взглядах.

Э. Басс (Basse, 1952) отнесла к литоцератидам всех аммонитов с гетероморфной раковиной, объединив их искусственно в четыре надсемейства (*Spirocerataceae*, *Criocerataceae*, *Hamitaceae* и *Scaphitaceae*).

Позднее В. Аркелл, Б. Каммел и Ч. Райт (Arkell, Kummel and Wright, 1957) подошли к систематике мезозойских аммонитов с позиции так назы-

ваемой итеративной эволюции, идею которой ввел в литературу Э. Кокен, а затем развил Г. Зальфельд. Основываясь на этой теории, английские палеонтологи построили филогенетическую схему, в соответствии с которой филлоцератиды и литоцератиды периодически давали начало отдельным группам, пополнявшим отряд аммонитид. Это были или сравнительно маленькие семейства или крупные надсемейства, от которых в свою очередь возникали другие надсемейства. Согласно предложенной филогенетической схеме в конце триаса — начале юры от филлоцератид ответвились литоцератиды и одно надсемейство аммонитид (*Psilocerataceae*). В ранней юре от литоцератид произошло надсемейство *Eodocerataceae*, от которого возникли основные надсемейства юрских аммонитид; из них одно надсемейство *Perisphinctaceae* дожило до раннего мела. Затем литоцератиды дали ряд аммонитов с гетероморфной раковиной: в ранней юре — *Arcuceratidae*, средней юре — *Spiroceratidae*, объединенные в надсемейство *Spirocerataceae*, в конце юры — надсемейство *Ancylocerataceae*, в конце готерива — *Turrilitaceae*, в альбе — *Scaphitaceae*. Все названные надсемейства были отнесены к литоцератидам. С другой стороны, в валанжине от филлоцератид ответвился новый ствол аммонитид — надсемейство *Desmocerataceae*, от которого в готериве возникло семейство *Pulchelliidae*, в барреме — *Douvilleiceratidae*, в апте — *Deshayesitidae*, в раннем альбе — *Hoplitidae*, объединенные с рядом других семейств в надсемейство *Hoplitaceae*. В раннем альбе от десмоцератид возникло еще одно надсемейство меловых аммонитид — *Acanthocerathaceae*. Таким образом, аммонитиды оказались состоящими из трех разных по происхождению стволов, возникших в разное время от филлоцератид и литоцератид. Такой же группой полифилетического происхождения в данной трактовке оказались литоцератиды.

Иной точки зрения придерживался В. В. Друщиц (1958), который включил в состав литоцератид только одно надсемейство с гетероморфной раковиной — *Turrilitaceae*, обладавшее явными литоцератидными признаками. Остальные группы с гетероморфной раковиной были отнесены к аммонитидам.

Из этого очень краткого обзора ясно вытекала необходимость изучения онтогенеза и дальнейшей разработки систематики юрских и меловых аммонитидей. Наиболее интенсивно онтогенетический метод стал разрабатываться на кафедре палеонтологии Московского университета (В. В. Друщиц, Н. В. Безносков, И. А. Михайлова) и в Институте палеонтологии и геологии Тюбингенского университета в ФРГ (О. Н. Schindewolf, J. Wiedmann).

О. Шиндевольф незадолго до своей смерти завершил крупную монографию, посвященную систематике и филогении юрских и меловых аммонитидей и состоящую из семи выпусков (Schindewolf, 1961 — 1968). Прежде всего он подверг критике теорию итеративной эволюции, на которой основывались при разработке систематики Аркелл и Райт, и идею о полифилетическом происхождении аммонитов, подчеркнув, что в один таксон объединялись группы, конвергентно сходные, но имеющие разное происхождение. По мнению Шиндевольфа, только изучение онтогенетических изменений лопастной линии, формы раковины, скульптуры и всех остальных признаков может служить основой для решения таксономических вопросов и выявления гомологичных образований. С этих позиций было подчеркнуто различие между литоцератидами и филлоцератидами и рассмотрена проблема возможного происхождения первых от вторых. Это различие заключается в первую очередь в двураздельности боковой лопасти у литоцератид и ее трехраздельности у филлоцератид. Однако у раннеюрских литоцератид (*Derolytoceras*, *Holcolytoceras*) вначале закладывается трехраздельная боковая лопасть, которая из-за неравного развития зубцов и своего косоного положения вскоре приобретает двураздельность. По мнению Шиндевольфа, литоцератиды ответвились от филлоцератид в позднем триасе, и предком для них он предложил рассматривать норийский

род *Trachyphyllites*, ранее относимый к филлоцератидам. Для литоцератид характерно небольшое число элементов лопастной линии, рассеченность дорсальной лопасти и вершины примыкающего к ней седла. Что касается аммонитид, то, по мнению Шиндевольфа, они произошли от литоцератид и исходной группой для них было надсемейство *Psilocerataceae*. Аммонитиды являются единым монофилетическим стволом. Нет никаких оснований считать, что они произошли от трех разных предков, как предполагали Аркелл и Райт. Шиндевольф объединил филлоцератид в один отряд с цератитами, а всех юрских и меловых аммонитов отнес к одному

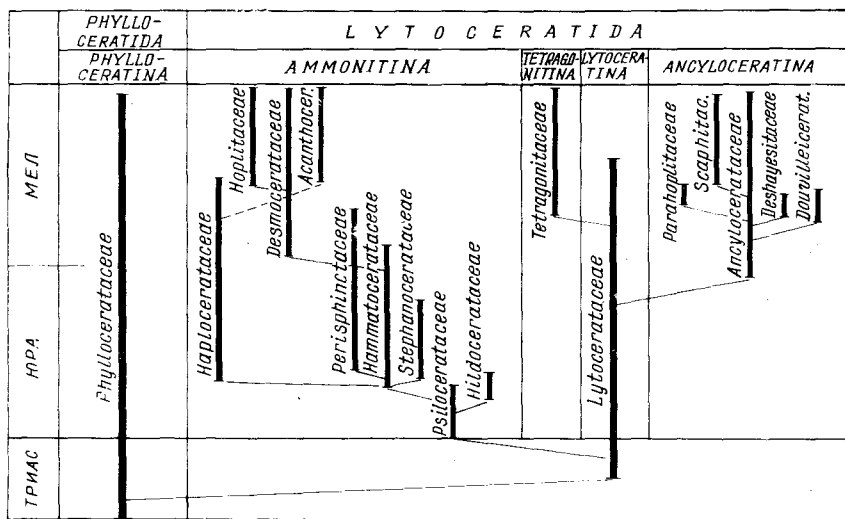


Рис. 1. Систематика юрских и меловых аммонитов (по Шиндевольфу, 1968)

