

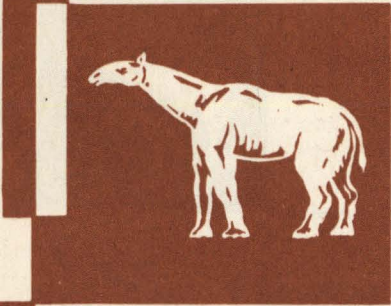
п. 386

т. 243 ТРУДЫ ПИН

1-й экз.

ISSN 0376-1444

021



ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА

up

Ископаемые цефалоподы

0

11.5
/ 16



Ископаемые цефалоподы

Пути эволюции и систематика отдельных групп

Ответственные редакторы

доктор биологических наук

А.А. ШЕВЫРЕВ

доктор биологических наук

В.Н. ШИМАНСКИЙ



МОСКВА
НАУКА 1990

Ископаемые цефалоподы: Пути эволюции и систематика отдельных групп. — М.: Наука, 1990. — 136 с. — ISBN 5-02-004696-5

Рассматриваются процессы конвергенции в историческом развитии цефалопод, пути эволюции, морфология, систематика и биогеография ортоцератонд, бактригонд и аммоноидей.
Для палеонтологов и зоологов.

Рецензенты:

Р.В. Горюнова, Л.А. Невеская

Fossil cephalopods: Evolutionary trends and systematics of some groups. — M.: Nauka Publishers, 1990. — 136 p.

Processes of convergence in cephalopod history, paths of evolution, morphology, systematics and biogeography of orthoceratoids, bactritoids and ammonoids are reviewed.
The book is intended for paleontologists and zoologists.

Reviewers:

R.V. Gorjunova, L.A. Nevesskaya

Научное издание

ИСКОПАЕМЫЕ ЦЕФАЛОПОДЫ

Эволюция и систематика отдельных групп

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом АН СССР

Редактор издательства *А.Л. Ерохина*. Художественный редактор *Н.Н. Михайлова*
Технический редактор *О.В. Аредова*. Корректор *З.Д. Алексеева*

Набор выполнен в издательстве на электронной фотонаборной системе

ИБ № 47208

Подписано к печати 10.10.90. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл.печ.л. 11,1 + 0,7 вкл. Усл.кр.-отт. 12,1
Уч.-изд.л. 14,0. Тираж 600 экз. Тип.зак. 670. Цена 2 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

И 190400000-377 527-90-II
042(02)-90

© Издательство "Наука", 1990

ISBN 5-02-004696-5
ISSN 0376-1444

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый читателю сборник подготовлен сотрудниками лаборатории головоногих моллюсков Палеонтологического института АН СССР в связи с 50-летием изучения этой группы беспозвоночных в институте, 90-летием со дня рождения основателя лаборатории профессора В.Е. Руженцева (1899—1978) и 65-летием сменившего его на этом посту доктора биологических наук Б.И. Богословского (1923—1986).

В истории лаборатории довольно отчетливо намечаются четыре этапа. Первый из них связан с приходом в Палеонтологический институт В.Е. Руженцева и С.В. Максимовой, приступивших в соответствии с установками руководителя института академика А.А. Борисяка к изучению конкретных филогенезов позднепалеозойских аммоноидей. Уже в 1940 г. увидела свет работа В.Е. Руженцева "Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов", удостоенная премии Президиума АН СССР. Она стала своего рода эталоном для молодых специалистов, пришедших в институт после Великой Отечественной войны.

Второй период начался после завершения войны и продолжался до середины 50-х годов. В это время в работу включается ряд молодых сотрудников (Б.И. Богословский, М.Ф. Богословская, Л.Ф. Кузина, Ф.А. Журавлева, А.А. Шевырев, В.Н. Шиманский), начинается серия экспедиций, в основном на Урал, давших обширные материалы по головоногим девона, карбона и перми. Появляются монографии В.Е. Руженцева по систематике и эволюции проноритид и меддикоттид (1949), верхнепермским аммонитам Южного Урала (1950), аммонитам сакмарского яруса (1951), биостратиграфии сакмарского яруса Актюбинской области (1952), аммонитам артинского яруса (1956). Практическими результатами исследований стало выделение ассельского яруса перми, выявление двух характерных комплексов аммоноидей жигулевского и оренбургского для верхнего карбона. После выхода указанных монографий стала иначе представляться вся история аммоноидей в конце палеозоя. В эти годы проводились также и другие работы по аммоноидеям, послужившие основой для диссертаций и опубликованные несколько позже. Тогда же началось в институте и изучение наutilusоидей. Были опубликованы монографии В.Н. Шиманского по ортоцероидным головоногим перми Южного Урала (1954), В.Е. Руженцева и В.Н. Шиманского по наutilusидам того же региона и возраста. В них уделялось большое внимание вопросу о так называемой "эмбриональной раковине" и проблеме систематического положения бактритоидей.

Третий период связан с подготовкой и изданием "Основ палеонтологии". Он начинается с середины 50-х годов и завершается с выходом в свет первого тома "Головоногие моллюски." (1962). Эта работа потребовала большого напряжения, так как с изучения конкретных филогенезов некоторых групп необходимо было переключиться на ревизию системы наружнораковинных головоногих в целом, перейти к охвату всего мирового материала на отрядном и семейственном уровнях. В связи с необходимостью такой ревизии увидели свет две монографии.

Широко известен труд В.Е. Руженцева "Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей" (1960), переведенный позже полностью во Франции и частично в США. Особый интерес представляет первая часть — "Теория филогенетической систематики", в которой детально обоснованы пять принципов выделения таксонов. Эти принципы получили потом широкое распространение при изучении разных групп вымерших организмов. В монографии В.Н. Шиманского и Ф.А. Журавлевой "Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп" (1961) предложено деление всех наружнораковинных на пять надотрядов (наутилоидей, актиноцератоидей, эндоцератоидей, бактритоидей и амmonoидей). Эти надотряды были приняты в "Основах палеонтологии", а несколько позже, уже в ранге подклассов, вошли в американское руководство "Treatise on invertebrate paleontology". Как известно, "Основы палеонтологии" получили высокую оценку научной общественности. Главный редактор справочника (академик Ю.А. Орлов) и три его заместителя (Б.П. Марковский, Б.С. Соколов, В.Е. Руженцев) были удостоены Ленинской премии.

Для четвертого периода, начавшегося после завершения указанной выше работы, характерны подготовка и публикация крупных сводок по большим группам головоногих моллюсков с ревизией всех известных материалов на семейственном и родовом уровнях и описанием всех видов с территории СССР. Такие глобальные сводки, по сути дела, были продолжением "Основ палеонтологии" на видовом уровне. Вполне естественно, что подобные исследования были возможны только на основе углубленного изучения филогенетических связей разных групп и учета особенностей эволюции разных ветвей.

За прошедшую с начала этих исследований четверть века опубликованы сводки Б.И. Богословского по девонским агониатитам (1969), гониатитам (1971), климениям (1986), В.Е. Руженцева и М.Ф. Богословской по амmonoидеям раннего и позднего намюра (1971, 1978), Ф.А. Журавлевой по девонским дискосоридам (1972), онкоцератидам, тарфициатидам, наутилидам (1974) и ортоцеродам (1978), В.Н. Шиманского по каменноугольным наутилидам (1967), ортоцератидам, онкоцератидам и бактритидам (1968). Одновременно подготовлены и выпущены работы так называемого "поискового типа", в которых описывались головоногие из регионов и отрезков времени, ранее не изучавшихся в лаборатории, или группы, которыми вообще не занимались. Из таковых следует указать монографии Л.Ф. Кузиной по саурским амmonoидеям (1980), Т.Б. Леоновой по пермским амmonoидеям Памира (1989), Г.К. Кабанова о скелете белемнитид и его биологическом анализе (1967), А.А. Шевырева по амmonoидеям и биостратиграфии триаса (1968, 1986, 1990).

Вполне естественно, что в кратком предисловии невозможно подробно останавливаться на отдельных работах. Достаточно сказать, что за 50 лет было опубликовано около 30 монографий, в которых установлено значительное число новых таксонов отрядного ранга, десятки семейств, более 400 родов и не менее 1000 видов. Позднепалеозойские головоногие СССР стали хорошо изученной группой. Выявлено 24 комплекса амmonoидей, характерных для разных подразделений девона, карбона и перми, внесено много нового в уточнение рубежей ряда стратонов верхнего палеозоя и триаса.

В настоящий сборник вошли статьи разного содержания. Они отражают круг тем, над которыми работают сотрудники лаборатории в настоящее время. В основном сохраняется направление работ, принятое еще при В.Е. Руженцеве и связанное с проблемой онтофилогенеза и систематики позднепалеозойских и триасовых головоногих. Ведутся также исследования по морфофункциональному анализу, вопросам морфогенеза и исторического развития цефалопод.

Б.И. Богословский, В.Н. Шиманский**РОЛЬ КОНВЕРГЕНЦИИ В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ
НАУТИЛОИДЕЙ И АММОНОИДЕЙ**

Конвергенция является одним из путей эволюции органического мира. Она составляет неразрывное, хотя и противоречивое, единство с дивергенцией. Практически невозможно представить бесконечно дивергирующие формы, которые все более и более расходились бы во всех особенностях и никогда, даже обитая в сходных условиях, "не повторяли" уже известных ранее особенностей других, ранее существовавших организмов. В результате конвергенции могут возникать формы, весьма сильно отличающиеся внешне от своих предков и напоминающие представителей других групп. Эти формы вновь в процессе дивергенции и радиации образуют серии новых форм, иногда развивающихся параллельно в течение некоторого времени, иногда быстро приобретающих новые черты строения и т.д.

Такое сочетание конвергентного и дивергентного путей развития создает исключительные трудности для систематиков, значительно затрудняет выявление филогенетических линий.

В связи со сложностью путей исторического развития разных групп существует и много разных форм "копирования", "подражания", т.е. много разных случаев конвергентного сходства.

Единого общепризнанного определения для всех этих форм нет. Различают ложное сходство, относительное сходство, гомеоморфию, параллелизмы и т.д. (Шиманский, Журавлева, 1961). Чаще всего пользуются терминами "конвергенция", "гомеоморфия" и "параллелизм". Однако и здесь существуют некоторые различия в их понимании. Так, в "Биологическом энциклопедическом словаре" (1986) конвергенция определяется как "независимое развитие сходных признаков у разных групп организмов к сходным условиям внешней среды" (с. 276), гомеоморфия как "значительное сходство представителей двух или нескольких родственной филогенетических линий организмов, но не связанных между собой непосредственным родством" (с. 151), параллелизм как "независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов" (с. 449). В "Палеонтологическом словаре" (1965) для конвергенции подчеркивается сходство у неродственных организмов, а гомеоморфия понимается как "независимо приобретенное крайне близкое сходство различных организмов по внешнему облику" (с. 92). Несколько иначе понимает конвергенцию и параллелизм К.Н. Несис (1985) в своей очень обстоятельной работе об океанических головоногих. При конвергенции сходные признаки отсутствуют у архетипа, при параллелизме такие признаки у архетипа дивергировавших ветвей были, затем исчезли и вновь появились.

Как видно из вышесказанного, абсолютной ясности, что следует понимать под конвергенцией, параллелизмом и гомеоморфией, нет. Если считать конвергенцией только сходство в строении совершенно чуждых друг другу форм, то подобные явления следует относить к параллелизмам (в пределах одного класса). Однако даже в пределах класса родственные связи разных ветвей не всегда ясны, установить архетип практически невозможно.

Представляет интерес раздел о параллелизмах и конвергенции в известной книге Л.П. Татарина (1987) по теории эволюции. На основании анализа ряда

примеров автор приходит к выводу, что при параллелизме основная роль принадлежит унаследованным особенностям, связанным с приспособлениями, а при конвергенции наоборот (Татаринов, 1987).

Степень родства между сходно развивающимися группами в определении параллелизмов и конвергенций подчеркивается также А.В. Яблоковым и А.Г. Юсуфовым (1976) в учебнике по эволюционному учению. Необходимо также сказать, что авторы учебника различают синхронный параллелизм, когда сходно развивающиеся группы существуют одновременно, и асинхронный параллелизм, когда такие группы жили в разное время. Забегая вперед, скажем, что в развитии головоногих моллюсков известны как первый, так и второй случай, причем, пожалуй, большее значение имеет асинхронный параллелизм.

Учитывая все сказанное, авторы настоящей статьи считают целесообразным применение термина "конвергенция" к любым случаям "подражания" — как в ветвях близкородственных, так и далеких друг от друга. Параллелизм и гомеоморфию следует рассматривать только в качестве частных случаев конвергенции.

После этого несколько затянувшегося, но, как нам кажется, необходимого введения, переходим к рассмотрению явлений конвергенции в строении скелетных остатков головоногих моллюсков.

Головоногие являются одной из наиболее интересных групп как по сложности путей эволюции, так и по своему разнообразию. На протяжении почти 500 млн лет они всегда занимали видное место в морской биоте. Группа сменяла группу, но в любом случае хотя бы одна из них переживала расцвет. Мы не знаем отрезков времени, когда эта большая ветвь беспозвоночных отходила бы на второй план. В процессе исторического развития класса неоднократно возникали формы, внешне достаточно сходные, но принадлежавшие к разным группам.

Явление конвергенции у современных колеоидных головоногих достаточно хорошо изучено К.Н. Несисом (1985). В настоящей статье авторы остановятся на проблеме конвергенции в эволюции вымерших головоногих с наружной раковиной, уделив особое внимание наутилоидам и аммоноидам — наиболее крупным и распространенным в фанерозое группам.

Наружная раковина этих головоногих могла быть прямой, согнутой, планоспиральной с прилегающими или объемлющими в различной степени оборотами, башенковидной. Известны раковины неправильные — крючкообразные, частично спиральные, а частично выпрямленные (на более поздних стадиях), даже напоминающие узел.

Одной из наиболее распространенных является планоспиральная форма. К.Н. Несис (1985) справедливо считает возникновение такой раковины у древних головоногих очень важным событием в историческом развитии класса. Появление подобного рода раковины у головоногих происходило четыре раза в ветвях, не связанных родственно друг с другом. Впервые она отмечена у представителей отряда тарфициратид в ордовике, позже у некоторых онкоцератид, с девона характерна для аммоноидей. В девоне планоспиральная раковина становится основной формой скелета в отряде наутилид. Однако у этой группы она унаследована от онкоцератид или тарфициратид (относительно происхождения наутилид единого мнения нет). У аммоноидей планоспиральная раковина, вне всякого сомнения, возникает снова — их происхождение от прямых бактритоидей изучено достаточно хорошо (Богословский, 1969). Спиральная раковина имеется также у спинулы, не связанной родственно ни с аммоноидами, ни с наутилоидами.

Несколько раз появлялась раковина башенковидной формы, напоминающая раковину многих гастропод. Она известна у тарфициратид, онкоцератид и аммоноидей, причем у последних независимо возникла в отряде цератид и аммонитид. Интересно, что если у наутилоидей башенки были в ордовике — девоне, то у аммоноидей — только в мезозое. Следует оговориться, что башенковидные

раковины аммоноидей, как правило, значительно отличаются по форме от таковых наутилоидей. В данном случае, как и, строго говоря, с планоспиральной раковиной, идет не копирование формы как таковой, а только возникновение сходной конструкции.

Известно, однако, значительное число случаев почти полного копирования, как среди наутилоидей и аммоноидей, так и между двумя этими группами. Приведем несколько примеров, начав с наутилоидей, а точнее, с отряда *Nautilida*, одного из самых больших и долго существовавших (девон—ныне). В этом отряде, включающем около 50 семейств и 170—180 родов (Шиманский, 1979), все разнообразие раковины (а систематика отряда основана на форме раковины, скульптуре, перегородочной линии, положении сифона и типах онтогенеза) можно свести примерно к 10 морфотипам. Наиболее распространенными были пять морфотипов: *Liroceras*, *Domatoceras*, *Pseudostenopoceras*, *Phacosceras* и *Nautilus* (названия даны по наиболее известным родам морфотипа).

К первому относятся формы, имеющие сферическую или субсферическую инволютную раковину и прямую или очень слабо изогнутую перегородочную линию. Типичный представитель — род *Liroceras* (подотряд *Liroceratina*), очень характерный для карбона и ранней перми. В позднем палеозое известен ряд родов, имевших раковину такого типа. Это не должно вызывать удивления, так как все они филогенетически принадлежат к одной ветви. Однако значительно позже, а именно в мелу—миоцене существовал род *Eutrephoceras*, принадлежавший к подотряду *Nautilina* (не связанному родственно с лироцератинами), представители которого имели раковину, удивительно сходную с раковиной *Liroceras*. Различить раковины взрослых экземпляров этих родов практически невозможно: только анализ строения раковины самых ранних стадий развития позволяет установить, имеем мы дело с палеозойской или мезозойской формами. *Eutrephoceras* был одним из самых больших по объему и широко распространенных родов. В течение всего мелового периода параллельно с *Eutrephoceras* существовал род *Sumatoceras*, также распространенный по всему Земному шару. Его раковина отличается от таковой *Eutrephoceras* скульптурой из поперечных ребер (Шиманский, 1975).

Ко второму морфотипу следует относить скульптурированные или "гладкие", дисковидные эволютные или полуинволютные раковины, имеющие перегородочную линию с небольшими лопастями и седлами. Характерный род *Domatoceras* (подотряд *Rutoceratina*, семейство *Gruosceratidae*) был широко распространен в карбоне и перми всего Земного шара. Кроме него, есть и еще ряд родов, принадлежащих к той же группе и в достаточной степени напоминающих *Domatoceras* по форме раковины. Как правило, раковины этих форм были гладкими (если не считать струек роста). Одновременно существовало семейство *Tainoceratidae*, представители которого также имели дисковидную, эволютную, реже полуинволютную раковину, но скульптурированную бугорками и ребрами. В данном случае можно говорить о хорошо выраженном параллелизме в развитии двух ветвей. Интересно, что в первом семействе иногда появлялись формы с бугорками или ребрами на раковине (*Titanoceras*, *Penascoceras*, *Virgaloceras*), а во втором — лишённые скульптуры (*Germanonautilus*). Редко, но все же возникали формы с такого рода раковинами и в подотряде *Nautilina*, существующем с юры. Как правило, для этого подотряда характерны раковины сферической или субсферической формы, инволютные или полуинволютные. Однако из позднего мела известен род *Epicumatoceras* с эволютной раковиной, близкой по форме к таковой *Domatoceras*, но со скульптурой из тонких поперечных ребер. Этот род исключительно резко выделяется из всего комплекса меловых наутилид (Основы палеонтологии, 1962).

Близки между собой третий и четвертый типы. К ним относятся раковины каменноугольных наутилид в виде двояковыпуклой линзы, но у *Pseudostenopoceras*

gas она инволютная, а у *Phacosceras* — полуэволютная. Оба рода относятся к подотряду *Rutoceratina*. Интересно, что они достаточно резко выделяются по форме раковины в своих семействах. Видимо, возникновение того и другого следует отнести к категории параллелизмов. Форма раковины *Phacosceras* повторяется у триасового рода *Oxynautilus*, принадлежащего к тому же подотряду, но к другому семейству. Из мела—палеогена известен род *Deltoidonautilus* (подотряд *Nautilina*), раковины которого имеют большое сходство с таковыми *Pseudostepoceras*. Следует отметить, что в конце мела существовал монотипический род *Deltosumatoceras*, у которого раковина близка по форме к раковине *Deltoidonautilus*, но имеет скульптуру из поперечных ребер. В данном случае опять имеет место параллелизм в развитии, как это было и с родами *Eutrophoceras* и *Sumatoceras*. Следует отметить, что для подотряда *Nautilina* не известны новые формы раковин. Часть их была "унаследована" наутилами от *Rutoceratina*, т.е. от предкового подотряда, а часть, пожалуй бóльшая, от *Liroceratina*, с которыми наутилы непосредственным родством связаны не были.

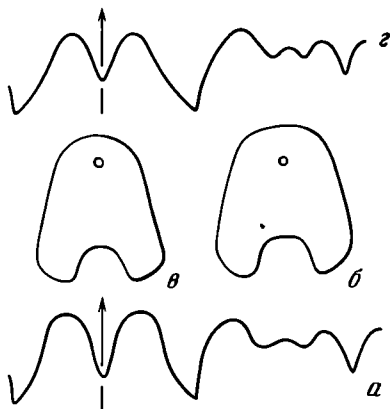


Рис. 1. Поперечное сечение оборота и перегородочная линия

a, б — *Permosceras bitauniense* (Haniel), пермь; *z, z* — *Pseudonautilus geinitzi* (Oppel), верхняя юра (по: Kummel, 1956)

Следует сказать об одном, неоднократно приводившемся в литературе, уникальном примере (Kummel, 1956; Шиманский, Журавлева, 1961), когда копируется не только форма раковины, но и очертания перегородочной линии, достаточно сложной для наутилоидей. Речь идет о пермском роде *Permosceras* и позднелюрском *Pseudonautilus* (рис. 1).

Думается, что все перечисленные выше случаи сходства в типах раковины объясняются приспособлением видов и родов к совершенно определенному и, вероятно, сходному образу жизни. При желании можно для отряда наутилид создать достаточно стройную эколого-филогенетическую (или сокращенно экогенетическую) систему, в которой должны переплетаться экологические моменты (по типу раковины) с данными конкретных филогенезов.

Можно продолжить список наших примеров как в отряде *Nautilida*, так и в других, а также между отрядами наутилоидей. Вероятно, их довольно много в отрядах *Oncoseratida* и *Discosorida*, но систематика того и другого находится еще в процессе становления, поэтому пока лучше воздержаться от их использования в настоящей статье.

Значительное число случаев подражания в форме раковины имеется и в подклассе аммоноидей. Это станет вполне понятным, если вспомнить, что на более чем 1500 родов и несколько тысяч видов аммоноидей В.Е. Руженцевым было установлено только 16 типов раковины (Основы палеонтологии, 1962). При этом восемь из них включают всех аммоноидей с асимметрично свернутой раковинной. Только восемь типов известно для аммоноидей с планоспиральной раковинной: офиконы, платиконы, дискоконы, оксиконы, пахиконы, кадиконы, ротоконны и сфероконы.

Как и среди наутилоидей, у аммоноидей могут копироваться раковины давно вымерших форм. Одним из классических примеров, давно известных даже по учебной литературе, является сходство девонского *Timanites* и триасового *Pinacoceras*, имевших раковину в виде двояковыпуклой линзы. Параллелизм в развитии также много. Можно указать отряды агониатитов и гониатитов, развивавшихся одновременно и включающих значительное число представителей, раковины которых достаточно близки по форме.

Имеются исключительно интересные случаи конвергенции. В отряде климениид известны раковины с треугольным навиванием оборотов (удивительная и труднообъяснимая с точки зрения экологии форма). Оказывается, что треугольное навивание оборотов, правда только на ранних стадиях развития, имеется у представителей семейства *Schistoceratidae* из отряда гониатитид (Основы палеонтологии, 1962). Существовало семейство в среднем и позднем карбоне. О родственных связях говорить не приходится, поскольку как климении, так и гониатиты произошли от разных ветвей агониатитов (в которых такие раковины не обнаружены).

Еще интереснее большое сходство, а иногда практически копирование, наблюдающееся между представителями двух основных стволов головоногих моллюсков, т.е. наутилоидей и аммоноидей. В одних случаях копируется форма раковины, в других — очертания перегородочной линии (которая, как известно, является основной особенностью при выяснении филогении аммоноидей и построении их системы). В редких случаях наблюдается очень большое сходство как в очертаниях раковины, так и перегородочной линии.

Остановимся на этих случаях подробнее, начав с "подражания" в форме раковины. При описании раковины неаммоноидных наружнораковинных головоногих используются термины: ортоцераконовая, циртоцераконовая, потероцераконовая, гироцераконовая, тарфицираконовая, литуитиконовая, наутиликоновая, трохоцераконовая (Основы палеонтологии, 1962). Под термином "наутиликоновая" понимаются все планоспиральные раковины с прилегающими или объемлющими оборотами. Однако, как уже было сказано выше, в этой категории раковин отчетливо различается несколько морфотипов. Сравнение этих морфотипов и типов раковины аммоноидей, указанных выше, показывает, что морфотипу *Domatoceras* соответствуют платиконы, *Pseudostenopoceras* — оксиконы, *Nautilus* — пахиконы. Можно найти аналогии для офикононов (тарфицираконы) и дискоконов. Видимо, среди наутилид отсутствуют раковины, которые у аммоноидей считаются кадиконами, ротоконами и сфероконами. Следует оговориться, что и в данном случае по общей форме они соответствуют морфотипу *Ligoceras*, но отличаются от него исключительно широкими и вязкими оборотами. Такого типа раковин у наутилид нет.

Для аммоноидей с непланоспиральной (апланоспиральной) формой раковины В.Е. Руженцевым были предложены названия: хористоконы, криоконы, скафиконы, турриконы, тортиконы, бакуликоны и согнутые формы (Основы палеонтологии, 1962). Из них хористоконы и криоконы соответствуют гироцераконам, согнутые формы — циртоцераконам, турриконы — трохоцераконам. Некоторые скафиконы по неаммоноидной терминологии были бы описаны в качестве литуитиконов. Видимо, среди неаммоноидных головоногих нет раковин типа тортиконов, бакуликонов, некоторых групп согнутых и треугольных, а среди аммоноидей отсутствуют потероцераконы и ортоцераконы, если не считать *Vochianites* (Treatise..., 1957)

Можно привести много конкретных родов наутилоидей и аммоноидей, имеющих очень похожие раковины, но в этом нет большой необходимости. Ограничимся только несколькими примерами. Очень близки по форме раковины каменноугольный *Pseudostenopoceras* из отряда наутилид, девонский *Timanites* из агониатитов, триасовые *Hedenstroemia*, *Pinacoceras* и еще несколько родов из

цератитов. Велико сходство девонских агониатитов *Uchtites* с каменноугольным наутилоидом *Phascoceras*.

Еще более интересно сходство в строении перегородочных линий, могущее доходить до почти полного тождества. Примеров такого рода не так много, но все же они есть. Некоторые из них приведены в уже указанной работе В.Н. Шиманского и Ф.А. Журавлевой (рис. 2). Может вызвать удивление тот факт, что из аммоноидей почти тождественное наутилоидеям очертание перегородочной линии имеют только климении, т.е. один из отрядов, время существования которого ограничено поздним девонем. Это объясняется тем, что у остальных аммоноидей хорошо развита вентральная лопасть, обусловленная вентральным положением сифона, а у климений сифон дорсальный и узкая вентральная лопасть очень часто отсутствует. Если же говорить не о подобии, а только о сходстве строения перегородочной линии, то таковое имеется и между другими отрядами аммоноидей и наутилоидеями. В качестве примера можно указать на довольно значительное сходство линий *Manticoceras* из верхнего девона и *Pseudonautilus* из верхней юры (рис. 3).

Обычно одним из очень четких отличий наутилоидей от аммоноидей считают положение сифона. У подавляющего большинства аммоноидей он занимает краевое вентральное положение, у большинства наутилоидей с планоспиральной раковиной — некраевое. Однако у климений сифон дорсальный, а у некоторых наутилоидей — вентральный или дорсальный. Так, вентральный сифон характерен для представителей *Rutoceratidae*, *Tetragonoceratidae* и некоторых *Solenocheilidae*. У рода *Solenocheilus* он так плотно прилегает к вентральной стороне раковины, что в перегородочной линии возникает даже некальная лопасть (т.е. лопасть, сходная с таковой примитивных агониатитов). Дорсальный сифон известен у некоторых ордовикских *Trocholitidae* из отряда тарфицератид и у одного из последних представителей отряда наутилид — рода *Aturia*, существовавшего в палеогене—миоцене.

Можно указать, правда, очень редкие случаи сходства наутилоидей и аммоноидей как в форме раковины, так и очертаниях перегородочной линии. Лучше всего это видно на примере *Kosmoclymenia* из верхнего девона и триасового наутилоида *Clymenonautilus* (рис. 4).

Пока мы говорили о случаях конвергенции в строении раковины представителей разных родов наутилоидей и аммоноидей. Как ясно из приведенных выше примеров, она могла быть синхронной, т.е. "копиист" и "модель" обитали одновременно или почти одновременно, или асинхронной, когда "копиист" существовал через десятки миллионов лет после "модели".

Как правило, у наутилоидей могла возникнуть перегородочная линия, напоминающая таковую более древних аммоноидей, а аммоноидеи подражали в форме раковины более древним наутилоидеям. Особенно хорошо видно это на апламоспиральных раковинах. У наутилоидей трохоцераканы и литуитиконы известны из ордовика—девона (отряды тарфицератид, онкоцератид, наутилид), у аммоноидей из триаса—мела (отряды цератитид, литоцератид, аммонитид).

Мы умышленно не касались одного очень интересного вопроса исторического развития головоногих, а именно возникновения в результате конвергенции, точнее, повторного возникновения определенных "конструкций" скелета, не отдельных таксонов родового ранга, кажущихся "чуждыми" в своих семействах (например, *Clymenonautilus*), а ветвей семейственного и даже отрядного ранга. А таковые имеются. Остановимся на некоторых.

Из всей массы аммоноидей достаточно резко выделяется отряд клименид. Эта группа, возникшая в позднем девоне и быстро эволюционировавшая (два подотряда, около 20 семейств и более 40 родов), к концу девона полностью вымерла. Основной особенностью климений было дорсальное положение сифона, в связи с чем у части форм полностью исчезает вентральная лопасть и наблюдается

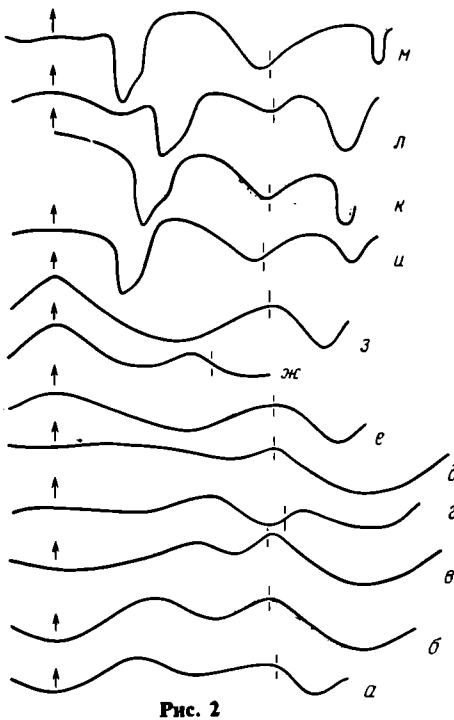


Рис. 2

Рис. 2. Сходство перегородочных линий аммоноидей и наутилоидей

а — *Pseudotemnocheilus posttuberculatus* (Karp.), нижняя пермь; б — *Soliclymenia solarioides* (Buch), верхний девон; в — *Kamptoclymenia endogoni* Schind., верхний девон; г — *Cimomia vincenti* Miller, палеоцен; д — *Platyclymenia (Pleuroclymenia) polypleura* (Raymond), верхний девон; е — *Cyrtoclymenia angustisepata*, верхний девон; ж — *Parastenopoceras khvorovae* Ruzh. et Shim., нижняя пермь; з — *Rectoclymenia goeмери* Wed., верхний девон; и — *Aturoidea paucifex* (Cope), эоцен; к — *Aturoidea vieirai* Miller, мел; л — *Cyrtoclymenia strikta* (Münst.), верхний девон; м — *Aturia alabamensis* (Morton), эоцен (по: Шиманский, Журавлева, 1961)

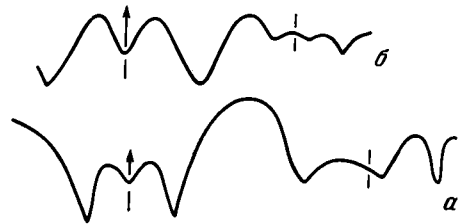


Рис. 3

Рис. 3. Конвергентное сходство в очертаниях перегородочных линий аммоноидей и наутилоидей

а — *Manticoceras sinuosum* (Holl), верхний девон (по: Богословский, 1969); б — *Pseudonautilus geintzi* (Oppel), верхняя юра (по: Жуммел, 1956)

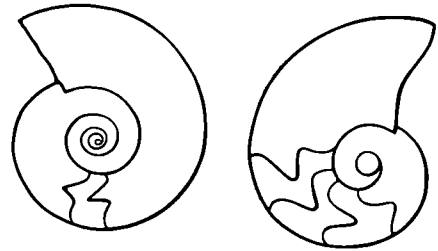


Рис. 4

Рис. 4. Внешнее сходство раковин

а — *Kosmoclymenia undulata* (Münst.), верхний девон (по: Treatise..., 1957); б — *Clymenonautilus ehrlichi* (Mojs.), триас (по: Treatise..., 1964)

даже некоторое упрощение перегородочной линии. Раковина у большинства климений эволютная, хотя известны и инволютные формы.

По-видимому, можно говорить о конвергентном развитии климений и тарфицератид (притом гетерохронном). Ряд климений имел такую же эволютную раковину со скульптурой из поперечных ребер, как и некоторые тарфицератиды. Более того, у сходных по форме раковин тарфицератид и климений был дорсальный сифон (у тарфицератид известны формы и с другим положением сифона, но у клименияподобных он был дорсальный).

У подавляющего числа наутилоидей раковина имеет 2,5—3,5 оборота. У тарфицератид их могло быть до 6 (Treatise..., 1964, с. 307), т.е. в этом они несколько приближались к аммоноидеям. В качестве примера наибольшего внешнего сходства в строении раковин можно указать *Discoceras* из семейства трохолитид (отряд

тарфицератид) и *Progonioclymenia*, *Glatziella*, *Platyclymenia*, *Soliclymenia* из климений (Богословский, 1981).

Среди наутилоидей внимание исследователей всегда привлекало триасовое семейство *Clydonautilidae*. У его более древних представителей перегородочная линия типично наутилусовая, с вентральным седлом и широкой, не очень глубокой латеральной лопастью (рис. 5). У других появляется то более, то менее глубокая вентральная лопасть, а латеральная становится глубокой и резко асимметричной. От клидонаутилид возникает монотипическое семейство *Gonionautilidae* с единственным родом *Gonionautilus*, имевшим сильно расчлененную перегородочную линию. Вентральная лопасть подразделяется высоким седлом на две ветви (оказавшиеся на латеральной стороне), очень хорошо развита латеральная лопасть (сходная по форме с таковой клидонаутилуса), глубокая дорсальная

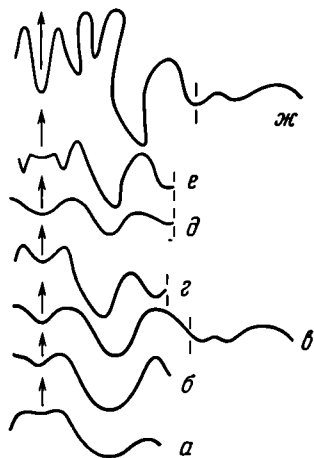


Рис. 5. Перегородочные линии представителей *Clydonautilidae* и *Siberionautilidae*

а — *Styrionautilus discodalis* (Welter), б — *Styrionautilus zauperi* (Hauer); в — *Proclydonautilus kiparisovae* Popow; г — *Cosmonautilus dilleri* Hyatt et Smith; д — *Callaionautilus turgidus* Kieslinger; е — *Clydonautilus noricus* (Mojs.); ж — *Siberionautilus multilobatus* Popow; все из триаса (Основы палеонтологии, 1962)

лопасть также подразделена на две (Основы палеонтологии, 1962, с. 143). По форме раковины и типу строения перегородочной линии клидонаутилус и гонионаутилус довольно сильно напоминают некоторых девонских аммоноидей. Точную модель среди гониатитов указать нельзя, но наиболее близким к клидонаутилусу оказывается *Præglyphiosegas pseudosphæricum* (Frech) из фамена (Основы палеонтологии, 1962, с. 364, рис. 131, в). У этой формы очень хорошо выражены боковые зубцы вентральной лопасти, как и у клидонаутилуса. Полное совпадение невозможно — у гониатита имеется очень отчетливая некальная лопасть, отсутствующая у наутилоида. Вершиной сложности перегородочных линий у наутилоидей является линия *Siberionautilus*, известного из верхнего триаса Сибири и родственно связанного с клидонаутилидами. Вентральная лопасть подразделена на несколько глубоких пальцеобразных лопастей. На этом примере хорошо видно, что конвергенция началась не с начала существования ветви или, иначе говоря, сама ветвь появилась не в силу конвергенции, не внезапно, но потом именно конвергентный путь развития резко обособил эту группу от всех остальных.

Из поздней юры—раннего мела хорошо известно семейство *Pseudonautilidae* (Шиманский, 1975). Характернейшей особенностью его родов следует считать наличие глубокой латеральной лопасти, иногда округлой, иногда заостренной. У большинства имеется также вентральная лопасть, форма которой меняется от широкой и довольно мелкой у *Pseudoganides* до узкой и глубокой у *Pseudonautilus*. Филогенетические связи родов не вполне ясны. Можно предположить, что *Pseudonautilus* и *Aulaconautilus* произошли от *Pseudaganides*. Если это так, то, как и в семействе клидонаутилид, мы видим постепенный процесс образования в

эволюции перегородочной линии, напоминающей аммонитовую. Наибольшее сходство имеется у линии *Pseudonautilus* и *Manticoceras* из агониатитов (см. рис. 3).

У палеогеновой *Aturia* перегородочная линия практически тождественна таковой некоторых климений (см. рис. 2, м). Атурию сближает с климениями также и положение сифона, прилегающего к дорсальной стороне. Правда, по форме раковины эти группы различаются: у климений, которых в этих особенностях копирует атурия, она эволютная, а у атурии — инволютная. *Aturia* происходит от *Aturoidea*, имевшей такую же перегородочную линию, но некраевой сифон. *Aturoidea* принадлежит семейству *Hercoglossidae*, включающему несколько родов и известному от юры до палеогена. У более древних родов (*Simonia*) перегородочная линия достаточно типичная для большинства мезозойских наутилоидей — с невысоким вентральным седлом и широкой латеральной лопастью, то мелкой, то более глубокой (см. рис. 2). Далее происходит углубление латеральной лопасти, все еще сохраняющей большую ширину (*Hercoglossa*, *Deltoidonautilus*, *Teicheptia*), и только у двух родов (*Pseudaturia*, *Aturoidea*) она становится узкой язычковидной. От последнего рода и наследует эту особенность атурия, отличающаяся от своего предка фактически только положением сифона и очень длинными перегородочными трубками, неизвестными больше ни у одного из родов отряда *Nautilida*. Столь существенные особенности строения раковины атурии позволили выделить ее в особое семейство *Aturiidae* и даже надсемейство *Aturiaceae* (Основы палеонтологии, 1962; Шиманский, 1975).

Интересно, что длинные перегородочные трубки известны у других групп головоногих моллюсков, находящихся в очень отдаленном родстве с атурией. В частности, длинные трубки характерны для многих представителей эндоцератидей из ордовика и современной спираулы. Совершенно ясно, что в данном случае мы имеем дело еще с примерами конвергенции.

Мы не будем рассматривать вопрос о конвергентном развитии у головоногих, имеющих прямую наружную раковину (ортоцератиды, псевдортоцератиды, актиноцератиды и эндоцератиды), так как при современном уровне знаний анализ этих форм на предмет выявления случаев конвергенции даст очень мало. Прямая форма раковины, характерная для большинства представителей этих групп, вероятнее всего, сохранилась у них от предков — отряда эллесмероцератид.

Исключительно интересно было бы выяснить возможность конвергентного развития сифонных аппаратов, являющихся основной особенностью, используемой при классификации этих групп. Однако здесь возникает несколько затруднений. Во-первых, они не всегда хорошо сохраняются, во-вторых, у большинства родов пока не удалось установить полностью развитие сифонного аппарата в процессе онтогенеза. А именно это и необходимо для возможности утверждения, что сходство в строении сифона отражает не родственные связи, а является результатом конвергенции.

Подводя итог всему сказанному, приходится сделать вывод, что конвергенция в строении скелета у наутилоидей и аммоноидей была развита очень сильно, что заставляет соблюдать большую осторожность при выяснении родственных связей отдельных групп. В процессе эволюции разных ветвей отдельные особенности строения раковины могли копироваться неоднократно — как в близких группах, так и в весьма далеких. Чаще результатом такого копирования было появление отдельных родов, редко семейств и исключительно редко отрядов.

В процессе эволюции головоногих моллюсков основные изменения происходили, следует думать, в строении мягкого тела. Поэтому при различных систематических и филогенетических исследованиях исключительно важен тщательный морфофункциональный анализ имеющегося в руках палеонтолога материала, анализ, позволяющий лучше понять особенности и пути эволюции разных групп.

В заключение хотелось бы остановиться еще на одной проблеме. Как выше было сказано, конвергенция у головоногих проявлялась в разных формах с

раннего палеозоя до палеогена. Она могла совпадать по времени в разных группах или не совпадать. Однако имеются отрезки времени, когда появление конвергентных форм и даже групп шло более ускоренным темпом. Как правило, это время, предшествующее сильному вымиранию органического мира. Наиболее известные вымирания произошли в конце девона, конце перми, конце триаса и конце мела. О причинах этих событий, довольно часто называемых катастрофами, единого мнения нет. Одни авторы полагают, что такие вымирания были результатом сложной комбинации различных причин земного происхождения (трансгрессии и регрессии, изменение климата, вулканизм, нарушение коэволюционных связей и т.д.), другие отстаивают главенствующую роль внеземных причин (падение очень крупных метеоритов, резко изменяющих условия существования на Земле, встречу с кометами и т.д.). Нет необходимости рассматривать эти теории подробно, поскольку этому вопросу посвящена большая литература. Кроме того, в последнее время увидела свет интересная книга "Катастрофы и история Земли" (1986), в которой отражены разные точки зрения.

Мы хотели лишь остановиться на проблеме усиления конвергенции у наружно-раковинных головоногих в моменты, предшествующие массовым вымираниям. Действительно, отряд климений возникает в позднем девоне и в конце периода вымирает. Семейство клидонаутилид (и близкие к нему формы) возникает в позднем триасе и быстро вымирает. Тогда же появляются гетероморфы среди цератитов. В конце юры появились псевдонаутилиды. Рубеж юры и мела не числится в списках "катастрофических", но фактически в это время в ряде групп животного мира произошли весьма значительные перемены. Во второй половине мелового периода значительную роль среди аммоноидей играют гетероморфы, возникшие параллельно в двух отрядах (литоцератидах и аммонитидах). К концу периода число таксонов аммоноидей начинает резко уменьшаться, и в маастрихте они вымирают полностью. С кампана среди наутилоидей появляется *Aturoidea*, у которой перегородочная линия "копирует" линию некоторых климений (см. рис. 2, и, к).

Создается впечатление, что в указанные отрезки времени возникала ситуация "напряженности" в биосфере, когда разные группы приспосабливались к изменяющимся условиям жизни, возможно не всегда благоприятным. Появление "подражателей" безусловно говорит о еще большей пластичности организмов, о способности групп к быстрой радиации. Теоретически нельзя, конечно, исключить усиленной радиации и в благоприятных условиях существования, но вымирание, следующее за такой вспышкой формообразования, причем в разных группах, говорит скорее в пользу "напряженности".

В связи с этим хочется высказать пожелание, чтобы специалисты по другим группам также рассмотрели проблему конвергенции в изучаемых ими филумах с этой точки зрения.

ЛИТЕРАТУРА

- Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. 1986.
Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. 1. Агоннатиты. М.: Наука, 1969. 341 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 124).
Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. 2. Гоннатиты. М.: Наука, 1971. 228 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 127).
Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. 3. Климении. М.: Наука, 1981. 123 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 191).
Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. 471 с.
Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. 285 с.
Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 437 с.
Палеонтологический словарь. М.: Наука, 1965. 615 с.
Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 350 с.
Шиманский В.Н. Меловые наутилоидеи. М.: Наука, 1975. 208 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 150).

- Шиманский В.Н. Наутилида. М.: Наука. 1979. 67 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 170).
- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 175 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 90).
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк. 1976. 335 с.
- Kittel V. Posttriassic nautilid genera // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. 1956. Vol. 114, № 7. P. 324—494.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Mollusca 4. Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kansas press, 1957. 480 p.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt K. Mollusca 3. Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kansas press, 1967. 519 p.

УДК 564.53

Л.А. Догужаева

АНАЛИЗ РОСТА РАКОВИНЫ АММОНОИДЕЙ

Исследования, проводимые в области биоритмологии, изучающей циклические процессы на всех уровнях организации живой природы (от молекулярного до уровня экологической системы), показали, что ритмическая активность является универсальным свойством живой материи. Ритмика биологических процессов генно запрограммирована, но находится под влиянием ритмических процессов внешней среды, суточные изменения освещенности, влажности, давления, интенсивности магнитного и электрического полей, космического излучения которой привели к созданию "биологических часов" (Алякринский, 1979; Биологические ритмы, 1984).

Изучение ритмики некоторых биологических процессов возможно и по скелетным остаткам вымерших животных, если они несут повторяющиеся морфологические элементы (регистрирующие структуры). У аммоноидей в качестве регистрирующих структур используются кольца роста и септы. Предлагаемая статья содержит новые результаты начатых ранее исследований ритмики секреторной активности аммоноидей (Doguzhaeva, 1982). Большое внимание в ней уделено вопросу взаимосвязи двух секреторных процессов: строительства самой раковинной трубки и секретиции септ, который, как оказалось, понимается разными исследователями неодинаково. В основу статьи положены материалы доклада, прочитанного на 27-й сессии Международного геологического конгресса (Догужаева, 1984).

Исследования продолжительности жизненного цикла, длительности секретиции раковины, цикличности образования камер и других, связанных с перечисленными, вопросов биологии наутилуса (Denton, Gilpin-Brown, 1966; Collins et al., 1978, 1980; Chamberlain, 1981; Cochram et al., 1981; Ward et al., 1985) стимулируют развитие аналогичных аспектов изучения аммоноидей. Однако результаты изучения наутилуса могут быть экстраполированы на аммоноидей лишь с соответствующими коррективами, так как развитие этих головоногих, несмотря на наружное положение раковины у обоих, вероятно, шло по разным эволюционным направлениям и отличалось своей стратегией (Zeiss, 1969; Журавлева, 1972).

Согласно представлениям Ф.А. Журавлевой (1972), аммоноидеи вместе с ортоцератидами, бактритоидеями, аскоцератидами и колеоидеями представляли одну эволюционную ветвь, а наутилиды с плектроноцератидами, дискосоридами, онкоцератидами и тарфициратидами — другую. Судя по современным головным моллюскам, стратегические различия у представителей двух отмеченных направлений затрагивали ритмику и скорость как роста моллюсков, так и секретиции их скелетных образований. Так, наутилусы растут медленно и долго и живут более

20 лет (Saunders, 1983), в то время как большинство колеоидей являются быстро растущими животными с жизненным циклом в 1—2, 4—5 лет (Clarke, 1970; Несяс, 1970, 1982; Ariz, 1985). Например, некоторые гигантские кальмары на первом году жизни растут так быстро, что к концу этого года уже весят 25—28 кг, имея длину мантии до 80 см (Ehrhardt et al., 1983). У наутилуса, несмотря на его суточные вертикальные миграции (Ward et al., 1984), существование которых некоторое время отрицалось (Cochram et al., 1981), не установлена цикличность образования раковины. У него отсутствуют постоянные периоды образования колец роста и камер: каждое кольцо роста секретируется в течение нескольких суток, а продолжительность возведения камер изменяется от 23 до 132 суток (Cochram et al., 1981; Saunders, 1983).

Напротив, суточная (циркадианная) ритмика секреторной активности выявлена у некоторых представителей колеоидей. Так, статолиты (элементы органа равновесия) кальмаров растут в соответствии с суточной ритмикой (Kristensen, 1980; Radtke, 1985; Архипкин, Мурзов, 1986). Концентрические кольца статолитов, являющиеся суточными приростами, используются для определения индивидуального возраста особей (Dawe et al., 1984). Некоторые сепии имеют суточную ритмику образования сепиона (Choe, 1963). Определенная цикличность строения наблюдается в клювах и гладиусе кальмаров (Clarke, 1965; Бизиков, 1987). Изучение скорости роста раковины и ее прочности у силурийских ортоцератид, основанное на анализе колец роста и расположения септ, позволило предположить, что они как по темпам роста, так и по глубинам обитания имели большее сходство с современными крупными хищными колеоидеями, чем с наутилусом (Hewitt, 1984). Они строили раковины со средней скоростью 100 мм/год, т.е. более чем в два раза превышающей скорость роста раковины у наутилуса (Hewitt, 1984). За один год наутилус надстраивает раковину лишь на 43—44 мм (Saunders, 1983).

Известные данные о ритмике секреции раковины аммоноидей позволяют предполагать, что и аммоноидеи в отношении ритмики роста имели большее сходство с колеоидеями, чем с наутилусом. Л. Спат (Spath, 1919) высказал предположение, что факторы внешней среды могли изменить скорость роста раковины аммоноидей, но не его ритмику (по: Currie, 1942). Затем, Э. Кэрри (Currie, 1942) установила, что изменение некоторых параметров раковины *Promicroceras marstonense* сопровождается учащением перегородок. У. Байер (Bayer, 1977), анализируя расположение септ, пришел к заключению, что оно контролировалось внутренними часами. Л.А. Догужаева (Doguzhaeva, 1982) с помощью кривых роста показала, что у некоторых аммоноидей четко выражен ритмичный рост раковины, при котором приросты раковинной трубки (кольца роста) ритмично увеличивались и сокращались, а число приростов за время образования одной камеры имело небольшой разброс и могло рассматриваться как постоянная величина. У *Protocylindrella dubia* минимально узкие кольца повторялись с интервалом в 13—17, а у *Euphyloceras velledae* — 11—14 колец. С этими величинами соизмеримо число колец роста, образованных за время строительства одной камеры.

На основании указанных фактов было принято предположение (Иванов, 1971) о постоянном, вероятно двухнедельном, периоде образования камер у аммоноидей (Doguzhaeva, 1982; Догужаева, 1984). Позже на внутренней поверхности раковины позднемелового аммонита *Paravascoceras* были описаны полосы, повторяющие очертания лопастей лопастной линии (Zaborski, 1986). Они располагались примерно по 14 в каждой камере и интерпретировались как следы перемещения тела к месту очередной септы. Судя по числу этих полос, аммонит перемещал свое тело от построенной септы к следующей, которую предстояло построить, дискретно, примерно за 14 "шагов", причем каждое перемещение сопровождалось прикреплением мускулатуры септообразующего отдела мантии в области лопасти к стенке раковины. Примерное постоянство этих полос между двумя соседними септами свидетельствует в пользу определенной периодичности септообразования у

аммоноидей. Предположение о постоянной ритмике секреции септ нашло подтверждение благодаря исследованиям расположения септ, а также ребер у раннеюрских аммонитин (Dommergues, 1988).

Одним из основных в проблеме периодичности роста раковины аммоноидей является вопрос о наличии взаимосвязи двух секреторных процессов, а именно надстраивания раковинной трубки и образования септ. Она предполагается одними исследователями (Spath, 1919; Currie, 1942; Bayer, 1977; Doguzhaeva, 1982; Chesca, 1987; Dommergues, 1988) и отрицается другими (Landman, 1984). Взгляды последнего базируются на том, что современный наутилус, у которого рассматриваемая коррелятивная связь не обнаружена (Saunders, Ward, 1979), является лучшим современным аналогом аммоноидей при изучении образования раковины.

Филогенетические закономерности в изменении расположения септ у аммоноидей впервые установил И.В. Кванталиани (1984). На основании анализа септограмм, построенных им для 18 позднеюрских и раннемеловых родов, он сделал заключение о том, что эволюция септальной системы у аммонитов была направлена от малосептального к многосептальному типу.

А. Чека (Chesca, 1987), анализируя кривые онтогенетических изменений межреберных и межсептальных углов оксфордских аммонитов, пришел к заключению, что те формы, у которых не наблюдались периодические изменения расположения септ, секретировались с постоянной скоростью, в то время как формы с периодическими изменениями в расположении септ росли с периодически меняющейся скоростью.

Временная организация секреторной активности аммоноидей, т.е. периодичность и скорость роста раковины, а также взаимосвязь двух указанных выше секреторных процессов могут быть, вероятно, выявлены с помощью изучения (1) колец роста, (2) следов перемещения тела к месту новой септы и (3) закономерностей расположения септ. Представляется, что рассматриваемый вопрос о коррелятивной связи секреции раковинной трубки и септ может иметь утвердительный ответ, если, например, будет показано, что уменьшения прироста длины раковинной трубки сопровождалось образованием укороченных камер. Одной из причин случайных замедлений роста раковины в длину могли быть прижизненные повреждения и их залечивания (табл. I, фиг. 1, 2). В этом случае уменьшение прироста длины раковины могло быть связано с секрецией дополнительного карбонатного материала, предназначенного для залечивания поврежденного участка. Укороченные камеры, если таковые имелись, построенные во время ремонта раковины, должны быть удалены от места повреждения на длину жилой камеры в сторону протоконха. Действительно, частые повреждения раковин у *Kosmoceras* sp., *K. jason* (Reinecke), *Sigaloceras enodatum* (Nikitin) сопровождалось укороченными камерами, отстоящими от них на 3/4 оборота, т.е. на длину жилой камеры, в сторону протоконха. Так как стенка раковины надстраивалась в области устья, а септы секретировались расположенным сзади септообразующим эпителием, можно предположить, что именно залечивание повреждений служило причиной образования этих укороченных камер (Друщиц и др., 1977). В качестве предполагаемых причин повторных замедлений роста в длину раковин, запечатленных в морфологии самих раковин, в статье рассматривается строительство таких неоднократно повторяющихся структур, как валики, пережимы, уши и воротнички.

С помощью кривых онтогенетических изменений высоты камер, или септограмм, проследим, сопровождаются ли эти образования укороченными камерами.

СЕПТОГРАММЫ

Септограммы построены по замерам высоты последовательно расположенных камер, начиная — там, где это было возможно, — с первой. Высота камер замерялась вдоль вентральной стороны. В раковинах с повторяющимися образованиями стенки подсчитывалось число этих образований, а на их септограммах —

число укороченных камер. Принималось, что критерием одновременности строительства камеры и рассматриваемого элемента раковины является их удаленность друг от друга на длину жилой камеры. Длина жилой камеры аммонителлы измерялась углом между просептой и первичным пережимом. В онтогенезе относительная длина жилой камеры постепенно изменяется: удлиняется у одних и укорачивается у других родов. Например, у *Proarcestes* sp. из среднеанзийских отложений Северо-Западного Кавказа жилая камера у аммонителлы занимает один оборот, а на поздних стадиях развития, например на восьмом обороте, — 1,25 оборота (табл. I, фиг. 3) и больше. У *Phyllocladiscites acheshbokensis* Shev. из того же местонахождения длина жилой камеры аммонителлы примерно 330° , а в раковине с девятью оборотами она равна 360° (Doguzhaeva, Mutvei, 1986). Напротив, у *Aconeceras trautscholdi* Sinz. из аптских отложений Ульяновского Поволжья аммонителла имеет жилую камеру в 270° — 360° , а у взрослого животного с раковинной в шесть-семь оборотов она укорачивается до 180° . Следует отметить, что у наутилуса укорачивание тела и живой камеры является одним из признаков особи, достигшей полного развития (Collins et. al., 1978). Удлинения относительных размеров тела в онтогенетическом развитии у него не происходит.

Септограммы построены для 24 раковин 13 родов аммонитов разного возраста и систематического положения: *Neoglyphioceras abramovi* Popow (визе, 2 экз.), *Agathiceras uralicum* (Karр.) (артинский ярус, 1 экз.), *Proarcestes* sp. (анизий, 2 экз.), *Eurystomiceras polychelictum* Bockh (байос, 1 экз.), *Holcophylloceras zignodianum* Orb. (байос, 1 экз.), *Elatmites mutatus* (Traut.) (келловой, 4 экз.), *Chelonicerас* sp. (апт, 2 экз.), *Diadochoceras* sp. (апт, 1 экз.), *Melchiorites* sp. (апт, 2 экз.), *Parahoplites* sp. (апт, 1 экз.), *Tetragonites duvalianus* Orb. (апт, 2 экз.), *Beudanticeras newtoni* Casey (альб, 3 экз.), *Gaudrycerас striatum* Jimbo (турон—сантон, 2 экз.). Кроме того, были использованы 28 септограмм, опубликованных ранее (Друщиц, Догужаева, 1981; Михайлова, Догужаева, 1985). С помощью некоторых из них проследим намечающиеся закономерности в расположении септ.

1. *Elatmites mutatus*, экз. № 3871/66, 74, 78. Микроконхи, отличающиеся наличием ушек (экз. № 3871/66), характеризуются более быстрым по сравнению с макроконхами увеличением высоты камер и уменьшенным на один числом оборотов (рис. 1). Эти отличия, возможно, связаны с более быстрым ростом микроконхов.

2. *Holcophylloceras zignodianum*, экз. № 3871/39. На седьмом обороте имеется шесть ушек; через 270° к протоконху (длина жилой камеры) на обороте (от 4-й до 20-й септы) расположены шесть укороченных камер (рис. 2). Образование ушек, возможно, вызывало замедление роста раковины в длину, что и отразилось на высоте одновременно с ними образованных камер.

3. *Eurystomiceras polychelictum*, экз. № 3871/31. На последнем обороте насчитывается пять воротничков, а через 270° (длина жилой камеры) к протоконху на обороте расположены 13 камер и шесть из них укороченные. На двух последних оборотах насчитывается восемь (десять) воротничков, а через 270° в сторону протоконха на двух оборотах насчитывается 25 камер и 11 из них укороченные (рис. 3). Образование воротничков, вероятно, также замедляло надстраивание в длину раковинной трубки.

4. *Tetragonites duvalianus*, экз. № 3871/69. В раковине из семи оборотов насчитывается примерно равное число валиков и укороченных камер: 29—30 валиков и 29 укороченных камер (рис. 4, в).

5. *Neoglyphioceras abramovi*, экз. № 3871/40. В раковине из десяти оборотов насчитывается 24—25 валиков и 41 укороченная камера. У экз. № 3871/40 на десяти оборотах располагаются 23 (28) валиков и 37 укороченных камер. Это соотношение можно проинтерпретировать следующим образом: образование валиков сопровождалось строительством укороченных камер, но наряду с этой существовали другие причины строительства низких камер, поэтому их больше, чем валиков (рис. 4, е).

6. *Chelonicerас* sp., экз. № 3871/67. Для этого рода характерно чередование

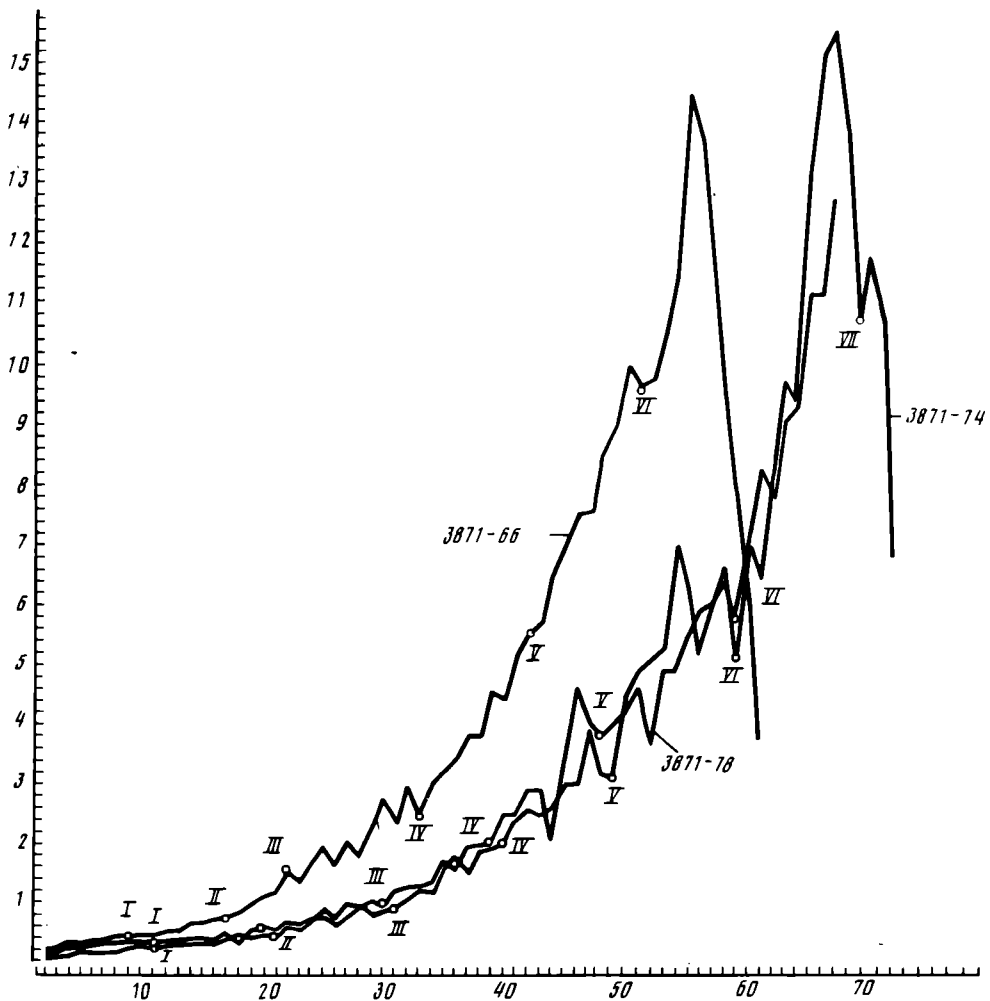


Рис. 1. Септограммы *Elatmites mutatus*, демонстрирующие разные темпы увеличения высоты камер у микро- (экз. N 3871/66) и макроконков (экз. N 3871/74, 78); р. Ока, с. Елатьяма; келловей

По оси абсцисс — порядковые номера камер, по оси ординат — высота камер в мм, римскими цифрами обозначены концы соответствующих оборотов раковины

грубых и тонких ребер. На четвертом обороте насчитывается шесть грубых ребер, а на предыдущем — семь укороченных камер (длина жилой камеры примерно равна 270—300°). На пятом обороте — восемь грубых ребер, а на предыдущем — семь-девять низких камер. Образование грубых ребер, по-видимому, происходило во время замедленного роста раковины в длину и сопровождалось строительством низких камер (рис. 5).

7. *Gaudryceras striatum*, экз. № 3871/8. На втором обороте насчитывается три валика, а на предыдущем — три укороченные камеры (длина жилой камеры примерно равна одному обороту). На четвертом — три валика, а на предыдущем, третьем — три низкие камеры. На пятом — четыре валика, а на четвертом — пять укороченных камер. На шестом — четыре валика, а на пятом — четыре низкие камеры (рис. 4, г). У второго экземпляра этого же вида сохраняется близкое соотношение числа валиков и укороченных камер. Образование валиков, по-видимому,

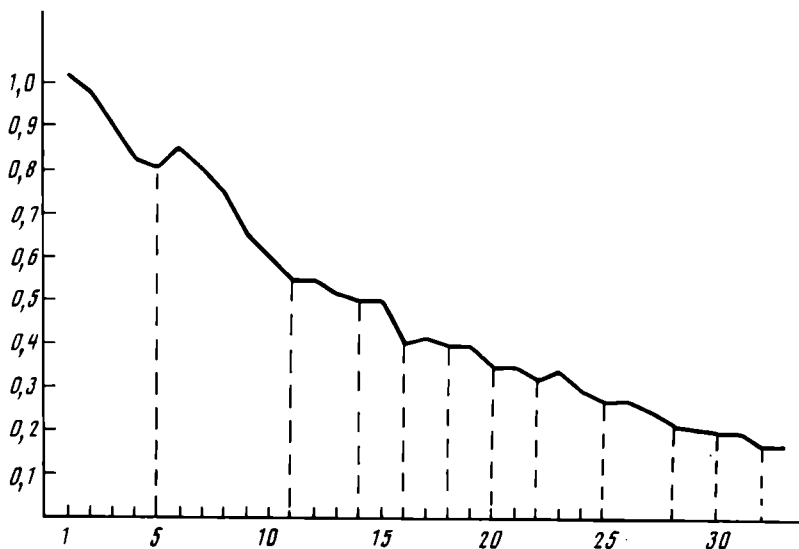


Рис. 2. Часть септограммы шестого и примыкающих частей пятого и седьмого оборотов *Nalaeoceras zigodiatum* (нумерация септ начинается от последней), экз. N 3871/39; Дагестан; байос
Объяснения см. рис. 1

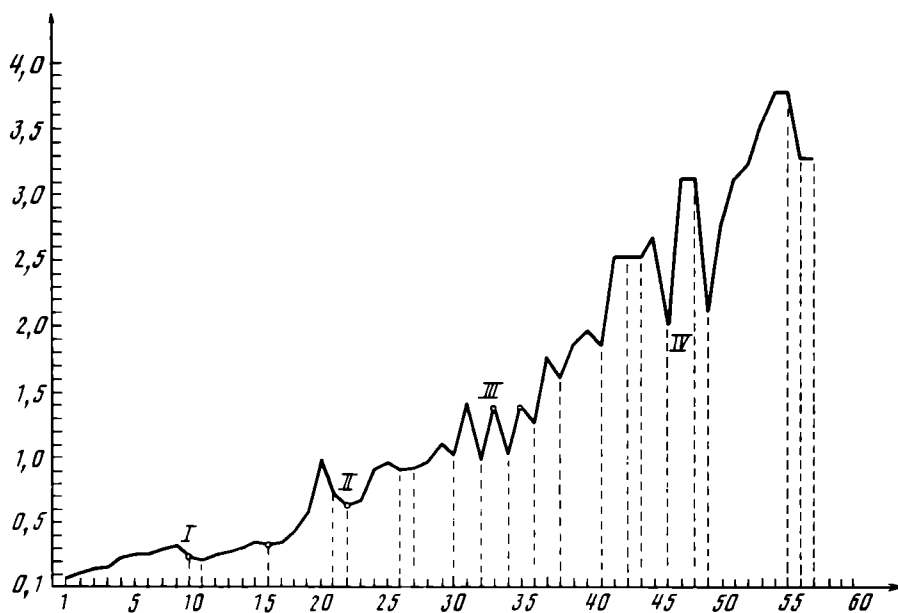


Рис. 3. Часть септограммы третьего-четвертого оборотов у *Eurystomiceras polichelictum*, экз. N 3871/31; Дагестан; байос
Объяснения см. рис. 1

также сопровождалось замедлением роста раковинной трубки в длину и строительством низких камер.

8. *Diadochoceras* sp., экз. № 3871/62. Раковина ребристая. На пяти оборотах расположено 80 камер, 38 из них укороченные. Кривая онтогенетического изменения высоты камер пилообразная (рис. 6, а). Ее форма, возможно, отражает

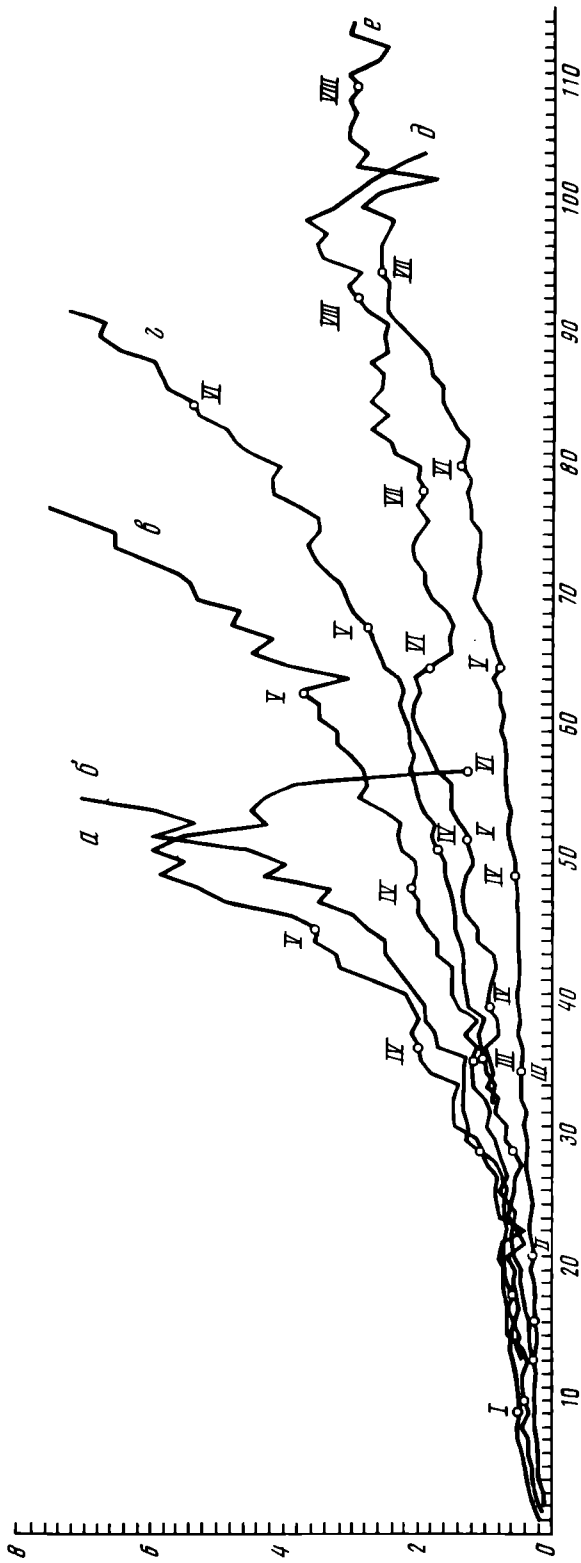


Рис. 4. Септограммы: а — *Cosmoseras* sp., экз. N 3871/42; ПНР, с. Луков; келловей; б — *Raparborolites* sp., экз. N 3871/73; Кавказ, р. Хокодзь; алт.; в — *Tetragonites divalipanus*, экз. N 3871/69; Кавказ, р. Хокодзь; алт.; г — *Gauduceras striatum*, экз. N 3871/8; о-в Сахалин, р. Найба; турон—кампан; д — *Proarcesites* sp., экз. N 3871/40; Кавказ, р. Тхац; анзий; е — *Neoglyriosiseras abramovi*, экз. N 3871/000; Урал; анзие
Объяснения см. рис. 1

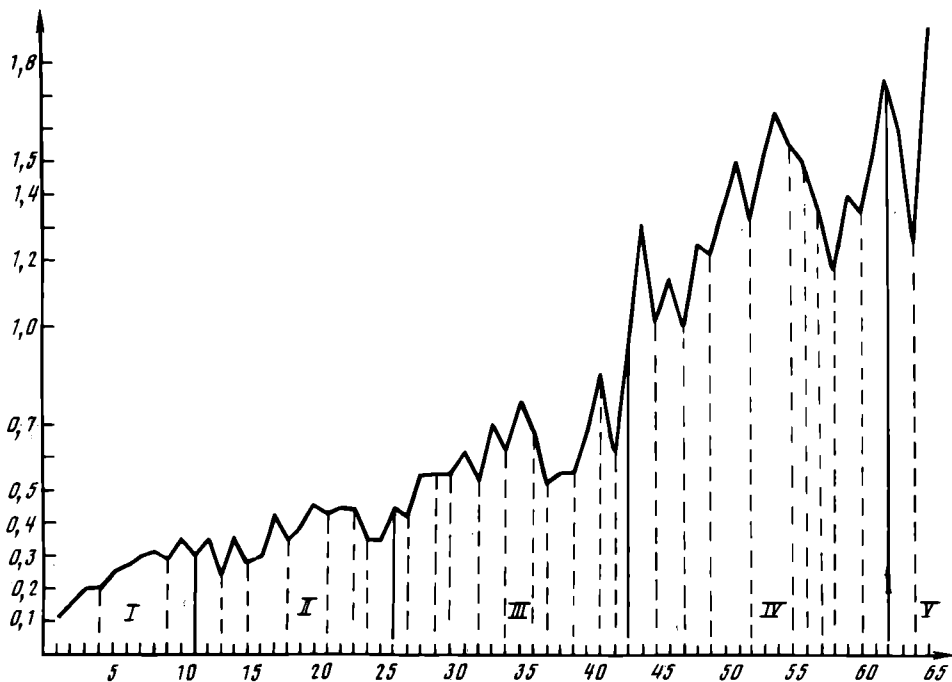


Рис. 5. Септограмма грубребристой раковины *Cheloniceras* sp., экз. N 3871/67; Кавказ, р. Хокодзь; апт

Объяснения см. рис. 1

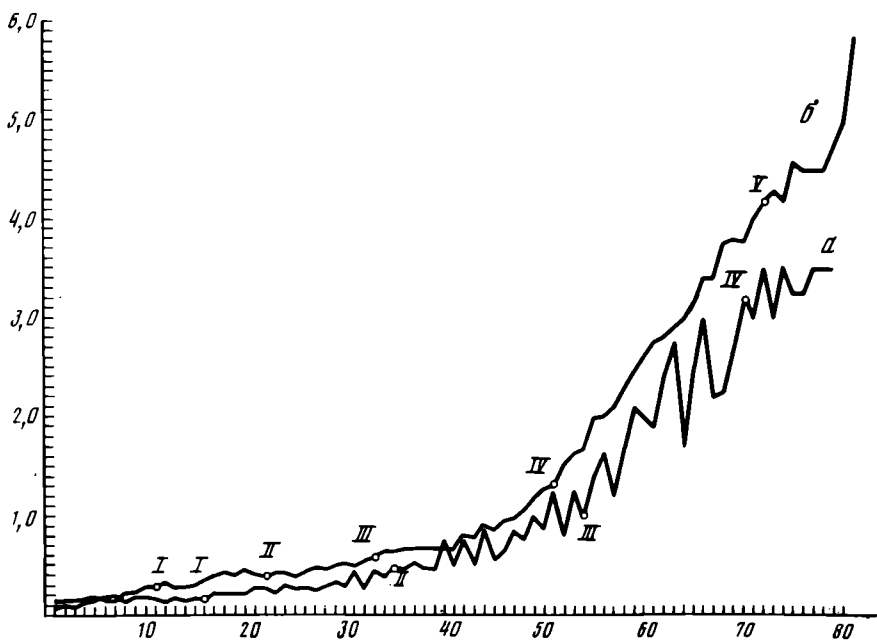


Рис. 6. Септограммы скульптурованной (а) и гладкой (б) раковин: а -- *Diadochoceras* sp., экз. N 3871/62, б — *Melchiorites* sp., экз. N 3871/2; Кавказ, р. Хокодзь; апт

Объяснения см. рис. 1

неравномерный рост раковинной трубки, многократные замедления и ускорения ее секреции.

9. *Melchiorites* sp., экз. № 3871/2. Раковина с гладкой поверхностью и немногочисленными, слабо выраженными пережимами и подстигающими их валиками. Септограмма у этого рода более плавная, чем у предыдущего, и не имеет резких перепадов (рис. 6, б). Ее форма, возможно, отражает более равномерный рост раковины.

Рассмотренные примеры демонстрируют, что укороченные камеры фиксируют в раковине замедление ее роста не только на геронгических стадиях (Makowski, 1962; Михайлова, Догужаева, 1985), но и на протяжении всего онтогенетического развития. Такие замедления, по-видимому, имели место во время образования валиков, воротничков, ушек и пережимов.

Септограммы, приведенные в статье, а также опубликованные ранее (Друщиц, Догужаева, 1981; Михайлова, Догужаева, 1985), позволяют говорить о том, что изученные роды отличаются своими септограммами (рис. 4, а—е) и, напротив, представители одного рода имеют сходные септограммы (см. рис. 3) (Михайлова, Догужаева, 1985).

ПЕРИОДИЧНОСТЬ РОСТА РАКОВИНЫ И ГЕОХРОНОМЕТРИЯ

Кривые роста раковины представляют графическую запись ширины последовательно расположенных колец роста. Среди многочисленного просмотренного материала девонские раковины, любезно предоставленные Б.И. Богословским, имели наилучшую сохранность колец роста, позволившую впервые установить синусоидальный характер кривой роста раковины аммонитов на примере *Protoxylomenia dubia* (Loew.-Less.) (Doguzhaeva, 1982). На раковинах этого аммонита была замерена ширина 120 последовательно расположенных колец, образующих четверть седьмого оборота, и 240 колец, составляющих половину шестого оборота (рис. 7, 8). Эти кривые показывают закономерное, через 13—17 колец, повторение минимально узких колец. На основании 26 подсчетов числа колец между соседними минимумами кривой вычислено среднее число колец, через которое повторяются минимально узкие кольца, равное 15,24 (Догужаева, 1984). При допущении, что каждое кольцо представляет суточный прирост раковинной трубки, минимальные приросты секретировались в среднем через каждые 15,24 сут. Регулярно повторяющиеся замедления роста раковинной трубки, возможно, были связаны с секрецией септ. По крайней мере, трудно найти другую столь регулярно повторяющуюся причину снижения темпов роста раковинной трубки. В этом случае септы секретировались с интервалом, соответствующим времени образования 15,24 колец, возможно, равным 15,24 сут. Не исключено, что это время соответствовало двум неделям, т.е. в фаменское время, когда жил исследуемый аммонит, половина лунного месяца составляла не 14 сут, а примерно 15, и весь лунный месяц включал тогда не 28, а 30,5 сут.

Лунный месяц — это период вращения Луны вокруг Земли. В фаменский век за один лунный виток Земля оборачивалась вокруг оси не 28 раз, а 30. Современный год включает 13 лунных месяцев, столько же их было, по данным Скраттона (Scrutton, 1965), и в девоне. Учитывая эти данные, продолжительность девонского года по кольцам роста аммонита *P. dubia* может быть оценена в 396 сут. (Догужаева, 1984). Эта оценка соответствует продолжительности девонского года, вычисленной по кольцам роста у кораллов (Wells, 1963; Scrutton, 1965) и на основании теории замедления вращения Земли (Монин, 1977).

Сопоставление числа колец роста и одновременно с ними образованных камер, так же как и анализ септограмм, приведенный выше, свидетельствует о существовании корреляции между секрецией раковинной трубки и образованием септ (Doguzhaeva, 1982; Догужаева, 1984).

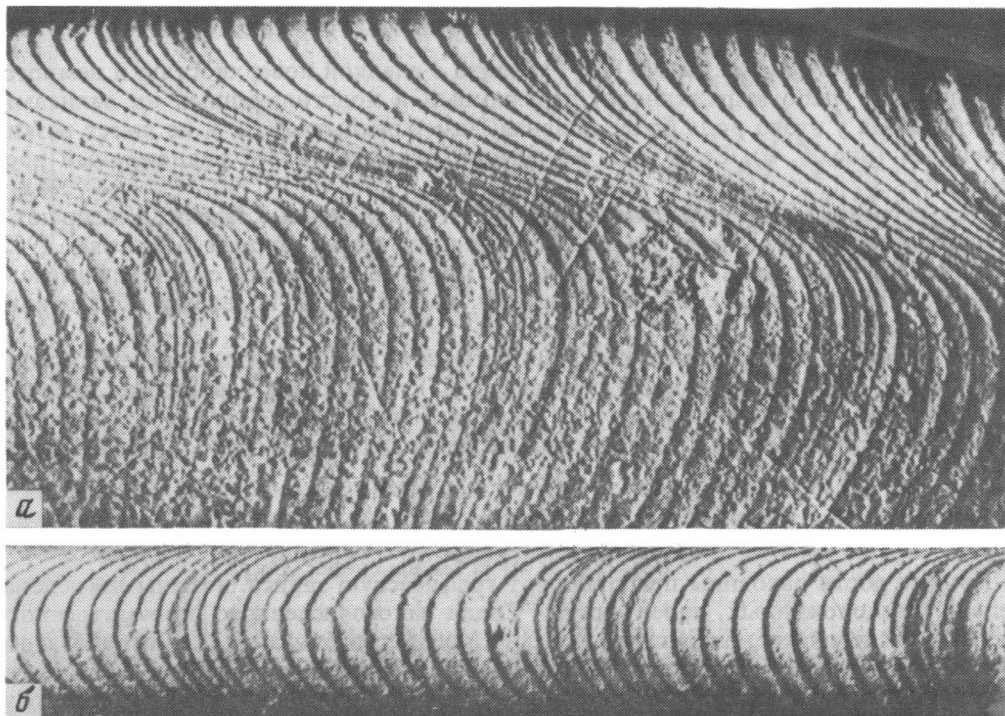


Рис. 7. Кольца роста на латеральной (а) и вентральной (б) сторонах раковины у девонского аммонита *Protoxylomenia dubia* (по: Doguzhaeva, 1982).