отряду литоцератид, разделив последний на четыре подотряда: *Lytoceratina*, *Ammonitina*, *Tetragonitina* и *Ancyloceratina* (рис. 1). В основу выделения этих таксонов было положено число лопастей во второй линии, или примасуре, и особенности ранних стадий морфогенеза. Шиндевольф предполагал, что примасура может быть трех типов — четырех-, пяти- и шестилопастная. Однако принцип выделения подотрядов по числу лопастей в примасуре оказался неудачным, так как пятилопастной примасурой обладали одновременно два подотряда, наличие же шестилопастной примасуры не подтвердилось (Друщиц и Михайлова, 1973), и, наконец, четырехлопастный тип примасуры, по-видимому, возникал в разных стволах аммонитов и был связан с особенностями строения раковины.

Вопросам морфогенеза и систематики меловых аммонитов посвятил несколько статей ученик и последователь Шиндевольфа И. Видманн. В одной из статей он предложил филогенетическую схему (Wiedmann, 1962), основанную на собственных данных о морфогенезе меловых аммонитов и данных Шиндевольфа для юрских аммонитов. В этой работе наряду с подотрядами *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina* выделен новый подотряд *Norplitina*, объединяющий юрское надсемейство *Psilocerataceae* и три меловых надсемейства — *Desmocerataceae*, *Acanthocerataceae* и *Hoplitaceae*. Спустя несколько лет Видманн (Wiedmann, 1968) разработал новый вариант систематики и филогении позднемезозойских аммонитов (рис. 2). Филлоцератины он рассматривал в качестве консервативного ствола, от которого в триасе, по Шиндевольфу, ответвились литоцератины, давшие ствол аммонитин (от выделения подотряда гоPLITIN Видманн отказался). Литоцератины объединяли надсемейства *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae*. Среди меловых аммонитов был выделен новый подотряд

Аncyloceratina с четырехлопастной примасутурой, включающий всех аммонитов с гетероморфной раковиной и два надсемейства (*Deshayesitaceae* и *Douvilleicerataceae*) со спирально-плоскостной раковиной.

Таким образом, для юрских и меловых аммонитов были предложены две филогенетические схемы, в основу которых легли одни и те же принципы, но оценка ранга выделенных таксонов оказалась разной. Шиндевольф разделил всех аммонитов на два отряда — филлоцератид и литоце-

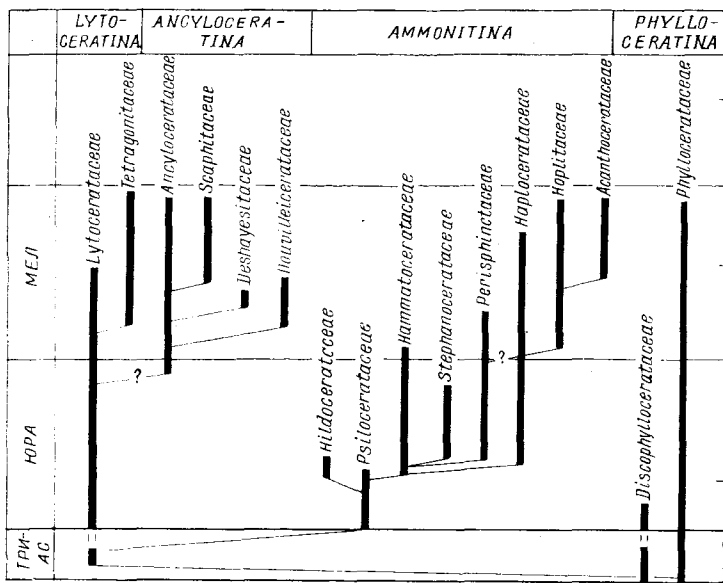


Рис. 2. Систематика юрских и меловых аммонитов (по Видману, 1968)

ратид, а последних на четыре подотряда. Видманн выделил только четыре подотряда в пределах отряда аммоноидей.

Предпринятые нами исследования ранних стадий морфогенеза меловых аммонитид (Михайлова), филлоцератид (Друщиц) и литоцератид, (изучались совместно) не позволили согласиться с филогенетическими схемами Шиндевольфа и Видманна. Некоторые замечания к ним были сделаны ранее (Друщиц и Михайлова, 1972).

При разработке систематики меловых аммонитов мы опираемся на принципы, изложенные Руженцевым, и придаем большое значение ранним стадиям морфогенеза: изменениям в онтогенезе лопастной линии, и в первую очередь типам закладки новых ее элементов, изменению скульптуры, формы раковины, строению септальных трубок, просифона, цекума и положению сифона. Правда, еще не ясно таксономическое значение многих отмеченных признаков, в частности, особенностей строения просифона, цекума и септальных трубок. Однако уже сейчас можно сказать, что у всех меловых аммонитов было два типа примасутуры — четырех- и пятилопастный, причем четырехлопастный тип возникал в разных стволах аммонитов независимо и не может служить основой для выделения таких крупных таксонов, как подотряды. Не претендуя на окончательное решение вопросов систематики меловых аммоноидей, рассмотрим некоторые особенности, характеризующие представителей трех отрядов и выявленные при изучении морфогенеза.