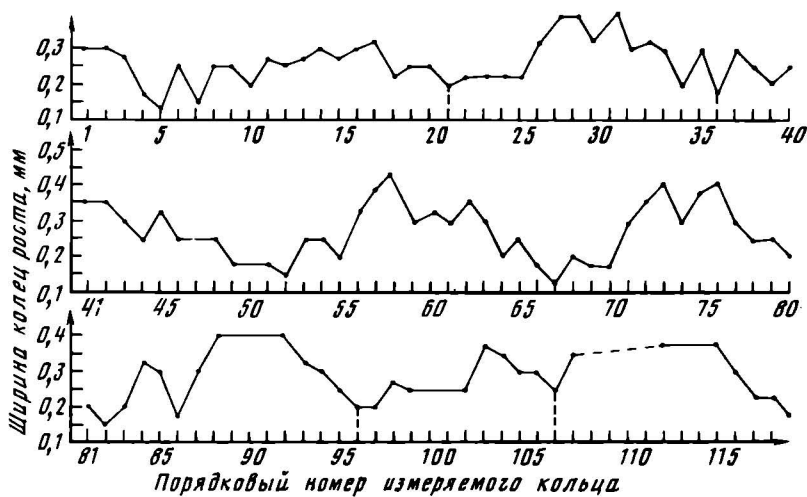


Рис. 8. Кривая роста раковины *Protoxylomenia dubia*, изображенной на рис. 7 (по: Doguzhaeva, 1982)

По оси абсцисс — порядковые номера колец роста, по оси ординат — ширина колец роста в мм

В основе временных интерпретаций роста раковины аммоноидей лежат предположения о суточном периоде образования колец роста и постоянном периоде образования камер. И хотя явно несоответствие этих предположений процессу роста раковины наutilusа, однако пока не известны никакие морфологические черты аммоноидей, которые могли бы их опровергнуть.

Кривые роста раковины (рис. 8, 9) отражают периодические изменения скорости секреции раковинной трубки. При постоянном периоде образования камер высота камер определяется приростом раковины за период их образования. Септограммы, следовательно, дают некоторое представление об изменении скорости роста в онтогенезе. Изученные роды отличаются друг от друга своими септограммами в большей или меньшей степени. В качестве примера рассмотрим две резко отличающиеся кривые: триасового аммонита *Proarcestes* sp. (см. рис. 4, д) и юрского *Elatmites mutatus* (см. рис. 1). Первый аммонит имеет раковину, состоящую из многочисленных (10—11) низких инволютных оборотов (табл. I, фиг. 3), и пологую медленно возрастающую кривую, диаметр раковины из 8—10 оборотов равен лишь 25—30 мм. Судя по кривой (см. рис. 4, д), скорость роста раковины у этого аммонита сравнительно быстро увеличивалась на ранних стадиях развития, а затем, оставаясь низкой в сравнении со вторым родом, возрастала незначительно. У второго аммонита раковина состоит из 6—8 оборотов (табл. I, фиг. 4), которые, как и камеры, быстро увеличивались по высоте; диаметр раковины, состоящей из восьми оборотов, равен 65 мм. Кривая роста этого аммонита на первых оборотах пологая (см. рис. 1); затем сравнительно быстро достигает крутого пика и падает вниз у геронтических форм. Так же, по-видимому, изменялась и скорость роста раковины. Эти аммониты резко отличаются по числу камер фрагмокона. У *Proarcestes* sp. в раковине диаметром 25 мм их насчитывается 105, а у *E. mutatus* в раковине с диаметром 65 мм — лишь 60 камер. Представляется, что *Proarcestes* sp. секретировал раковину с меньшими скоростями, но в течение более продолжительного времени.

Септограммы дают некоторое, хотя весьма приблизительное и лишь общее представление об абсолютных скоростях роста раковины аммоноидей. Если предположить, что за две недели аммонит надстраивает раковину на отрезок раковинной трубки, заключенный между двумя септами, то делением последнего на продолжительность двух недель, которая в геологическом прошлом была немного больше 14 сут (Догужаева, 1986), мы получим скорость роста раковины. Эта скорость будет представлять усредненное за две недели выражение, тогда как реальные скорости изменялись в течение двух недель по синусоиде, будучи минимальными во время возведения септ и достигая максимума между строительством последних. У исследуемых аммонитов величина скорости роста изменялась в широких пределах: от 0,003—0,01 мм/сут на ранних оборотах до 0,61 мм/сут на шестом обороте у *Beudanticeras newtoni*. При строительстве седьмого оборота, например, у *Neoglyphioceras abramovi* скорость роста примерно составляла 0,08 мм/сут, у *Agathiceras uralicum* (Karp.) — 0,23 мм/сут, у *Proarcestes* sp. — 0,19 мм/сут.

Для аммонитов *Euphyllloceras velleidae* (см. рис. 9) и *Gaudryceras striatum* (см. рис. 4, з) проведено сравнение скоростей роста, вычисленных как с помощью кривых роста, так и по септограммам. Судя по ширине колец роста, у первого вида скорость роста во время строительства седьмого оборота составляла 0,3—0,7 мм/сут. Такие же оценки дает септограмма этого аммонита. У второго вида оценка ширины колец роста дает величины скорости порядка 0,15—0,30 мм/сут на седьмом обороте, а по септограммам — 0,21—0,41 мм/сут.

Для сравнения напомним, что *Nautilus belauensis* Saunders, находясь в естественных условиях, растет со скоростью 0,1 мм/сут на ранних онтогенетических стадиях, а при достижении половозрелости скорость роста снижается (Saunders,

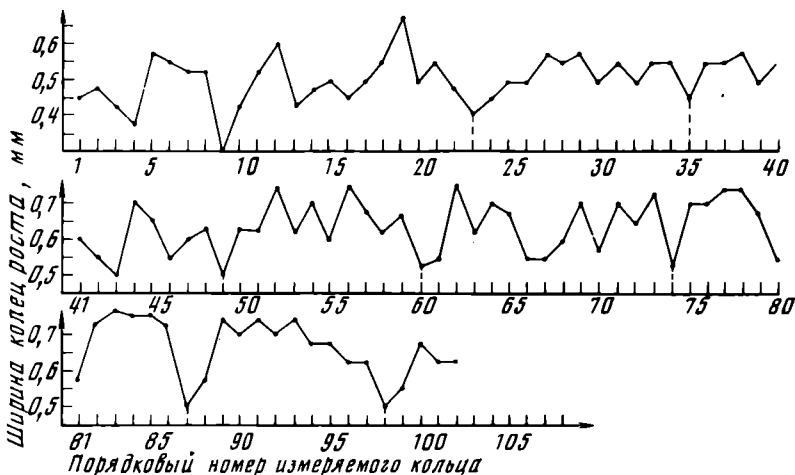


Рис. 9. Кривая роста раковины *Euphyllloceras velledae*, экз. N 3871/10; Кавказ, р. Хокодзь; апт (по: Doguzhaeva, 1982)

Объяснения см. рис. 8

1983). Наутилусы, содержащиеся в аквариумах, росли с большими скоростями, равными 0,17—0,30 мм/сут (Collins et al., 1978). Многолетние наблюдения за наутилусами показали, что полностью сформированная раковина строится ими в течение 10—15 лет. Несколько последних лет они живут, не надстраивая раковины (Saunders, 1983). По продолжительности роста раковины А.Н. Иванов (1975) среди позднемезозойских аммоноидей выделяет формы с постоянным или продолжительным ростом (мегаконхи), со средней продолжительностью роста (макроконхи) и рано прекращавшимся ростом (микроконхи). Этот вывод основан на различиях в строение жилых камер и расположение предшествующих им септ на поздних онтогенетических стадиях развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ кривых роста раковины и септограмм позволяет предполагать, что в онтогенетическом (возможно, за исключением самых ранних и самых поздних стадий) и историческом развитии аммоноидей ритмика секреции была постоянной, а скорости роста менялись. Временное допущение суточного периода образования колец роста получило некоторое подтверждение, благодаря полученной с их помощью оценке продолжительности девонского года, совпадающей с имеющимися.

В онтогенетическом развитии аммоноидей скорость роста раковины увеличивалась в разной степени неравномерно. Раковины с грубой скульптурой или воротничками, ушками, валиками и пр. росли, вероятно, особенно неравномерно. Среди аммонитов, по-видимому, существовали как формы, растущие быстро и недолго, так и те, которые росли медленно и более длительное время. Первые обладали немногочисленными быстро увеличивающимися по высоте камерами, например *Elatmites mutatus*. Раковина этого аммонита, возможно, строилась около трех лет. К группе медленно растущих аммонитов можно отнести триасового *Proarcestes* sp., у которого раковина диаметром в 3 см имеет около 100 камер.

- Алякринский Б.С.* Адаптация в аспекте биоритмологии // Проблемы временной организации живых систем. М.: Наука, 1979. С. 8—36.
- Архипкин А.И., Мурзов С.А.* Возраст и закономерности роста кальмара-дозидикуса *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae) // Ресурсы и перспективы использования кальмаров Мирового океана. М.: ВНИРО, 1986. С. 107—123.
- Бизиков В.А.* Новые данные о строении гладиуса кальмаров // Зоол. журн. 1987. Т. 66, N 2. С. 177—184.
- Биологические ритмы / Под ред. Ю.Ашоффа. М.: Мир, 1984. Т. 1. 414с.; Т. 2. 262 С.
- Догужаева Л.А.* Периодичность роста раковины и геохронометрия // Тез. докл. XXVII Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1984. Т. 1. С. 253—254.
- Догужаева Л.А.* Сколько жил аммонит? // Наука в СССР. 1986. N 3. С. 112—117.
- Друщиз В.В., Догужаева Л.А.* Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ, 1981. 240 с.
- Друщиз В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А.* Особенности внутреннего строения раковины средне-келловейских аммонитов // Палеонтол. журн. 1977. N 3. С. 16—29.
- Журавлева Ф.А.* Девонские наугилюиды. М.: Наука, 1972. 320 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 134).
- Иванов А.И.* К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих // Уч. зап. Ярослав. пед. ин-та. 1971. Вып. 87: Геология и палеонтология. С. 127—130.
- Иванов А.И.* Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконок // Там же. 1975. Вып. 142: Геология и палеонтология. С. 5—57.
- Кванталиани И.В.* Интерпретация септограмм некоторых мезозойских аммоноидей // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. N 5. С. 124—128.
- Михайлова И.А., Догужаева Л.А.* Морфогенез и система меловых гетероморфных аммоноидей // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 104—120.
- Монин А.С.* История Земли. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Несис К.Н.* Биология перуано-чилийского гигантского кальмара *Dosidicus gigas* // Океанология. 1970. Т. 10, N 1. С. 140—152.
- Несис К.Н.* Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. 358 с.
- Ariz J.* Nota sobre la edad y crecimiento del pulpo (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) del Atlantico Centro Oriental (25°N—22°N) // Simp. Intern. Areas Afloramiento mas import. Oeste Afr. (Cabo Blanco y Benguela), Barcelona, 21—25 nov., 1983. Barcelona, 1985. T. 2. P. 969—976.
- Bayer U.* Regelmechanismen im Gehäuse und Septenbau der Ammoniten // Neues. Jb. Geol. und Paläontol. 1977. Bd. 155, H. 2. S. 162—215.
- Chamberlain J.A.(Jr.)*. Hydromechanical design of fossil cephalopods // The Ammonidea. L.: Acad. press, 1981. P. 289—336.
- Checa A.* Morphogenesis in ammonites — differences linked to growth pattern // Lethaia. 1987. Vol. 20, N 2. P. 141—148.
- Choe S.* Daily age markings on the shell of cuttlefishes // Nature. 1963. Vol. 197, N 4864. P. 306—307.
- Clarke M.R.* "Growth rings" in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida: Onychoteuthidae) // Malacologica, 1965. Vol. 3. P. 287—307.
- Clarke M.R.* Growth and development of *Spirula spirula* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1970. Vol. 50. N 1. P. 54—64.
- Cochram J.K., Rye D.M., Landman N.H.* Growth rate and habitat of *Nautilus pompilius* inferred from radioactive and stable isotope studies // Paleobiology. 1981. Vol. 7, N 4. P. 469—480.
- Collins D., Westermann G.E.G., Ward P.D.* The mature *Nautilus*: its shell and buoyancy // Geol. Soc. Amer. Ann. Meet. Abstr. with Programs. Toronto, 1978. Vol. 10, N 7. P. 382.
- Collins D., Ward P.D., Westermann G.E.G.* Function of cameral water in *Nautilus* // Paleobiology. 1980. Vol. 6, N 2. P. 168—172.
- Currie E.D.* Growth stages in the ammonite *Promicroceras marstonense* Spath // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. B. 1942. Vol. 61, pt 3. P. 344—367.
- Dawe E.G., O'Dor R.K., O'Dense P.H., Hurley G.V.* Development of an ageing technique for the short-finned squid (*Illex illecebrosus*) // NAFO SCR Doc. 84/IXIIO. 1984. N 907. P. 1—24.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B.* On the buoyancy of the perly *Nautilus* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1966. Vol. 46, N 3. P. 723—759.
- Doguzhaeva L.* Rhythms of ammonoid shell secretion // Lethaia. 1982. Vol. 15, N 4. P. 385—394.
- Doguzhaeva L., Mutvei H.* Functional interpretation of inner shell layers in Triassic ceratid ammonites // Ibid. 1986. Vol. 19, N 3. P. 195—209.
- Dommergues J.-L.* Can ribs and septa provide an alternative standart for age in ammonite ontogenetic studies? // Ibid. 1988. Vol. 21, N 3. P. 243—256.
- Ehrhardt N., Jacquemin P.S., Garsia F.B., Gonzales G.D., Lopez J.M., Ortiz J.C., Solis A.N.* On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico // FAO Fish. Techn. Pap. 1983. N 231, FIRM/T231. P. 306—340.

- Hewitt R. Growth analysis of Silurian orthoconic nautiloids // *Palaeontology*. 1984. Vol. 27, pt 4. P. 671—677.
- Kristensen T.K. Periodical growth rings in cephalopod statoliths // *Dana*. 1980. Vol. 1. P. 39—51.
- Landman N.H. Ammonoid growth rhythms // *Lethaia*. 1984. Vol. 16, N 4. P. 248.
- Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites // *Palaeontol. pol.* 1962. Vol. 12. P. 1—92.
- Radtke R.L. Information incorporated in cephalopod statoliths // *Cephalopods: present and past*. Tübingen, 1985. P. 99.
- Saunders B. Natural rates of growth and longevity of *Nautilus belauensis* // *Paleobiology*. 1983. Vol. 9, N 3. P. 280—288.
- Saunders B., Ward P. Nautiloid growth and lunar dynamics // *Lethaia*. 1979. Vol. 12, N 2. P. 172.
- Scrutton C.T. Periodicity in Devonian coral growth // *Palaeontology*. 1965. Vol. 7, pt 4. P. 552—558.
- Spath L.F. Notes on ammonites // *Geol. Mag.* 1919. Vol. 56. P. 65—71.
- Ward P. Periodicity of chamber formation in chambered cephalopods: evidence from *Nautilus pompilius* // *Paleobiology*. 1985. Vol. 11, N 4. P. 438—450.
- Ward P., Carlson B., Weekly M., Brumbaugh B. Remote telemetry of daily vertical and horizontal movement of *Nautilus* in Palau // *Nature*. 1984. Vol. 309, N 5965. P. 248—250.
- Ward P., Greenwald L., Magnier Y. The chamber formation cycle in *Nautilus macromphalus* // *Paleobiology*. 1981. Vol. 7, N 4. P. 481—493.
- Wells J.W. Coral growth and geochronometry // *Nature*. 1963. Vol. 197, N 4871. P. 984—990.
- Zaborski P.M.P. Internal mould markings in a Cretaceous ammonite from Nigeria // *Palaeontology*. 1986. Vol. 29, pt 4. P. 725—738.
- Zeis A. Weichteile ectocochlealer paläozoischen Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung // *Paläontol. Ztschr.* 1969. Bd. 43, H. 1/2. S. 13—27.

УДК 564.52:551734(749.2)

Ф.А. Журавлева

НОВЫЕ ФАМЕНСКИЕ ПСЕВДОРТОЦЕРАТИДЫ ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

В фауне средне- и позднедевонских морей Южного Закавказья головоногие моллюски играли, по-видимому, немалую роль. За сравнительно короткое время геологами и палеонтологами попутно с другими группами ископаемых была собрана разнообразная по таксономическому составу коллекция цефалопод, переданная нам для изучения. В зависимости от степени сохранности далеко не все формы удалось определить до вида. Тем не менее в ряде работ автором описано около 20 видов, принадлежащих к 14 родам, восьми семействам и пяти отрядам нутилоидей, ортоцератоидей и актиноцератоидей (Балашов, Журавлева, 1962; Журавлева, 1964, 1972, 1974, 1978, 1979, 1985). Интересно отметить при этом, что в указанных отложениях не было обнаружено ни аммоноидей, ни бактриоидей.

В настоящей статье описано два новых вида рода *Parautoooceras* и четыре вида рода *Agraoceras*.

Род *Agraoceras*, как и некоторые другие представители псевдактиноцератин, из-за большого сходства с актиноцератоидеями, в особенности по форме сифона и внутрисифонных отложений, автором и некоторыми исследователями иногда перемещался из надотряда ортоцератоидей в надотряд актиноцератоидей (Барсков, 1963; Журавлева, 1972; Шиманский, 1968). Однако более тщательное изучение некоторых хорошо сохранившихся видов рода *Agraoceras* убедительно показывает, что процесс формирования внутрисифонных отложений происходил у них иным путем по сравнению с актиноцератоидеями. У актиноцератоидей, обладавших внутрисифонной сосудистой системой, известковые внутрисифонные отложения появлялись вначале в перегородочном отверстии и путем постепенного напластования росли до тех пор, пока свободной оставалась только сосудистая система вместе с периспатиумом — свободным пространством между внутренней поверхностью свободной части соединительного кольца и наружной поверхностью внутрисифонных известковых колец. Периспатиум заполнялся специальными из-

вестковыми отложениями в последнюю очередь, после того как прекращалась связь мягкого тела животного с камерой.

У псевдактиноцератин известковые внутрисифонные отложения вначале, как и у актиноцератоидей, откладывались также в перегородочном отверстии. Однако далее они продолжали накапливаться непосредственно на внутренней поверхности соединительного кольца, не оставляя периспатиума. В частности, у видов рода *Аграсега*, как видно по направлению слоев в этих отложениях, вслед за кольцами, образующимися в перегородочном отверстии, на свободной части соединительного кольца формируются еще одно или два независимых друг от друга кольца, в каждом из которых наблюдается свое направление слоев. В процессе роста эти кольца могут смыкаться друг с другом, оставляя иногда следы одной или двух щелей в местах смыкания. При дальнейшем росте известковых отложений эти щели иногда сохраняются.

Материал, описанный в статье, собран геологом МГРИ В.П. Феликсом. Пользуясь случаем, автор выражает ему искреннюю благодарность.

СЕМЕЙСТВО PSEUDORTHOCERATIDAE FLOWER ET CASTER, 1935

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDORTHOCERATINAE FLOWER ET CASTER, 1935

Род *Paramooreoceras* Zhuravleva, 1978

Paramooreoceras definitum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1

Название вида от *definitus* (лат.) — определенный.

Голотип — ПИН, N 1336/135; Нахичеванская АССР, ущелье Пайядара, правый борт р. Арпа у с. Данзик; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*.

Описание. Раковина практически прямая, расширяющаяся в области фрагмокона под углом около 8° , в поперечном сечении круглая. Поверхность только с линиями роста, сильно наклонными к вентральной стороне. Газовые камеры довольно короткие. В адапикальной части фрагмокона на диаметр приходится 3 камеры, в адоральной — не менее 5. Перегородки вогнуты в адапикальной части фрагмокона на длину одной газовой камеры, в адоральной — на длину 1,2—1,5 и наклонны к вентральной стороне.

Перегородочная линия образует вентральное и дорсальное седла, из которых последнее выше.

Сифон с диаметром 0,22—0,24 (ближе к жилой камере, возможно, 0,18) диаметра фрагмокона в адапикальной части слегка смещен дорсально, а в адоральной — вентрально и отстоит здесь от стенки раковины на 0,37—0,40 диаметра фрагмокона. Сегменты сифона удлиненные с отношением длины к ширине 1,35—1,70, выпуклые, грушевидные, с наибольшей выпуклостью в своей передней части; в адапикальной части при этом сегменты более выпуклые с дорсальной стороны, чем с вентральной, а в адоральной одинаково выпуклы со всех сторон. Зоны прилегания отсутствуют. Диаметр перегородочного отверстия 0,41—0,48 диаметра сегмента, в конце фрагмента, возможно, 0,58. Перегородочные трубки циртохоанитовые, слегка удлиняющиеся адорально. Брим неширокий, лучше выражен с дорсальной стороны. Соединительные кольца тонкие, гомогенные, а на дорсальном конце образуют плечики.

Внутрисифонные отложения париетальные, появляющиеся на вентральной стороне, растущие от перегородочного отверстия по соединительному кольцу вперед и несколько медленнее назад и смыкающиеся с отложениями соседнего сегмента адорально от его середины. На дорсальную сторону они проникают тогда, когда на вентральной уже образуют сплошную подкладку.

Камерные отложения, как и внутрисифонные, начинаются на вентральной сто-

роне и заполняют здесь всю камеру целиком, когда на дорсальной образуется только тонкий слой муральных отложений, который переходит в эписептальные, распространяясь по вогнутой поверхности перегородки в сторону сифона. Одновременно с ними или вскоре после них закладываются перисифональные отложения на обеих сторонах перегородки. Они продвигаются по перегородке навстречу эписептальным и, по-видимому, гипосептальным и сливаются с последними. Поверхность смыкания эпи- и гипосептальных отложений находится на уровне смыкания соседних внутрисифонных колец.

Сравнение. От типового вида *P. guedemannii* (Flower, 1939) отличается круглой в поперечном сечении раковиной с более широким сифоном (у типового вида он составляет 0,11—0,16 диаметра фрагмокона), состоящим из более коротких сегментов, и менее смещенным к вентральной стороне, а также тем, что внутрисифонные отложения распространяются на дорсальную сторону раньше, чем на вентральной стороне внутренняя поверхность отложений выравнивается. От *P. titanense* — менее смещенным из центра сифоном, состоящим из более длинных сегментов и менее выраженными элементами перегородочной линии. От *P. blokhini* — более широким сифоном из более длинных сегментов и круглым поперечным сечением раковины. От *P. inogum* — круглым сечением раковины и также более широким сифоном из более длинных сегментов.

Материал. 5 экз. Вместе с голотипом найдены еще 2 экз.; другие 2 происходят из нижнего фамена (зона *Mesoplica meisteri*) на правом берегу р. Арпа у с. Ашага-Яйджи.

Paramooreoceras insigne Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2

Название вида от *insignis* (лат.) — заметный.

Голотип — ПИН, N 1336/138 Южное Закавказье, правобережье р. Арпа ниже с. Данзик; фаменский ярус, нижефаменский подъярус, зона *Mesoplica meisteri*.

Описание. Раковина прямая, расширяющаяся в области фрагмокона под углом 11—12°, в поперечном сечении круглая или, возможно, в адоральной части сжатая дорсовентрально. Поверхность гладкая. Газовые камеры короткие. На диаметр приходится 4—6 камер. Перегородки вогнуты на 1,0—1,2 длины газовой камеры и наклонны к вентральной стороне.

Перегородочная линия с вентральным и дорсальным седлами, из которых последнее выше.

Сифон с диаметром 0,20—0,27 диаметра фрагмокона смещен к вентральной стороне и отстоит от нее на 0,37 этого диаметра. Сегменты сифона немного удлиненные с отношением длины к ширине 1,0—1,12, выпуклые более или менее равномерно, боченковидные. Диаметр перегородочного отверстия 0,35—0,56 диаметра сегмента, адорально он несколько увеличивается. Перегородочные трубки циртохоанитовые с нешироким, не вполне четким бримом. Соединительные кольца тонкие, однородные, сильно выпуклые, с небольшими плечиками на переднем и заднем концах. Имеется неширокая задняя зона прилегания с дорсальной стороны.

Внутрисифонные отложения париетальные, возникающие на вентральной стороне, растущие от перегородочного отверстия вперед и меньше назад и сливающиеся в сплошную подкладку немного впереди от середины сегмента. Далее они растут равномерными слоями и, достигая значительной толщины, не выравнивают внутреннюю поверхность сифона с вентральной стороны. Продольный внутрисифонный канал в это время представляет собой четковидную полость. На дорсальную сторону отложения в это время проникают только на уровне перегородочного отверстия и при достаточном развитии закрывают его, прерывая внутрисифонный канал.

Камерные отложения, как и внутрисифонные, появляются на вентральной стороне, где они, будучи представленными муральноэписептальными и смыкающимися с ними гипосептальными, заполняют камеру целиком, в то время как на дорсальную сторону они проникают только в виде тонкого муральноэписептального слоя. Поверхность смыкания отложений находится на уровне смыкания соседних внутрисифонных колец и располагается немного вперед от середины сегмента. На обеих сторонах перегородки развиваются также перисифональные отложения.

Сравнение. Отличается от других видов сифоном из относительно коротких бочонковидных сегментов, содержащим внутрисифонные парietальные отложения, не выравнивающие поверхность продольного внутрисифонного канала, а прерывающие его.

Материал. 6 экз. Вместе с голотипом найдены еще 2 экз.: другие 2 экз. происходят из отложений того же возраста на правом борту р. Арпа у с. Ашага-Яйджи; 1 экз. из верхнефаменского подъяруса в районе с. Гюмушлы.

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDACTINOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1943

Род *Agraceras* Zhuravleva, 1962

Agraceras: Балашов, Журавлева, 1962, с. 89; Журавлева, 1964, с. 136; Sweet, 1964, p. 251.

Типовой вид — *A. garhaeli* Zhuravleva, 1962; фаменский ярус, шамамидзорская свита; Южное Закавказье.

Диагноз. Раковина прямая, длинноконическая, умеренно расширяющаяся, в поперечном сечении сжатая дорсовентрально, без крупной скульптуры. Перегородочная линия с вентральным и дорсальным седлами. Сифон с диаметром от 1/5 до 1/3 диаметра фрагмокона, немного смещен от центра к дорсальной стороне и состоит из уширенных, сильно выпуклых сегментов; в адапикальной части фрагмокона сегменты, возможно, были сферическими или даже удлиненными. Внутрисифонные отложения парietальные, слагающиеся из колец на перегородочных трубках (с сильнее развитой адоральной частью) и одного или двух колец, развивающихся самостоятельно на свободной части каждого соединительного кольца; указанные внутрисифонные кольца отделены друг от друга соответственно двумя или тремя щелями в каждом сегменте. Камерные отложения, как и внутрисифонные, первоначально развивающиеся на вентральной стороне, состоят из муральноэписептальных и гипосептальных частей и опорных колец. На вентральной стороне первые и вторые возникают первоначально на стенке и продвигаются в сторону сифона, а на дорсальной — недалеко от сифона и утолщаются по направлению к стенке.

Видовой состав. Помимо типового вида и ранее описанного *A. ugartuense*, выявлено еще четыре вида, описанные ниже.

Сравнение. От *Mastoloxoceras* отличается раковиной, округлой, а не линзовидной в поперечном сечении, перегородочной линией с вентральным и дорсальным седлами и сифоном, смещенным к дорсальной, а не к вентральной стороне. От *Paraloxoceras*, помимо перегородочной линии и положения сифона, — составными внутрисифонными отложениями. От *Bergoceras* — прямой раковиной и внутрисифонными отложениями, растущими от перегородочного отверстия не только вперед, но и назад. От *Dorkadoceras* — также прямой раковиной, положением сифона и составными внутрисифонными отложениями. От *Agnostoceras* — дорсально смещенным сифоном и составными внутрисифонными отложениями.

Замечание. У голотипа *Agraceras ugartuense* удлиненные сегменты сифона в адоральной части фрагмента, возможно, объясняются значительной степенью деформации этого образца.

роне и заполняют здесь всю камеру целиком, когда на дорсальной образуется только тонкий слой муральных отложений, который переходит в эписептальные, распространяясь по вогнутой поверхности перегородки в сторону сифона. Одновременно с ними или вскоре после них закладываются перисифональные отложения на обеих сторонах перегородки. Они продвигаются по перегородке навстречу эписептальным и, по-видимому, гипосептальным и сливаются с последними. Поверхность смыкания эпи- и гипосептальных отложений находится на уровне смыкания соседних внутрисифонных колец.

Сравнение. От типового вида *P. guedemanni* (Flower, 1939) отличается круглой в поперечном сечении раковиной с более широким сифоном (у типового вида он составляет 0,11—0,16 диаметра фрагмокона), состоящим из более коротких сегментов, и менее смещенным к вентральной стороне, а также тем, что внутрисифонные отложения распространяются на дорсальную сторону раньше, чем на вентральной стороне внутренняя поверхность отложений выравнивается. От *P. timanense* — менее смещенным из центра сифоном, состоящим из более длинных сегментов и менее выраженными элементами перегородочной линии. От *P. blakhini* — более широким сифоном из более длинных сегментов и круглым поперечным сечением раковины. От *P. inogum* — круглым сечением раковины и также более широким сифоном из более длинных сегментов.

Материал. 5 экз. Вместе с голотипом найдены еще 2 экз.; другие 2 происходят из нижнего фамена (зона *Mesoplica meisteri*) на правом берегу р. Арпа у с. Ашага-Яйджи.

Paramooreoceras insigne Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2

Название вида от *insignis* (лат.) — заметный.

Голотип — ПИН, N 1336/138 Южное Закавказье, правобережье р. Арпа ниже с. Данзик; фаменский ярус, нижефаменский подъярус, зона *Mesoplica meisteri*.

Описание. Раковина прямая, расширяющаяся в области фрагмокона под углом 11—12°, в поперечном сечении круглая или, возможно, в адоральной части сжатая дорсовентрально. Поверхность гладкая. Газовые камеры короткие. На диаметр приходится 4—6 камер. Перегородки вогнуты на 1,0—1,2 длины газовой камеры и наклонны к вентральной стороне.

Перегородочная линия с вентральным и дорсальным седлами, из которых последнее выше.

Сифон с диаметром 0,20—0,27 диаметра фрагмокона смещен к вентральной стороне и отстоит от нее на 0,37 этого диаметра. Сегменты сифона немного удлиненные с отношением длины к ширине 1,0—1,12, выпуклые более или менее равномерно, бочковидные. Диаметр перегородочного отверстия 0,35—0,56 диаметра сегмента, адорально он несколько увеличивается. Перегородочные трубки циртохоанитовые с нешироким, не вполне четким бримом. Соединительные кольца тонкие, однородные, сильно выпуклые, с небольшими плечиками на переднем и заднем концах. Имеется неширокая задняя зона прилегания с дорсальной стороны.

Внутрисифонные отложения парietальные, возникающие на вентральной стороне, растущие от перегородочного отверстия вперед и меньше назад и сливающиеся в сплошную подкладку немного впереди от середины сегмента. Далее они растут равномерными слоями и, достигая значительной толщины, не выравнивают внутреннюю поверхность сифона с вентральной стороны. Продольный внутрисифонный канал в это время представляет собой четковидную полость. На дорсальную сторону отложения в это время проникают только на уровне перегородочного отверстия и при достаточном развитии закрывают его, прерывая внутрисифонный канал.

Камерные отложения, как и внутрисифонные, появляются на вентральной стороне, где они, будучи представленными муральноэписептальными и смыкающимися с ними гипосептальными, заполняют камеру целиком, в то время как на дорсальную сторону они проникают только в виде тонкого муральноэписептального слоя. Поверхность смыкания отложений находится на уровне смыкания соседних внутрисифонных колец и располагается немного вперед от середины сегмента. На обеих сторонах перегородки развиваются также перисифональные отложения.

Сравнение. Отличается от других видов сифоном из относительно коротких бочонковидных сегментов, содержащим внутрисифонные парietальные отложения, не выравнивающие поверхность продольного внутрисифонного канала, а прерывающие его.

Материал. 6 экз. Вместе с голотипом найдены еще 2 экз.: другие 2 экз. происходят из отложений того же возраста на правом борту р. Арпа у с. Ашага-Йиджи; 1 экз. из верхнефаменского подъяруса в районе с. Гюмушлы.

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDACTINOCERATIDAE SCHINDEWOLF, 1943

Род *Agraceras* Zhuravleva, 1962

Agraceras: Балашов, Журавлева, 1962, с. 89; Журавлева, 1964, с. 136; Sweet, 1964, p. 251.

Типовой вид — *A. garhaeli* Zhuravleva, 1962; фаменский ярус, шамамидзорская свита; Южное Закавказье.

Диагноз. Раковина прямая, длинноконическая, умеренно расширяющаяся, в поперечном сечении сжатая дорсовентрально, без крупной скульптуры. Перегородочная линия с вентральным и дорсальным седлами. Сифон с диаметром от 1/5 до 1/3 диаметра фрагмокона, немного смещен от центра к дорсальной стороне и состоит из уширенных, сильно выпуклых сегментов, в адапикальной части фрагмокона сегменты, возможно, были сферическими или даже удлиненными. Внутрисифонные отложения парietальные, слагающиеся из колец на перегородочных трубках (с сильнее развитой адоральной частью) и одного или двух колец, развивающихся самостоятельно на свободной части каждого соединительного кольца; указанные внутрисифонные кольца отделены друг от друга соответственно двумя или тремя щелями в каждом сегменте. Камерные отложения, как и внутрисифонные, первоначально развивающиеся на вентральной стороне, состоят из муральноэписептальных и гипосептальных частей и опорных колец. На вентральной стороне первые и вторые возникают первоначально на стенке и продвигаются в сторону сифона, а на дорсальной — недалеко от сифона и утолщаются по направлению к стенке.

Видовой состав. Помимо типового вида и ранее описанного *A. urartuense*, выявлено еще четыре вида, описанные ниже.

Сравнение. От *Macroloxoceras* отличается раковиной, округлой, а не линзовидной в поперечном сечении, перегородочной линией с вентральным и дорсальным седлами и сифоном, смещенным к дорсальной, а не к вентральной стороне. От *Paraloxoceras*, помимо перегородочной линии и положения сифона, — составными внутрисифонными отложениями. От *Bergoceras* — прямой раковиной и внутрисифонными отложениями, растущими от перегородочного отверстия не только вперед, но и назад. От *Dorkadoceras* — также прямой раковиной, положением сифона и составными внутрисифонными отложениями. От *Agnostoceras* — дорсально смещенным сифоном и составными внутрисифонными отложениями.

Замечание. У голотипа *Agraceras urartuense* удлиненные сегменты сифона в адоральной части фрагмента, возможно, объясняются значительной степенью деформации этого образца.

Название вида от *patens* (лат.) — явный.

Голотип — ПИН, N 1336/139; Южное Закавказье, правый борт р. Арпа, в 1,2 км к юго-востоку от скалы Теджааймат; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*.

Описание. Раковина расширяющаяся под углом 7—8° в дорсовентральном направлении и 10—11° — в латеральном, в поперечном сечении слегка сжатая дорсовентрально с отношением диаметров около 0,9. Поверхность гладкая. На поверхности ядра имеется дорсальная бороздка. Газовые камеры короткие. На диаметр приходится 4—5 камер. Перегородки вогнуты на 1,2 длины камеры и слегка наклонны к вентральной стороне.

Перегородочная линия с вентральным и дорсальным седлами, из которых второе немного шире и выше; латеральная лопасть слегка асимметрична.

Сифон смещен от продольной оси к дорсальной стороне на 0,05—0,06 дорсовентрального диаметра фрагмокона. При этом степень смещенности понемногу возрастает. Диаметр сифона составляет 0,28—0,32 диаметра фрагмокона. Относительная ширина его с возрастом, по-видимому, уменьшается. Сегменты сифона четковидные, уширенные, сильно выпуклые, в особенности с дорсальной стороны, с отношением длины к ширине 0,94—0,67, уменьшающимися адорально, и с диаметром перегородочного отверстия 0,34—0,40 диаметра сегмента. Перегородочные трубки циртохоанитовые, довольно длинные, с более или менее четким бримом, более узким, чем длина трубки. Соединительные кольца очень тонкие; в адапикальной части в некоторых сегментах при увеличении 32 обнаруживаются в кольце два слоя. Имеется задняя зона прилегания, совсем узкая с вентральной стороны и очень широкая — с дорсальной. Адорально ширина ее растет.

Внутрисифонные отложения париетальные, появляются первоначально на вентральной стороне, на адапикальном конце соединительного кольца, сразу за перегородочным отверстием в виде тонкого слоя, простирающегося в адапикальной части раковины недалеко за границу зоны прилегания, а позднее на ширину последней. Далее они утолщаются путем новых наслоений на этом участке, не распространяющихся в перегородочное отверстие. Так, они образуют толстые кольца в задней части сегмента с четкой округлой передней поверхностью. По этой поверхности проходит задняя щель в общей подкладке из отложений, покрывающих всю внутреннюю поверхность вентральной стороны сегмента. Вслед за первой, адапикально от нее образуется вторая секция внутрисифонного кольца, которая заканчивается на уровне поверхности смыкания эпи- и гипосептальных камерных отложений. Ее слои не продолжают слоев первой секции. В последнюю очередь образуется адоральная, третья секция внутрисифонного кольца. Граница между двумя последними представляет вторую щель, которая располагается против щели между эпи- и гипосептальными камерными отложениями и закрывается, по-видимому, в последнюю очередь. Дальше внутрисифонные отложения образуют непрерывные слои, идущие через несколько сегментов и постепенно выравнивающие внутреннюю поверхность сифонной полости. Все то же происходит и на дорсальной стороне, только значительно позднее.

Камерные отложения, как и внутрисифонные, значительно раньше появляются на вентральной стороне. Здесь они целиком заполняют полость камеры, когда на дорсальную сторону только лишь проникают. Развиты муральнозписептальные, гипосептальные и перисифональные отложения. Раньше других появляются, по-видимому, эписептальные отложения и слившиеся с ними тонкие муральные, вторыми — перисифональные и в третью очередь — гипосептальные. После смыкания эпи- и гипосептальных отложений около сифона остается

треугольное в сечении пространство, которое, по-видимому, заполняется в последнюю очередь.

Сравнение. От типового вида отличается более широким сифоном, составляющим около $1/3$ ширины фрагмокона, в то время как у типового он занимает только $1/5$ часть, и более уширенными сегментами во взрослой стадии фрагмокона (0,67 против 0,80). Кроме того, у типового вида ширина зоны прилегания на вентральной и дорсальной сторонах почти одинакова.

Материал. Голотип.

Arpaceras ademptum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3

Название вида от *ademptus* (лат.) — погибший, угасший.

Голотип — ПИН, N 1336/132; Южное Закавказье, юго-западный отрог горы Кабякал, правый берег р. Арпа; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer ramiricus*.

Описание. Раковина расширяющаяся под углом около 11° , в поперечном сечении сжатая дорсовентрально с отношением диаметров около 0,92. Поверхность, по-видимому, гладкая. Газовые камеры короткие, на диаметр приходится около 6—7 камер. Перегородки вогнуты на длину примерно 1,7 камеры и слегка наклонны к вентральной стороне.

Перегородочная линия с четкими и высокими вентральными и дорсальными седлами, из которых последнее шире и выше, и с латеральной лопастью, которая асимметрична и смещена немного к вентральной стороне.

Сифон почти центральный, лишь едва заметно смещен к дорсальной стенке. Его диаметр составляет 0,22—0,23 диаметра фрагмокона. Сегменты сифона широкие и короткие, сильно выпуклые, с отношением длины к ширине 0,60—0,63 и с диаметром перегородочного отверстия 0,30—0,33 диаметра сегмента. Перегородочные трубки относительно длинные, составляющие 0,17—0,18 длины сегмента, циртохоанитовые. Брим короче перегородочной трубки, параллелен перегородке. Соединительные кольца сильно выпуклые, с отношением длины к ширине 0,49—0,52. Имеются задние зоны прилегания, из которых дорсальная намного шире вентральной.

Внутрисифонные отложения более сильно развиты на вентральной стороне. Ход их формирования, по-видимому, примерно такой же, как у предыдущего вида, хотя граница между первой и второй секциями внутрисифонного кольца производит впечатление щели или канала, что, возможно, объясняется тем, что плоскость разреза проходит не по расширенной части этого образования; лучше прослеживается вторая, главная щель.

Камерные отложения, как и внутрисифонные, значительно массивнее на вентральной стороне. Здесь камера уже полностью занята отложениями, в то время как на дорсальной стороне они только появляются. Различаются муральноэпипетальные, гипосептальные, опорные кольца и перисифональные отложения.

Сравнение. Отличается от других видов сифоном, лишь едва смещенным дорсально, состоящим из очень коротких, сильно выпуклых сегментов, в которых перегородочные трубки относительно длинные, а соединительные кольца очень сильно выпуклые, короткие (отношение длины к ширине 0,49—0,52 против 0,62 у предыдущего вида во взрослой части сифона).

Материал. Голотип.

Agraoceras vagum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2

Название вида от *vagus* (лат.) — блуждающий.

Голотип — ПИН, N 1336/130; Южное Закавказье, левый берег р. Арпа у с. Данзик; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*.

Описание. Раковина, в поперечном сечении сжатая дорсовентрально, с отношением диаметров примерно 0,90—0,95. Поверхность без грубой скульптуры. Газовые камеры относительно длинные, на диаметр приходится 4 камеры. Перегородки вогнуты приблизительно на 1,0—1,2 длины камеры и наклонны к вентральной стороне.

Перегородочная линия неизвестна.

Сифон смещен от продольной оси к дорсальной стороне на 0,6—0,7 диаметра фрагмокона. Диаметр его составляет около 0,32 диаметра фрагмокона. Сегменты сифона сфероидальные с отношением длины к ширине 0,94—0,96, сильно выпуклые, с диаметром перегородочного отверстия 0,34—0,37. Перегородочные трубки относительно короткие, составляющие 0,11—0,12 длины сегмента, при этом на дорсальной стороне более длинные, чем на вентральной. Брим узкий, нечеткий. Соединительные кольца более выпуклые на дорсальной стороне, чем на вентральной; отношение их длины к ширине 0,8—0,9.

Внутрисифонные отложения на вентральной стороне более массивны. Здесь они уже выравнивают поверхность сифонной полости, в то время как на дорсальной только появляются. Ход их формирования не вполне ясен, поскольку слоистость не сохранилась.

Камерные отложения, муральноозписепальные, гипосепальные, перисифональные и опорные кольца, на вентральной стороне целиком заполняют камеру, в то время как на дорсальной появляется только тонкий слой первых из них.

Сравнение. Отличается от других видов относительно широким сифоном, состоящим из почти сфероидальных сегментов с короткими перегородочными трубками и сравнительно менее выпуклыми кольцами.

Материал. Голотип.

Agraoceras? opertum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. II, фиг. 3

Название вида от *opertus* (лат.) — тайный.

Голотип — ПИН, N 1336/131; Южное Закавказье, правый берег р. Арпа у с. Данзик; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*.

Описание. Раковина относительно мелкая, расширяющаяся под углом около 9—10°, в поперечном сечении сжатая дорсовентрально, с отношением диаметров около 0,90—0,93, с заметно уплощенной вентральной стороной. Поверхность без грубой скульптуры. Газовые камеры короткие. На диаметр приходится 4—4,5 камеры. Перегородки вогнуты на 0,8—1,0 длины камеры и почти перпендикулярны продольной оси раковины.

Перегородочная линия с вентральным и дорсальным седлами, из которых вентральное шире и чуть выше дорсального.

Сифон с диаметром 0,24—0,25 диаметра раковины, смещен от ее оси на 0,07 этого диаметра к вентральной стороне и состоит из четковидных сегментов, которые на узком конце фрагмента грушевидные, немного удлиненные, а на широком — сферические; отношение их длины к ширине в пределах фрагмента меняется от 1,1 до 0,81. Диаметр перегородочного отверстия составляет 0,32—0,40 ширины сегмента. Перегородочные трубки циртохоанитовые, значительно более

короткие на дорсальной стороне, чем на вентральной, и имеют более отчетливый брим, параллельный перегородке; на вентральной стороне брим менее отчетлив и располагается под углом к перегородке. Длина перегородочных трубок составляет 0,10—0,11 длины сегмента на дорсальной стороне и 0,12—0,14 — на вентральной. Соединительные кольца выпуклые, с отношением длины к ширине 1,0—0,8. На адоральном конце сегмента имеется небольшая дорсальная задняя зона прилегания.

Внутрисифонные отложения появляются вначале на вентральной стороне и, распространяясь по соединительному кольцу на дорсальную сторону, смыкаются там в кольцо тогда, когда на вентральной стороне они уже выравнивают внутреннюю поверхность сифона. На нашем фрагменте на вентральной стороне сохранился след только одной срединной щели. На дорсальной стороне внутрисифонные кольца растут вперед от перегородочного отверстия, а позднее назад. При этом слои во внутрисифонных кольцах располагаются не параллельно соединительному кольцу, а перпендикулярно ему. Далее они продвигаются по соединительным кольцам, причем вперед быстрее, чем назад. По мере роста эти кольца сливаются в сплошную подкладку, иногда со следами щелей.

Камерные отложения, муральноэписептальные и гипосептальные, также более массивные на вентральной стороне.

Сравнение. Отличается от других видов раковинной, сильнее сжатой в поперечном сечении и уплощенной с вентральной стороны, а также сифоном, смещенным к вентральной, а не к дорсальной стороне.

Замечание. Описанная форма представлена только голотипом, который является фрагментом адапикальной части фрагмокона и имеет относительно небольшие размеры. Предположить, что у всех видов этого рода в адапикальной части сифон был смещен к вентральной стороне, а с возрастом перемещался на дорсальную, не позволяет то обстоятельство, что у *A. adactum* и в адапикальной части сифон расположен ближе к дорсальной стороне. Поэтому этот вид к роду *Agrascegas* мы относим условно.

Материал. Голотип.

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов З.Г., Журавлева Ф.А.* Отряд Orthoceratida // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 82—93.
- Барсков И.С.* Система и филогения псевдортоцератид // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1963. Т. 38, вып. 4. С. 149—150.
- Журавлева Ф.А.* *Agrascegas* — актиноцероид из девона Армении // Палеонтол. журн. 1964. № 1. С. 134—139.
- Журавлева Ф.А.* Девонские наутилоидеи. Отряд Discosorida. М.: Наука, 1972. 320 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 134).
- Журавлева Ф.А.* Класс Cephalopoda. Головоногие // Атлас ископаемой фауны Армянской ССР. Девонская система. Ереван: Изд-во АН Арм ССР, 1974. С. 46—48.
- Журавлева Ф.А.* Девонские ортоцероды. Надотряд Orthoceratoidea. М.: Наука, 1978. 232 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 168).
- Журавлева Ф.А.* Новые среднедевонские наутилоидеи Южного Закавказья и Алтая // Палеонтол. журн. 1979. № 3. С. 42—48.
- Журавлева Ф.А.* Новые актиноцератоидеи из верхнего девона Закавказья // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 52—58.
- Шиманский В.Н.* Каменноугольные Orthoceratida, Oncoceratida, Actinoceratida и Vactritida. М.: Наука, 1968. 151 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 117).
- Sweet W.C.* Nautiloidea — Orthocerida // Treatise on invertebrate paleontology. Pt K. Mollusca 3. Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kansas press, 1964. P. 216—261.

К СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА VELOCERATIDAE (AMMONOIDEA)

Белоцератиды образуют одну из важнейших групп в отряде агониатитид. Быстрая эволюция и широкое географическое распространение определяют огромное био-стратиграфическое значение этого семейства, особенно для корреляции средне- и верхнефранских отложений. Обособляет белоцератид от других аммоноидей сильно расчлененная лопастная линия. Благодаря быстрой изменчивости последней во времени эта группа представляет большой интерес и для изучения эволюции агониатитид в целом.

Данные о белоцератидах встречаются у многих авторов. Однако специальные исследования их систематики и филогении не проводились. На основании материалов, накопившихся за 150 лет, был составлен прямой эволюционный ряд белоцератид от эволютных форм с простой лопастной линией (*Neomanticoceras paradoxum*) до инволютных форм со сложной многораздельной лопастной линией (*Veloceras stenumbilicatum*). Разграничение на роды проводилось в зависимости от числа зубцов вентральной лопасти. Подобные представления о филогении белоцератид особенно четко были выражены В.Е. Руженцевым (1960): "Белоцератиды произошли в начале франского века от гефуроцератид и представлены единым филогенетическим рядом, образованным родами *Neomanticoceras*—*Eobeloceras*—*Mesobeloceras*—*Veloceras*. Внутри этого ряда раковина становится все более линзовидной и инволютной, а лопастная линия — более сложной. Постепенное усложнение перегородки происходило путем выделения новых вентральных лопастей по формуле $V_2V^1V_1V^1V_2$ — $V_2V^1V^2V^3V^4V^5V_1V^3V^4V^3V^2V_2$ и путем образования большого количества умбональных лопастей. В результате такого развития в сравнительно короткое время количество лопастей, возникших из первоначальной вентральной, возросло от 5 до 13, а общее количество от 10 до 52. Это говорит о бурных темпах развития семейства. В конце франского века, достигнув большого совершенства и всемирного распространения, белоцератиды полностью вымерли" (С. 268). Такого же мнения придерживался Б.И. Богословский (1969).

Однако кажется маловероятным, что при таких бурных темпах развития данная группа аммоноидей прошла такой простой и прямой путь эволюции, представленный единым филогенетическим рядом, который включает четыре рода и 18 видов, сменяющих друг друга во времени. При таком понимании эволюции белоцератид следует, что изменения внутри этой группы проходили строго в одном направлении, без всяких отклонений. Возникающие у автора сомнения в правильности такой картины развития побудили его провести ревизию семейства, попытаться найти и обосновать новые морфологические признаки, которые помогли бы уточнить филогенетическую схему белоцератид и более аргументированно обосновать их систематику. Ревизия была проведена на основе литературных источников с использованием палеонтологического материала с Новой Земли, Рудного Алтая, из Западной Австралии.

На основании морфологии раковины, и прежде всего строения лопастной линии, аммоноидей, которые до последнего времени относились к семейству *Veloceratidae*, можно разделить на три самостоятельные группы. Первая из них включает виды, которые имеют трехчленную вентральную лопасть и умбональные лопасти, расположенные как на внешней, так и на внутренней стороне оборота. Вторая группа объединяет формы, у которых в ходе эволюции усложнялась только вентральная лопасть при наличии единственной умбональной лопасти. В третьей группе вентральная лопасть сложная, многочленная, а вентральные зубцы

закладывались после появления новых умбональных лопастей, смещавшихся как на внешнюю, так и на внутреннюю сторону оборота.

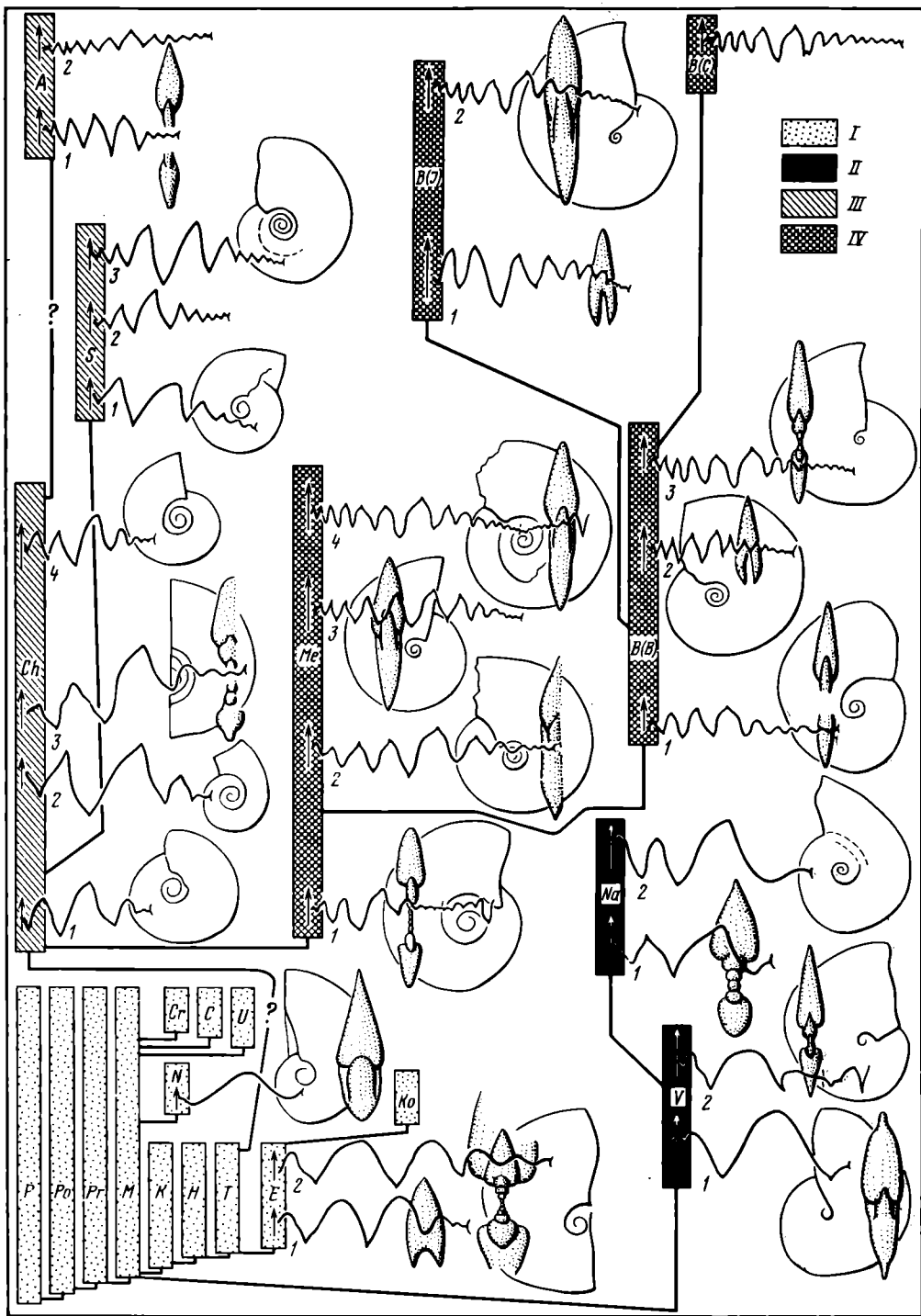
В первую группу (рисунок, I E) входят *Ammonites multiseptatus* Buch, 1832 и формы, описанные под названиями *Phariceras taouzense* (Termier H. et G., 1950, табл. С, фиг. 26; Bensaïd, 1974, рис. 21, табл. 4 фиг. 3) и *Timanites ? taouzensis* (Montesinos, Henn, 1986, рис. 5А, 5А₁, 6В, 6М). Для них характерны плавноокругленные вершины седел и приостренные основания лопастей. На основе этих признаков они объединены в род *Eobeloceras*. Для первого вида соотношение числа зубцов вентральной лопасти и числа наружных умбональных лопастей на половине оборота раковины составляет 2:4, а для остальных форм — 2:5. Поэтому последние объединены в самостоятельный вид. Из онтогенеза видно (Bensaïd, 1974, рис. 21), что вентральная лопасть у данного вида трехраздельная (и поэтому он не принадлежит к белоцератидам), а закладка умбональных лопастей происходит как у рода *Komiceras*. На этом основании род *Eobeloceras* следует относить к семейству *Gephuroceratidae*.

Во вторую группу входят виды (см. рисунок II), относившиеся ранее к роду *Neomanticoceras*. Этот род был разделен В.Е. Руженцевым (1960) на два подрода: *Neomanticoceras* и *Virginoceras*, которые отличаются друг от друга строением вентральной лопасти. У *Virginoceras* она трехраздельная, с зачаточными (V^1), а у номинативного подрода с хорошо развитыми дополнительными вентральными зубцами (V^1). Типовой вид подрода *Virginoceras* — *Neomanticoceras erraticum* Glenister, 1958. Типовой вид номинативного подрода — *Manticoceras paradoxum* Matern, 1931. Первоначально этот вид был описан по одной раковине при $D=7-8$ мм (Matern, 1931, с. 54, табл. 3, фиг. 18), с лопастной линией, состоящей из трехчленной вентральной и округленной умбональной лопастей, на основании чего и был отнесен к роду *Manticoceras*.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1936), просматривая коллекции из Бюдесхайма, типовой местности для данного вида, посчитал, что для взрослого *Manticoceras paradoxum* характерна иная лопастная линия, а Х. Матерн изобразил лишь раннюю стадию ее онтогенеза. Для взрослой стадии Шиндевольф привел в качестве примера лопастную линию *Timanites* (*Probeloceras*) *ex aff. Probeloceras iynx* (Frech, 1902, рис. 16) и на этом основании выделил новый род *Neomanticoceras* с типовым видом *M. paradoxum*. Однако К.-Д. Клаузен (Clausen, 1969) на основании собранной им из типовой местности коллекции аммоноидей считает, что это два самостоятельных вида. Для *T. (P.) ex aff. Probeloceras iynx* он предложил название *Neomanticoceras aff. paradoxum* и отнес этот вид к подроду *Neomanticoceras* subgen. *V*, имеющему пятираздельную вентральную лопасть ($V_2V^1V_1V^1V_2$). *Neomanticoceras paradoxum* он отнес к подроду *Neomanticoceras* subgen. *A* с трехраздельной вентральной лопастью. По нашим представлениям, формы, описанные Клаузеном как *N. aff. paradoxum* и *N. paradoxum*, лишь дополняют друг друга, представляя две стадии онтогенеза.

Из создавшегося положения допустимы два выхода, дозволенные правилами зоологической номенклатуры. Первый — считать, что формы Клаузена соответствуют голотипу вида *N. paradoxum*, и тогда типовым видом рода *Neomanticoceras* будет вид *Manticoceras paradoxum* Matern, emend. Schindewolf, 1936. Второй — считать формы Клаузена самостоятельным видом и отнести их к другому роду, а род *Neomanticoceras* с типовым видом *Manticoceras paradoxum* Matern, non Schindewolf, 1936 считать родом, недостаточно охарактеризованным. Автор предпочитает второй вариант: новый род *Naplesites* в составе типового вида *N. naplesites* (Clarke, 1899) и *N. clauseni* sp. nov. (= *Neomanticoceras aff. paradoxum* Clausen, 1969; *Neomanticoceras paradoxum* Clausen, 1969, non Matern, 1931).

Подрод *Virginoceras* с видами *V. erraticum* (Glenister, 1958) и *V. lyschenkoae* (Bogoslovsky, 1968) следует поднять в ранге до рода и объединить с *Naplesites* в более крупный таксон на основании того, что они проходят стадию рода



Manticoceras и у них никогда не появляются дополнительные умбональные лопасти при наличии сложной вентральной. По этим признакам они должны быть выделены из состава семейства Beloceratidae. Отличает их и то, что у них усложнению вентральной лопасти предшествует только стадия рода Manticoceras, а у представителей белоцератид, кроме того, стадии Koenenites и Timanites, и лишь после этого происходит усложнение вентральной лопасти. Такое развитие сближает рассматриваемые роды с гефуроцератидами, однако для последних характерна только трехраздельная вентральная лопасть. Поэтому роды Virginoceras и Naplesites объединены в самостоятельное семейство Virginoceratidae и с некоторой долей условности отнесены к надсемейству Trianocerataceae, поскольку у первых в развитии лопастной линии присутствует только стадия рода Manticoceras. Возможно, они представляют самостоятельное надсемейство, которое отличается от других развитой пятичленной вентральной лопастью.

Третья группа (см. рисунок I, III—IV) рассматриваемых аммоноидей, образующих собственно семейство Beloceratidae, характеризуется иным способом усложнения лопастной линии: после стадии рода Manticoceras они проходят стадию Koenenites—Timanites, т.е. увеличение числа вентральных лопастей связано с увеличением числа умбональных лопастей. По очертанию элементов лопастной линии белоцератид можно разделить на два подсемейства. Одно из них имеет клиновидные (см. рисунок, III), а другое — сосцевидные лопасти (см. рисунок, IV).

Белоцератиды с клиновидными лопастями составляют подсемейство Sinobeloceratinae subfam. nov. Они подразделяются на две группы. Для одной характерно равное число вентральных и внешних умбональных лопастей на половине оборота или превышение последних только на одну лопасть (см. рисунок, III), для второй — преобладание умбональных над вентральными лопастями на две и более лопасти (см. рисунок III). Этим группам придается ранг родов Chaoceras gen. nov. и Sinobeloceratidae gen. nov. К первому роду относится Ch. anquisellatum (Chao, 1956) с соотношением числа вентральных и умбональных лопастей 2(3):2(3), Ch. clarkei sp. nov. с соотношением 3:3, Ch. housei (Montesinos, Henn, 1985) с соотношением 3(4):4, форма, изображенная у Чжао (Chao, 1956, табл. I, фиг. 14, 15) под названием Beloceratidae acutum с соотношением 4:5, заслуживающая выделения в самостоятельный вид. Ко второму роду относятся форма, изображенная у Термье (Termier H., Termier G., 1950, табл. 150, фиг. 50, 51) под названием Beloceratidae sagittarium с соотношением 3:5, форма, изображенная у Жуаня (Ruau, 1981, табл. 9, фиг. 19, 22; рис. 20) под названием Beloceratidae acutum с соотношением 4:6, B. acutum (Chao, 1956, табл. I, фиг. 12, 13) с соотношением 5:7. Первые две формы выделяются в самостоятельные виды.

← Схема родственных отношений родов гефуроцератид, виргиноцератид и белоцератид

I — семейство Gephuroceratidae: C — Carinoceras, Cr — Crickites, E — Eobeloceras: E₁ — E. multiseptatum (Buch, 1832), E₂ — E. palentinum sp. nov.; H — Hoeninghausia, K — Koenenites, Ko — Komioceras, M — Manticoceras, N — Neomanticoceras: N. paradoxum (Matern, 1931); P — Pseudoproboloceras, Po — Ponticeras, Pr — Prebeloceras, T — Timanites, U — Uchitites

II — семейство Virginoceratidae: V — Virginoceras: V₁ — V. erraticum (Glenister, 1958), V₂ — V. Ijaschenkoeae (Bogoslavsky, 1968); Na — Naplesites: Na₁ — C. clauseni sp. nov., Na₂ — N. naplesensis (Clarke, 1899)

III, IV — семейство Beloceratidae: III — подсемейство Sinobeloceratinae: A — Atopobeloceras: A₁ — A. subacutum (Petter, 1959), A₂ — A. praecursor (Frech, 1902); Ch. — Chaoceras: Ch₁ — Ch. anquisellatum (Chao, 1956), Ch₂ — Ch. clarkei sp. nov., Ch₃ — Ch. housei (Montesinos et Henn, 1986), Ch₄ — Ch. chaoi sp. nov.; S — Sinobeloceras; S₁ — S. termieri sp. nov.; S₂ — S. ruani sp. nov., S₃ — S. acutum (Chao, 1956)

IV — подсемейство Beloceratinae: Me — Mesobeloceras: Me₁ — M. thormasi Glenister, 1958, Me₂ — M. boreale Yatskov, 1984, Me₃ — M. bogoslavskyi sp. nov., Me₄ — M. glenisteri sp. nov.; B(B) — Beloceras (Beloceras): B(B)₁ — B.(B.) petterae sp. nov., B(B)₂ — B.(B.) sagittarium (G. et F. Sandberger, 1850—1856), B(B)₃ — B.(B.) gallicum sp. nov.; B(C) — Beloceras (Ceratobeloceras): B.(C.) schulzi House et Kirchgasser, 1985; B(I) — Beloceras (Idiobeloceras): B(I)₁ — B.(I.) williamsi Wells, 1956, B(I)₂ — B.(I.) stenumbilicatum Bogoslavsky, 1958

Особое место занимают виды *Beloceras subacutum* (Petter, 1959) и *B. praecursor* (Frech, 1902) (см. рисунок, IIIA). Их объединяет то, что у них вентральных лопастей всегда больше, чем умбональных. По очертанию лопастных элементов эти виды стоят ближе к синобелоцератидам, к которым и отнесены с новым родовым названием *Atopobeloceras*.

Белоцератиды с сосцевидными лопастями образуют подсемейство *Beloceratinae*. По соотношению числа вентральных и внешних умбональных лопастей на половине оборота раковины их можно разделить на две группы. Для первой группы характерно одинаковое число вентральных и умбональных лопастей (иногда при преобладании последних не более чем на одну лопасть) (см. рисунок IV Me), для второй — значительное преобладание умбональных лопастей над вентральными (более чем на две лопасти) (см. рисунок, IV B(B), B(C), B(I)).

К первой группе относятся *Mesobeloceras thomasi* Glenister, 1958 с соотношением 4:5, *M. boreale* Yatskov, 1984 с соотношением 5(6):6, вид, описанный Богословским как *Beloceras sagittarium* (Sandberger, 1850—1856) из франа Рудного Алтая с соотношением 6(7):7 и Гленистером (Glenister, 1958) под тем же видовым названием из одновозрастных отложений Западной Австралии с соотношением 7(8):7. Две последние формы заслуживают выделения в самостоятельные виды. Данной группе придается ранг рода *Mesobeloceras*. С некоторой долей условности к этому роду можно отнести *Goniatites kayseri* Holzapfel, 1882; *Beloceras denkmani* Wedekind, 1913; *Beloceras acutodorsatum* Dybczynsky, 1913.

Вторая группа, составляющая род *Beloceras*, может быть разделена на три подгруппы. Для первой подгруппы характерно число умбональных лопастей на две-три больше, чем вентральных (см. рисунок, IV B(B)), для второй — на четыре и более (см. рисунок, IV B(I)), для третьей — наличие цератитовой зазубренности у зубца вентральной лопасти (см. рисунок, IV B(C)).

К первой подгруппе относятся формы, описанные Петтер (Petter, 1959) как *Beloceras tenuistriatum* с соотношением 4:6, *Beloceras sagittarium* (Sandberger, 1850—1856, табл. 4, фиг. 3d, 3d, 3t) с соотношением 5(6):8(9), форма, описанная Шульцем (Schulz, 1967, рис. 1, 3, 5), и Бёмом (Böhm, 1935, табл. 1, фиг. 4a, 4в, 5) как *Beloceras sagittarium* с соотношением 6(7):9. Первая и последняя формы заслуживают выделения в самостоятельные виды. Ко второй подгруппе относятся *Beloceras williamsi*, описанный Уэллом (Wells, 1959, с. 751, табл. 82, фиг. 4; рис. 2a, 2c) с соотношением 4(5):9, и *Beloceras stenumbilicatum*, описанный Богословским (1958, с. 121, табл. 6, фиг. 5; табл. 8, фиг. 1, 2; рис. 37). К первому виду, по-видимому, относятся формы, описанные Наливкиной (1947, с. 167, табл. 43, фиг. 4; рис. 20 а, б) как *Beloceras multilobatum* и супругами Термье (Termier H., Termier G., 1950, с. 54, табл. 150, фиг. 46) как *Beloceras* sp., а ко второму — форма, описанная Зандбергером (Sandberger G., Sandberger F., 1850—1856, табл. 4, фиг. 3, 3a, 3в) под названием *Goniatites sagittarius*. Третью подгруппу составляют формы, описанные Шульцем (Schulz, 1967, рис. 6—9) как *Beloceras sagittarium*, Хаусом и Кирхгассером (House, Kirchgasser, 1985, табл. 3, фиг. 1, 2; рис. 10, A) как *Ceratobeloceras schulzi*, которые имеют цератитовую зазубренность. Указанные подгруппы выделяются соответственно как подроды *Beloceras*, *Idiobeloceras* и *Ceratobeloceras*.

Отсутствие детальной зональности франа не позволяет проследить конкретную последовательность рассматриваемых таксонов во времени. Однако, опираясь на морфологию раковины и строение лопастной линии, мы можем составить схему предполагаемых родственных связей внутри белоцератид. Различаются два филогенетических ряда на родовом уровне: *Chaosceras*→*Sinobeloceras* и *Chaosceras*→*Mesobeloceras*→*Beloceras*. В определенных родственных отношениях с первым рядом находится род *Atopobeloceras*. Внутри рода *Beloceras* также можно построить два эволюционных ряда: *Beloceras*→*Ceratobeloceras* и *Beloceras*→*Idiobeloceras*. Внутри каждого рода и подрода виды выстраиваются в эволюционные ряды, имеющие тенденцию к усложнению лопастной линии и изменению раковины

от дискоконовой к оксиконовой, от умеренно эволютной к инволютной. Исходной для семейства, по-видимому, является форма, у которой заложилась вентральная зубца (V^1) при наличии трех умбональных лопастей. Этой исходной формой можно считать форму типа *Chaoceras anquisellatum*.

Таким образом, в результате изучения белоцератид из их состава были выведены роды *Neomanticoceras* Schindewolf, 1936 и *Eobeloceras* Schindewolf, 1936. Они включены в семейство *Gephuroceratidae*. Выделен новый род *Naplesites* и поднят до рода подрод *Virginoceras* Ruzhencev, 1960. Два последних таксона объединены в новое семейство *Virginoceratidae*, которое отнесено к надсемейству *Triainocerataceae* Hyatt, 1884. Возможно, данное семейство заслуживает выделения в самостоятельное надсемейство. Белоцератиды разделены на два подсемейства по очертанию лопастей. Диагнозы таксонов родового и видового рангов основаны на соотношении числа вентральных и умбональных лопастей на внешней половине оборота раковины.

ОТ Р Я Д AGONIATITIDA ПОДОТ Р Я Д GEPHUROCERATINA

НАДСЕМЕЙСТВО TRIAINOCERATACEAE HYATT, 1884

СЕМЕЙСТВО GEPHUROCERATIDAE FRECH, 1897

Диагноз. Раковина от дисковидной до линзовидной. Вентральная лопасть всегда трехраздельная. Франский ярус.

Состав. 13 родов: *Pseudoproboloceras* Bensaid, 1974; *Ponticeras* Matern, 1929; *Proboloceras* Clarke, 1899; *Manticoceras* Hyatt, 1884; *Uchtites* Bogoslovsky, 1958; *Carinoceras* G. Lyaschenko, 1957; *Crickites* Wedekind, 1913; *Koenenites* Wedekind, 1913; *Hoeninghausia* Gürich, 1896; *Timanites* Mojsisovics, 1882; *Eobeloceras* Schindewolf, 1936; *Neomanticoceras* Schindewolf, 1936; *Komiceras* Bogoslovsky, 1958.

Р о д *Neomanticoceras* Schindewolf, 1936

Manticoceras: Matern, 1931, с. 54 (pars).

Neomanticoceras: Schindewolf, 1936, с. 690 (pars); Miller, 1938, с. 135 (pars); Богословский, 1958, с. 117 (pars); Glenister, 1958, с. 80 (pars); Petter, 1959, с. 182 (pars).

Neomanticoceras (*Neomanticoceras*): Руженцев, 1960, с. 178 (pars); Богословский, 1962, с. 345 (pars); 1969, с. 294 (pars).

Типовой вид — *Manticoceras paradoxum* Matern, 1931; франкий ярус; ФРГ.

Диагноз. Раковина на ранних стадиях развития дисковидная, на средних и поздних — линзовидная, с быстро возрастающими оборотами. С третьего оборота на вентральной стороне закладывается режущий киль. Струйки нарастания образуют на вентральной и боковой сторонах синусы. Наружная часть лопастной линии состоит из трехраздельной вентральной и одной умбональной лопастей (см. рисунок, I N).

Формула лопастной линии — $V_2V_1V_2U:ID$.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от других родов семейства наличием оксиконовой раковины с третьего оборота и типом лопастной линии.

Р о д *Eobeloceras* Schindewolf, 1936

Timanites: Holzapfel, 1899, с. 41 (pars); Wedekind, 1918, с. 127 (pars); Montesinos, Henn, 1985, с. 71 (pars).

Timanites (*Timanites*): Frech, 1902, с. 59 (pars); 1913, с. 25 (pars).

Omiplimeroceras (*Proboloceras*): Соболев, 1914, с. 120 (pars).

Eobeloceras: Schindewolf, 1936, с. 690 (pars); Miller, 1938, с. 137 (pars); Богословский, 1958, с. 118 (pars); 1962, с. 345 (pars); 1969, с. 296 (pars); Petter, 1959, с. 183 (pars); Руженцев, 1960, с. 180 (pars).

Pharciceras: Termier, 1950, с. 54 (pars); Bensaid, 1974, с. 113 (pars).

Типовой вид — *Ammonites multiseptatus* Buch, 1832; франкий ярус; ФРГ.

Диагноз. Раковина линзовидная. Лопастная линия с приостренными лопастями и округленными седлами. Вентральная лопасть трехраздельная. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 2:4 или 2:5 (см. рисунок, I E).

Формула лопастной линии — $V_2V_1V_2UU^1U^2U^4:U^3$ ID — $V_2V_1V_2UU^1U^2U^4U^6:U^3U^3$ ID.

Состав. Кроме типового вида, *E. palentinum* sp. nov. из франского яруса Северной Испании и Северной Африки.

Сравнение. От других родов семейства отличается большим, а от рода *Komiosceras* — меньшим числом наружных умбональных лопастей.

Eobeloceras palentinum Yatskov, sp. nov.

Pharciceras taouzense: Termier, 1950, с. 54, табл. 150, фиг. 26; Bensaïd, 1974, с. 113, табл. 4, фиг. 3; рис. 21.

Timanites? taouzense: Montesinos, Henn, 1986, с. 71, рис. 4, 5A, 5A₁, 6B, 6M.

Название вида от провинции Паленсия (Palentino).

Голотип — DPO 16.281, изображен в работе Монтезинос и Хенна (Montesinos, Henn, 1986, фиг. 5A₁, 6B); Северная Испания, Кантабрийские горы; франский ярус.

Диагноз. Лопастная линия с пятью наружными умбональными лопастями (см. рисунок, I E₂). Вентральные зубцы сосцевидных очертаний.

Формула лопастной линии — $V_2V_1V_2UU^1U^2U^4U^6:U^1U^3U^3$ ID.

Сравнение. От *E. multiseptatum* отличается большим числом наружных умбональных лопастей.

Распространение. Франский ярус Северной Испании и Северной Африки.

СЕМЕЙСТВО VIRGINOCERATIDAE YATSKOV, FAM. NOV.

Диагноз. Раковина от дисковидной до линзовидной, с хорошо выраженным килем и узким умбо. Вентральная лопасть трехраздельная и с двумя зачаточными зубцами либо пятираздельная, умбональная лопасть одна. Франский ярус. (см. рисунок, II).

Состав. Два рода: *Virginoceras* Ruzhencev, 1960 и *Naplesites* gen. nov.

Замечание. В надсемейство *Triainocerotataceae* новое семейство включено условно, так как от представителей надсемейства *Belocerotataceae* оно отличается наличием всего одной умбональной лопасти. Все представители первого семейства, как и другие *Triainocerotataceae*, проходят лишь стадию рода *Manticoceras*. Однако для триайноцератацев не характерно усложнение вентральной лопасти, как это наблюдается у виргиноцератид. Вероятнее всего, это самостоятельная ветвь развития агониатитов, параллельная белоцератацеям и триайноцератацеям, которая, возможно, заслуживает выделения в самостоятельное надсемейство.

Род *Virginoceras* Ruzhencev, 1960

Neomanticoceras: Glenister, 1958, с. 80 (pars).

Neomanticoceras (*Virginoceras*): Руженцев, 1960, с. 178; Богословский, 1962, с. 345; 1969, с. 295.

Neomanticoceras subgen. A.: Clausen, 1969, с. 164 (pars).

Carinoceras: Богословский, 1969, с. 255 (pars).

Типовой вид — *Neomanticoceras erraticum* Glenister, 1958; франский ярус; Западная Австралия.

Диагноз. Раковина от дисковидной до линзовидной. Умбо узкое. Струйки нарастания образуют вентральный и боковой синусы. Вентральная лопасть трехраздельная, с двумя зачаточными зубцами (см. рисунок, II, V).

Формула лопастной линии — $V_2(V^1)V_1(V^1)V_2U:ID$.

Состав. Кроме типового вида, *V. Ijaschenkoae* (Bogoslowsky, 1969) из франского яруса Южного Тимана.

Род *Naplesites* Yatskov, gen. nov.

Beloceras: Clarke, 1897, с. 52 (pars); 1899, с. 103 (pars); Clarke, Ruedemann, 1903, с. 579 (pars).

Timanites (*Probeloceras*): Frech, 1902, с. 55 (pars); 1913, с. 25 (pars).

Omiplimeroceras (*Probeloceras*): Соболева, 1914, с. 20 (pars).

Probeloceras: Wedekind, 1918, с. 131 (pars).

Neomanticoceras: Schindewolf, 1936, с. 690 (pars); Miller, 1938, с. 135 (pars); Glenister, 1958, с. 80 (pars); Богословский, 1958, с. 117 (pars); Petter, 1959, с. 182 (pars).

Neomanticoceras (*Neomanticoceras*): Руженцев, 1960, с. 178 (pars); Богословский, 1962, с. 345 (pars); 1969, с. 294 (pars).

Neomanticoceras subgen. A: Clausen, 1969, с. 164 (pars).

Neomanticoceras subgen. B: Clausen, 1969, с. 164 (pars).

Название рода от местонахождения типового вида — г. Нейплс, штат Нью-Йорк, США.

Типовой вид — *Probeloceras? naplesense* Clarke, 1899; франкий ярус, формация Нейплс; США.

Диагноз. Раковина линзовидная. Умбо небольшое. Струйки нарастания образуют вентральный и боковой синусы. Вентральная лопасть пятираздельная (см. рисунок, II Na).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V_1V^1V_2U:ID$.

Состав. Кроме типового вида, *N. clauseni* sp. nov. из франского яруса ФРГ и *N. iynx* (Clarke, 1899) из того же яруса США.

Сравнение. Отличается от рода *Virginoceras* наличием двух хорошо развитых вентральных зубцов.

Naplesites iynx (Clarke, 1899)

Beloceras iynx: Clarke, 1899, с. 103, табл. 7, фиг. 11, 12 (non фиг. 13—16).

Eobeloceras iynx: Miller, 1939, с. 137, табл. 30, фиг. 13, 14 (non фиг. 12, 15—17).

Лектотип — музей штата Нью-Йорк в Олбани; экз. № 12060/1, изображен в работе Кларка (Clarke, 1899, табл. 7, фиг. 11); США, штат Нью-Йорк; франкий ярус, формация Нейплс.

Диагноз. Вентральная лопасть пятираздельная, с клиновидными зубцами, наклоненными в сторону умбо и имеющими вогнутые внутренние стороны. Умбональная лопасть приостренная.

Формула лопастной линии — $V_2V^1V_1V^1V_2U:ID$.

Сравнение. От близкого вида *N. naplesensis* отличается приостренной умбональной лопастью и наклоненными в сторону умбо зубцами вентральной лопасти, с вогнутыми внутренними сторонами.

Распространение. Франкий ярус США.

Naplesites clauseni Yatskov, sp. nov.

Timanites (*Probeloceras*) ex aff. *Probeloceras iynx*: Frech, 1902, с. 55, фиг. 16.

Neomanticoceras aff. *paradoxum*: Clausen, 1969, с. 167, табл. 25, фиг. 6, ба, 7—8; рис. 17к, 21.

Neomanticoceras paradoxum: Clausen, 1969, с. 165, табл. 25, фиг. 3, За, 4, 4а, 5, 9; рис. 17, 17 1, 21.

Название вида в честь К.-Д. Клаузена (C.-D. Clausen).

Голотип — GRIBo 158, изображен в работе Клаузена (Clausen, 1969, табл. 25, фиг. 6, ба); ФРГ, Бюдесхайм; франкий ярус.

Диагноз. Раковина уплощенная с боков. Вентральная лопасть пятираздельная, с мелкими и широкими лопастными элементами, с сосцевидными окончаниями выступов и зубцов. Боковое седло округленное, умбональная лопасть приостренная (см. рисунок, II Na₁).

Сравнение. От близкого вида *N. naplesensis* отличается более уплощенной раковиной, более мелкими и широкими, а не ланцетовидными вентральными элементами лопастной линии, более плавными очертаниями бокового седла, более узкой и приостренной в основании умбональной лопастью; от *N. iynx* — более симметричными элементами вентральной лопасти.

Распространение. Франкий ярус ФРГ.

Диагноз. Раковина от дисковидной до линзовидной, с очень узкой или килеватой вентральной стороной, от средне- до совершенно инволютной, умбо от среднего до почти закрытого. Поверхность раковины гладкая. Вентральная лопасть усложнена дополнительными зубцами, примыкающими к срединной лопасти и сдвигающимися по мере возникновения в сторону умбо. В районе умбонального края закладываются умбональные лопасти. Всех лопастей от 12 до 58, а может быть и более, все они, как правило, простые либо сосцевидные, либо приостренные. Иногда ряд лопастей усложняется цератитовой зазубренностью. Франский ярус (см. рисунок, III—IV).

Состав. Два подсемейства: *Sinobeloceratinae* subfam. nov. и *Beloceratinae* Nyatt, 1884.

ПОДСЕМЕЙСТВО SINOBELOCERATINAE YATSKOV, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Раковина от дисковидной до линзовидной, с килеватой вентральной стороной. Лопасты клиновидные, приостренные в основании, и наклонены, как правило, в сторону умбо. Число лопастей от 12 до 36 (см. рисунок, III).