Отряд филлоцератид действительно представляет собой очень древний и консервативный ствол мезозойских аммонитов, представители которого

очень медленно эволюционировали. Все они имели спирально-плоскостную раковину, обычно инволютную, с очень тонкой ребристостью. Протоконх, насколько позволяет судить материал, обладал шаровидной формой и пятилопастной примасурой. Просифон был коротким, сложным, состоящим из нескольких прикрепительных связок. Сифон начинался шаровидным цекумом и занимал вначале почти центральное положение, а затем на втором — третьем обороте перемещался к вентральному краю. Септальные трубки становились прохоанитовыми. Лопастная линия в онтогенезе довольно быстро усложнялась, и на третьем или четвертом оборотах в области умбо возникали новые дополнительные лопасти. Седла с листовидными окончаниями и ложно двураздельные, ибо, как показали исследования Друщица (1956) и Безносова (1958), двураздельность возникает в результате смещения наверх седла зубца, появившегося на его боковой части. Этот признак является характерным для цератитид, и, по-видимому, прав Шиндевольф, объединивший филлоцератид с цератитами. Следующей весьма характерной особенностью филлоцератид является трехраздельность боковой лопасти и нерассеченность дорсальной лопасти, для которой характерны прямые стороны. В меловое время, по-видимому, существовало одно надсемейство филлоцератид.

Более сложным является вопрос об объеме отряда литоцератид, возникшего, как установил Шиндевольф, от филлоцератид в конце триаса. Литоцератиды отличаются от последних весьма существенными чертами и вместе с тем имеют ряд признаков, общих с ними. К числу подобных признаков необходимо отнести некоторые особенности внутреннего строения и в первую очередь — строение цекума и просифона. Последний короткий, сложный (состоит из нескольких связок). Около септальных трубок, так же как и у филлоцератид, в стенке сифона развиты известковые трубки, т. е. она состоит из чередования конхиолиновых и известковых трубок. Общим для двух отрядов, по-видимому, является тип скульптуры, представленный тонкими, слабо выраженными ребрышками. Отличия заключаются в числе элементов лопастной линии и ее развитии. Примасура спирально-плоскостных литоцератид пятилопастная. Число лопастных элементов обычно невелико. В онтогенезе лопасти становятся двураздельными за счет возникновения вторичного седла в середине каждой из них. Дорсальная лопасть довольно быстро приобретает крестообразный облик и, как правило, снабжена септальными крыльями; последние указывают на соединение с предшествующей перегородкой.

В состав литоцератид включены *Lytocerataceae*, *Tetragonitaceae* и *Turgilitaceae*. Первое надсемейство объединяет как юрских, так и меловых представителей. Оно характеризуется спирально-плоскостной раковинной, слабо выраженной скульптурой и наличием воротников. Изменения лопастной линии в онтогенезе были изучены Друщицем (1953, 1956) и Безносовым (1958). Кроме того, проведены дополнительные исследования, в том числе для вида *Protetragonites rotundus* (рис. 3), с тем чтобы выяснить вопрос о систематическом положении протетрагонитов, отнесенных Спэтом к самостоятельному семейству *Protetragonitidae*. Просура у этого вида трехлопастная (рис. 3, а). Примасура пятилопастная, причем вентральная лопасть уже двураздельная (рис. 3, б). В начале третьего оборота за счет возникновения вторичного седла на склоне внутренней боковой лопасти закладывается новая лопасть I<sub>c</sub> (рис. 3, в). Вначале она значительно короче внутренней боковой лопасти, а к середине пятого оборота достигает равной с ней глубины и в дальнейшем ее превосходит. Боковая (или умбональная) лопасть довольно быстро становится двураздельной за счет возникновения вторичного седла в ее основании. Дорсальная лопасть также, начиная с третьего оборота, приобретает двураздельность и касается предшествующей перегородки. Постепенно развиваются септальные крылья. Боковые зубцы дорсальной лопасти довольно быстро приобретают крестообразный облик. Таким образом, онтогенез *P. rotundus*

указывает на близость рода *Protetragonites* к надсемейству *Lytocerataceae*, и нет никаких оснований не только для выделения отдельного семейства, но и для отнесения этого рода к тетрагонитидам.

Надсемейство *Tetragonitaceae*, как было отмечено выше, Шиндewolf возвысил до ранга подотряда на основании шестилопастной примасутуры. Для проверки были исследованы четыре вида рода *Tetragonites*, два вида

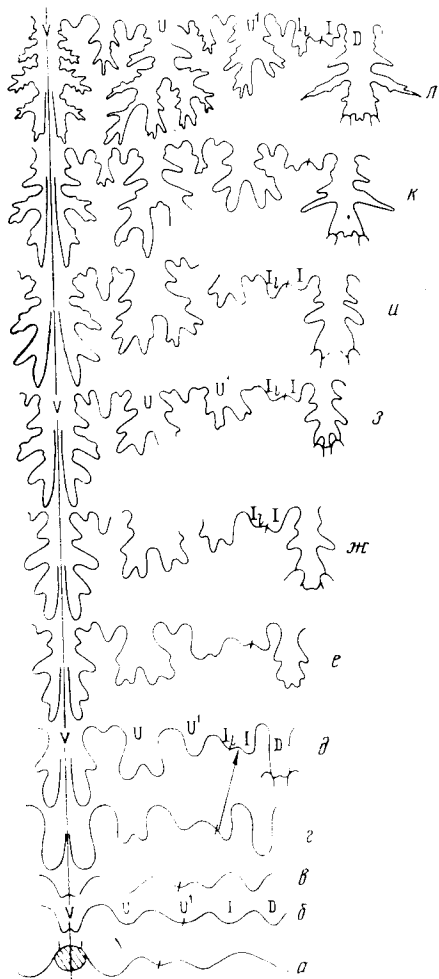


Рис. 3

Рис. 3. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Protetragonites rotundus* Drusch.; экз. № 7/202: а, б, в, г — 1, 2, 3-я линии ( $\times 32$ ); д — 1,5 оборота ( $\times 32$ ); е — 2,2 оборота ( $\times 24$ ); ж — 2,8 оборота ( $\times 14$ ); з — 3,7 оборота ( $\times 10$ ); и — 4,5 оборота ( $\times 7$ ); к — начало 7-го оборота ( $\times 3$ ); л — 7,5 оборота ( $\times 2$ ); Крым, р. Бельбек; берриас