Состав. Три рода: *Chaoceras* gen. nov., *Sinobeloceras* gen. nov. и *Atapobeloceras* gen. nov.

Род *Chaoceras* Yatskov, gen. nov.

Beloceras: Clarke, 1897, с. 53 (pars); 1899, с. 103 (pars); Clarke, Ruedemann, 1903, с. 579 (pars).
Eobeloceras: Miller, 1938, с. 137 (pars); Chao, 1956, с. 103, 111 (pars); Petter, 1959, с. 183 (pars); Ruan, 1981, с. 48 (pars).

Mesobeloceras: Montesinos, Henn, 1986, с. 74 (pars).

Название рода в честь Чжао (Chao).

Типовой вид — *Eobeloceras anquisellatum* Chao, 1956; франкий ярус; Юго-Восточный Китай.

Диагноз. Раковина от дисковидной до линзовидной. Вентральная лопасть с пятью и более зубцами. Число наружных умбональных лопастей равно числу зубцов вентральной лопасти (или на одну больше) (см. рисунок, III Ch).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V_1V^1V_2UU^1(U^2):?ID \rightarrow V_2V^1V^2V_1V^2V^1V_2UU^1U^4U^6:U^3U^3ID$.

Состав. Кроме типового вида, *Ch. clarkei* sp. nov. из США, *Ch. housei* (Montesinos et Henn, 1985) из Северной Испании и Северной Африки, *Ch. chaoi* sp. nov. из Юго-Восточного Китая.

Chaoceras clarkei Yatskov, sp. nov.

Beloceras iynx: Clarke, 1899, с. 103, табл. 7, фиг. 15, 16 (non фиг. 11—14); рис. 77.

Eobeloceras iynx: Miller, 1938, с. 137, табл. 30, фиг. 15, 17 (non фиг. 12—14, 16); рис. 29E.

Название вида в честь Дж. Кларка (Clarke).

Голотип — музей штата Нью-Йорк в Олбани, № 12060/5, изображен Кларком (Clarke, 1899, табл. 7, фиг. 15; рис. 77); США, штат Нью-Йорк; франкий ярус, формация Нейплс.

Диагноз. Раковина дискоконовая, среднеэволютная. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 3:3 (см. рисунок, III, Ch₂).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V_1V^1V_2UU^1U^2:ID$.

Сравнение. От *Ch. anquisellatum* отличается большим числом лопастей, так как у нового вида третья умбональная лопасть расположена на внешней стороне оборота, а у *Ch. anquisellatum* — на умбональном шве.

Распространение. Франкий ярус США.

Chaoceras housei (Montesinos et Henn, 1986)

Beloceras kayseri: Petter, 1959, с. 186, табл. 10, фиг. 3, 5, 5а, 6, 9, 10, рис. 44В.

Mesobeloceras housei: Montesinos, Henn, 1986, с. 74, рис. 4, 5F₁, 5F, 6H.

Голотип — DPO 16.287а, изображен в работе Монтесинос и Хенна (Montesinos, Henn, 1986, рис. 6H); Испания, Кантабрийские горы; французский ярус.

Диагноз. Раковина оксиконовая, с узким умбо. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 3(4):4 (см. рисунок, III Ch₃).

Формула лопастной линии — $V_2V^1(V^2)V_1(V^2)V^1V_2UU^1U^2U^4:(U^3)U^3ID$.

Сравнение. От *Ch. clarkei* и *Ch. aquisellatum* отличается большим числом лопастей.

Распространение. Франский ярус Северной Испании и Северной Африки.

Chaoceras chaoi Yatskov, sp. nov.

Beloceras acutum: Chao, 1956, с. 103, табл. 1, фиг. 14,15.

Название вида в честь Чжао (Chao).

Голотип — № 8176, изображен Чжао (Chao, 1956, табл. 1, фиг. 14, 15); Юго-Восточный Китай, Гуанси-Чжуаньский автономный район; французский ярус.

Диагноз. Раковина оксиконовая, с узким умбо. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 4:5 (см. рисунок, III Ch₄).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V_1V^1V^2V_2UU^1U^2U^4(U^6):(U^5)U^3ID$.

Сравнение. От всех остальных видов отличается более сложной вентральной лопастью и большим числом умбональных лопастей.

Распространение. Франский ярус Юго-Восточного Китая.

Род *Sinobeloceras* Yatskov, gen. nov.

Beloceras: Termier, 1950, с. 54 (pars); Chao, 1956, с. 103, 111 (pars).

Mesobeloceras: Ruan, 1981, с. 49 (pars).

Название вида от Sina (греч.) — Китай и рода *Beloceras*.

Типовой вид — *Beloceras acutum* Chao, 1956; французский ярус; Юго-Восточный Китай.

Диагноз. Раковина линзовидная. Вентральная лопасть подразделена на пять и более зубцов. Число наружных умбональных лопастей превышает число вентральных зубцов на два (см. рисунок, III S).

Формула лопастной линии — $V_2V^1(V_1)V^1V_2UU^1U^2U^4(U^6):(U^5)U^3ID \rightarrow V_2V^1V^2V^3V_1V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8(U^{10}):?(U^7)U^7U^5U^3ID$.

Состав. Кроме типового вида, *S. guani* sp. nov. из Юго-Восточного Китая и *S. termieri* sp. nov. из Северной Африки.

Сравнение. От близкого рода *Chaoceras* отличается преобладанием числа умбональных лопастей над числом зубцов вентральной лопасти на два.

Sinobeloceras termieri Yatskov, sp. nov.

Beloceras sagittarium: Termier, 1950, с. 54, табл. 150, фиг. 50, 51.

Mesobeloceras kayseri: Goddertz, 1987, с. 191, табл. 14, фиг. 7, рис. 37.

Название вида в честь А. Термье (Н. Termier).

Голотип — экземпляр, изображенный в работе Термье (Termier, 1950, табл. 150, фиг. 50, 51); Северная Африка, Марокко; французский ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 3:5 (см. рисунок, III S₁).

Формула лопастной линии — $V_2V^1(V_1)V^1V_2UU^1U^2U^4(U^6):(U^5)U^3ID$.

Распространение. Франский ярус Северной Африки.

Sinobeloceras guani Yatskov, sp. nov.

Mesobeloceras acutum: Ruan, 1981, с. 49, табл. 9, фиг. 19, 22, рис. 20; Ruan, Daocheng, 1983, табл. 1, фиг. 2.

Название вида в честь Жуаня (Ruan).

Голотип — № 33357, изображен в работе Руана (Ruan, 1981, табл. 9, фиг. 26, рис. 20); Юго-Восточный Китай; Гуанси-Чжуаньский автономный район; франкий ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 4:6 (см. рисунок, III S₂).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2(V_1)V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6(U^8):?(U^7)U^5U^3ID$.

Сравнение. От *S. termieri* отличается более сложной лопастной линией: у описанного вида на одну вентральную и одну умбональную лопасть больше.

Распространение. Франкий ярус Юго-Восточного Китая.

Sinobeloceras acutum (Chao, 1956)

Beloceras: Chao, 1956, с. 103, 111, табл. 1, фиг. 12, 13 (non фиг. 14, 15 = *Chaoceras chaoi* sp. nov.).

Лектотип — № 8175, изображен в работе Чжао (Chao, 1956, табл. 1, фиг. 12, 13); Юго-Восточный Китай, Гуанси-Чжуаньский автономный район; франкий ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 5:7 (см. рисунок, III S₃).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^3V_1V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}:?U^9U^7U^5U^3ID$.

Сравнение. От *S. termieri* и *S. ruanii* отличается большим числом вентральных и умбональных лопастей.

Распространение. Франкий ярус Юго-Восточного Китая.

Род *Atopobeloceras* Yatskov, gen. nov.

Beloceras: Frech, 1902, с. 61 (pars); 1913, с. 26 (pars); Wedekind, 1913, с. 47 (pars); 1918, с. 129 (pars); Dybczynsky, 1913, с. 521 (pars); Matern, 1931, с. 76 (pars); Miller, 1938, с. 132 (pars); Богословский, 1958, с. 118 (pars); 1961, с. 546 (pars); 1962, с. 346 (pars); 1969, с. 297 (pars); Glenister, 1958, с. 85 (pars); Petter, 1959, с. 184 (pars); Руженцев, 1960, с. 180 (pars).

Название рода от *atopos* (греч.) — странный, неуместный и рода *Beloceras*.

Типовой вид — *Beloceras subacutum* Petter, 1959; франкий ярус; Северная Африка, Алжир.

Диагноз. Раковина линзовидная. Вентральных лопастей больше наружных умбональных (см. рисунок, III A).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^3V_1V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4:?U^3ID$.

Состав. Кроме типового вида, вероятно, *A. praecursor* (Frech, 1902) из ФРГ.

Сравнение. От других родов подсемейства отличается преобладанием числа вентральных лопастей над числом наружных умбональных.

ПОДСЕМЕЙСТВО VELOCERATINAE HYATT, 1884

Диагноз. Раковина от дисковидной, с узкой, округленной вентральной стороной, до линзовидной. Лопасты симметричные, с сосцевидными окончаниями. Число лопастей от 16 до 58 и более (см. рисунок, IV).

Состав. Два рода: *Mesobeloceras* Glenister, 1958 и *Beloceras* Hyatt, 1884.

Сравнение. От подсемейства *Sinobeloceratinae* отличается сосцевидными окончаниями лопастей.

Род *Mesobeloceras* Glenister, 1958

Beloceras: Frech, 1913, с. 26 (pars); Wedekind, 1913, с. 47 (pars); 1918, с. 129 (pars); Dybczynsky, 1913, с. 521 (pars); Matern, 1931, с. 76 (pars); Müller, 1956, с. 45 (pars); 1958, с. 118 (pars); 1962, с. 346 (pars); 1969, с. 299 (pars); Glenister, 1958, с. 85 (pars); Petter, 1959, с. 184 (pars); 1960, с. 180 (pars).

Mesobeloceras: Glenister, 1958, с. 82; Руженцев, 1960, с. 180; Богословский, 1962, с. 346; 1969, с. 297; Яцков, 1984, с. 85.

Типовой вид — *M. thomasi* Glenister, 1958; франкий ярус; Западная Австралия.

Диагноз. Раковина от дисковидной до линзовидной. Вентральных лопастей на 1 меньше наружных умбональных или их число равно (см. рисунок, IV Me).

Формула лопастной линии — $V_2V^1(V^2)V_1(V^2)V^1V_2UU^1U^2U^4:U^3ID - V_2V^1V^2V^3V^4V^5(V^6)V_1(V^5)V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}:U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Состав. Кроме типового вида, *M. boreale* Yatskov, 1984 с Новой Земли, *M. bogoslovskiyi* sp. nov. с Рудного Алтая и *M. glenisteri* sp. nov. из Западной Австралии. Условно к данному роду отнесены *M. kayseri* (Holzapfel, 1882) и *M. denkmani* (Wedekind, 1913) из ФРГ, а также *M. acutodorsatum* (Dybczynsky, 1913) из Польши.

Mesobeloceras bogoslovskiyi Yatskov, sp. nov.

Beloceras sagittarium: Богословский, 1958, с. 119, табл. 6, фиг. 3, 4; табл. 7, фиг. 1; рис. 36; 1961, с. 547, табл. Д—86, фиг. 3; рис. 89; 1962, с. 346, табл. 8, фиг. 9 (non рис. 108, д); 1969, табл. 27, фиг. 7, 8; табл. 28; рис. 102, а—ж.

Название вида в честь Б.И. Богословского.

Голотип — ПИН, N 774/725, изображен в работе Б.И. Богословского (1958, табл. 27, фиг. 7); Рудный Алтай; франкий ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 6(7):7 (см. рисунок, IV Me).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^3V^4(V^5)V_1(V^5)V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}:U^9U^7U^5U^3ID$.

Сравнение. От типового вида и *M. boreale* отличается иным соотношением числа вентральных и наружных умбональных лопастей — 6(7):7 вместо 4:5 и 5(6):6 соответственно.

Распространение. Франкий ярус Рудного Алтая.

Mesobeloceras glenisteri Yatskov, sp. nov.

Beloceras sagittarium: Glenister, 1958, с. 85, табл. 5, фиг. 12; табл. 10, фиг. 7; табл. 13, фиг. 1—5; табл. 14, фиг. 1—8; рис. 13 А, 14, 15; Богословский, 1962, рис. 108, д (non табл. 8, фиг. 9); 1969, рис. 101, д.

Название вида в честь Б. Гленистера (Glenister).

Голотип — N 35773, изображен в работе Б. Гленистера (Glenister, 1958, табл. 13, фиг. 4, 5); Западная Австралия, бассейн р. Фицрой; франкий ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 7(8):8 (см. рисунок, IV Me).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^3V^4V^5(V^6)V_1(V^6)V^5V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}:U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Сравнение. От остальных видов отличается иным соотношением числа вентральных и наружных умбональных лопастей.

Распространение. Франкий ярус Западной Австралии.

Род *Beloceras* Hyatt, 1884

Pinacoceras: Mojsisovics, 1873, с. 43, 69 (pars).

Beloceras: Hyatt, 1884, с. 333; Foord, Crick, 1897, с. 273; Clarke, 1899, с. 102 (pars); Frech, 1902, с. 61; 1913, с. 26 (pars); Wedekind, 1913, с. 47 (pars); 1918, с. 129 (pars); Matern, 1913, с. 76; Böhm, 1935, с. 51 (pars); Miller, 1938, с. 132 (pars); Наливкина, 1947, с. 167; Delepine, 1952, с. 567; Muller, 1956, с. 45; Wells, 1956, с. 75 (pars); Miller, Furnish, 1957, с. 36 (pars); Glenister, 1958, с. 85 (pars); Богословский, 1958, с. 118 (pars); 1961, с. 546 (pars); 1962, с. 346 (pars); 1969, с. 297 (pars); Petter, 1959, с. 184 (pars); Руженцев, 1960, с. 180 (pars); Kullmann, 1960, с. 503.

Ceratobeloceras: House, Kirchgasser, 1985, с. 9.

Типовой вид — *Goniatites sagittarius* Sandberger, 1850—1856; франкий ярус; ФРГ.

Диагноз. Раковина линзовидная. Вентральных лопастей меньше наружных умбональных на 2 и более. У продвинутых представителей рода появляется це-

ратитовая зазубренность на первой умбональной лопасти (см. рисунок, IV В(В), В(1), В(С)).

Формула лопастной линии — от $V_2V^1V^2V^1V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8;U^7U^5U^3ID$ до $V_2V^1V^2V^3V^4(V^5)V_1(V^5)V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14};U^{13}U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Состав. Три подрода: *Beloceras* Hyatt, 1884; *Idiobeloceras* subgen. nov.; *Ceratobeloceras* House et Kirchgasser, 1985.

Сравнение. От рода *Mesobeloceras* отличается меньшим на 2 и более числом вентральных лопастей по сравнению с числом умбональных.

Подрод *Beloceras* Hyatt, 1884

Pinacoceras: Mojsisovics, 1873, с. 43, 59 (pars).

Beloceras: Hyatt, 1884, с. 333 (pars); Ford, Crick, 1897, с. 273 (pars); Clarke, 1899, с. 102 (pars); Frech, 1902, с. 61 (pars); 1913, с. 26 (pars); Wedekind, 1913, с. 47 (pars); 1918, с. 29 (pars); Matern, 1931, с. 76 (pars); Miller, 1938, с. 132 (pars); Наливкина, 1974, с. 167 (pars); Delepine, 1952, с. 567 (pars); Muller, 1956, с. 45 (pars); Wells, 1956, с. 751 (pars); Miller, Furnish, 1957, с. 36 (pars); Glenister, 1958, с. 85 (pars); Богословский, 1958, с. 116 (pars); 1961, с. 546 (pars); 1962, с. 346 (pars); 1969, с. 297 (pars); Petter, 1959, с. 184 (pars); Руженицев, 1960, с. 180 (pars); Kullmann, 1960, с. 503 (pars).

Типовой вид — *Goniatites sagittarius* Sandberger, 1850—1856; франкий ярус; ФРГ.

Диагноз. Вентральных лопастей меньше наружных умбональных на 2 или 3 (см. рисунок, IV В(В)).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^1V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8;U^7U^5U^3ID \rightarrow V_2V^1V^2V^3V^4(V^5)V_1(V^5)V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14};U^{13}U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Состав. Кроме типового вида, *В. (В.) petterae* sp. nov. из Северной Африки и *В. В(В.) gallicum* sp. nov. из Франции.

Beloceras (Beloceras) petterae Yatskov, sp. nov.

Beloceras tenuistriatum: Petter, 1959, с. 184, табл. 10, фиг. 1; рис. 44А, 44А₁.

Название вида в честь Ж. Петер (G. Petter).

Голотип — экземпляр, изображенный в работе Петер (Petter, 1959, табл. 10, фиг. 1, рис. 44А, 44А₁); Северная Африка; франкий ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и умбональных лопастей 4:6 (см. рисунок IV В(В)₁).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^1V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8;U^7U^5U^3ID$.

Сравнение. От типового вида отличается иным соотношением числа вентральных и наружных умбональных лопастей — 4:6 вместо 5(6):8(9).

Распространение. Франкий ярус Северной Африки.

Beloceras (Beloceras) gallicum Yatskov, sp. nov.

Beloceras multilobatum: Böhm, 1935, с. 51, табл. 1, фиг. 4а, 4в, 5.

Beloceras sagittarium: Schulz, 1967, с. 608, рис. 1, 3, 5 (non рис. 6, 7, 8, 9 = В. (*Ceratobeloceras*) *schulzi* House et Kirchgasser, 1985).

Название вида от Gallia (лат.) — Франция.

Голотип — экз. N 9, изображен в работе Г. Шульца (Schulz, 1969, рис. 1, 3, 5); Франция, горы Монтань-Нуар; франкий ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 6(7):9 (см. рисунок IV В (В)₃).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^3V^4(V^5)V_1(V^5)V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14};U^{13}U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Сравнение. От типового вида *В. (В.) petterae* отличается иным соотношением числа вентральных и наружных умбональных лопастей — 6(7):9 вместо 5(6):8(9) и 4:6 соответственно.

Распространение. Франкий ярус Франции.

Подрод *Idiobeloceras* Yatskov, subgen. nov.

Pinacoceras: Mojsisovics, 1873, с. 43, 69 (pars).

Beloceras: Hyatt, 1884, с. 333 (pars); Foord, Crick, 1897, с. 273 (pars); Clarke, 1899, с. 102 (pars); Frech, 1902, с. 61 (pars); 1913, с. 26 (pars); Wedekind, 1913, с. 47 (pars); 1918, с. 29 (pars); Matern, 1931, с. 76 (pars); Miller, 1938, с. 132 (pars); Наливкина, 1947, с. 167 (pars); Termier, 1950, с. 54 (pars); Delepine, 1952, с. 567 (pars); Muller, 1956, с. 45 (pars); Wells, 1956, с. 751 (pars); Miller, Furnish, 1957, с. 36 (pars); Glenister, 1958, с. 85 (pars); Богословский, 1958, с. 116 (pars); 1961, с. 546 (pars); 1962, с. 346 (pars); 1969, с. 297 (pars); Petter, 1959, с. 184 (pars); Руженцев, 1960, с. 80 (pars); Kullmann, 1960, с. 503 (pars).

Mesobeloceras: Богословский, 1962, с. 297 (pars).

Название подрода от *idios* (греч.) — особенный и рода *Beloceras*.

Типовой вид — *Beloceras stenumbilitatum* Bogoslovsky, 1958; франский ярус, Рудный Алтай.

Диагноз. Вентральных лопастей меньше наружных умбональных на 4 и более (см. рисунок, IV B(I)).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2(V^3)V_1(V^3)V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}(U^{14}); (U^{13})U^{11}U^9U^7U^3ID \rightarrow V_2V^1V^2V^3V^4(V^5)V_1(V^5)V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{14}U^{16}U^{18} \dots U^{17}U^{15}U^{13}U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Состав. Кроме типового вида, *B. (I.) williamsi* Wells, 1956 из франских отложений США, Северной Африки и Рудного Алтая.

Сравнение. От подрода *Beloceras* отличается меньшим (на 4 и более) числом вентральных лопастей по сравнению с числом умбональных.

Beloceras (Idiobeloceras) williamsi Wells, 1956

?*Beloceras multilobatum*: Наливкина, 1974, с. 167, табл. 43, фиг. 4; рис. 20 а, б.

?*Beloceras* sp.: Termier, 1950, с. 54, табл. 101, фиг. 46.

Beloceras williamsi: Wells, 1956, с. 751, табл. 82, фиг. 4; рис. 2а, 2с.

Голотип — экземпляр, изображенный в работе Дж. Уэллса (Wells, 1956, табл. 43, фиг. 4, рис. 2а, 2с); штат Нью-Йорк; франский ярус.

Диагноз. Соотношение числа вентральных и наружных умбональных лопастей 4(5):9 (см. рисунок, IV B(I)).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2(V^3)V_1(V^3)V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14}; U^{13}U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Сравнение. От типового вида отличается иным соотношением числа вентральных и наружных умбональных лопастей — 4(5):9 вместо 6(7):11 и более.

Замечание. Если форма с Рудного Алтая, описанная Наливкиной (1947) как *Beloceras multilobatum*, и североафриканская форма *Beloceras* sp. (Termier H. et G., 1950) по своей морфологии и очертанию лопастной линии ближе к данному виду, чем к типовому *B. (I.) stenumbilitatum*, то форма, изображенная у Зандбергеров (Sandberger, 1850—1856, табл. 4, фиг. 3, 3а, 3в) под названием *Gopiatites sagittarius*, *B. (I.) stenumbilitatum*.

Распространение. Франский ярус США и, по-видимому, Рудного Алтая и Северной Африки.

Подрод *Ceratobeloceras* House et Kirchgasser, 1985

Ceratobeloceras: House, Kirchgasser, 1985, с. 9, табл. 3, фиг. 1, 2; рис. 10А.

Типовой вид — *C. schulzi* House et Kirchgasser, 1985; франский ярус; Франция.

Диагноз. Вентральных лопастей меньше наружных умбональных на 2 или 3. Первая умбональная лопасть (а иногда и вторая) с цератитовой зазубренностью (см. рисунок, B(C)).

Формула лопастной линии — $V_2V^1V^2V^3V^4(V^5)V_1(V^5)V^4V^3V^2V^1V_2(U_1U_1)U^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14}; U^{13}U^{11}U^9U^7U^5U^3ID$.

Состав. Подрод монотипический.

Сравнение. От других подродов отличается цератитовой зазубренностью первой (иногда и второй) умбональной лопасти.

ЛИТЕРАТУРА

- Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи Рудного Алтая. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 156 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 64).
- Богословский Б.И.* Класс Септалорода. Головоногие // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. II. Девонская система. Новосибирск: СНИИГГИМС, 1961. С. 542—551. (Тр. СНИИГГИМС; Вып. 20).
- Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 334—425.
- Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. I. Агонитаты. М.: Наука, 1969. 342 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 124).
- Гольцфельд Э.* Головоногие доманикового горизонта Южного Тимана // Тр. Геол. ком. 1899. Т. 12, N 3. С. 1—56.
- Наливкина А.К.* Отряд Аммоноидеа (аммоноидеи) // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 3. Девонская система. М.; Л.: Госгеолгиздат, 1947. С. 159—180.
- Петц Г.* Материалы к познанию фауны девонских отложений окраины Кузнецкого угленосного бассейна. СПб., 1901. 394 с. (Тр. Геол. части кабинета; Т. 4).
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 83).
- Соболев Д.Н.* Наброски по филогении гониатитов. Варшава, 1914. 192 с.
- Яцков С.В.* Первая находка белоцератид (Ammonoidea) на Новой Земле // Палеонтол. журн. 1984. N 1. С. 95—98.
- Archiac A., Verneuil E.* On the fossils of the older deposits in the Rhenish provinces // Trans. Geol. Soc. London. Ser. 2. 1842. Vol. 6. P. 303—410.
- Bensaid M.* Etude sur des Goniatites à la limite du Dévonien moyen et supérieur, du Marocain // Notes Serv. géol. Maroc. 1974. T. 36, N 264. P. 81—140.
- Böhm R.* Etudes sur les faunes de Dévonien supérieur et du Carbonifère inférieur de la Montagne Noire. Montpellier, 1935. 203 p.
- Buch L.* Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den älteren Gebirgsschichten vorkommen, und über Goniatiten insbesondere. B., 1832. 56 S.
- Chao Kingkoo.* Notes on some Devonian ammonoids from Southern Kwangsi // Acta palaeontol. sin. 1956. Vol. 4, N 2. P. 101—116.
- Clarke J.M.* The Naples fauna (fauna with Manticoceras intumescens) in Western New York // N.Y. State Geol. Ann. Rep. 1899. Vol. 16. P. 29—161.
- Clarke J.M., Ruedemann R.* Catalogue of type specimens of Paleozoic fossils in New York State Museum // N.Y. State Mus. Bull. 1903. N 65. P. 1—847.
- Clausen C.-D.* Oberdevonische Cephalopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge. 2. Gephyroceratidae, Beloceratidae // Palaeontographica. A. 1969. Bd. 132, Lfg 4/6. S. 95—178.
- Delepine J.* Sous-ordre des Goniatitina // Traité de palaeontologie. P.: Masson, 1952. T. 2. P. 559—581.
- Dybczynsky T.* Amonity górno dewonu Kielc. Wiadomosć tymczasowa (Les ammonites du Dévonien supérieur de Kielce en Pologne. Note préliminaire) // Kosmos. 1913. Vol. 38. P. 510—525.
- Foord A.H., Crick G.Ch.* Catalogue of fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt 3. Bactritidae, and part of the suborder Ammonoidea. L., 1897. 303 p.
- Frech F.* Über devonische Ammoneen // Beitr. Palaeontol. Geol. Österr. Ungars und Orients. 1902. Bd. 14. S. 27—111.
- Frech F.* Ammonoeneae Devonicae (Clymeniidae, Aphyllitidae, Gephyroceratidae, Cheiloceratidae). Fossilium Catalogus. 1. Animalia. B., 1913. Th. 1. S. 1—42.
- Glenister B.F.* Upper Devonian ammonoids from the Manticoceras zone, Fitzroy Basin, Western Australia // J. Paleontol. 1958. Vol. 32. N 1. P. 58—96.
- Goddertz B.* Devonischen Goniatiten aus SW-Algerien und ihre stratigraphische Einordnung in die Conodonten—Abfolge // Palaeontographica. A. 1987. Bd. 197, Lfg 4/6. S. 127—220.
- Holzappel E.* Die Goniatiten—Kalke von Adorf in Waldeck // Palaeontographica. 1882. Bd. 28. S. 227—261.
- House M.R., Kirchgasser W.T., Price I.D., Wade G.* Goniatites from Frasnian (Upper Devonian) and adjacent strata of the Montagne Noire // Hercynica. 1985. Bd. 1, N 1. S. 1—21.
- House M.R., Ziegler W.* The goniatite and conodont sequences in the early Upper Devonian at Adorf, Germany // Geol. et palaeontol. 1977. Vol. 11. P. 69—108.
- Hyatt A.* Genera of fossil cephalopods // Proc. Boston Soc. Natur. Hist. 1884. Vol. 22. P. 253—338.
- Kullmann J.* Die Ammonoidea des Devon in Kantabrischen Gebirge (Nordspanien) // Abh. Akad. Wiss. Liter. Math.-naturwiss. Kl. 1960. N 7. S. 1—106.
- Matern H.* Das Oberdevon der Dill—Mulde // Abh. Preuss. geol. Landesanst. N.F. 1931. H. 134. S. 1—139.

- Miller A.K. Devonian ammonoids of America // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1938. N 14. P. 1—262.
- Miller A.K., Furnish W.M. Paleozoic Ammonoidea (Anarcestina, Goniatina, Prolecanitina) // Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Lawrence: Kansas Univ. press, 1957. P. 11—36, 47—49.
- Mojzsisovics E. Das Gebirge um Hallstatt // Abh. geol. Reichsanst. 1873. Bd. 6, T. 1. S. 1—174.
- Montesinos J.R., Henn A.H. La fauna de Pharciceras (Ammonoidea) de la Formacion Cardano (Dominio Palentino, Cordillera Cantabrica, NO de España) // Trab. Geol. Univ. Oviedo. 1986. Vol. 16. P. 61—76.
- Müller K.L. Cephalopodenfauna und Stratigraphie des Oberdevons von Schleiz und Zeulenroda in Thüringen // Beih. Geol. Jb. 1956. H. 20. S. 1—93.
- Petter G. Goniatites dévoniennes de Sahara // Publ. Serv. carte géol. Algérie. N. sér. Paléontologie. Mém. 1959. N 2. P. 1—369.
- Ruan Yiping. Devonian and earliest Carboniferous ammonoids from Guangxi and Guizhou // Mem. Nanjing. Inst. Geol. Palaeontol. Acad. Sin. 1981. N 15. P. 1—152.
- Ruan Yiping, Mu Daocheng. Devonian strata of Nandan od northern Guangxi with special reference to planctonic and neotonic faunas // Ibid. 1983. N 18. P. 1—34.
- Sandberger G., Sandberger F. Die Versteinerungen des Rheinischen Schichtensystems in Nassau. Lfg 1—4. Wiesbaden, 1850—1856. 564 S.
- Schindewolf O.H. Neue Gattungen tiefoberdevonischer Goniatiten // Ztschr. Dt. geol. Ges. 1936. Bd. 88. S. 689—691.
- Schulz H. Beloceras mit ceratitischen Loben aus der Montagne Moire, Frankreich // N. Jb. Geol. Palaeontol. Monatsh. 1967. H. 10. S. 608—619.
- Termier H., Termier G. Paléontologie marocaine. II. Invertebres de l'Ere Primaire. Fasc. 3. Mollusques // Serv. géol. Protect. Rep. Franc. Maroc. Notes et mém. 1950. N 78. P. 1—246.
- Wedekind R. Die Goniatitenkalke des unteren Oberdevon von Martenberg bei Adorf // S.-ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin. 1913. N 1. S. 23—77.
- Wedekind R. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten) // Palaeontographica. 1918. Bd. 62. S. 85—184.
- Wells J.W. The ammonoids Koenenites and Beloceras from the Upper Devonian of New York // J. Paleontol. 1956. Vol. 30. P. 749—751.



УДК 564.53:735.1 (470.117)

Л.Ф. Кузина, С.В. Яцков

ПРЕДСТАВИТЕЛИ НАДСЕМЕЙСТВА NEOGLYPHIOSERATACEAE В ДОМБАРСКИХ (НИЖНИЙ КАРБОН) ОТЛОЖЕНИЯХ НОВОЙ ЗЕМЛИ

Neoglyphiocerataceae — наиболее обширное и широко распространенное надсемейство аммоноидей в домбарском веке раннего карбона (Руженцев, 1975). Краткость существования этого надсемейства, ограниченного, по существу, только домбарским веком, а также бурные темпы развития определили его большое стратиграфическое значение. В.Е. Руженцев и М.Ф. Богословская (1971) считают неоглифиоцератоидей определяющими для отложений домбарского яруса (визейская зона P₂+зона Eumorphoceras). Последний подразделен на три геозоны: Hypergoniatites—Ferganoceras, Uralopronorites—Cravenoceras и Fayettevillea—Delepinoceras. Один из двух родов-индексов каждой из трех геозон — представитель этого надсемейства.

Наш материал по новоземельским аммоноидеям собран в основном из отложения двух верхних геозон домбарского яруса. На Новой Земле присутствуют также аммоноидеи, характеризующие нижнюю геозону Hypergoniatites—Ferganoceras, т.е. верхи вize общепринятой шкалы. Однако изученная нами ранее очень небольшая коллекция аммоноидей из этой геозы (Кузина, Яцков, 1988) неоглифиоцератацей не содержит.

Основные сборы аммоноидей на Новой Земле были сделаны С.В. Яцковым во время полевых исследований 1984 г. Небольшие коллекции были присланы геологами. Аммоноидеи из известного местонахождения на Южном острове, в губе Грибовой (рис. 1, выборка 2) были собраны В.А. Черемных и Н.В. Калашни-

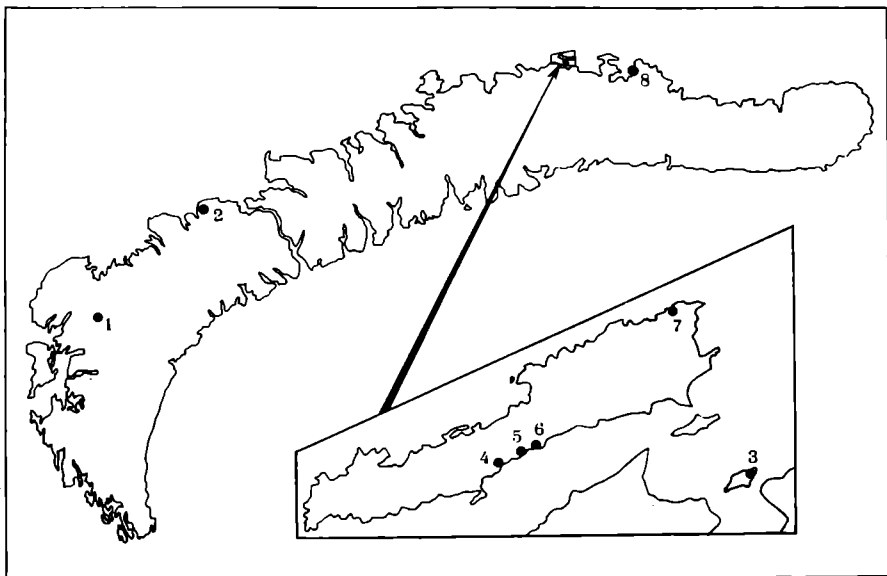


Рис. 1. Схема расположения выборок аммонидей на Новой Земле

1 — Южный остров, руч. Посудный, 2 — Южный остров, губа Грибовая, 3 — о-в Малый Заячий, 4—7 — о-в Берха, 8 — Северный остров, п-ов Литке, р. Великая

ковым в 1973 г. Именно из этой точки Л.С. Либровичем (1938) были впервые описаны новоземельские аммонидеи, среди которых *Cravenoceras atcticum* и *C. petrenkoi*. В данной статье, кроме этих двух видов *Cravenoceras*, из неоглифиоцератацей нами впервые описан отсюда *Lyrogoniatites tener* Ruzh. et Bogosl. Этот комплекс аммонидей характеризует вторую генозону домбарского яруса — *Uralopronorites—Cravenoceras*. К этой же генозоне относятся содержащие аммонидей отложения милинской свиты на руч. Посудном (см. рис. 1, выборка 1). Из неоглифиоцератацей нами здесь определены *Neoglyphioceras latum* sp. nov., *Lusitanites subcircularis* (Miller) и плохой сохранности *Cravenoceras* sp. Этот комплекс аммонидей, по-видимому, несколько древнее предыдущего.

Основная масса аммонидей, собранная С.В. Яцковым на островах Берха и Малый Заячий (см. рис. 1, выборки 3—7), происходит из горбовского рифового комплекса, возраст которого датируется геологами от среднего визе до серпухова включительно. Аммонидеи из указанных выше точек характерны для двух верхних генозон домбарского яруса — *Uralopronorites—Cravenoceras* и *Fayettevillea—Delepinoceras*, т.е. нижней и средней частей серпуховского яруса. На о-ве Малый Заячий (см. рис. 1, выборка 3), кроме описываемого ниже *Neoglyphioceras gorbovense* sp. nov., нами определены также *Eumorphoceras* sp. и *Goniatites tardus* Kusina et Yatskov. Этот комплекс характеризует, по-видимому, самые низы первой из указанных выше генозон. Аммонидеи этой же генозоны собраны на южном побережье о-ва Берха (см. рис. 1, выборка 4). Отсюда происходят многочисленные и в таксономическом отношении наиболее разнообразные аммонидеи. Из неоглифиоцератацей нами определены представленные многочисленными экземплярами виды родов *Cravenoceras* и *Quasicravenoceras*, среди которых описываемые здесь *Cravenoceras arcticum* Librovitch, *C. petrenkoi* Librovitch, *Quasicravenoceras costatum* Ruzh. et Bogosl., *Q. librovitchi* sp. nov. Кроме них, здесь установлено присутствие видов *Tumrapoceras* и нового рода, близкого к *Cravenoceras*. Более молодые аммонидеи, характеризующие верхнюю генозону домбарского яруса, были собраны в трех пунктах на о-ве Берха (см. рис. 1, выборки 5—7). *Fayettevillea*

densistriata sp. nov. и *F. minuscula* sp. nov. происходят из выборок 5 и 6. Из сопутствующих аммоноидей здесь присутствуют многочисленные раковины рода *Syngastrioceras*. Более разнообразны аммоноидеи выборки 7. Кроме *Fayettevillea* (не очень хорошей сохранности) других неоглифиоцератацей здесь пока не обнаружено. Из сопутствующих аммоноидей нами определены представители родов *Glaphyrites*, *Cavilientia*, *Kazakhoceras*, *Trizonoceras*, *Paradimorphoceras*. Единичные находки аммоноидей известны на Северном острове, на п-ове Литке. Отсюда нами описывается *Kardailites pulcher* sp. nov. (см. рис. 1, выборка 8).

Систематика надсемейства *Neoglyphioceratasea* была разработана в последние годы В.Е. Руженцевым и М.Ф. Богословской (1978). По их представлениям, оно состоит из четырех семейств: *Cravenoceratidae* Ruzhencev, 1957; *Neoglyphioceratidae* Plummer et Scott, 1937; *Rhymmoceratidae* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 и *Ferganoceratidae* Ruzhencev, 1960. Первое и третье подразделяются на подсемейства, причем кравеноцератиды таксономически наиболее разнообразны. Эта классификация с большими или меньшими изменениями была принята последующими авторами (Kullmann, 1981; Ramsbottom, Saunders, 1985). В настоящей статье мы также придерживаемся в основном этой классификации. Единственное изменение, внесенное нами, — это исключение подсемейства *Fayettevilleinae* из семейства *Rhymmoceratidae* и включение его в семейство *Cravenoceratidae*, о чем подробнее будет сказано ниже.

Развитие надсемейства, филогенетические связи входящих в его состав семейств и родов довольно детально рассмотрены Руженцевым и Богословской (1978), которые, однако, отмечают, что в филогении неоглифиоцератацей еще много неясного. В самом начале домбарского века почти одновременно появляются роды всех семейств неоглифиоцератацей, за исключением риммоцератид, исходный род которых — *Orphilyoceras* — появился несколько позднее, во второй половине первой генофазы домбарского века. Самым древним родом неоглифиоцератацей Руженцев и Богословская предположительно считали выделенный ими род *Pachylyoceras* из семейства *Cravenoceratidae*, появившийся в самом начале первой генофазы домбарского века и возникший от рода *Goniatites*, но полной уверенности в том, что *Pachylyoceras* произошел от рода *Goniatites* у авторов нет, поскольку оба рода резко различаются морфологически. В этой связи следует отметить, что на Британских островах в отложениях P_{1d}, т.е. в верхах визе, был найден *Neoglyphioceras spirale* (Phillips) (Moore, Hodson, 1958; Ramsbottom, Saunders, 1985). Поэтому не исключена возможность, что древнейшим представителем надсемейства был именно этот род. Но и это обстоятельство не вносит ясности в вопрос о происхождении неоглифиоцератацей. По-видимому, только дальнейшие исследования раннекаменноугольных аммоноидей, особенно визейских, дадут ответ на вопрос, кто был предком неоглифиоцератацей. Однако все палеонтологи, занимавшиеся исследованием раннекаменноугольных аммоноидей, единодушно во мнении, что неоглифиоцератацей связаны с гониатитидами.

Изучение новоземельских неоглифиоцератацей не вносит существенных изменений в представления о филогении этого надсемейства, хотя некоторые уточнения можно сделать. На Новой Земле пока найдены представители девяти родов: *Lyrogoniatites*, *Quasicravenoceras*, *Cravenoceras*, *Tumpanoceras*, *Kardailites*, *Fayettevillea*, *Neoglyphioceras*, *Lusitanites* и нового рода. Ряд видов семи из этих родов описываются в данной статье. Наиболее распространенным из них и наиболее обильным является род *Cravenoceras*. Раковин этого рода в нашей коллекции около двух тысяч; *Quasicravenoceras* и *Fayettevillea* представлены несколькими десятками раковин, остальные роды — только единичными экземплярами.

Роды *Cravenoceras* и *Fayettevillea* филогенетически тесно связаны. Руженцев и Богословская отнесли их к разным семействам *Cravenoceratidae* и *Rhymmoceratidae* и, учитывая эволютность юных раковин и неширокие поздние обороты у *Fayettevillea*, допускали ее происхождение от *Rhymmoceras*, имеющего офикооновую юною.

При переходе к роду *Fayettevillea* последняя исчезает и заменяется ламеллоидной скульптурой. Нам представляется, что *Fayettevillea* произошла, скорее всего, от одного из видов рода *Cravenoceras*, имевшего не очень крупную раковину с эволютными начальными оборотами, ламеллоидной скульптурой и сравнительно неглубокий и более или менее широкой вентральной лопастью. При переходе к роду *Fayettevillea* произошло увеличение числа эволютных оборотов в начальной части раковины, расширение вентральной лопасти и увеличение высоты ее медиального седла.

Род *Fayettevillea* был выделен М. Гордоном (Gordon, 1960) по юным раковинам (максимальный диаметр раковины 7,3 мм). Руженцев и Богословская (1971) на южноуральском материале показали, что взрослые особи этого рода имели раковину, внешне напоминающую раковину рода *Cravenoceras*. Это сходство они объясняли гомеоморфией. Нам же это сходство представляется следствием филогенетического родства. В этой связи интересно отметить, что раковины взрослых особей новоземельских видов *Fayettevillea* по форме и размерам существенно отличаются от таковых остальных видов рода. Раковина новоземельских видов небольшая (наибольший диаметр *F. densistriata* sp. nov. 20 мм, *F. minuscula* sp. nov. — 16 мм, в то время как у остальных видов может быть до 55 мм), диаметр умбо значительно меньше, особенно у последнего вида.

По-видимому, в роде *Fayettevillea* было две линии развития. В первой линии раковина сохраняет те же размеры, что и у предка, происходит лишь расширение умбо, вентральная лопасть становится более широкой, высота медиального седла увеличивается. Второе направление развития характеризуется уменьшением размеров раковины и сужением умбо, но вентральная лопасть изменяется так же, как и в первой линии. Возможно, развитие второй линии привело к возникновению рода *Chumazites*, условно отнесенного Руженцевым и Богословской к подсемейству *Fayettevilleinae*. Подобно новоземельским видам *Fayettevillea*, род *Chumazites* характеризуется небольшими размерами раковины и узким умбо, но отличается более развитой вентральной лопастью и узким первым наружным седлом. Однако с уверенностью говорить об этой связи пока нельзя, поскольку между этими родами существует временной разрыв: род *Chumazites* известен только из отложений второй геозоны анденнского яруса.

Недавно из намюрских отложений Северного Китая было описано несколько видов под родовым названием *Fayettevillea* (Yang, 1986). Это юные формы с довольно широкой, почти кадиконовой раковинной и довольно узкой вентральной лопастью. В нашем материале имеются подобные формы. По-видимому, это юные раковины рода *Syngastrioceras* из надсемейства *Somoholitaecae*.

Ниже приводится описание некоторых видов ряда родов, относящихся к семействам *Cravenoceratidae* и *Neoglyphioceratidae*. Коллекция хранится в Палеонтологическом институте АН СССР под № 4006 и 4279.

НАДСЕМЕЙСТВО NEOGLYPHIOCERATACEAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

СЕМЕЙСТВО CRAVENOCERATIDAE RUZHENCEV, 1957

ПОДСЕМЕЙСТВО LYROGONIATITINAE RUZHENCEV ET BOGOSLOVSKAYA, 1971

Род *Lyrogoniatites* Miller et Furnish, 1940

Lyrogoniatites tener Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Табл. IV, фиг 1

Lyrogoniatites tener: Руженцев, Богословская, 1971, с. 277, табл. 29, фиг. 1—4; рис. 66в.

Голотип — ПИН, № 455/32022; Актюбинская обл., левобережье р. Жаксы-Каргалы; геозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*.

Описание. Раковина пахиконовая, образованная низкими и инволютными оборотами. Вентральная сторона довольно широкая, слабо выпуклая, незаметно переходящая в менее широкие и слегка уплощенные боковые стороны. Умбональный

край четкий, умбональная стенка узкая, отвесная. Умбо умеренно узкое, ступенчатое.

Скульптура. Раковина покрыта довольно тонкими лирами, которых насчитывается около 45 на наружной поверхности. Имеются 3—4 пережима на оборот. Последние почти прямые. Направление струек роста определить не удалось.

Лопастная линия (рис. 2). Вентральная лопасть узкая ($шл/вл=0,54$), с прямыми, слегка расходящимися сторонами и довольно широкими клиновидными ветвями. Медиальное седло низкое, менее половины высоты лопасти. Первое боковое седло довольно широкое, округленное. Примерно такой же ширины шлемовидная боковая лопасть с небольшим отроском внизу. Второе боковое седло высокое и неширокое, круто спускающееся к умбональному шву. Острие умбональной лопасти расположено примерно посередине умбональной стенки.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
4006/615	25,0	10,7	15,2	6,0	0,43	0,61	0,24

Сравнение. Отличается от большинства других видов бóльшим числом лир. От *L. mutabilis*, имеющего также более 40 лир на оборот, отличается несколько более широкой и менее глубокой вентральной лопастью, а также направлением пережимов, которые у *L. mutabilis* образуют общий выступ вперед.

Замечания. В нашей коллекции имеется одна раковина, отнесенная нами к *L. tener*, которая отличается от раковин этого вида с Южного Урала немногим более узким умбо и меньшим числом лир, а также несколько более широкой вентральной стороной. Однако этих признаков явно недостаточно для выделения нового вида, тем более что единственная имеющаяся в нашем распоряжении раковина не очень хорошей сохранности.

Распространение. Домбарский ярус; Южный Урал, Новая Земля.

Материал. 1 экз. из губы Грибовой (см. рис. 1, выборка 2).

Род *Quasicravenoceras* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Quasicravenoceras costatum Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Табл. IV. фиг. 2, 3

Quasicravenoceras costatum: Руженцев, Богословская, 1971, с. 281, табл. 29, фиг. 12; табл. 30, фиг. 1—3; рис. 68 б.

Голотип — ПИН, N 455/33311; Актюбинская обл., Домбарские холмы; генозона *Uralopronotites*—*Cravenoceras*.

Описание. Раковина субдискоконовая, с умеренно инволютными оборотами (рис. 3, б). Вентральная сторона узкоокругленная, переходящая в довольно широкие и слегка выпуклые боковые стороны, у более крупных раковин — уплощенная. Умбональный край угловатый. Умбональная стенка узкая и крутая. Умбо средних размеров, ступенчатое.

Скульптура. Раковина покрыта довольно резкими ламеллами, почти ребрышками, проходящими в общем прямолинейно. Имеются 3—4 пережима на оборот, также прямых, узких и неглубоких.

Лопастная линия (рис. 4, а). Вентральная лопасть не очень узкая ($шл/вл=0,65$), с прямыми расходящимися сторонами и клиновидными ветвями. Медиальное седло невысокое ($вс/вл=0,38$). Первое наружное седло округленное сверху, довольно широкое. Боковая лопасть бокаловидная, менее широкая по сравнению с вентральной лопастью и первым боковым седлом. Второе боковое седло невысокое, довольно широкое. Основание умбональной лопасти расположено ближе к умбональному краю.



Рис. 2. Лопастная линия *Lyrogoniatites tener* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 4006/615 при В=6,5 мм и Ш=11,2 мм (×4,5); Южный остров, губа Грибовая; генозона *Uralopronorites—Cravenoceras*

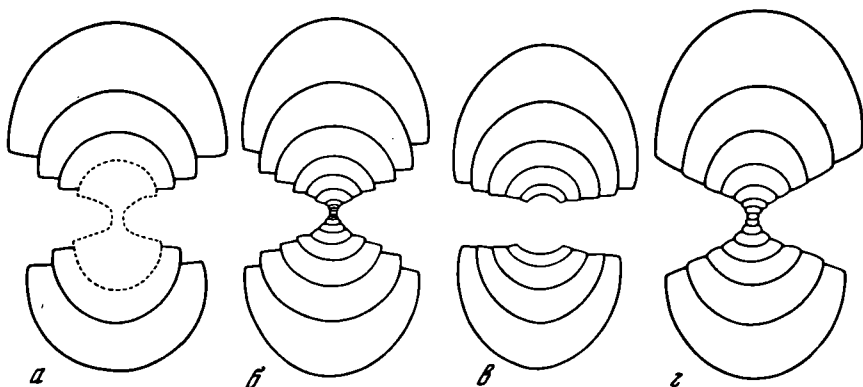


Рис. 3. Поперечные сечения раковин рода *Quasicravenoceras*

а — *Q. consuetum* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/33 013 (×2,5); Южный Урал, р. Домбар; генозона *Hypergoniatites—Ferganoceras*; *б* — *Q. costatum* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/33 253; Южный Урал, р. Домбар; генозона *Uralopronorites—Cravenoceras*; *в* — *Q. infans* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/33 386 (×3); Южный Урал, р. Домбар; генозона *Uralopronorites—Cravenoceras*; *г* — *Q. librovitchi* sp. nov.; экз. N 4279/1966 (×2,5); о-в Берха; генозона *Uralopronorites—Cravenoceras*

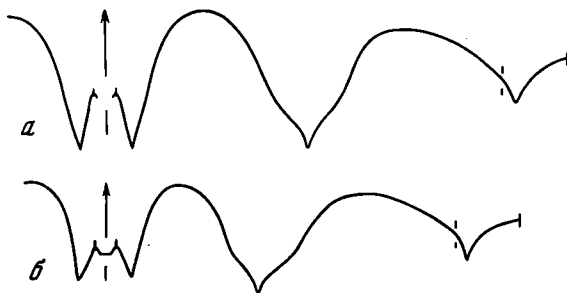


Рис. 4. Лопастные линии двух видов *Quasicravenoceras*

а — *Q. costatum* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 4279/2112 при В=10,0 мм и Ш=13,0 мм (×5); *б* — *Q. librovitchi* sp. nov.; экз. N 4279/1966 при В=6,2 мм и Ш=10,0 мм (×5); о-в Берха; генозона *Uralopronorites—Cravenoceras*

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
4279/2111	36,8	13,5	15,1	13,6	0,37	0,41	0,37
4279/2400	32,0	11,2	14,8	10,5	0,35	0,46	0,33

Сравнение. Отличается от *Q. consuetum* более грубой скульптурой, от *Q. infans* — более крупной раковиной и ступенчатым умбо.

Распространение. Домбарский ярус; Южный Урал, Новая Земля.

Материал. 9 экз. с о-ва Берха (см. рис. 1, выборка 4).

Название вида в честь Л.С. Либровича, который первым начал изучение аммоноидей Новой Земли.

Голотип — ПИН, N 4279/1967; Новая Земля, о-в Берха; генозона Uralopronorites—Cravenoceras.

Описание. Раковина небольшая, пахиконовая, с эволютными начальными оборотами, которые затем становятся инволютными (см. рис. 3,2). На взрослой стадии вентральная сторона округленная, боковые — слабо выпуклые. Умбональный край округленно-угловатый, умбональная стенка невысокая, слегка покатая. Умбо воронковидное, умеренно узкое на взрослой стадии.

Скульптура. Раковина покрыта ламеллами, которые от умбонального края несколько отклоняются вперед, затем идут почти прямолинейно, образуя на вентральной стороне лишь широкий и неглубокий вентральный синус. Иногда на ядре наблюдаются слабые пережимы. Лиры, по-видимому, отсутствуют на всех стадиях роста.

Лопастная линия (рис. 4б). Вентральная лопасть неглубокая, относительно широкая (шл/вл=0,75), с расходящимися прямыми сторонами и клиновидными ветвями. Медиальное седло невысокое, менее половины высоты вентральной лопасти. Первое наружное седло округленное сверху, немного асимметричное, ширина его в средней части немного превышает ширину вентральной лопасти. Боковая лопасть по ширине равна первому боковому седлу, бокаловидная, с сосцевидным отростком внизу, несколько более глубокая по сравнению с вентральной лопастью. Второе боковое седло относительно высокое, круто опускающееся к умбональному краю. Умбональная лопасть сосцевидная, основание ее расположено близко к умбональному краю.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
голотип							
4279/1967	22,1	7,7	12,1	5,7	0,39	0,55	0,26

Сравнение. Легко отличается от всех видов рода воронковидным умбо (см. рис. 3). От наиболее близкого вида *Q. costatum* отличается, кроме того, менее резкой скульптурой и, по-видимому, отсутствием лир.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля.

Материал. 10 экз. с о-ва Берха (см. рис. 1, выборка 4).

ПОДСЕМЕЙСТВО CRAVENOCERATINAE RUZHENCEV, 1957

Род Cravenoceras Bisat, 1928

Craveniceras arcticum Librovitch, 1938

Табл. IV, фиг. 5, 6

Cravenoceras arcticum: Либрович, 1938, с. 60, табл. 1, фиг. 4—6; табл. 2, фиг. 1—6; рис. 3—5; 1941, с. 148, табл. 39, фиг. 5—6; рис. 35, 36; Руженцев, Богословская, 1971, с. 261, табл. 25, фиг. 5, 6; рис. 60а, б.

Cravenoceras arcticum var. *subinvoluta*: Либрович, 1938, с. 64, табл. 2, фиг. 7; табл. 3, фиг. 6, рис. 6.

Голотип — экземпляр, изображенный в работе Л.С. Либровича (1938, табл. 1, фиг. 3); Новая Земля, Южный остров, губа Грибовая; генозона Uralopronorites—Cravenoceras.

Описание. Раковина молодых особей субсфероконовая, на взрослой стадии пахиконовая, с умеренно инволютными оборотами (рис. 5,а). Вентральная и боковые стороны образуют единую выпуклую поверхность. Умбональный

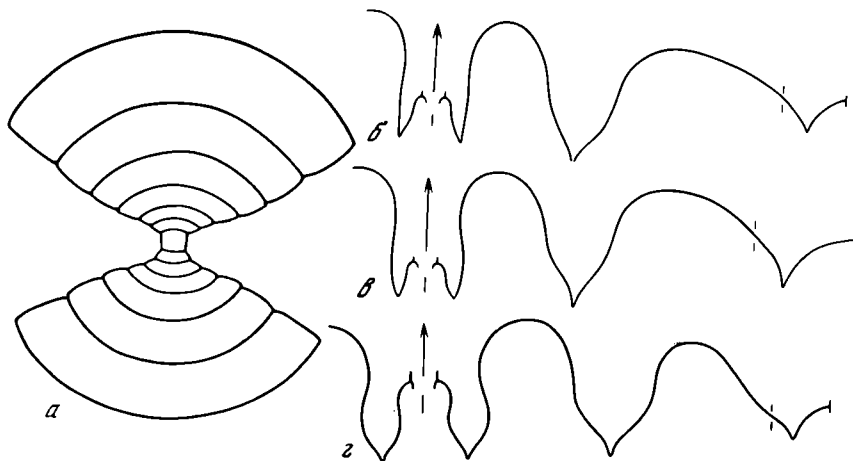


Рис. 5. Поперечное сечение раковины и лопастные линии родов *Cravenoceras* и *Kardailites*

a, б — *C. arcticum* Libr.: *a* — экз. N 4006/631, поперечное сечение (X3); *б* — экз. N 4006/630, лопастная линия при $V=8,0$ мм и $Ш=17,5$ мм (X4); Южный остров, губа Грибовая; генозона *Uralopronorites—Cravenoceras*; *в* — *C. petrenkoii* Libr. экз. N 4279/1411, лопастная линия при $V=10,0$ мм и $Ш=19,0$ мм (X3); о-в Берха; генозона *Uralopronorites—Cravenoceras*; *з* — *Kardailites pulcher* sp. nov.; голотип N 4279/2363, лопастная линия при $V=4,0$ мм и $Ш=8,0$ мм (X7); Северный остров, п-ов Литке, р. Великая; генозона *Fayettevillea—Delepinoceras*

край очень четкий, угловатый. Умбональная стенка широкая, на ранних стадиях отвесная, на взрослых — более пологая. Умбо от средних размеров до умеренно узкого, глубокого, с возрастом становится все более ступенчатое.

Скульптура состоит из слабых ламелл, проходящих почти радиально, образующих лишь очень мелкий и широкий вентральный синус. Пережимы отсутствуют на всех стадиях роста как на раковине, так и на ядре.

Лопастная линия (рис. 5,б). Вентральная лопасть узкая и глубокая, с параллельными сторонами, слегка сжатыми в верхней части, и ланцетовидными ветвями. Медиальное седло составляет менее половины высоты вентральной лопасти. Первое боковое седло довольно симметричное, вверху несколько угловатое. Боковая лопасть по глубине немного превышает вентральную лопасть, с сосцевидным отростком. Второе боковое седло довольно высокое и широкое. Острие умбональной лопасти расположено примерно посередине умбональной стенки.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
4006/629	46,5	12,4	24,0	12,0	0,27	0,52	0,26
4006/630	21,0	8,1	17,8	6,5	0,39	0,85	0,31
4006/632	11,0	3,5	9,0	3,0	0,32	0,82	0,27

Сравнение. От многих видов рода отличается широкой раковинной, от *C. crassum* Ruzh. et Bogosl. — очертанием лопастной линии, в частности иной формой вентральной лопасти, более глубокой боковой лопастью и более широким вторым наружным седлом, от *C. shimanskyi* Ruzh. et Bogosl. — менее широкими оборотами, более глубокой вентральной и более узкой боковой лопастями.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля, Казахстан.

Материал. 30 экз. из губы Грибовой (см. рис. 1, выборка 2); несколько десятков — с о-ва Берха (см. рис. 1, выборка 4).

Cravenoceras petrenkoi Librovitch, 1938

Табл. IV, фиг. 7, 8

Cravenoceras petrenkoi: Либрович, 1938, с. 67, табл. 3, фиг. 5; табл. 4, фиг. 1—4; табл. 5, фиг. 1—3; рис. 7—9; Руженцев, Богословская, 1971, с. 262.

?*Cravenoceras cowlingsense*: Либрович, 1938, с. 65, табл. 3, фиг. 1—4; 1941, с. 148, табл. 39, фиг. 4.

Голотип — экземпляр, изображенный в работе Л.С. Либровича (1938, табл. 4, фиг. 2); Новая Земля, Южный остров, губа Грибова; генозона *Uralopronoprites*—*Cravenoceras*.

Описание. Раковина на всех стадиях роста, кроме самых ранних, пахи-коновая, с очень инволютными оборотами. Вентральная и боковые стороны образуют единую выпуклую поверхность. Умбональный край резкий, угловатый. Умбональная стенка сравнительно широкая, отвесная, слегка покатая на поздних стадиях. Умбо от умеренно широкого до средних размеров, в общем воронковидное.

Скульптура представлена довольно резкими ламеллами, которые проходят радиально и образуют довольно широкий и не очень глубокий синус на вентральной стороне. Могут быть пережимы как на раковине, так и на ядре, в числе 2—3 на оборот. Направление их такое же, как и ламелл.

Лопастная линия (см. рис. 5в). Очертание лопастной линии примерно такое же, как и у предыдущего вида, за исключением боковой лопасти, которая по глубине равна вентральной лопасти.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
4279/1412	32,0	11,0	18,6	15,0	0,34	0,58	0,47
4279/1413	28,0	9,1	16,0	12,0	0,33	0,57	0,43
4279/1414	18,2	6,0	13,0	7,2	0,33	0,71	0,40

Сравнение. Наибольшее сходство этот вид имеет с *C. arcticum* Libr., отличающаяся от него менее широкой раковиной, более широким умбо, присутствием пережимов и менее глубокой боковой лопастью.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля.

Материал. Более 200 экз. с о-ва Берха (см. рис. 1, выборка 4).

Род *Kardallites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Kardallites pulcher Kusina et Yatskov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1

Название вида от *pulcher* (лат.) — красивый.

Голотип — ПИН, N 4279/2363; Новая Земля, Северный остров, п-ов Литке, р. Великая; генозона *Fayettevillea*—*Delepinoceras*.

Описание. Раковина небольшая, пахиконовая, с умеренно инволютными оборотами. Вентральная сторона относительно широкая, округленная, незаметно сливается с более узкими, несколько выпуклыми боковыми сторонами. Умбональный край округленно-угловатый. Умбональная стенка невысокая, крутая. Умбо умеренно широкое, ступенчатое.

Скульптура. Раковина, по-видимому, была гладкой. На ядре видны пережимы, три на оборот. Пережимы относительно широкие, но не очень глубокие. Передний склон их несколько более крутой. Они немного захватывают умбональный край, на боковой стороне образуют едва заметный синус, а на вентральной — не очень высокий, но достаточно четкий выступ.

Лопастная линия (см. рис. 5,г). Вентральная лопасть широкая ($шл/вл=0,83$), с довольно широким и высоким медиальным седлом ($вс/вл=0,55$). Ветви вентральной лопасти широкие, ланцетовидные. Первое боковое седло уже вентральной

лопасти, немного асимметричное. Боковая лопасть по ширине равна примерно первому боковому седлу, бокаловидная. Второе боковое седло узкое, круто спускающееся к умбональному краю. На умбональной стенке умбональная лопасть с сосцевидным отростком в основании.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
голотип							
4279/2363	19,0	7,0	11,2	8,0	0,37	0,59	0,42

Сравнение. От типового вида *K. primus* Ruzh. et Bogosl. отличается рядом особенностей: более широким умбо ($Ду/Д=0,42$ против 0,32 при $Д=19$ и 21 мм соответственно), немного более узкой вентральной лопастью, более узким и менее асимметричным первым боковым седлом и значительно более узким вторым боковым седлом.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля.

Материал. Голотип (см. рис. 1, выборка 8).

ПОДСЕМЕЙСТВО FAYETTEVILLEINAE Ruzhencev
ET BOGOSLOVSKAYA, 1971

Род *Fayettevillea* Gordon, 1960

Fayettevillea densistriata Kusina et Yatskov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 2—4

Название вида от *densus* (лат.) — частый, густо расположенный и *stria* (лат.) — складка.

Голотип — ПИН, N 4279/2132; Новая Земля, о-в Берха; генозона *Fayettevillea—Delepinoceras*.

Описание. Раковина небольшая (рис. 6,а). На ранних стадиях образована не очень широкими и довольно высокими эволютными оборотами, которые постепенно становятся все более инволютными. На взрослой стадии раковина субдискоконовая, с неширокой округленной вентральной стороной. Боковые стороны более широкие, слабо выпуклые. Умбональный край на взрослых стадиях четкий, угловатый. Умбональная стенка невысокая, отвесная. Умбо на ранних стадиях умеренно широкое, на взрослых — средних размеров.

Скульптура. Раковина покрыта тонкими частыми струйками (5 струек на 1 мм при $Д=15\div 18$ мм), которые на ранних оборотах отклоняются от умбонального края вперед и образуют общий вентральный выступ, на более взрослых раковинах струйки проходят почти прямолинейно. Иногда на раковинах имеются тонкие прямые пережимы, особенно на средних стадиях.

Лопастная линия (см рис. 6,б). Вентральная лопасть довольно широкая ($шл/вл=0,8$), слабо пережатая в верхней части. Ее ветви широкие, ланцетовидные. Высота медиального седла меньше половины высоты вентральной лопасти. Первое наружное седло уже вентральной лопасти, округленное сверху. Боковая лопасть бокаловидная, по ширине примерно равна первому боковому седлу. Второе боковое седло ниже первого, более широкое. Основание неглубокой воронковидной умбональной лопасти находится примерно посередине умбональной стенки.

Размеры в мм и отношения.

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
голотип							
4279/2132	19,5	7,0	9,0	6,3	0,36	0,46	0,32
4279/2134	12,0	4,8	6,4	5,5	0,40	0,53	0,33
4279/2135	6,0	2,0	2,2	3,0	0,33	0,37	0,50

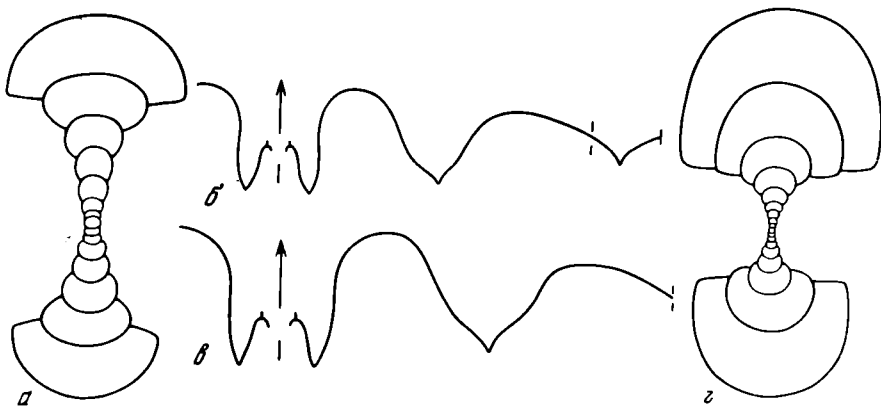


Рис. 6. Лопастные линии и поперечные сечения раковин двух видов рода Fayettevillea

a, б — *F. densistriata* sp. nov.: *a* — экз. N 4279/2133, поперечное сечение (×5); *б* — экз. N 4279/2131, лопастная линия при $B=3,4$ мм и $Ш=6,8$ мм (×7); *в, з* — *F. minuscula* sp. nov.: *в* — голотип N 4279/2115, лопастная линия при $B=4,5$ мм и $Ш=6,0$ мм (×10); *з* — экз. N 4279/2116, поперечное сечение (×4); о-в Берха; генозона Fayettevillea—Delepinoceras

Сравнение. От других видов отличается меньшими размерами раковины, меньшей шириной умбо на взрослой стадии, от *F. prior* Gordon — очертанием лопастной линии.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля.

Материал. 18 экз., в основном юные раковины с о-ва Берха (см. рис. 1, выборки 5, 6).

Fayettevillea minuscula Kusina et Yatskov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 5—7

Название вида от *minusculus* (лат.) — совсем маленький, крохотный.

Голотип — ПИН, N 4279/2115; Новая Земля, о-в Берха; генозона Fayettevillea—Delepinoceras.

Описание. Раковина на ранних стадиях образована сравнительно неширокими и невысокими, несколько уплощенными эволютными оборотами (см. рис. 6,з). Начиная с шестого, обороты становятся более инволютными, а раковина дискооной, с округленной вентральной стороной и почти плоскими боковыми сторонами. Умбональный край округленно-угловатый. Умбональная стенка невысокая, крутая. Умбо на ранних стадиях средних размеров, на взрослых — умеренно узкое.

Скульптура состоит из струек, которые на всех стадиях роста проходят почти прямолинейно. Струйки расположены сравнительно редко, на 1 мм приходится до 3 струек. Пережимов нет на всех стадиях роста.

Лопастная линия примерно такого же очертания (см. рис. 6,в), как и у предыдущего вида, но вентральная лопасть немного уже ($шл/вл=0,7$), а медиальное седло более низкое. Умбональную лопасть вскрыть не удалось.

Размеры в мм и отношения:

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
4279/2116	19,2	6,0	8,0	4,6	0,31	0,42	0,24
голотип							
4279/2115	11,8	5,9	6,0	3,5	0,50	0,51	0,30
4279/2117	9,2	2,8	4,9	3,0	0,30	0,53	0,33

Сравнение. От большинства видов отличается небольшими размерами раковины, от *F. densistriata* sp. nov., также имеющей небольшую раковину, — более низкими внутренними оборотами, более узким умбо на взрослой стадии ($Ду/Д=0,24$ против $0,32$ при $Д=19,0$ мм), более редко расположенными струйками и более узкой вентральной лопастью.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля.

Материал. 16 экз., в основном юные раковины с о-ва Берха (см. рис. 1, выборки 5,6).

СЕМЕЙСТВО NEOGLYPHIOCERATIDAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

Род *Neoglyphioceras* Brönnig, 1923

Neoglyphioceras gorbovense Kusina et Yatskov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 8

Название вида от Горбовых островов.

Голотип — ПИН, N 4279/200; Новая Земля, Горбовы острова, о-в Малый Заячий; геозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*.

Описание. Раковина маленькая, пахиконовая. Обороты на ранних стадиях, по-видимому, эволютные, с возрастом становятся инволютными (рис. 7,д). У взрослых раковин вентральная сторона неширокая, выпуклая, незаметно переходящая в очень слабо выпуклые, почти плоские боковые стороны. Умбональный край на взрослых раковинах четкий. Умбональная стенка очень узкая, почти крутая. Умбо на ранних стадиях средних размеров, на взрослых — узкое.

Скульптура состоит из спиральных ребрышек, около 35 на оборот. Пережимы отсутствуют. Направление струек роста неизвестно.

Лопатная линия (см. рис. 8а). Вентральная лопасть довольно узкая ($шл/вл=0,6$), с прямыми почти параллельными сторонами и низким медиальным седлом. Ветви вентральной лопасти широкие, клиновидные. Первое боковое седло шире вентральной лопасти, округленное сверху. Первая боковая лопасть широкая, с узким небольшим отростком внизу. Умбональную лопасть вскрыть не удалось.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
голотип							
4279/200	11,8	5,6	6,2	2,5	0,47	0,53	0,16
4279/201	7,6	2,7	4,5	2,3	0,36	0,59	0,30

Сравнение. От всех видов отличается поперечным сечением раковины (более развернутой начальной частью), от *N. latum* sp. nov., также, по-видимому, имеющего эволютную юную раковину, — более узкими оборотами, отсутствием пережимов, гораздо более узкой вентральной лопастью, имеющей к тому же совершенно другое очертание.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля.

Материал. 3 экз. с о-ва Малый Заячий (см. рис. 1, выборка 3).

Neoglyphioceras latum Kusina et Yatskov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 9, 10

Название вида от *latus* (лат.) — широкий.

Голотип — ПИН, N 4006/602; Новая Земля, Южный остров, руч. Посудный; геозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*.

Описание. Раковина небольшая, во взрослом состоянии субкадиконовая, с инволютными оборотами (см. рис. 7,ж). Вентральная сторона широкая, слабо выпуклая, плавно переходящая в неширокие, слабо округленные боковые сто-

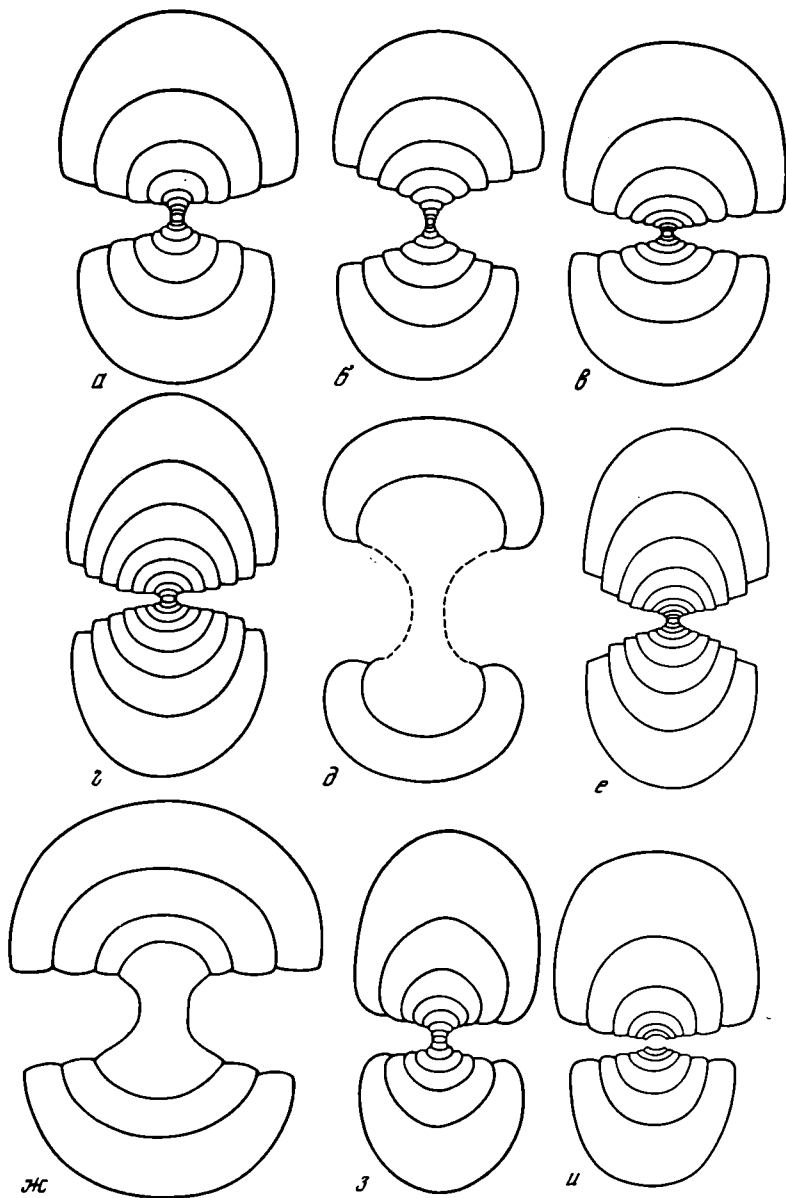


Рис. 7. Поперечные сечения раковин рода *Neoglyphioceras*

a — *N. abramovi* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/34020 (×3); Сетте-Дабан, р. Томпо; домбарский ярус;
б — *N. bassans* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/33900 (×2,5); Южный Урал, р. Домбар; генозона *Hypergoniatites*—*Ferganoceras*; *в* — *N. caneyanum* (Girty); экз. N 455/34043 (×3); Южный Урал, р. Жаксы Каргалы; генозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*; *г* — *N. dignitosum* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/34755 (×4); Южный Урал, р. Домбар; генозона *Hypergoniatites*—*Ferganoceras*; *д* — *N. gorbovense* sp. nov.; экз. N 4279/201 (×6); о-в Малый Заячий; генозона *Uralopronorites*—*Ferganoceras*; *е* — *N. gradatum* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/34511 (×2,5); Южный Урал, р. Домбар; генозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*; *ж* — *N. latum* sp. nov.; экз. N 4006/601 (×4); Южный остров, руч. Посудный; генозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*; *з* — *N. litvinovichae* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 2493/560 (×4,5); Казахстан, Джезказганский р-н, р. Белеуты; генозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*; *и* — *N. sinuosum* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 455/34085 (×2,5); Южный Урал, р. Домбар; генозона *Uralopronorites*—*Cravenoceras*

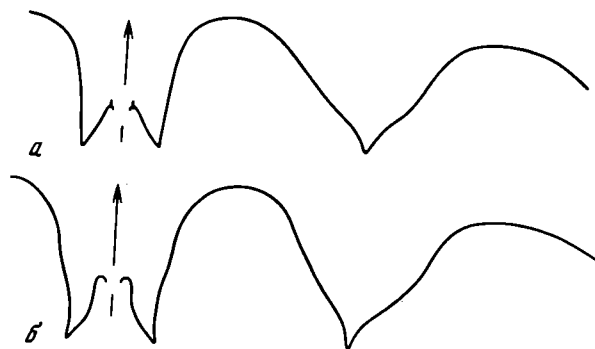


Рис. 8. Лопастные линии двух видов рода *Neoglyphioceras*

a — *N. gorbovense* sp. nov.; галотип N 4279/200 при В=5,6 мм и Ш=6,2 мм (×10); о-в Малый Заячий; генозона *Uralopronorites-Cravenoceras*; *b* — *N. latum* sp. nov.; экз. N 4006/601 при В=5,5 мм и Ш=10,0 мм (×9); Южный остров, руч. Посудный; генозона *Uralopronorites-Cravenoceras*

роны. Умбональный край довольно отчетливый. Умбональная стенка широкая, слегка выпуклая, крутая. Умбо от средних размеров до умеренно широкого.

Скульптура состоит из очень нежных лир, число которых на оборот превышает 40. Имеются пережимы, узкие, неглубокие, образующие широкие и глубокие, едва заметные боковые и вентральный синусы.

Лопастная линия (рис. 8,б). Вентральная лопасть относительно широкая (шл/вл=0,7), со слегка изогнутыми и расходящимися сторонами. Ветви вентральной лопасти клиновидные, слегка изогнутые. Медиальное седло составляет примерно 40% высоты всей лопасти. Первое боковое седло шире вентральной лопасти, несколько асимметричное. Немного более узкая по сравнению с первым боковым седлом шлемовидная боковая лопасть имеет заметный сосцевидный отросток. Второе боковое седло довольно плавно спускается к умбональному краю. Умбональную лопасть вскрыть не удалось.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
голотип							
4006/602	13,4	5,8	11,0	6,0	0,43	0,82	0,45
4006/603	9,8	3,7	6,0	3,9	0,38	0,61	0,40

Сравнение. Более всего новый вид похож на *N. baccans* Ruzh. et Bogosl., *N. guidum* Ruan и *N. latumbilicatum* Ruan. От первого он легко отличается цилиндрическим умбо, от второго — более нежными лирами и гораздо более широким умбо, от третьего — более широкой раковиной, более узким умбо и очертанием лопастной линии, особенно вентральной лопасти.

Распространение. Домбарский ярус; Новая Земля.

Материал. 4 экз. не очень хорошей сохранности с руч. Посудный (см. рис. 1.) выборка 1).

Род *Lusitanites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971

Lusitanites subcircularis (Miller, 1889)

Табл. V, фиг. 11

Lusitanites subcircularis: Руженцев, Богословская, 1971, с. 323, табл. 37, фиг. 1—4; рис. 83а, 84а (более ранняя синонимика в этой работе).

Голотип — WMUC 8754, изображен М. Гордоном (Gordon, 1964, табл. 20, фиг. 28—31); США, штат Кентукки; домбарский ярус.

Описание. Раковина небольшая, субдискоконовая, с очень инволютными оборотами. Вентральная сторона узкоокругленная, боковые стороны более широкие и уплощенные. Вентральный край отсутствует. Умбональный край четкий. Умбо узкое.

Рис. 9. Лопастная линия *Lusitanites subcircularis* (Miller); экз. N 4006/605 при В=5,0 мм и Ш=6,4 мм (×10); Южный остров, руч. Посудный; генозона *Uralopronorites*—Cravenoceras



Скульптура из тонких четких лир, число которых составляет около 28 на оборот (при Д=17,0 мм). Кроме того, видны и линии. В результате скульптура становится как бы сетчатой. Имеются четыре пережима, образующих широкий и мелкий синус на боковых сторонах, а на вентральной — заметный выступ.

Лопастная линия (рис. 9). Вентральная лопасть узкая, с прямыми слабо расходящимися сторонами. Медиальное седло низкое. Первое боковое седло несколько более широкое, чем вентральная лопасть. Боковая лопасть шлемовидная, по ширине равна примерно первому боковому седлу. Второе боковое седло широкое, пологое. Умбональную лопасть вскрыть не удалось.

Размеры в мм и отношения

Экз. N	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
4006/606	17,1	10,0	8,5	~ 2,5	0,58	0,50	~ 0,15

Сравнение. Отличается от других видов рода более крупной раковиной, иной формой пережимов, не имеющих ямок.

Распространение. Домбарский ярус; Урал, Новая Земля, Средняя Азия, Западная Европа, Северная Африка и Северная Америка.

Материал. 4 экз. не очень хорошей сохранности с руч. Посудный (см. рис. 1, выборка 1).

ЛИТЕРАТУРА

- Богословский Б.И., Либрович Л.С., Руженцев В.Е.* Надотряд Ammonoidea. Систематическая часть // Основы палеонтологии. 1. Моллюски — головоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1962, С. 334—425.
- Кузина Л.Ф., Яцков С.В.* Раннекаменноугольные амmonoиды Новой Земли // Палеонтол. журн. 1988. N 4. С. 28—39.
- Либрович Л.С.* Каменноугольные амmonoиды с Южного острова Новой Земли // Тр. Аркт. ин-та. 1938. Т. 101. С. 47—107.
- Либрович Л.С.* Отряд Ammonoidea // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 4. Нижний отдел каменноугольной системы М.; Л.: Гостеоиздат, 1941. С. 137—153.
- Либрович Л.С.* Гониятитовые фауны карбона СССР и их значение для стратиграфии этих отложений // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1947. Т. 22, вып. 5. С. 3—68.
- Руженцев В.Е.* Амmonoиды и хроностратиграфия карбона Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 1975. N 2. С. 28—45.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции амmonoидей. Ранненамюрские амmonoиды. М.: Наука, 1971. 382 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 133).
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции амmonoидей. Поздненамюрские амmonoиды. М.: Наука, 1978, 336 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 167).
- Gordon M.* Some American Midcontinent Carboniferous cephalopods // Palaeontology. 1960. Vol. 34. pt. 1. P. 133—151.
- Kullmann J.* Carboniferous ammonoids // The Ammonoidea. L.; N. Y.: Acad. press, 1981. P. 37—48 (Syst. Assoc. Spec.; Vol. 18).
- Moore E.W.J., Hodson F.* Goniatices from the Upper Visean shales of county Leitrim, Eire // Liverpool and Manchester Geol. J. 1958. Vol. 2, pt 1. P. 86—104.
- Ramsbottom W.H.C., Saunders W.B.S.* Evolution and evolutionary biostratigraphy of Carboniferous ammonoids // J. Paleontol. 1985. Vol. 39, N 1. P 123—139.
- Yang Feng-qing.* Late Early Carboniferous ammonoids from Chenmazijing Zhongning, Ningxia // Acta palaeontol. sin. 1986. Vol. 25, N 3. P. 260—271.