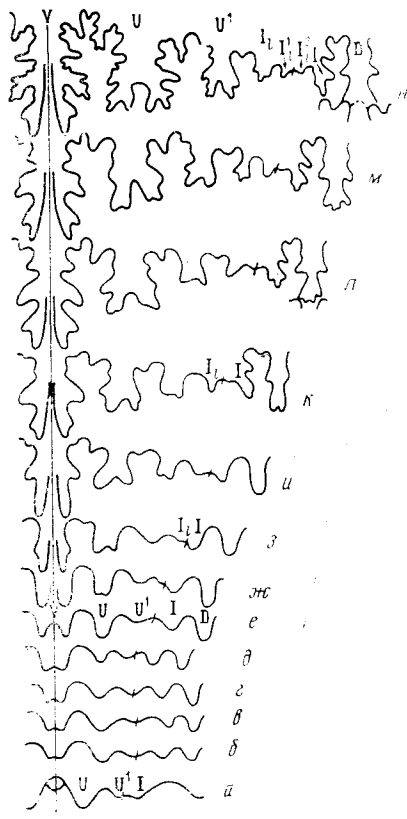


Рис. 4

Рис. 4. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Tetragonites depressus* Rasp.; экз. № 7/11606: а, б, в, г, д — 1, 2, 3, 6, 9-я линии ( $\times 24$ ); е — 14-я линия, начало 2-го оборота ( $\times 24$ ); ж — 18-я линия, 1,3 оборота ( $\times 24$ ); з — 21-я линия, 1,7 оборота ( $\times 24$ ); и — 27-я линия, 2,2 оборота ( $\times 16$ ); к — 32-я линия, 2,7 оборота ( $\times 14$ ); л — 39-я линия, 3,2 оборота ( $\times 12$ ); м — 45-я линия, 3,6 оборота ( $\times 10$ ); н — 59-я линия, 4,5 оборота ( $\times 6$ ); Северный Кавказ, р. Кубань; средний апт

рода *Jaubertella* и один вид рода *Kossmatella*, но во всех случаях примасура оказалась пятилопастной (Друщиц и Михайлова, 1972, 1973), протоконх валиковидный при диаметре 0,50—0,60 мм и длине 0,60—0,75 мм, просифон короткий и сложный, как у филлоператид. Сифон в отличие от

последних сразу же занимает краевое положение и поддерживается дополнительными известковыми трубками, которые налегают на септальные трубки. Сифон, таким образом, состоит из чередования известковых и конхиолиновых трубок (Друщиц, Догужаева и Михайлова, 1973). Развитие лопастной линии у представителей *Tetragonitaceae* на первых стадиях идет односторонне с ее онтогенезом у *Lytocerataceae* (рис. 4), что говорит о происхождении первых от вторых, так как тетрагониты появляются в апте, т. е. значительно позже литоцератид. Новая лопасть возникает на склоне внутренней боковой лопасти в середине второго оборота (рис. 4, ж, з). Дорсальная лопасть к концу третьего оборота становится двураздельной и одновременно достигает предыдущей лопасти (рис. 4, к, л), давая начало септальным крыльям, которые могут отходить не только от дорсальной, но и от внутренней боковой лопасти. Дорсальная лопасть в отличие от таковой у литоцератацей не приобретает крестообразного очертания. Дополнительная внутренняя боковая лопасть меньше первичной внутренней боковой. В области шва обычно возникают несколько дополнительных лопастей (рис. 4, м, н). Перечисленные отличия не настолько велики, чтобы выделять тетрагонитид в самостоятельный подотряд, а возможно даже и в надсемейство. Однако этот вопрос можно будет решить только после дополнительных исследований.

В состав литоцератид включено надсемейство *Turrilitaceae*, которое, как было указано выше, Шиндевольф и Видманн на основании четырехлопастной примасуры отнесли к подотряду *Ancyloceratina*. Однако предложенный Видманном подотряд, объединяющий аммонитов с гетероморфной раковиной, является безусловно сборным и полифилетическим. Часть аммонитов с гетероморфной раковиной принадлежит к литоцератидам, хотя сейчас трудно сказать, к какому семейству, так как морфогенез большинства представителей этой группы до сих пор не изучен. Многие аммониты, относимые до сих пор к надсемейству *Ancylocerataceae*, имеют типичную литоцератидную лопастную линию, что хорошо видно у представителя рода *Nipponites*, описанного В. В. Друщицем и М. А. Пергаментом (1963). Многие роды, включенные в это надсемейство (*Hamulina*, *Turrilites* и др.), имеют типичную литоцератидную линию. Четырехлопастная примасура, которая, по мнению Видманна, является основным признаком для выделения подотряда, по-видимому, могла появляться параллельно у разных групп аммонитов, приобретавших в процессе адаптации к разным экологическим нишам гетероморфный тип раковины. В этом случае обороты раковины становились эволютными, с округлым или овальным поперечным сечением, а перегородка строилась из ограниченного числа элементов, обычно из четырех лопастей — вентральной, дорсальной и двух на боковой стороне.

Основной группой подотряда *Ancyloceratina* является надсемейство *Ancylocerataceae*. Представители этого надсемейства изучены сравнительно слабо, и данных об их морфогенезе почти нет. По типу строения взрослой лопастной линии они принадлежат к типичным аммонитидам, но, как и *Turrilitaceae*, представляют, по-видимому, сборное надсемейство, объединяющее различные по происхождению группы аммонитов.