В.Н. Шиманский

НОВЫЕ НАХОДКИ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ РАКОВИН БАКТРИТОИДЕЙ В ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЮЖНОГО УРАЛА

Бактриитоидеи — небольшая группа вымерших головоногих моллюсков, включающая 4—6 семейств, около 25 родов и не более 100 видов. Группа существовала от ордовика до перми, а, возможно, и до триаса включительно. Остатки ее представителей известны из отложений Евразии, Северной Америки, Северной Африки и Австралии. Наибольшего разнообразия бактриитоидеи достигли в карбоне и перми. Наиболее интересные формы найдены в отложениях верхнего палеозоя Северной Америки и Южного Урала (Шиманский, 1954, 1962; Erben, 1964; Mapes, 1979).

Несмотря на небольшой объем, группа привлекает внимание исследователей, так как, по мнению большинства из них, от бактриитоидеи произошли аммоноидеи и белемноидеи. Правда, в последние годы появились очень интересные сообщения о раннедевонских колеоидных организмах, возможно, не связанных родством с бактриитоидеями (Bandel, Reitner, 1983; Stürmer, 1985), но эти материалы требуют еще обстоятельного анализа. Нельзя исключить возможности того, что колеоидные включают ветви разного происхождения, что от ортоцероидных также могли возникнуть организмы с внутренней раковиной, не являющиеся, однако, предками белемноидеи.

В связи с тем что бактриитоидеи по строению раковины имеют значительное сходство с ортоцератоидеями, но в то же время обладают рядом особенностей, характерных для аммоноидеи (в частности, хорошо развитым протоконхом, вентральным положением сифона), систематическое положение группы и даже ее ранг являются предметом оживленных дискуссий (Erben, 1964; Друщиц, Шиманский, 1982; Шиманский, Кабанов, 1985). Не анализируя вновь разные точки зрения, скажем только, что, по мнению одних авторов, бактриитоидеи следует рассматривать в качестве подотряда аммоноидеи, по мнению других, — в качестве таксона, равного по рангу аммоноидеям, а по мнению третьих, — в качестве представителей ортоцероидных моллюсков.

Значительный интерес представляет поэтому изучение самых ранних стадий развития бактриитоидеи, так сближающих их с аммоноидеями. Детально на истории изучения этой части скелета можно не останавливаться, так как это достаточно полно рассмотрено в работах Эрбена (Erben, 1964) и Мейпеса (Mapes, 1979), посвященных специально бактриитоидеям. Первым описаны основные формы эмбриональных раковин и установлено несколько стадий их развития в онтогенезе. Вторым изучено и описано значительное число разнообразных раковин юных форм из карбона и перми Северной Америки, для многих из которых не очень ясна даже их точная систематическая принадлежность. Некоторые из этих остатков столь своеобразны, что заставляют даже задуматься о единстве бактриитоидеи.

У подавляющего большинства форм имеется хорошо развитый протоконх. Он может быть сферическим или яйцевидным, значительно превышающим по ширине первую камеру или не превышающим ее, очень четко обособленным от первой камеры достаточно глубоким пережимом, или пережим может быть едва намечен в оральной части протоконха. Эта часть раковины рассматривается Эрбеном в качестве первой стадии развития. Следующая непосредственно за протоконхом камера называется первой, хотя фактически она, безусловно, является второй. В настоящей статье мы не будем нарушать принятую терминологию — это затруднит сравнение форм, описанных в разных работах. Первую камеру рас-

смаатривают в качестве второй стадии развития. Она всегда короче протоконха и, как правило, отделена от второй камеры то более, то менее отчетливым пережимом. Со второй камеры начинается третья стадия онтогенеза, достаточно сильно различающаяся у разных представителей. В одних случаях раковина на этой стадии совершенно отчетливо расширяется, а позже снова сужается, в других — такого расширения нет, и вторая стадия переходит в третью почти незаметно. На ранних стадиях развития могут также изменяться очертания струек роста, перегородочной линии и т.д. Автору сводки по бактритоидеям (Mapes, 1979) удалось даже установить типы онтогенезов начальной части раковины, характерные для семейств *Bactritidae*, *Parabactritidae*, *Sinuobactritidae*.

Первая и вторая стадии у этих групп очень сходны по строению, и значительные отличия начинаются только в третьей стадии. Наиболее заметно различие в очертании перегородочной линии. У бактритоидей она остается совершенно прямой, у парабактритид и синубактритид становится резко изогнутой.

Следует сразу оговориться, что в деталях, даже в пределах типа, характерного для семейства, юные раковинки очень сильно различаются по форме протоконха, отчетливости пережима, положению сифона в юной раковине и т.д. Эти различия столь ясны, что Мейпесу пришлось установить 32 "морфотипа" для эмбриональных раковин, которые (в связи с очень незначительными размерами фрагментов) не удалось отнести к тем или иным совершенно определенным родам и видам. Условно они все описаны под родовым именем *Bactrites*.

Некоторые из этих морфотипов очень своеобразны, и вполне вероятно, что в дальнейшем при наличии дополнительных материалов будут выделены в самостоятельные роды. В частности, хочется указать на морфотип № 4 (Mapes, 1979, табл. 7, фиг. 7, 8, 13), по мнению автора монографии, вероятно, принадлежащий к *Parabactritidae* или *Sinuobactritidae*, у которого перегородочная линия образует широкие ventральную и дорсальную лопасти и довольно высокое латеральное седло. Такое очертание перегородочной линии у бактритоидей наблюдается очень редко. Лично автору удалось видеть такое сочетание элементов в перегородочной линии только на одном экземпляре, видимо, совершенно взрослой раковины, из верхнего палеозоя (предположительно средний или верхний карбон) с р. Илья-Артича в Орулганском хребте (Шиманский, 1968, табл. 20, фиг. 6). Совершенно очевидно, что эта уникальная форма должна быть выделена в самостоятельный род. Не исключено, что в дальнейшем удастся установить даже принадлежность американского и сибирского представителей к одной группе.

Эта группа представляет безусловный интерес для понимания путей эволюции бактритоидей и возможности или невозможности включения их в состав аммоноидей. У аммоноидей, происшедших от форм, близких к *Lobobactrites*, в развитии перегородочной линии огромную роль играла лопасть на боковой стороне. Аммоноидей с перегородочной линией, подобной описанной выше, нет.

Еще интереснее группа, выделенная Мейпесом в особый отряд *Annulobactritida*, у представителей которой, по-видимому, отсутствовал сферический протоконх и начальная камера была колпачковидной. Происхождение аннулобактритид неизвестно. Они известны только из средней части пенсильвания, но на схеме в работе Мейпес ведет их с раннего девона. Следует сказать, что очень своеобразный фрагмент раковины такого рода был в 50-х годах описан автором настоящей статьи из наюрских отложений Южного Урала (Шиманский, 1958). Раковина имела форму незначительно согнутого у вершины колпачка, начальная часть которого лишена скульптуры, но несла небольшое углубление на самой вершине. Эта часть с гладкой раковиной отделена чуть заметным пережимом от остальной раковины с очень отчетливой скульптурой из поперечных ребер. Было сделано предположение, что по сходству скульптуры эту юную раковину следует относить к роду *Stenobactrites*. Необычность строения данного экземпляра, резко отличающая его от всех известных к тому времени эмбриональных раковин бактритоидей, а также

отсутствие информации о сифоне послужили поводом для сомнений в правомерности отнесения ее к данному роду. Была высказана мысль, что если это действительно *Stenobactrites*, то данный род следует исключить из бактритоидей (Egben, 1964). Мейпес (Mapes, 1979) допускает, что описанный нами своеобразный остаток может принадлежать к аннулобактритидам.

В настоящее время в нашем распоряжении имеется еще один фрагмент такой раковины (практически того же размера), происходящий из того же места, что и первый (табл. VI, фиг. 5), но на описанном экземпляре сохранился раковинный слой, второй же представлен ядром. Благодаря этому хорошо видна перегородочная линия (фрагмент состоит из нескольких камер), почти совершенно прямая. Начальная часть ядра сохранилась не очень хорошо, но создается впечатление, что там мог быть очень незначительный пережим. Возможно, что в силу сохранности не видно незначительной согнутости начальной части. В оральной части ядра на одной из камер достаточно отчетливо сохранились следы скульптуры такого же характера, как и на первом экземпляре. Эта находка убеждает в принадлежности эмбриональной части раковины наружнораковинным головоногим, но не очень проясняет вопрос о том, каким именно. Дело в том, что ни на том, ни на другом экземпляре не удалось наблюдать сифон. Сближение со *Stenobactrites* сделано только на основании скульптуры. По отсутствию протоконха, форме начальной части раковины, наличию "рубчика" эти остатки довольно сильно напоминают эмбриональные стадии псевдортоцератид, очень детально описанные Ришtedтом (Ristedt, 1969, 1971). Правда, среди намюрских ортоцератоидей Урала мы не знаем очень крупных форм, а судя по размерам фрагментов они должны были принадлежать большим раковинам. Но не исключено, что возрастание апикального угла происходило только в самой начальной части, а затем раковина сохраняла почти цилиндрическую форму.

Если же дальнейшие находки подтвердят принадлежность таких эмбриональных раковин к *Stenobactrites*, то очевидно, что ктенобактритид следует сближать с аннулобактритидами, а не бактритидами.

Из всего сказанного совершенно очевидно, что дальнейшее изучение любых остатков бактритоидных головоногих, в том числе и самых ранних стадий развития их раковин, представляет интерес. В распоряжении автора настоящей статьи имеется несколько экземпляров эмбриональных раковин бактритоидей из перми Южного Урала, отличающихся от ранее описанных из этого региона (Шиманский, 1958). Ниже приводится их описание.

Bactrites sp. 1

Табл. VI, фиг. 1

Описание. Имеется одно ядро раковины, включающее протоконх, восемь гидростатических камер и часть жилой. Общая длина фрагмента около 5 мм. Протоконх почти полусферический. Его длина чуть больше ширины. Оральная часть протоконха не сжата; первая камера такой же ширины, короче протоконха почти в два раза. Вторая камера равна первой по ширине и длине, две последующие — равновелики и незначительно длиннее второй. Далее следуют более короткие камеры. Перегородочная линия прямая, перпендикулярная к продольной оси раковины.

Замечания. Из бактритоидей в этом местонахождении установлены *Bactrites sempiternus* Shim., *Stenobactrites mirus* Shim., *Tabantaloceras planum* Shim., *Belemnitimimus palaeozoicus* Shim. (Шиманский, 1954). Вероятнее всего, эмбриональная раковина принадлежала первому виду. Во всяком случае, она не имеет отношения к двум последним видам, принадлежащим к парабактритидам. Как сказано выше, тип строения ранних стадий развития у этого семейства другой.

Материал. 1 экз. из ассельского яруса р. Табантал в Актюбинской обл.

Bactrites sp. 2

Табл. VI, фиг. 2

Описание. Имеется одно ядро раковины, включающее протоконх, несколько гидростатических камер и часть жилой. Общая длина фрагмента около 2,5 мм. Протоконх сферический, небольшого размера, резко сужающийся в оральной части и отделенный от первой камеры глубоким пережимом. Первая камера короче протоконха, но шире его (при препарировании протоконх и часть первой камеры отломилась). Вторая камера длиннее первой, третья — самая длинная. Жилая камера практически все той же ширины, что и камерная часть. Перегородочная линия прямая, поперечная к продольной оси раковины. Положение сифона установить не удалось.

Замечания. Из бактриоидей в этом местонахождении найдены только *Bactrites sempiternus* Shim., но если допустить, что для этого вида характерен первый морфотип эмбриональной раковины, то данный экземпляр к нему относиться не должен.

Материал. 1 экз. из тастубского горизонта г. Сим.

Hemibactrites sp.

Табл. VI, фиг. 3

Описание. Имеется один фрагмент раковины, включающий протоконх, несколько гидростатических камер и часть жилой. Общая длина фрагмента около 6 мм. Протоконх полусферический. Его ширина незначительно превышает длину. В оральной части он несколько сужается, и первая камера отделена от протоконха небольшим пережимом. Первая камера почти равна по ширине протоконху и короче его, в оральной части не сужается. На стадии развития, включающей, видимо, вторую—пятую камеры, заметно небольшое расширение раковины. Перегородочная линия (просвечивает через раковинное вещество) прямая, перпендикулярная к продольной оси раковины. Поверхность раковины гладкая. Форму перегородочных трубок, положение сифона, камерные отложения изучить не удалось.

Замечания. С р. Актасты известны из бактриоидей *Hemibactrites ellipsoidalis* Shim., *Stenobactrites costatus* Shim., *Parabactrites ruzhencevi* Shim., *Aktastioceras kruglovi* Shim. Описываемый экземпляр имеет довольно значительное сходство с эмбриональной раковинной *Hemibactrites primus* Shim. (Шиманский, 1954, табл. 8, фиг. 7). Основным отличием являются пропорции протоконха. У *H. primus* ширина протоконха значительно превышает его длину, у сравниваемой формы — незначительно. Вероятнее всего, фрагмент с р. Актасты принадлежит *H. ellipsoidalis*.

Материал. 1 экз. из артинского яруса р. Актасты.

Gen. et sp. indet

Табл. VI, фиг. 4

Описание. Имеется одно ядро раковины, включающее три гидростатические камеры и, возможно, жилую. Общая длина фрагмента менее 3 мм. Протоконх не сохранился. Первая камера, сохранившаяся частично с вентральной стороны, короткая. Без всяких пережимов она переходит во вторую, а та — в третью. Последняя из них самая длинная. Все три камеры постепенно расширяются. Наиболее расширена раковина во второй половине третьей камеры, далее начинается незначительное сужение. Очевидно, вторая и третья камеры соответствуют третьей стадии онтогенеза в понимании Эрбена. Жилая камера, видимо, незначительно деформированная, в 3—4 раза превосходит по длине третью камеру. Вероятно, жилая камера сохранилась полностью, так как в передней ее части, вновь несколько расширяющейся, на ядре виден тонкий шнуровидный пережим с неболь-

шим утолщением, следующим за пережимом. Возможно, эта структура была расположена непосредственно около устья. Поперечное сечение раковины овальное, с узкими вентральной и дорсальной сторонами и широкими латеральными. Перегородочная линия в процессе онтогенеза изменяется довольно сильно от почти прямой между первой и второй камерами до сильно изогнутой между второй и третьей камерами. На вентральной стороне на этой стадии появляется едва заметная некальная лопасть, за которой следует невысокое седло на боковой части вентральной стороны. На латеральной стороне линия резко наклонена и, видимо, переходит в отчетливую лопасть на дорсальной стороне. Перегородочные трубки изучить не удалось. Скульптура не сохранилась, но на камерах ядра видна очень тонкая продольная струйчатость. Вполне вероятно, что на этой части раковины была скульптура из поперечных и продольных струек.

З а м е ч а н и я . Из данного местонахождения из бактриитоидей известен только *Vactrites sempiternus* Shim., однако по резкому изгибу перегородочной линии можно предполагать, что она принадлежит какому-то представителю семейств *Parabactritidae* или *Sinuobactritidae*, видимо, пока еще не описанному. Безусловно, к одному типу строения раковины относятся наша форма и *Sinuobactrites wewokensis* Mapes из пенсильванских отложений Оклахомы (Mapes, 1979, табл. 39).

М а т е р и а л . 1 экз. из тастубского горизонта г. Сим.

УДК 564.53:551.735/736

М.Ф. Богословская

ОСНОВНЫЕ ПУТИ РАЗВИТИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ MARATHONITACEAE И CYCLOLOBACEAE

Надсемейства *Marathonitaceae* и *Cyclolobaceae* объединяют позднекаменноугольных и пермских аммоноидей, обладавших наиболее сложной лопастной линией. Ее быстрая, направленная изменяемость в ходе исторического развития широко используется при рассмотрении теоретических проблем, а также для решения вопросов биостратиграфии и корреляции. Оба надсемейства, выделенные соответственно В.Е. Руженцевым (1938), А.К. Миллером и В.М. Фёрнишем (Miller, Furnish, 1954), прочно вошли в классификацию *Goniatitina*. Однако объем каждого из этих надсемейств и их систематика не принимаются однозначно. В работах последних лет высказаны три основные точки зрения на систематику рассматриваемых надсемейств. В.Е. Руженцев и М.Ф. Богословская (1978) приняли *Marathonitaceae* в объеме одного номинативного семейства, которое они подразделили на три подсемейства — *Marathonitinae*, *Kargalitinae* и *Peritrochiinae*, а *Cyclolobaceae* сохранили в объеме двух семейств — *Vidrioceratidae* и *Cyclolobidae*. Несколько позднее Богословская (1978) обособила в семействе *Marathanitidae* подсемейство *Huattoceratinae* (роды *Demarezites*, *Huattoceras*) и вывела из его состава *Peritrochiinae* (роды *Tabantalites*, *Peritrochia*). Согласно представлениям американских исследователей (Glenister, Furnish, 1981), *Marathonitaceae* включает одно неделимое номинативное семейство, а *Cyclolobaceae* объединяет три семейства — *Vidrioceratidae*, *Huattoceratidae*, *Cyclolobidae*.

Принципиальным отличием данной системы является отнесение *Huattoceratidae* к надсемейству *Cyclolobaceae*, что следует признать правильным. Однако в недавно опубликованной статье эти авторы (Glenister, Furnish, 1987) внесли некоторые изменения в свою классификационную схему, которые, по нашему мнению, во многом неудачны. Ошибочным представляется установленный объем для нового

рода *Eohyattoceras*, а выбор лектотипа для типового вида рода *Demarezzites* (*D. ouyensi*) настолько изменил диагноз последнего, что вынуждает полагать его младшим синонимом *Waagenoceras*.

Существенно иных взглядов придерживался Чжао (Zhao, 1980). Он предложил значительно измененный родовой состав для *Cyclolobidae* и по-новому представил развитие данного семейства. Чжао выделил в нем подсемейство *Kufengoceratinae*, к которому отнес примитивных "циклолобид" с тремя—пятью сложно рассеченными внешними боковыми лопастями и узкой вентральной лопастью — *Liuzhouceras*, *Kufengoceras*, *Shengoceras*, *Tongluceras*, *Paratongluceras*, *Mexicoceras*. Данное подсемейство этот исследователь связал с *Marathonitidae* и тем самым отверг принимаемое в последнее время всеми цефалоподчиками происхождение циклолобид от видриоцератид. Объединение этих форм с небольшим числом сильно рассеченных боковых лопастей в самостоятельный крупный таксон сомнений не вызывает, но отнесение его к *Cyclolobidae* и *Cyclolobaceae* представляется ошибочным. Куфенгоцератины, по-видимому, действительно связаны с маратонитидами, вместе с ними составляют единую группу и, скорее всего, завершают развитие последней, а не являются исходными или предковыми для циклолобаций.

Нестабильность в систематике *Marathonitaceae* и *Cyclolobaceae* обусловлена, с одной стороны, ограниченностью фактического материала, с другой — сравнительно небольшим числом проведенных онтогенетических исследований. Появление в последние годы новых данных, а также критический анализ всех имеющихся публикаций позволяют в настоящее время более надежно восстановить ход исторического развития этой группы аммоноидей — уточнить взаимоотношение между многими таксонами на уровне видов и родов, выявить основные типы морфологических изменений лопастной линии, определить направленность эволюционных преобразований в отдельных филогенетических ветвях. Исследования, проведенные в таком плане, привели к необходимости отказаться от всех ранее предложенных классификаций рассматриваемых надсемейств и предложить новую, одним из обоснований которой служат филогенетические построения.

ПОДОТРЯД GONIATITINA HUATT, 1884

Надсемейство *Marathonitaceae* Ruzhencev, 1938

Семейство *Marathonitidae* Ruzhencev, 1938

Подсемейство *Kargalitinae* Ruzhencev, 1960

Род *Subkargalites* Ruzhencev, 1950

S. hargisi (Bose, 1917); *S. nensis* A. Popov, 1987; *S. neoparkeri* Ruzhencev, 1950; *S. parkeri* (Heilprin, 1884); *S. wewokensis* (Beghtel, 1962, nom. nud.)

Род *Kargalites* Ruzhencev, 1938

K. typicus (Ruzhencev, 1933); *K. basarensis* (Toumanskaya, 1949); *K. liuzhaiensis* Zhou, 1987; *K. mulleriedi* (Miller et Furnish, 1941); *K. nandanensis* Zhou, 1987; *K. subquadratus* (Plummer et Scott, 1937); *K. timorensis* (Haniel, 1915); *K. wanneri* (Schindewolf, 1931)

Подсемейство *Marathonitinae* Ruzhencev, 1938

Род *Marathonites* Bose, 1917

M. jamesperrinsmithi Böse, 1917; *M. moorei* (Plummer et Scott, 1917); *M. uralensis* Ruzhencev, 1940; *M. vidriensis* Böse, 1917

Род *Promarathonites* A. Popov, 1987

P. maclayi A. Popov, 1987

Род *Almites* Toumanskaya, 1941

A. sellardsi (Plummer et Scott, 1937); *A. gracilis* (Smith, 1927); *A. invariabilis* (Ruzhencev, 1933); *A. multisulcatus* Bogoslovskaya, 1978; *A. pavlovi* Leonova, 1982; *A. permicus* Leonova, 1982; *A. pressulus* Ruzhencev, 1956; *A. reverendus* Bogoslovskaya et A. Popov, 1986; *A. uralicus* (Fredericks, 1921)

- Род *Pseudovidrioceras* Ruzhencev, 1936
P. girtyi (Miller et Clyne, 1934); *P. dunbari* (Miller et Furnish, 1940);
P. novomexicanum (Miller et Parizek, 1948); *P. pygmaeum* (Gemmellaro,
1887)
- Род *Cardiella* Pavlov, 1967
C. gracia Pavlov, 1967; *C. amygdala* Leonova, 1981; *C. busterensis* (Toumanskaya,
1949); *C. ganti* (Smith, 1903); *C. martodjojoi* Glenister et Furnish,
1987; *C. electraensis* (Plummer et Scott, 1937); *C. kussica* (Toumanskaya,
1931); *C. pamirica* (Toumanskaya, 1949); *C. parva* Leonova, 1981; *C. romanowskyi* (Karpinsky, 1890); *C. ruzhencevi* Leonova, 1981; *C. shyndensis*
Leonova, 1981; *C. suevi* (Toumanskaya, 1931); *C. sulcata* (Bose, 1917);
C. vetusta Bogoslovskaya, 1978
- Род *Aksuites* Pavlov, 1967
A. permicus Pavlov, 1967
- Род *Suakites* Leonova, 1982
S. compositus Leonova, 1982
- Род *Eohyattoceras* Glenister et Furnish, 1987
E. gerthi Glenister et Furnish, 1987
- Семейство *Kufengoceratidae* Zhao, 1980
- Род *Kufengoceras* Ruzhencev, 1956
K. simplex (Chao, 1955); *K. subglobosum* Liang, 1983; *K. umbilicatum*
(Chao, 1955)
- Род *Shengoceras* Chao, 1955
S. lenticulare Chao, 1955
- Род *Paratongluceras* Zhao et Zheng, 1977
P. subglobosum Zhao et Zheng, 1977; *P. gaoyaoense* Qin-Xiulan, 1987;
P. lixianense Zheng, 1984
- Род *Liuzhouceras* Zhao, 1980
L. shengi (Chao, 1955)
- Надсемейство *Cyclolobaceae* Zittel, 1895
- Семейство *Vidrioceratidae* Plummer et Scott, 1937
- Подсемейство *Vidrioceratinae* Plummer et Scott, 1937
- Род *Vidrioceras* Bose, 1917
V. uddeni Bose, 1917; *V. borissiaki* Ruzhencev, 1939; *V. conlini* Miller et
Downs, 1950; *V. irregulare* Bose, 1919
- Род *Prostacheoceras* Ruzhencev, 1937
P. juresanense (Maximova, 1935); *P. benedictinum* (Gemmellaro, 1887);
P. burnense (Toumanskaya, 1931); *P. langi* H. et G. Termier, 1970; *P. longilobatum*
Liang, 1982; *P. multidentatum* (Toumanskaya, 1931); *P. oschense*
(Toumanskaya, 1938); *P. principale* Bogoslovskaya et A. Popov, 1986;
P. saundersi (Nassichuk, 1977); *P. shuangyangense* (Liang, 1982); *P. skinneri*
(Miller, 1945); *P. strictum* Bogoslovskaya, 1978; *P. tauricum* (Toumanskaya,
1917)
- Род *Tabantalites* Ruzhencev, 1952
T. bifurcatus Ruzhencev, 1952; *T. pamiricus* Bogoslovskaya, 1978
- Род *Leeites* gen. nov.¹

¹Новый род *Leeites* (типовой вид *Eohyattoceras leei* Glenister et Furnish, 1987 из формации Рипетаун, предположительно сакмарского возраста, США, штат Невада) имеет субдискоконную раковину со слабо выпуклой вентральной стороной, широкими очень изящными оборотами и узким умбо. Скульптура тонкая поперечная. Формула наружного отрезка лопастной линии: $(V_1 V_1) L_2 L_1 (L_{2.1} L_{2.1}) U_2 U_1$. Вентральная лопасть неширокая, ее ветви в основании двузубчатые, первая и вторая глубоко рассечены на три зубца, третья широкая двураздельная с широкой двузубчатой внешней ветвью. Отличается от всех видрицератин грубоко рассеченными первой и второй наружными лопастями, асимметричной третьей лопастью. Один вид.

- L. leei (Glenister et Furnish, 1987)
 Род Pamirites Toumanskaya, 1938
 P. clinei Toumanskaya, 1938
 Род Jilingites Liang, 1982
 J. bidentus Liang, 1982
- Подсемейство Hyattoceratinae Miller et Furnish, 1957
 Род Hyattoceras Gemmellaro, 1887
 H. geinitzi Gemmellaro, 1887; H. abichi Gemmellaro, 1887; H. anfuense (Zhao, Liang et Zheng, 1978); H. compressum (Liang, 1981); H. sp. nov. (= Hyattoceras cf. H. geinitzi Nassichuk, 1977); H. guembeli Gemmellaro, 1887; H. subgeinitzi Haniel, 1915; H. turgidum Gemmellaro, 1887
- Семейство Neostacheoceratidae Toumanskaya, 1939
 Подсемейство Neostacheoceratinae Toumanskaya, 1939
 Род Martoceras Toumanskaya, 1938
 M. dieneri (Smith, 1927); M. modestum Bogoslovskaya, 1978
 Род Waagenina Krotow, 1888
 W. subinterrupta (Krotow, 1885); W. rothi (Miller et Furnish, 1940); W. xiangtanensis Zhou, 1979
 Род Stacheoceras Gemmellaro, 1887
 S. mediterraneum Gemmellaro, 1887; S. andrussowi Toumanskaya, 1931; S. arthaberi Smith, 1927; S. borissiaki Toumanskaya, 1931; S. boesei Toumanskaya, 1931; S. chaotianense Zhao, Liang et Zheng, 1978; S. collignoni Besairie, 1936; S. darae Gemmellaro, 1887; S. diblasii Gemmellaro, 1887; S. gemmellaro Miller, 1944; S. gordon Miller, Furnish et Clark, 1957; S. gruenewaldti Gemmellaro, 1887; S. karpinskyi Gemmellaro, 1887; S. lijiangense Liang, 1983; S. mongeri Nassichuk, 1977; S. multidentatus Sheng, 1984; S. oblatum Sheng, 1984; S. orientale Yu. Zakharov, 1986; S. perspectivum Gemmellaro, 1887; S. sexlobatum (Miller et Cline, 1934); S. tietzei Gemmellaro, 1887; S. toumanskayae Miller et Furnish, 1940; S. tridens (Rothpletz, 1892); S. trimarti Diener, 1899; S. tschernyschewi Stoyanow, 1910; S. vogti Toumanskaya, 1931; S. xiukangense Sheng, 1984; S. yajiangense Sheng, 1984. Кроме того, 11 видов, охарактеризованных недостаточно: S. antiquum (Waagen, 1879); S. discoidale Toumanskaya, 1935; S. gaudryi Gemmellaro, 1888; S. gilliamense Bose, 1917; S. globosum Gemmellaro, 1887; S. globulinum Gregorio, 1930; S. iwaizakiense Mabuti, 1935; S. pelagicum Gemmellaro, 1887; S. priscum (Waagen, 1879); S. sosisense Gregorio, 1930; S. tepense Toumanskaya, 1931
 Род Neostacheoceras Schindewolf, 1931
 N. delta (Haniel, 1915) (= N. hanieli Schindewolf, 1931); N. trimarti (Diener, 1899)
- Подсемейство Glassoceratinae Ruzhencev, 1960
 Род Glassoceras Ruzhencev, 1960
 G. normani (Miller et Furnish, 1957); G. bransonorum (Miller et Cline, 1934)
- Семейство Cyclolobidae Zittel, 1895
 Род Tongluceras Zhao et Zheng, 1977
 T. lengwuense Zhao et Zheng, 1977; T. tongluanense Zhao et Zheng, 1977
 Род Mexioceras Ruzhencev, 1955
 M. guadalupense (Girty, 1909); M. canadense (Nassichuk, 1977); M. ?globosum Chao, 1965
 Род Waagenoceras Gemmellaro, 1887
 W. mojsisovisci Gemmellaro, 1887; W. adrianense Gregorio, 1930; W. dieneri Böse, 1917; W. gansuense Liang, 1981; W. girtyi Miller et Furnish, 1940; W. karpinskyi Miller, 1944; W. lidacense Roever, 1939; W. minutum Grego-

- rio, 1930; *W. longyanense* Chao et Liang in Zhao, 1980; *W. nikitini* Gemmellaro, 1888; *W. obliquum* Ruzhencev, 1976; *W. oyensi* Gerth, 1950; *W. stachei* Gemmellaro, 1887
- Род *Hanieloceras* Miller, 1933
H. intermedium (Wanner, 1932); *sinense* (Sheng, 1986)
- Род *Newellites* Furnish et Glenister, 1969
N. richardsoni (Plummer et Scott, 1937)
- Род *Timorites* Haniel, 1915
T. curvicostatus Haniel, 1915; *T. gemmellaroi* (Haniel, 1915); *T. hanieli* Smith, 1927; *T. schucherti* Miller et Furnish, 1940; *T. sigillarius* Ruzhencev, 1955; *T. striatus* Haniel, 1915; *T. uddeni* Miller et Furnish, 1940; *T. yunnanensis* Liang, 1983;
- Род *Krafftoceras* Diener, 1903
K. krafftii Diener, 1903; *K. kullingi* (Frebald, 1932); *K. ruzhencevi* (Yu. Zakharov, 1983); *K. kiselevae* (Yu. Zakharov, 1983); *K. walkeri* (Diener, 1903)
- Род *Cyclolobus* Waagen, 1879
C. oldhami Waagen, 1879; *C. persulcatus* Rothpletz, 1892; *C. teichertii* Furnish et Glenister, 1970
- Род *Chahgsingoceras* Chao et Liang, 1965
C. meishanense Chao et Liang, 1965; *C. sichuanense* Zhao, Liang et Zheng, 1978

Предлагаемая ниже реконструкция исторического развития маратонитацей и циклолобацей рассматривается с использованием геохронологической схемы перми В.Е. Руженцева (1976), которая дополнена кунгурским и амарассийским веками. Кунгурский век, сопоставляемый с болорским веком области Тетис (Левен, 1980), в схеме Руженцева соответствует позднеартинскому времени, а амарассийский — ранней джульфе .

ФИЛОГЕНИЯ МАРАТОНИТАЦЕЙ

Надсемейство *Marathonitaceae* в принятом объеме существовало от начала жигулевского века до вордского включительно (рис. 1). Основным звеном развития следует считать трехчленное деление первичных боковых лопастей ($L \rightarrow L_2L_1L_2$ и $I \rightarrow I_2I_1I_2$) с последующим рассечением образовавшихся лопастей, без появления новых элементов. Из первичной умбональной лопасти возникло от трех до пяти преимущественно простых лопастей. В результате общее число последних достигло 22—24. Наиболее интенсивные преобразования в перегородке происходили на последнем этапе развития, с конца кунгурского века, когда степень рассечения наружных лопастей в одних группах возрастала, в других снижалась.

Семейство *Marathonitidae* начинается род *Subkargalites* — первый гониатит с многоэлементной лопастной линией. Вопрос о его происхождении, а вместе с ним и семейства, решается трудно, поскольку род возник, по-видимому, в результате глубоких изменений на ранних стадиях морфогенеза. Наиболее вероятной представляется связь с родом *Syngastroceras* (*Glyphyritinae*). Если принять, что возникновение многоэлементности лопастной линии обусловлено увеличением площади перегородки в периферической области, то пережатие лопастей в верхней части, характерное для этого рода, допустимо рассматривать как первый этап на пути к такому увеличению. Среди поздних представителей *Syngastroceras* известны виды, по форме раковины и характеру скульптуры близкие к ранним *Subkargalites*. Одним из таких видов был *Syngastroceras clinei* (Miller et Owen), который имел на ранних стадиях широкую боковую лопасть, значительно пережатую сверху во взрослом состоянии. От подобной формы мог произойти родоначальник семейства. Вскоре после обособления маратонитид произошла их дивергенция,

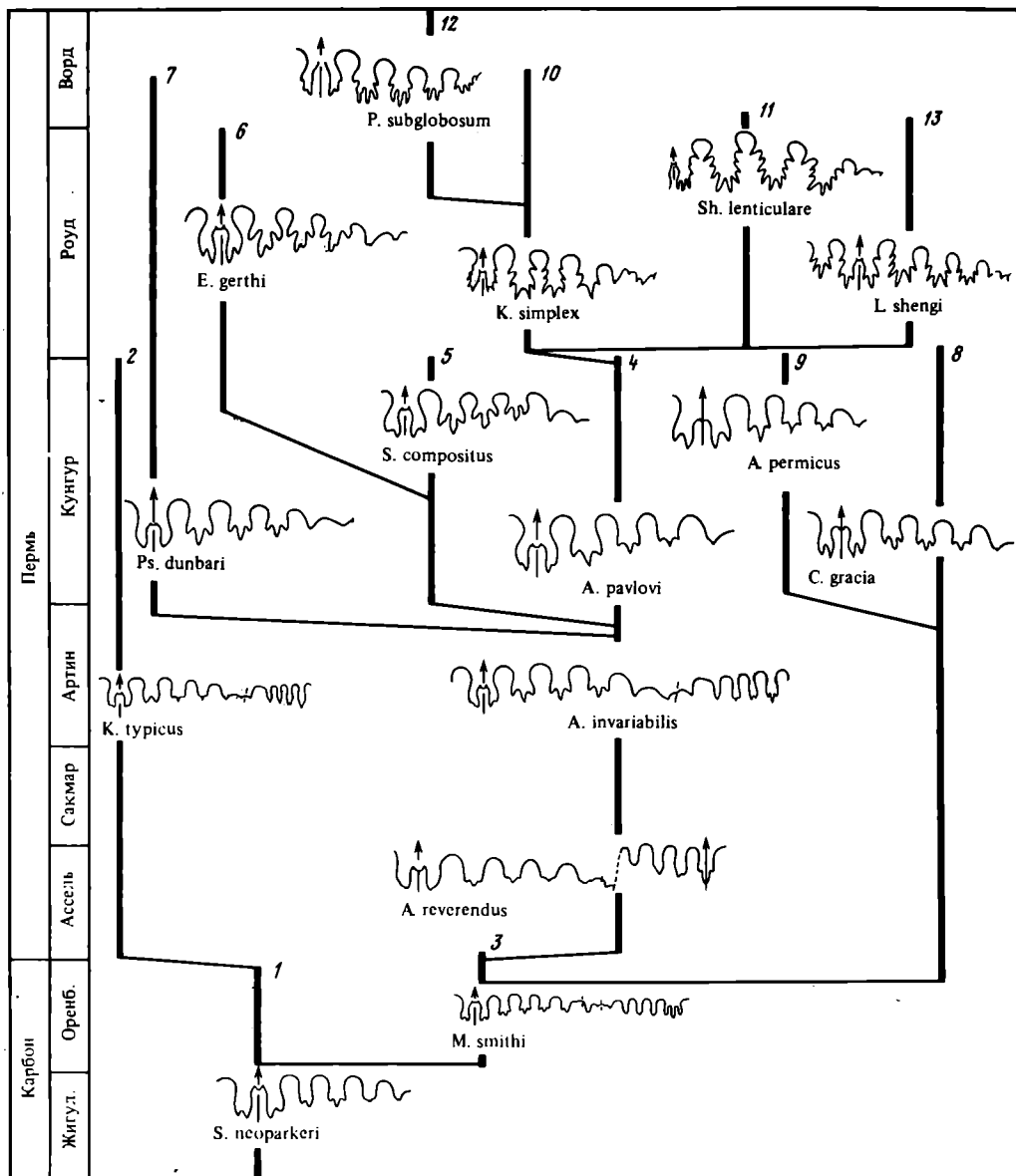


Рис. 1. Филогенетическая схема маратонитидей

1—9 семейство Marathonitidae: 1, 2 — подсемейство Kargalitiniae (1 — Subkargalites, 2 — Kargalites); 3—8 — подсемейство Marathonitinae (3 — Marathonites, 4 — Almites, 5 — Suakites, 6 — Eohyattoceras, 7 — Pseudovidrioceras, 8 — Cardiella, 9 — Aksuites); 10—13 — семейство Kufengoceratidae (10 — Kufengoceras, 11 — Shengoceras; 12 — Paratongluceras, 13 — Liuzhouceras)

определились две основные линии развития — Kargalitiniae и Marathonitinae, каждая со своими особенностями.

Подсемейство Kargalitiniae в объеме двух родов (Subkargalites — Kargalites) существовало до конца кунгурского (болорского) века. Развитие в данной филогенетической ветви протекало медленно и просто. Раковина эволюционировала в сторону уменьшения ширины оборотов и увеличения ниволютности, в лопастной

линии сужались вентральная и дорсальная лопасти. Сужение вентральной лопасти и ее ветвей происходило медленно, так что у последних, кунгурских каргалитин они продолжали оставаться сравнительно широкими. Дорсальная лопасть превратилась из широкой трехраздельной (*Subkargalites*) в узкую трехзубчатую (*Kargalites*) за короткий срок, на рубеже карбона и перми. Число лопастей, равное 20, и характер расчленения наружных боковых лопастей (двузубчатость первой, трехзубчатость второй и третьей) оставались неизменными.

Древнейшие каменноугольные каргалитины найдены в Северной Америке и на Урале, пермские, кроме того, на Дарвазе, Памире и Тиморе.

Подсемейство *Marathonitinae*, отделившееся от *Subkargalites* в начале оренбургского века, испытало более сложную эволюцию. Исходный род *Marathonites* возник в результате небольшого преобразования в первой наружной боковой лопасти — появления в ее основании трех зубчиков вместо двух у предкового. В результате все три наружные боковые лопасти стали одинаково трехзубчатыми и такими сохранились в течение всего времени существования подсемейства, т.е. до середины ворда. Что касается вентральной и дорсальной лопастей, а также формы раковины, то они изменялись и в ряде случаев весьма значительно.

Вскоре после обособления рода *Marathonites* определились две линии развития. В основном эволюционном ряду *Marathonites* — *Almites* развитие шло в сторону сужения вентральной и дорсальной лопастей. Переход от широкой трехраздельной дорсальной лопасти (*Marathonites*) к узкой трехзубчатой (*Almites*) произошел скачкообразно в самом конце карбона. Сужение же вентральной лопасти и особенно ее ветвей осуществлялось сравнительно медленно, однако последние, артинские и кунгурские *Almites* (*A. invariabilis*, *A. pavlovi*) имели их достаточно узкими. С рассмотренным рядом связаны артинско-вордский род *Pseudovidrioceras* и артинско-кунгурский — *Suakites*. При отделении первого от *Almites* значительно сузились ветви вентральной лопасти и исчезла двузубчатость в их основании. Данное направление не получило дальнейшего развития, его единственный род вымер в вордском веке, не оставив потомства. Род *Suakites* также связан с *Almites*, его развитие в сторону более глубокого расчленения наружных лопастей и некоторого сужения раковины завершилось появлением в роудском веке рода *Eohyatoceras*. Этот интересный род обладал самой сложной перегородкой среди марафонид, но, по-видимому, как и *Pseudovidrioceras* вымер, не оставив потомства.