При рассмотрении представителей надсемейств *Deshayesitaceae*, *Rahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae*, обладавших спирально-плоскостной раковиной и отнесенных Видманном к тому же подотряду *Ancyloceratina*, оказалось, что морфогенез у них протекал по-разному и их никак нельзя объединять вместе в один таксон. У аммонитов надсемейства *Deshayesitaceae* раковина спирально-плоскостная, хотя у наиболее ранних представителей второй оборот может быть развернутым, что дало повод ряду авторов искать предков этого надсемейства среди гетероморф (Товбина, 1963, 1965; Wiedmann, 1966, 1969; Михайлова, 1970б; Богданова, 1971). Примасура у *Deshayesites* и *Dufrenoya* четырехлопастная (Михайлова, 1957, 1958а). Новые лопасти образуются у них путем деления седла, располо-

женного между внутренней боковой и дорсальной лопастями, в результате чего возникают лопасти I<sup>1</sup>, I<sup>2</sup>, а иногда I<sup>3</sup>. При этом упомянутое седло расширяется, внутренняя боковая лопасть I перемещается на наружную сторону, а ее место занимает лопасть I<sup>1</sup>. Вызывает недоумение индексация лопастей, которую применил Шиндевольф (Schindewolf, 1966, рис. 420) при описании лопастной линии представителей этого надсемейства. При этом речь идет не о различиях в терминологии, которую используют советские и немецкие палеонтологи, а о различном обозначении гомологичных лопастей у Deshayesitaceae и Parahoplitaceae. У представителей первого

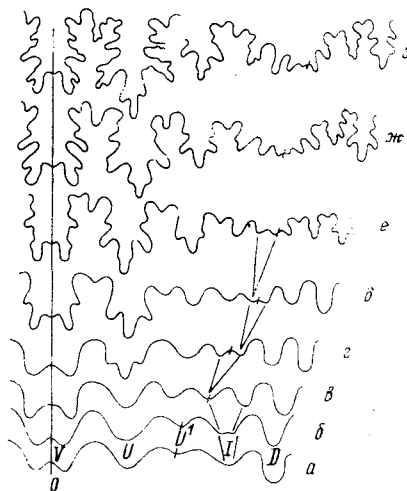
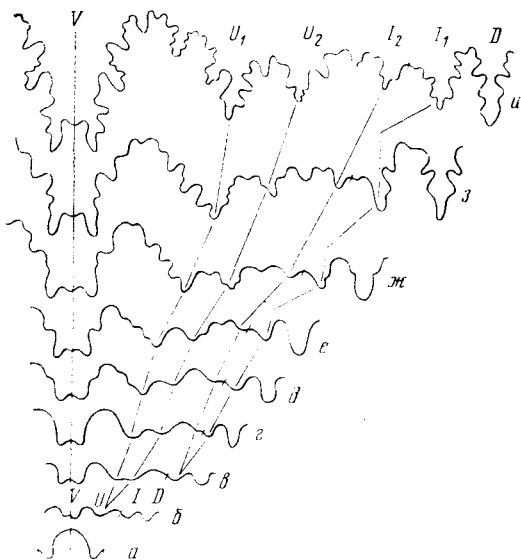


Рис. 5. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Epicheloniceras intermedium* Kasan. (Михайлова, 1960)

Рис. 6. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Pseudosilesites akushensis* I. Mich. (Михайлова, 1972)

надсемейства Шиндевольф называет лопасть, расположенную рядом с внутренней, второй умбиликальной U<sub>2</sub>, а у родов надсемейства Parahoplitaceae аналогично расположенную лопасть — первой умбиликальной U<sub>1</sub>. Это приводит к тому, что лопасть, возникшая позднее, обозначается им как U<sub>1</sub>, и формула лопастной линии в конечном варианте приобретает единый вид у двух упомянутых выше надсемейств. В действительности морфогенез у представителей этих надсемейств протекает по-разному. У дегезитид новые лопастные элементы возникают в результате деления седла I/D, и внутренняя боковая лопасть перемещается на наружную сторону раковины, в то время как у представителей Parahoplitaceae делится седло U/I, и внутренняя боковая лопасть остается рядом с дорсальной (Михайлова, 1957, 1958б, 1960, 1962, 1963). С. З. Товбина (1970) отметила, что появление новых лопастей может быть приурочено к склону седла, а не к его вершине. По-видимому, возникновение новых лопастей в области умбо могло происходить как на вершине седла, так и на его склоне. Таким образом, надсемейства Deshayesitaceae и Parahoplitaceae по типу морфогенеза и особенностям строения лопастной линии не могут быть отнесены к подотряду Ancyloceratina.

Совсем иной тип морфогенеза имеют представители надсемейства Douvilleicerataceae. Раковина у них спирально-плоскостная и снабжена сильной скульптурой. Хотя примасура у этой группы аммонитов четы-



рехлопастная, ее дальнейший морфогенез резко отличается от морфогенеза двух ранее рассмотренных надсемейств (рис. 5). Новые лопасти образуются за счет деления умбональной и внутренней боковой лопастей, причем деление последней напоминает таковое у литоцератид. Не исключена возможность, что это надсемейство явилось производным от каких-то литоцератид, хотя эта идея требует дополнительных исследований и доказательств. Возможно, в дальнейшем оно будет выделено в особый таксон.

Рассмотренные выше надсемейства отличаются рядом особенностей. Пока еще нет достоверных данных об их предках, и поэтому нельзя наме-

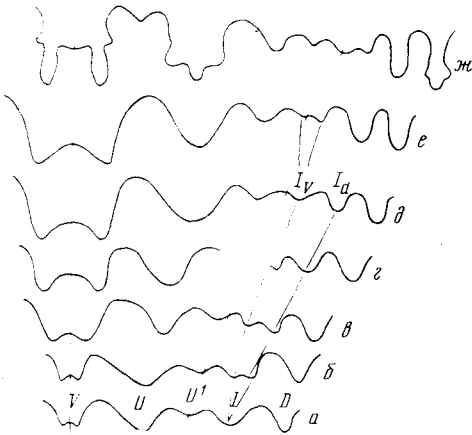


Рис. 7. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Hoplites dentatus* Sow.; экз. № 94/6297: а, б, в — 3, 4, 8-я линии; г — 1,3 оборота; д — 1,5 оборота; е — 1,7 оборота (а — е —  $\times 33$ ); ж — при  $V=1,7$  и  $\Pi=1,9$  мм ( $\times 25$ ); Кубадаг, Янгаджа; средний альб

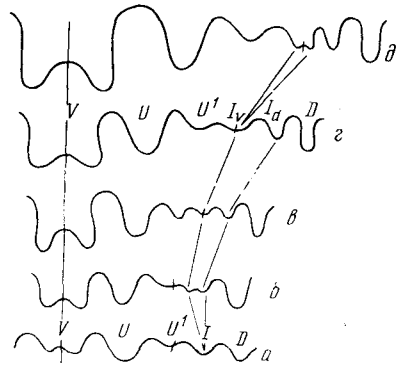


Рис. 8. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Leumeriella andrussovi* Glasun.; экз. № 150/13771: а, б — 3 и 7-я линии; в — 1,2 оборота; г — 1,3 оборота; д — 1,5 оборота (а — д —  $\times 42$ ); Копетдаг, Секизахан; нижний альб

тить филогенетические связи, а отсюда уточнить их положение в системе аммоноидей. До получения новых данных о морфогенезе других групп меловых аммоноидей они должны быть оставлены в отряде аммонитид. К этому отряду, объединяющему аммонитов как с плоскоспиральной, так и с гетероморфной раковинной, кроме того, можно отнести надсемейства *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae* и *Acanthocerataceae*.

Существенную роль среди аммонитов раннего мела играли представители надсемейства *Desmocerataceae*, обладавшие спирально-плоскостной раковинной и пятилопастной примасатурой. Морфогенез лопастной линии был изучен у нескольких видов *Pseudosilesites* (Михайлова, 1972), *Zurherella* и *Beudanticeras* (Друщиц и Хиами, неопубликованные данные). У *Pseudosilesites akushensis* во второй половине первого оборота в основании внутренней боковой лопасти образуется небольшое возвышение (рис. 6, б), приводящее в дальнейшем к появлению двух новых лопастей  $I_v$  и  $I_a$  (рис. 6, в). Неравномерный рост этих лопастей приводит к тому, что они вскоре становятся существенно различными.  $I_a$  быстро углубляется, занимая место первоначальной внутренней боковой лопасти, а  $I_v$  напротив, расширяется и смещается ко шву. Все последующие элементы возникают в результате многократного деления лопасти, расположенной в момент деления на шве, и смещения новых элементов то на наружную, то на внутреннюю сторону оборота, что приводит в конце концов к возникновению сутуральной лопасти. Умбиликальная лопасть в конце второ-

го оборота становится трехраздельной и сохраняется такой во взрослой стадии.

От надсемейства *Desmoscerataceae* возникли представители надсемейства *Hoplitesaceae*, обладавшие спирально-плоскостной раковиной и обычно хорошо выраженной скульптурой. Морфогенез, изученный у 36 видов из 19 родов гоплитацей, иллюстрируется на примере *Hoplites dentatus* (рис. 7), *Leumeriella andrussovi* (рис. 8) и *Placenticerus grossouvrei* (рис. 9), имеющих ряд общих особенностей. У всех гоплитацей примасура

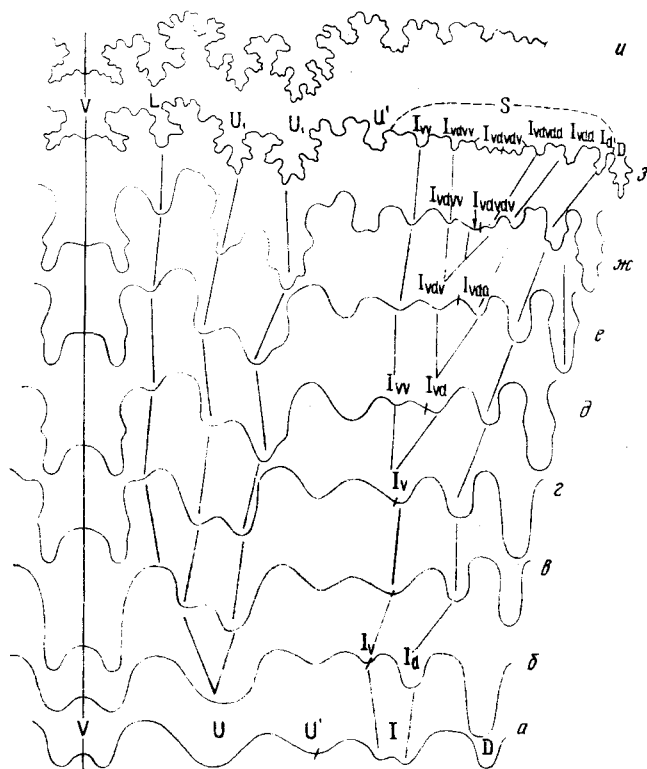


Рис. 9. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Placenticerus grossouvrei* Semen.; экз. № 135/9875: а — 3-я линия ( $\times 44$ ); б — начало 2-го оборота ( $\times 44$ ); в — 1,4 оборота ( $\times 37$ ); г — 1,5 оборота ( $\times 32$ ); д — 1,6 оборота ( $\times 27$ ); е — конец 2-го оборота ( $\times 24$ ); ж — при  $V=2,2$  мм ( $\times 14$ ); з — при  $V=12,3$  мм ( $\times 3,7$ ); и — при  $V=26,2$  мм ( $\times 1,8$ ); Мангышлак; сеноман

пятилопастная. У *H. dentatus* уже в четвертой линии в основании внутренней боковой лопасти закладывается вторичное седло (рис. 7, б), приводящее к ее делению на две самостоятельные лопасти  $I_a$  и  $I_v$ , которые характеризуются неравномерным развитием.  $I_a$  углубляется значительно быстрее, чем  $I_v$ . К середине второго оборота сходство между ними полностью исчезает, и сместившаяся на шов мелкая лопасть  $I_v$  вновь делится (рис. 7, д, е). В конце второго оборота умбиликальная лопасть осложняется двумя боковыми зубцами, приводящими в дальнейшем к ее трехраздельности (рис. 7, ж). Более поздние стадии развития рассматриваются в статье Михайловой (1973), посвященной особенностям морфогенеза *Hoplites dentatus* Sow. и *H. benettianus* Sow. В целом следует сказать, что все новые элементы являются продуктом разделения внутренней боковой лопасти и ее ветвей, с попеременным смещением этих ветвей то на наружную, то на внутреннюю сторону. У гоплитов насчитывается до семи последовательных делений, причем первое деление отличается от всех

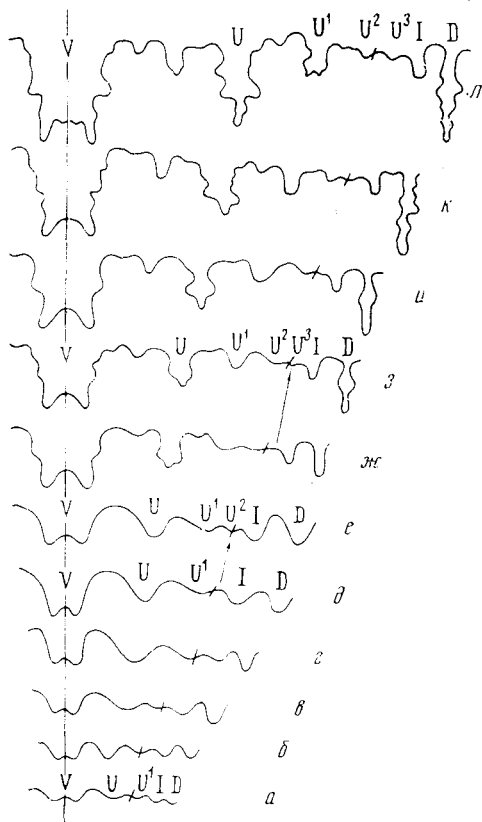


Рис. 10. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Hysterocegas orbignyi* Spath: экз. № 87/7362: а — 3-я линия; б — конец 1-го оборота; в — 1,3 оборота; г — 1,6 оборота; д — 1,8 оборота (а — д —  $\times 37$ ); е — начало 3-го оборота ( $\times 37$ ); ж — начало 4-го оборота ( $\times 18$ ); з — 3,6 оборота ( $\times 16$ ); и — начало 5-го оборота ( $\times 10$ ); к — конец 5-го оборота ( $\times 9$ ); л — 5,3 оборота ( $\times 7$ ); Туаркыр, Аккыр; верхний альб

остальных только тем, что оно происходит за швом, на внутренней стороне оборота, тогда как остальные деления приурочены ко шву. Серия новых лопастей отвечает сугуральной лопасти Ведекинда и является результатом преобразования внутренней боковой лопасти, а не одной из умбиликальных, как предполагал Шиндевольф (Schindewolf, 1966). Лопастная линия у представителей небольшого по объему семейства Leumeriellidae развивается по тому же типу. У *L. andrussovi* первое деление намечается на седьмой линии (рис. 8, б), где в основа-

нии внутренней боковой лопасти появляется небольшое возвышение. Неравномерное развитие обособляющихся лопастей ведет к потере сходства между новыми элементами  $I_v$  и  $I_d$  (рис. 8, г). Следующее деление начинается в середине второго оборота. В основании переместившейся на шов лопасти  $I_v$  появляется небольшое возвышение (рис. 8, д). Это деление отличается от первого лишь тем, что место деления сместилось с внутренней стороны оборота на шов. В отличие от гоэлитид у семейства Leumeriellidae прослеживается не больше трех-четырех делений. К рассматриваемому надсемейству относятся еще два семейства, характерные для позднего мела, — Schloenbachiidae и Plasciceratidae. Морфогенез представителей семейства Schloenbachiidae не имеет отличий от такового у гоэлитид (Михайлова, 1970а), но у плацентицератид наряду с несомненным сходством имеются и существенные отличия (рис. 9). Сходство проявляется в едином способе появления новых элементов в результате преобразований, происходящих во внутренней боковой лопасти. Различие сводится к тому, что асимметрия умбиликальной лопасти, наблюдающаяся у некоторых позднеальбских гоэлитид, приводит к обособлению самостоятельных лопастей  $U_2$  и  $U_1$  (рис. 9, в—з), а вторичная лопасть наружного седла может достигать значительных размеров, приобретая значение самостоятельной лопасти (рис. 9, з), которую следует обозначать адвентивной (по терминологии Шиндевольфа) или боковой (в понимании Руженцева).

Таким образом, надсемейство Hoplitaceae имеет отчетливое сходство с рассмотренным ранее надсемейством Desmocerataceae, хотя объединение их в один таксон, как это делает Видманн, пока еще преждевременно.

К отряду Ammonitida относится надсемейство Acanthocerataceae, появившееся в альбе и испытавшее основное развитие в позднем меле. У наиболее ранних его представителей примасура пятилопастная. Новые

элементы лопастной линии возникают в результате деления седла, располагающегося в области шва. Первое деление приурочено к концу второго оборота (рис. 10, *e*); при этом возникает лопасть  $U^2$ . Следующее деление наблюдается во второй половине четвертого оборота (рис. 10, *з*); оно приводит к появлению лопасти  $U^3$ .

Таким образом, на основании изучения ранних стадий морфогенеза меловых аммонитов можно сделать следующие выводы: 1) в меловое время существовали три основных ствола аммонитов — *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*; 2) филлоцератиды являются консервативным стволом, появившимся в триасе или даже перми и просуществовавшим до конца мела; 3) литоцератиды произошли от филлоцератид в конце триаса и просуществовали до конца мела; они объединяют аммонитов как с плоскоспиральной, так и гетероморфной раковинной; 4) аммонитиды, еще недостаточно изученные, появились в начале юры и просуществовали до конца мела; они объединяют аммонитов как с плоскоспиральной, так и гетероморфной раковинной; 5) пяти- и четырехлопастная примасуры не могут являться основанием для выделения подотрядов, так как четырехлопастный тип примасуры возникал параллельно в разных стволах аммонитов; 6) изучение морфогенеза представителей различных родов позволит создать естественную систематику мезозойских аммоноидей и наметить филогенетические связи между ними.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Безносков Н. В. 1958. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. *Phylloceratina* и *Lytoceratina*. Гостоптехиздат, стр. 1—118.
- Богданова Т. Н. 1971. Новые барремские аммониты Западной Туркмении. Палеонтол. ж., № 3, стр. 60—71.
- Друщиц В. В. 1953. К изучению онтогенетического развития *Biasaloceras subsequens* (Karakasch). Вестн. Моск. ун-та, сер. физ.-мат. и естеств. наук, вып. 4, № 6, стр. 157—161.
- Друщиц В. В. 1956. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. (Литоцератиды, тетрагонитиды и филлоцератиды). Изд-во Моск. ун-та, стр. 1—147.
- Друщиц В. В. 1958. Подотряд *Lytoceratina*. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. ИЛ, Госгеолтехиздат, стр. 56—64.
- Друщиц В. В. 1962а. Объем отряда *Lytoceratida*. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 37, № 6, стр. 132—133.
- Друщиц В. В. 1962б. Класс головоногие. В кн.: В. В. Друщиц и О. П. Обручева. Палеонтология. Изд-во Моск. ун-та, стр. 141—161.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. и Михайлова И. А. 1973. Планктонная стадия в жизни аммонитов. Тез. докл. XIX сес. Всес. палеонтол. о-ва. Л., стр. 16—18.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1972. О значении изучения онтогенеза для систематики и филогении раннемеловых аммонитов. Тез. докл. на сессии, посв. 100-летию со дня рождения А. А. Борисяка. М., стр. 22—25.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1973. О систематическом положении тетрагонитид (*Lytoceratida*, *Ammonoidea*). Докл. АН СССР, т. 209, № 4, стр. 953—955.
- Друщиц В. В. и Пергамент М. А. 1963. Род *Nipponites* из верхнего мела Камчатки и Сахалина. Палеонтол. ж., № 2, стр. 38—42.
- Михайлова И. А. 1957. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 3, стр. 173—182.
- Михайлова И. А. 1958а. Дегезитиды из нижнемеловых отложений Дагестана и Центрального Предкавказья. Материалы к «Основам палеонтол.», вып. 2, стр. 21—29.
- Михайлова И. А. 1958б. Некоторые данные о роде *Acanthohoplites* Sinzow и *Hyracanthohoplites* Spath. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 1, стр. 101—108.
- Михайлова И. А. 1960. Онтогенез и систематическое положение рода *Colombiceras* Spath. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 35, № 2, стр. 116—122.
- Михайлова И. А. 1962. Верхнеаптские парагоплитиды Дагестана и Центрального Предкавказья. Тр. Кавказск. эксп. Всес. аэрогеол. треста и Моск. ун-та за 1950—1960 гг., т. 3, стр. 132—140.
- Михайлова И. А. 1963. О систематическом положении и объеме рода *Diadochoceras*. Палеонтол. ж., № 3, стр. 65—77.
- Михайлова И. А. 1970а. К онтогенезу видов рода *Lepthoplites* Spath и *Shloenbachia* Neumayr. Тез. V отчетн. конф. геол. ф-та Моск. ун-та, стр. 28—31.

- Михайлова И. А. 1970б. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum*. Изв. АН СССР. Сер. геол., № 6, стр. 107—113.
- Михайлова И. А. 1972. О малоизвестном роде аммонитов клансейского горизонта (нижний мел). Палеонтол. ж., № 3, стр. 78—86.
- Михайлова И. А. 1973. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumaug (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*). Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 48, № 3, стр. 91—101.
- Руженцев В. Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 83, стр. 1—331.
- Товбина С. З. 1963. О верхнебарремских аммонитах Туркмении. Тр. Всес. п.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 109, стр. 98—113.
- Товбина С. З. 1965. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*. Палеонтол. ж., № 3, стр. 40—48.
- Товбина С. З. 1970. Новый род семейства *Parahoplitidae*. Палеонтол. ж., № 3, стр. 56—65.
- Arkell W. J., Kummel B. and Wright C. W. 1957. Mesozoic Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. L, p. 80—471.
- Basse E. 1952. Ammonoidea s. str. *Traité de Paléontologie*, t. 2, p. 581—688.
- Schindewolf O. H. 1961—1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 1—7. Abhandl. Akad. Wissensch. und Literatur Mainz, S. 1—901.
- Wiedmann J. 1962. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). 1. *Phylloceratina*, *Lytoceratina*. *Palaeontographica*, Bd. 118, S. 119—237.
- Weidmann J. 1966. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Abhandl.* Bd. 127, H. 1, S. 13—81.
- Wiedmann J. 1968. Evolucion y classificacion de los Ammonites del cretácico. *Bol. Geol. Bucaramanga*, № 24, p. 23—49.
- Wiedmann J. 1969. The heteromorphs and ammonoid extinction. *Biol. Rev.*, vol. 44, № 4, p. 563—602.

Московский государственный  
университет

Статья поступила в редакцию  
3 I 1973