Второй эволюционный ряд представлен длительно существовавшим родом *Cardiella* (оренбургский—кунгурский века) и кунгурским родом *Aksuites*. Первый отделился от *Marathonites* вскоре после его обособления, при этом произошло значительное углощение раковинного слоя в области умбонального края, закрывшее почти полностью умбо, и резкое сужение дорсальной лопасти. Эволюция основного рода пошла в сторону расширения вентральной лопасти и ее ветвей, а также в сторону искажения навивания последнего оборота, в результате чего раковина в терминальной стадии сначала приобрела овальную форму, а позднее мидалевидную и сердцевидную. *Aksuites* унаследовал от рода *Cardiella* характер расчленения перегородки и приобрел правильную форму раковины с узкими оборотами.

Первые марафонитины известны из оренбургского яруса Урала и Северной Америки, здесь же найдены раннепермские представители этого подсемейства, но наиболее многочисленны и таксономически разнообразны они в верхах артинского и кунгурского ярусов области Тетис — на Памире, Дарвазе, в Крыму и на Тиморе.

Семейство *Kufengoceratidae* установлено сравнительно недавно (Zhao, 1980) и изучено еще недостаточно. Для окончательного решения вопросов его происхождения, объема и положения в системе необходимы дополнительные материалы. В отличие от Чжао (Zhao, 1980), обособившего эту группу аммоноидей в ранге подсемейства в семействе *Cyclolobidae*, в данной статье она принимается в несколько сокращенном объеме, в составе четырех родов вместо шести (исключены

Mexicosceras и Tongluceras), и в ранге семейства. Отнесенные к ней аммоноидеи характеризуются развитием на боковой стороне трех, реже четырех сложно рассеченных лопастей. Общее число лопастей в наружном отрезке лопастной линии равно 9—13. Объединение куфенгоцератид с маратонитидами в одно надсемейство, а не включение их в ранге подсемейства в состав циклолобид (Zhao, 1980) основано на следующих соображениях. Все куфенгоцератиды имеют на боковой стороне три—четыре лопасти, из которых три близкого размера и одинаково рассечены дополнительными зубчиками, а четвертая, расположенная вблизи умбонального края или на нем, отличается заметно меньшими размерами и преимущественно простым очертанием. Небольшое число наружных боковых лопастей, особенности их рассечения и положения позволяют допустить, что онтогенез лопастной линии в данной группе сходен с таковым маратонитид, т.е. развитие наружной боковой лопасти происходило по формуле $L \rightarrow L_2L_1L_2$. Нет никаких признаков характерного для циклолобид раннего двойного деления третьей боковой лопасти (L_2) с последующим делением ее внутренней ветви. Наиболее вероятно, что куфенгоцератиды произошли от рода *Almites* (*Marathonitidae*). Возросшая эволюционная активность последнего в артинско-кунгурское время привела не только к обособлению *Pseudovidrioceras* и *Suakites* → *Eoahattoceras*, но и к возникновению третьего направления — в сторону сложного рассечения трех наружных боковых лопастей, генетически связанных с лопастью *L*. Тип рассечения наружных лопастей, характерный для всех куфенгоцератид, не был корреляционно связан с формой раковины, которая отличается большим разнообразием. Весьма ограниченный фактический материал и недостаточная его изученность не позволяют даже приблизительно выявить какие-либо закономерности в развитии семейства.

Куфенгоцератиды существовали сравнительно короткое время (роуд—начало ворда) и не получили широкого географического распространения — они были ограничены рамками Южно-Китайского бассейна. Семейство исчезло бесследно.

ФИЛОГЕНИЯ ЦИКЛОЛОБАЦЕЙ

Надсемейство *Cyclolobaseae* в принятом объеме существовало с начала оренбургского века до конца перми. Основным звеном его развития следует считать усложнение лопастной линии по формуле: $L_2L_1L_2 \rightarrow L_2L_1(L_{2,1}L_{2,1}) \rightarrow L_2L_1L_{2,1}(L_{2,1,1}L_{2,1,1})$ и т.д., с последующим рассечением (у позднепермских форм нередко весьма значительным) вновь образовавшихся лопастей. Аналогично усложнялся внутренний отрезок лопастной линии: $I_1I_1I_2$. Надсемейство эволюционировало очень сложно, особенно большие изменения происходили в перегородке. Однако в общем потоке морфологических преобразований последней представляется возможным выделить три основных направления: первое — развитие в сторону все более глубокого двойного деления третьей боковой лопасти без увеличения числа элементов лопастной линии; слабо рассеченные лопасти в начале филогенеза на последних этапах становятся многолепестными (*Vidrioceratidae*); второе — развитие в сторону увеличения числа лопастей по указанной выше формуле, но без их значительного рассечения (*Neostacheoceratidae*) и третье — развитие в сторону увеличения числа лопастей с одновременным их значительным рассечением (*Cyclolobidae*).

Семейство *Vidrioceratidae*, исходное в надсемействе, обособилось в начале оренбургского века и вымерло в конце амарассия. Его связь с *Eoasianites* достаточно убедительно обоснована В.Е. Руженцевым (1950). Эволюционировали видриocerатиды в сторону усложнения лопастной линии за счет появления дополнительной зазубренности лопастей, но общее число последних оставалось равным 20—26 на протяжении всей их истории (рис. 2). В семействе можно выделить две группы, которым в систематике придан статус подсемейств *Vidrioceratinae* и *Huattoceratinae*, отличающихся друг от друга прежде всего степенью рассеченности наружных боковых лопастей.

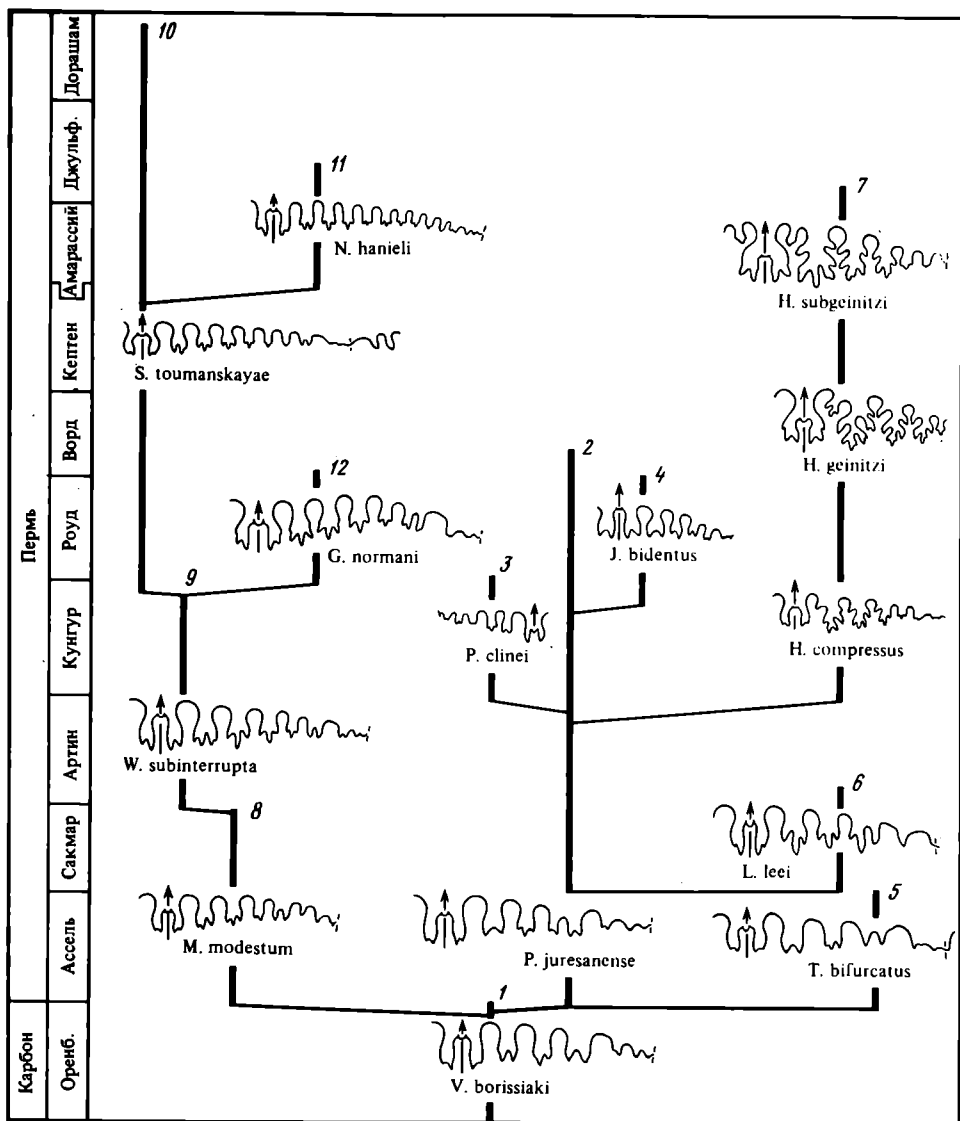


Рис. 2. Филогенетическая схема видриоцератид и неостачеоцератид

1—7 — семейство Vidrioceratidae: 1—6 — подсемейство Vidrioceratinae (1 — Vidrioceras, 2 — Prostacheoceras, 3 — Pamirites, 4 — Jilingites, 5 — Tabantalites, 6 — Leeites); 7 — подсемейство Hyattoceratinae (7 — Hyattoceras); 8—12 — семейство Neostacheoceratidae: 8—11 — подсемейство Neostacheoceratinae (8 — Martoceras, 9 — Waagenina, 10 — Stacheoceras, 11 — Neostacheoceras); 12 — подсемейство Glassoceratinae (Glassoceras)

Подсемейство Vidrioceratinae включает шесть родов, из которых оренбургский Vidrioceras и его потомок ассельско-вордский Prostacheoceras представляют собой основной филогенетический ряд. Первый развивался в сторону расширения двураздельной третьей боковой лопасти и сокращения числа эволютивных оборотов на ранних стадиях онтогенеза, второй — в сторону все более глубокого двойного деления третьей боковой лопасти и сужения оборотов раковины. В результате у самого позднего Prostacheoceras — вордского *P. saundersi*

си (Nassichuk) обе ветви третьей боковой стали практически самостоятельными лопастями. Бесспорно связанные с этим родом ассельско-сакмарский *Tabantali-tes*, артинско-кунгурский *Pamirites* и роудский *Jilingites* представляют собой слепые боковые ветви. Все три рода в отличие от своего широко распространенного предка существовали очень непродолжительное время, а два последних, кроме того, имели узкий ареал распространения — Памир и Северный Китай соответственно. От *Prostacheoceras* в сакмарское время, по-видимому, отделился и род *Leeites* в результате развития в сторону глубокого расчленения первых двух наружных боковых лопастей на три зубца, а третьей — на две ветви. Такое развитие, возможно, завершилось возникновением нового направления в эволюции видриоцератид, выразителем которого является подсемейство *Huattoceratinae*. Род *Leeites* пока известен по единственному виду, найденному в Северной Америке, штат Невада.

Видриоцератины, существовавшие на протяжении оренбургского—начала вордского веков, наибольшего таксономического разнообразия и широкого географического распространения достигли в раннепермскую эпоху. В отложениях соответствующего возраста они известны в СССР (Урал, Памир, Крым), Северной Америке, Китае.

Подсемейство *Huattoceratinae* в составе одного рода *Huattoceras* рассматривается как самостоятельное направление в эволюции видриоцератид, развитие в котором пошло в сторону сложного расчленения унаследованных от предка лопастей. Кроме того, процесс расчленения лопастной линии не ограничился лопастями, а распространился и на внешнее седло. Заложившаяся на внутренней стороне последнего в момент обособления данной филогенетической ветви адвентивная лопасть в ходе развития усложнилась и переместилась на его вершину. Связь хиаттоцератин с видриоцератинами на сегодняшний день не может считаться достаточно аргументированной, что и обуславливает отсутствие стабильности в вопросе положения этой группы в системе аммоноидей. Сомнения, скорее всего, не исчезнут до тех пор, пока не будут проведены онтогенетические исследования у хиаттоцератин. Относя последних к видриоцератидам, мы основываемся на особенностях лопастной линии примитивных представителей *Huattoceras*, таких, как *H. anafuense* (Zhao, Liang et Zheng, 1978), *H. cf. geinitzi* (Nassichuk, 1970), у которых третья и четвертая наружные боковые лопасти еще не обособились окончательно в самостоятельные, а являются ветвями широкой третьей боковой, как у всех видриоцератин. В поступательном развитии рассматриваемой группы усматривается усложнение перегородки (увеличение степени расчленения), сопровождавшееся увеличением инволютности оборотов и искажением формы раковины в терминальной стадии.

Huattoceras достаточно широко распространен в отложениях кунгура—амарассия Сицилии, Тимора, Северной Америки, Китая.

В заключение отметим, что эволюция видриоцератид во многом протекала однотипно с *Marathonitaceae*, если брать последнее в принятом нами объеме. Обе группы на последнем этапе эволюционировали одинаково — в сторону усложнения перегородки за счет увеличения расчлененности имеющихся наружных лопастей и сокращения диаметра умбо. Такая одинаковая направленность обусловила появление в этих разных по происхождению группах, развивавшихся параллельно, очень близких в морфологическом отношении раковин.

Семейство *Neostacheoceratidae* существовало с ассельского века до конца перми (см. рис. 2). Происхождение его исходного рода *Martoceras* от *Prostacheoceras* (*Vidrioceratidae*) обосновано В.Е. Руженцевым (1940) и вряд ли может оспариваться. Эволюционировало семейство достаточно разнообразно и сложно, однако увеличение числа сравнительно просто расчлененных лопастей за счет деления приближенной к умбональному краю боковой лопасти по формуле, указанной для надсемейства в целом, следует считать основным звеном развития. В

ходе филогенеза это число увеличилось с 24 до 48. Наряду с таким направлением, характерным для подсемейства *Neostacheoceratinae*, в начале роудского века возникло другое, в котором развитие пошло в сторону некоторого увеличения степени расчлененности унаследованных от предкового рода *Waagenina* пяти боковых лопастей. Оно выделено в качестве подсемейства *Classoceratinae*.

Подсемейство *Neostacheoceratinae* включает четыре рода, родственные связи между которыми устанавливаются достаточно уверенно. Данная филогенетическая ветвь хорошо обособлена. Основные тенденции ее развития в сторону увеличения числа лопастей в перегородке, сужения дорсальной лопасти вскрываются без труда. Кроме того, к артинскому веку в раковине исчезли эволютные обороты на ранних стадиях. Следует отметить, что в ассельско-артинское время темпы морфологических преобразований были невелики. Они значительно возросли с роудского века: очертание и ширина вентральной лопасти, характер расчленения наружных боковых лопастей, форма раковины изменялись в широких пределах. Таксономический пик приходится на ворд. К началу джувльфинского века в рассматриваемой филогенетической ветви сократился видовой состав, сузился ареал, частота встречаемости значительно уменьшилась. Последние представители вымерли в конце перми. Аммоноидеи данного подсемейства отличаются необычайно широким распространением, особенно в период своего расцвета. Они известны из многих районов Земного шара, но особенно многочисленны и разнообразны были в морях Тетиса.

Подсемейство *Glassoceratinae* включает один род *Glassoceras* с двумя подродами (*Subglassoceras* → *Glassoceras*). Происхождение его от *Waagenina* не вызывает сомнений (Руженцев, Богословская, 1978). Это боковая ветвь, в которой аммоноидеи сделали попытку развития в сторону многолепестного расчленения унаследованных от ваагенин пяти боковых лопастей. Однако данное направление не получило развития: обособившийся в начале роуда род *Glassoceras* завершил свое развитие в конце этого же века и не вышел за пределы североамериканского бассейна.

Семейство *Cycolobidae* объединяет аммоноидей, обладавших самой сложной перегородкой. Его происхождение, пути развития, состав были и остаются привлекательными, но не всегда простыми проблемами, ждущими еще своего окончательного решения. Этому семейству уделили большое внимание многие видные палеонтологи (Руженцев, 1955, 1960; Miller, Furnish, 1940; Furnish, Glenister, 1970; Waterhouse, 1972; Zhao, 1977; 1980 и др.). Наиболее оригинальный взгляд на состав и развитие семейства, существенно отличающийся от ранее высказанных, предложил в одной из своих последних работ Чжао (Zhao, 1980). Этот исследователь был первым, кто подразделил семейство, выделив в нем подсемейство *Kufengoceratinae* в составе шести родов, характеризующихся небольшим числом (от четырех до пяти) значительно расчлененных наружных лопастей. Несогласие с точкой зрения Чжао и обоснование ее ошибочности изложены выше, при рассмотрении филогении куфенгоцератид. В настоящей статье циклолобиды приняты неделимым семейством, пути развития которого на протяжении второй половины пермского периода были достаточно разнообразными.

Циклолобиды, к которым отнесены девять родов, существовали с роуда до конца перми (рис. 3). Эволюционировали они весьма сложно, однако представляется возможным выделить главное направление — усложнение перегородки за счет увеличения числа элементов лопастной линии с одновременным многолепестным расчленением всех лопастей. В итоге общее число последних возросло с 26—30 до 56—58, а степень расчлененности их превзошла таковую всех остальных известных гониатитов. Лишь на завершающем этапе развития (род *Changhsingoceras*) наблюдается упрощение перегородки. В основной ряд направленного филогенеза входят *Tongluceras* → *Waagenoceras* → *Krafftoceras* → *Changhsingoceras*. Остальные роды являются боковыми ветвями, связанными с основным ство-

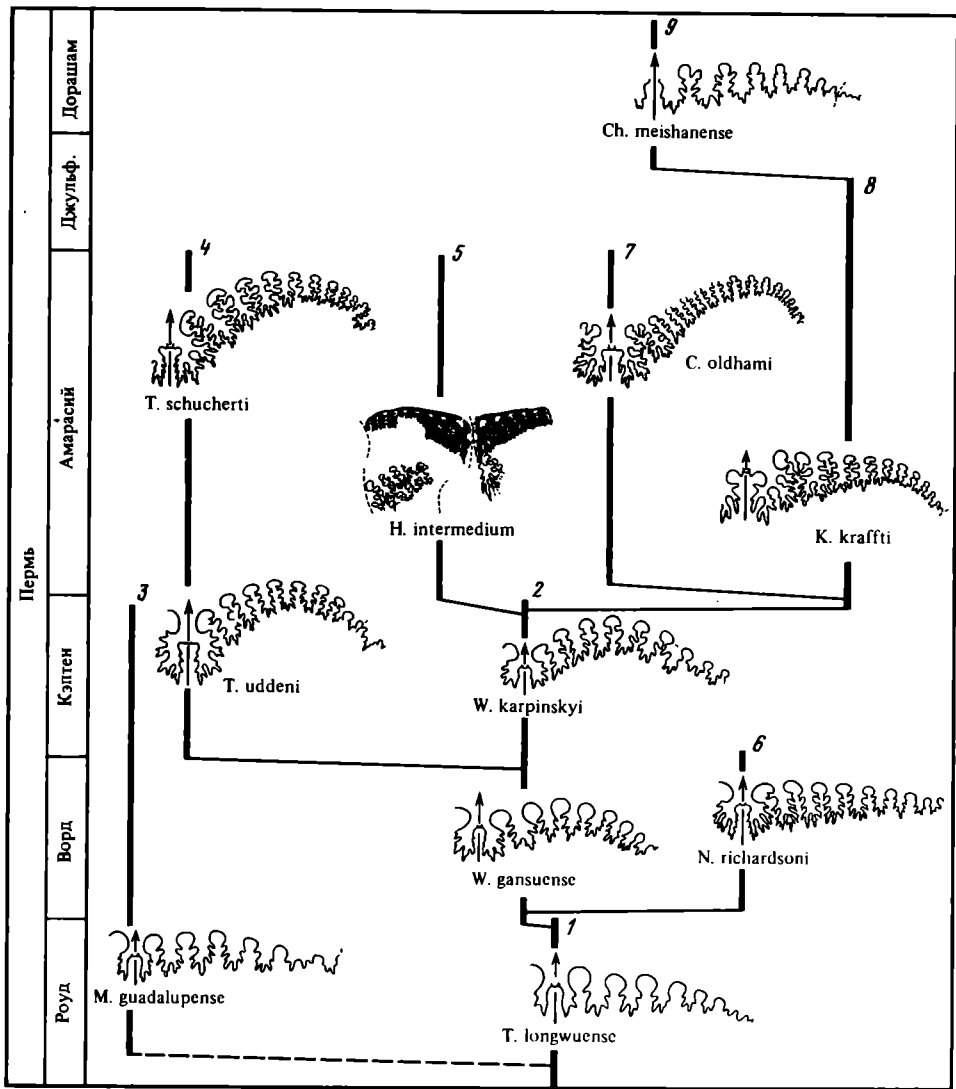


Рис. 3. Филогенетическая схема циклолобид

1 — *Tongluceras*, 2 — *Waagenoceras*, 3 — *Mexicoceras*, 4 — *Timorites*, 5 — *Hanieloceras*, 6 — *Newellites*, 7 — *Cyclolobus*, 8 — *Krafftoceras*, 9 — *Changhsingoceras*

лом. Происхождение семейства продолжает оставаться одним из наиболее сложных вопросов. В отличие от широко распространенной точки зрения исходным родом принимается *Tongluceras*, а не *Mexicoceras*. Последний отличается от всех циклолобид не только более простой лопастной линией, узкой вентральной лопастью с очень узкими ветвями, но и начальными стадиями развития наружной боковой лопасти.

По данным Миллера и Ферниша (Miller, Furnish, 1940, рис. 46, 51), наружная боковая лопасть типового вида *M. guadalupense* первоначально делится на две ветви, тогда как у всех известных представителей семейства она делится на три лопасти. Такая особенность морфогенеза перегородки *Mexicoceras* наряду с другими отличиями ставит под сомнение традиционно принятое положение о

том, что этот род, существовавший в рудско-амарассийское время, является предковым для бесспорного раннего таксона циклолобид — рода *Waagenoceras* и исходным в семействе. Род *Tongluceras* имеет одинаковые с *Mexicosceras* число лопастей и степень их рассеченности во взрослом состоянии, его первые представители найдены на одном стратиграфическом уровне с последним, но его первичная наружная боковая лопасть L_1 , скорее всего, первоначально делится на три лопасти ($L_2L_1L_2$), как и у других типичных циклолобид.

Начиная семейство родом *Tongluceras*, мы связываем его с видроцератидами (?*Prostacheoceras*), а не с маратонитидами, как полагал Чжао (Zhao, Zheng, 1977; Zhao, 1980). Основанием для такого заключения послужили следующие соображения. У маратонитид первичные наружная и внутренняя боковые лопасти в онтогенезе делятся на три одинаковой ширины вторичные лопасти — $L_2L_1L_2$ и $I_2I_1I_2$. Возникшие таким образом 12 близких по ширине лопастей сохраняются у представителей данного семейства на протяжении всей его истории от начала позднего карбона до конца кунгура. Нет данных также о том, что маратонитиды были бесспорными предками какой-то филогенетической ветви, развитие в которой произошло бы в сторону увеличения числа лопастей за счет деления одной из лопастей, образовавшихся из первичных наружной и внутренней боковых. Все это позволяет полагать, что постоянное число одинаково широких лопастей, возникающих из первичных боковых, является устойчивым признаком для данной группы. Что же касается видроцератид, то если многоэлементность лопастной линии и не свойственна данному семейству, то она характерна для его безусловного потомка — семейства *Neostacheoceratidae*, объединяющего формы с большим числом лопастей.

Принимая во внимание такой факт, можно допустить, что у некоторых представителей видроцератид, по-видимому, была заложена способность усложнить перегородку путем увеличения числа ее элементов за счет деления приближенной к умбональному краю боковой лопасти, будь то лопасть L_2 или другая, генетически с ней связанная. Эту способность они впервые реализовали в конце ассельского века — тогда обособился род *Martoceras*, исходный в семействе *Neostacheoceratidae*. В рудский век, мы полагаем, они вновь избрали подобный путь развития, завершившийся обособлением рода *Tongluceras*, а вместе с ним и семейства *Cyclolobidae*. Однако эволюция циклолобид пошла несколько другим путем, чем неостачеоцератид. Несмотря на все вышесказанное, следует признать, что связь с видроцератидами можно будет считать достаточно обоснованной лишь тогда, когда исследованиями морфогенеза лопастной линии *Tongluceras* установят, что его третья—пятая наружные боковые лопасти генетически связаны с внутренней L_2 .

Изучение Чжао и Чженом (Zhao, Zheng, 1977, рис. 18) морфогенеза лопастной линии *Tongluceras tongluanense* было проведено, по-видимому, не вполне корректно. При зарисовке лопастной линии с экз. N 44 610 при $Ш=8$ мм, вероятно, допущена неточность, обусловленная плохой сохранностью, на которую обращают внимание авторы. Эта линия настолько отличается от лопастной линии другого экз. N 44608 при $Ш=9$ мм, что трудно поверить в принадлежность обоих экземпляров не только к одному виду, но и к одному роду. Сомнения вызывает лопастная линия с экз. N 44 610, на основании которой род *Tongluceras* авторы связали с маратонитидами, родом *Cardiella*.

Таким образом, мы считаем, что *Tongluceras* был первым родом, у которого произошло усложнение перегородки за счет увеличения числа боковых лопастей с одновременным их дополнительным рассечением, и он начал новое направление в развитии аммоноидей, объединяемых в семейство *Cyclolobidae*. Как всякий исходный таксон в крупной филогенетической ветви, этот род очень ограничен в своем распространении и разнообразии. В настоящее время описано два близких вида, найденных в нижней половине формации Динцяшань на территории

Южного Китая (Zhao, Zheng, 1977). С родом *Tongluceras* связан широко распространенный и богатый в таксономическом отношении *Waagenoceras*. Представляя следующую ступень в линии морфологического усложнения перегородки, он отделился в начале ворда в результате не только значительного увеличения степени рассеченности лопастей, но и увеличения числа последних. Вордские *Waagenoceras* отличаются исключительным морфологическим разнообразием, особенно велико разнообразие в очертании лопастной линии, что дало возможность в составе рода этого возраста выделить десять видов, географическое распространение большинства из которых, однако, узко ограничено. В кэптене число видов сократилось до двух, в конце этого века род вымер. В ходе его исторического развития расширялась вентральная лопасть и становился более сложнорассеченным край перегородки. Усложнение последнего шло в разных направлениях и нередко завершалось появлением форм, которые известны в настоящее время в статусе родов. Так, для одного направления, наиболее ярко выраженного, характерно появление и увеличение в ходе филогенеза асимметрии наружного седла. В результате в начале кэптена обособился род *Timorites*, который отличается от своего предка более высокой степенью рассеченности лопастей и резко выраженной асимметрией наружного седла. Крайняя степень этой асимметрии отмечается у тиморского *T. gemmellaroi* из слоев Амарасси, который завершил развитие данной филогенетической ветви. Другое направление — усложнение перегородки без нарушения симметрии наружного седла. Оно привело к обособлению рода *Hanieloceras*, известного из слоев Амарасси на Тиморе (Wagner, 1932) и формации Сикан в Тибете (Sheng, 1984). Его отличают от всех циклолобид самая сложнорассеченная лопастная линия, узкое симметричное наружное седло, дисковидная форма раковины, украшенная широкими поперечными ребрами. Существование рода, по-видимому, ограничено амарассием.

От *Waagenoceras* с более или менее симметричным наружным седлом произошла, вероятно, и группа аммоноидей, относимых к родам *Krafftoceras* → *Changhsingoceras*, *Cyclolobus*. Их отличает от всех циклолобид развитие в наружном седле адвентивной лопасти. Появление последней наряду с расширением вентральной лопасти и общего усложнения наружного отрезка лопастной линии (увеличение числа лопастей и степени их рассеченности) определило обособление данного направления. Широко распространенная точка зрения, что эта группа связана с *Timorites*, сегодня кажется ошибочной. Трудно представить, что *Timorites*, обособившийся в результате увеличения асимметрии наружного седла и развивавшийся в этом направлении, стал предковым для форм с практически симметричным наружным седлом. Более вероятна связь последних с *Waagenoceras*, с теми его формами, у которых наружное седло приближается к симметричному, как, например, у китайских *W. gansuense* и *W. sp.* (Liang, 1981, 1982). Принимая во внимание большую пластичность многих морфологических признаков раковины *Waagenoceras*, особенно перегородки, повышенное формообразование при отсутствии выраженного направленного развития, можно допустить, что у этих аммоноидей была заложена достаточно большая способность к коренной перестройке наследственной основы. Это обуславливало появление новых форм не только в ранге видов, но и таксонов более высокого порядка. Среди последних была группа названных выше родов циклолобид. Самым древним представителем этой группы мы считаем, как и американские исследователи (Nassichuk et al., 1965), *Krafftoceras kullingi* из мартиниевых слоев Гренландии.

Эволюция *Krafftoceras* на первых этапах пошла в сторону дальнейшего усложнения перегородки, расширения вентральной лопасти и некоторого сужения наружного седла (*K. kullungi* → *K. walkeri* → *K. krafftii* → *K. kiselevae*). Однако начиная с джувльфинского века (времени *Arahoceras latissimus*) появились признаки морфологической деградации перегородки — глубина зубцов в лопастях стала

значительно меньше (*K. guzhencevi*), сократилось число наружных лопастей. Преобразования в таком направлении завершились возникновением вблизи рубежа джульфинского и дорашамского веков рода *Changhsingoceras*, у которого в отличие от *Krafftoceras* лопастная линия более простая — менее рассечена, состоит из меньшего числа элементов, но адвентивная лопасть в наружном седле сохранилась. *Changhsingoceras*, по-видимому, существовал в течение всего дорашамского века, в конце которого исчез, завершив развитие циклолобид.

С родом *Krafftoceras* бесспорно связан *Cyclolobus*. В отличие от него его развитие пошло по пути смещения адвентивной лопасти из середины наружного седла в сторону умбонального края. Однако это направление не получило развития. *Cyclolobus* просуществовал сравнительно непродолжительное время и исчез, не оставив потомства.

Для рассмотренной группы аммоноидей наиболее сложными вопросами являются определение исходного рода и времени его возникновения, а также возраст рода *Cyclolobus* и некоторых видов *Krafftoceras*, найденных в отложениях, относительно стратиграфического положения которых нет единого мнения. Это формации Калабаг и Чидру Соляного Кряжа, формация Зеван, слои Кулинг и известняки Читичун I Гималаев с *C. oldhami*, *C. teichert*, *K. walkeri*, *K. krafftii*, "слои с *Cyclolobus walkeri*" о-ва Мадагаскар, мартиниевые слои Гренландии с *K. kullingi*. Одни исследователи считают эти отложения доджульфинскими (Котляр и др., 1984; Grant, 1970; Waterhouse, 1976; Zhao, 1980), другие — более молодыми, джульфинскими (Руженцев, 1976; Furnish, Glenister, 1970; Kummel, Teichert, 1970). Если исходить из морфологических особенностей *Krafftoceras*, и прежде всего его лопастной линии, то точка зрения первых исследователей представляется более вероятной. Известно, что в отложениях зон *Agaoceras* и *Vedio-ceras* джульфинского яруса Закавказья встречается *K. guzhencevi* (Руженцев, Шевырев, 1965; Захаров, 1983), который имеет сравнительно простую лопастную линию, близкую к таковой чансинского (дорашамского) *Changhsingoceras*.

Этот факт позволил связать названные роды и допустить, что эволюционные преобразования в перегородке в данной филогенетической линии на последних этапах имели деградиционный характер (сокращение числа элементов лопастной линии, понижение степени рассеченности последних). Логично сделать вывод, что *Krafftoceras* с наиболее сложной перегородкой (*K. walkeri*, *K. krafftii*, *K. kiselevae*) существовали до фазы *Agaoceras latissimus*, скорее всего во второй половине мидийского века (амарассия), когда появились первые *Boagaoceras*. Такой же возраст имеет *Cyclolobus*, встречающийся на одном уровне с развитыми *Krafftoceras*, его отделение, по-видимому, произошло вскоре после обособления последнего. Временем становления *Krafftoceras*, вероятно, была середина кэпте-на, а его исходным видом — *K. kullingi*. Этот вид отличается от других видов рассматриваемой группы широким наружным седлом и сравнительно неглубокой адвентивной лопастью в нем. Поскольку джульфинские *Krafftoceras* и их потомок дорашамский *Changhsingoceras* характеризуется узким наружным седлом, то допустимо поместить гренландский вид в самое начало данной филогенетической линии. Географическое распространение составляющих ее таксонов достаточно подробно рассмотрел Уотерхауз (Waterhouse, 1976). К указанным им районам можно лишь добавить Приморье — *K. kiselevae* (Захаров, 1983).

C. Waagenoceras связан и *Newellites*, единственный вид которого известен из вюрдских отложений Техаса (Furnish, Glenister, 1969). Его отделение произошло в результате появления нового морфологического признака — килеватости вентральной стороны раковины в терминальной стадии. Перегородка при этом сохранила тот же тип, что характерен для предкового рода.

Особое место среди циклолобид занимает род *Mexicosceras*, традиционно принимаемый в семействе исходным. Как уже отмечалось выше, морфогенез лопастной линии, изученный у типового вида *M. guadalupense* (Miller, Furnish, 1940,

рис. 51), отличается от такового других видов не только данного семейства, но и других близких. Его боковая лопасть L первично делится не на три $L_2L_1L_2$, а только на две лопасти L_1L_2 , развитие которых в дальнейшем идет необычным для гониатитов путем: $L_1L_2 \rightarrow (L_{1.1}L_{1.1})L_{2.1}(L_{2.1.1}L_{2.1.1})$ и т.д. Если изучение проведено корректно, то род *Mexicosceras* следует вывести из состава циклолобид и на его основании выделить новое семейство. Однако в настоящее время для проведения дополнительных исследований он сохранен в составе рассматриваемого семейства без указания его безусловных корней. *Mexicosceras* был достаточно широко распространен, особенно на первом этапе своего развития, в роуде (Китай, США, Канада), последние его представители описаны из кэптенских отложений Техаса.

Интересно отметить, что *Mexicosceras* был, по-видимому, не единственным родом, появившимся в роуде, который имел необычный тип индивидуального развития лопастной линии. В недавно опубликованной работе Лин (Liang, 1982) выделен новый род *Shuangyangites*, отнесенный к семейству *Shumarditidae*. В лопастной линии его единственного вида *Sh. involutus*, описанного из формации Фаньджитун (роуд) Северного Китая, обращает внимание высота седла, разделяющего вторую и третью наружные боковые лопасти, — она заметно ниже соседних седел у довольно крупного экземпляра ($D=29$ мм). Создается впечатление, что эти две лопасти генетически связаны с L_2 в случае первичнодвойного деления лопасти L ($L \rightarrow L_1L_2$) или с L_1 в случае тройного ее деления ($L \rightarrow L_2L_1L_2$). Определить, на какое число лопастей разделилась первичная боковая L у *Sh. involutus*, трудно, но независимо от того, две или три лопасти возникли из нее на первом этапе онтогенетического развития, деление второй образовавшейся боковой лопасти на две ветви у гониатов не отмечалось. Если развитие шло по пути двойного деления лопасти L , то *Shuangyangites* допустимо объединить с *Mexicosceras*, определив основным признаком для этого таксона двойное деление первичной боковой лопасти. Второй путь продиктует возможность обособления китайского рода в самостоятельный таксон высокого ранга. Возможен и третий вариант — объединение *Mexicosceras* и *Shuangyangites* в семейство, одной из характерных особенностей которого будет деление первичной боковой лопасти на две или три, с последующим делением во втором случае боковой L_1 . Происхождение *Shuangyangites* так же, как и *Mexicosceras*, далеко от ясности. Предполагаемый необычный морфогенез его лопастной линии свидетельствует о коренной перестройке наследственной основы предка, которым мог быть и *Prostacheosceras*, и *Tongluceras*, и другой гониатит. Он же, возможно, был предком и *Mexicosceras*.

Из изложенного видно, что развитие маратонитацей и циклолобацей происходило достаточно сложно. Многие моменты в этой истории настолько хорошо документированы, что предложенная для нее реконструкция не вызывает сомнений. Вместе с тем встает еще много неясных вопросов, ответить на которые можно будет только после получения новых материалов, и прежде всего тщательно проведенных онтогенетических исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Богословская М.Ф. Систематика и филогения семейств *Marathonitidae* и *Vidrioceratidae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1978. N 1. С. 53—68.
- Захаров Ю.Д. Новые пермские циклолобиды (Ammonoidea) юга СССР // Там же. 1983. N 1. С. 125—130.
- Котляр Г.В. Сопоставление верхнепермских отложений Южного Приморья с одновозрастными образованиями Тетичской и Бореальной областей // Верхний палеозой Северо-Восточной Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 5—23.
- Котляр Г.В., Захаров Ю.Д., Кочиркевич Б.В., Кропачева Г.С., Ростовцев К.О., Чедля И.О., Вукс Г.П., Гусева Е.А. Позднепермский этап эволюции органического мира. Джульфинский и дорашамский ярусы СССР. Л.: Наука, 1984. 199 с.

- Левен Э.Я. Объяснительная записка к стратиграфической шкале пермских отложений области Тетис. Л.: ВСЕГЕИ, 1980. 51 с.
- Руженцев В.Е. Аммоней сакарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтологии. 1938. Т. 4. С. 187—285.
- Руженцев В.Е. К вопросу о таксономическом положении некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Докл. АН СССР, 1940. Т. 28, N 3. С. 284—288.
- Руженцев В.Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 29).
- Руженцев В.Е. О семействе Cyclolobidae // Докл. АН СССР. 1955. Т. 103, N 4. С. 701—703.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммонитов. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 83).
- Руженцев В.Е. Позднепермские аммониты на Дальнем Востоке // Палеонтол. журн. 1976. N 3. С. 36—50.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммонитов. Поздненамюрские аммониты. М.: Наука, 1978. 339 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 167).
- Руженцев В.Е., Шевырев А.А. Аммониты // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Изд-во АН СССР, 1965. С. 47—57 (Тр. ПИН АН СССР; Т. 108).
- Furnish W.M., Glenister B.F. Permian ammonoid Cyclolobus from the Salt Range, West Pakistan // Univ. Kansas. Dep. Geol. Spec. Publ. 1970. Vol. 4. P. 153—175.
- Glenister B.F., Furnish W.M. Permian ammonoids // The Ammonoidea. L.; N.Y.: Acad. press, 1981. P. 49—64.
- Glenister B.F., Furnish W.M. New Permian representatives of ammonoid superfamilies Marathonitaceae and Cyclolobaceae // J. Paleontol. 1987. Vol. 61, N 5. P. 982—999.
- Grant R.E. Brachiopods from Permian—Triassic boundary beds and age of Chhidru Formation, West Pakistan // Univ. Kansas. Dep. Geol. Spec. Publ. 1970. Vol. 4. P. 117—151.
- Kummel B., Teichert C. Stratigraphy and paleontology of the Permian—Triassic boundary beds, Salt Range and Trans—Undus Ranges, West Pakistan // Ibid. P. 1—110.
- Liang Xi-luo. Early Permian cephalopods from North-Western Gansu and Western Nei Monggol // Acta palaeontol. sin. 1981. Vol. 20, N 6. P. 485—500.
- Liang Xi-luo. Some Early Permian ammonoids from Jilin and Nei Monggol // Ibid. 1982. Vol. 21, N 6. P. 645—658.
- Miller A.K., Furnish W.M. Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1940. N 26. P. 1—242.
- Miller A.K., Furnish W.M. Cyclolobus from the Permian of Eastern Greenland // Medd. Grønland. 1940. Vol. 112, N 5. P. 1—9.
- Miller A.K., Furnish W.M. The classification of the Paleozoic ammonoids // J. Paleontol. 1954. Vol. 28, N 5. P. 685—693.
- Nassichuk W.W. Permian ammonoids from Devon and Melville Islands, Canadian Arctic Archipelago // Ibid. 1970. Vol. 44, N 1. P. 77—97.
- Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F. The Permian ammonoids of Arctic Canada // Bull. Geol. Surv. Canada. 1965. N 131. P. 1—56.
- Sheng Huaibin. Nouveaux échantillons concernant les Ammonoidés paléozoïques au Xizang (Tibet): les faunes d'Ammonoidés du Permien inférieur terminal de Xiukang, district de Lhazè, région du Jarlung Zangbo // Mission fr—chin Tibet, 1980: Etude géol. et géophys. croûte terr. et manteau supér. Tibet et Himalaya. P., 1984. P. 55—75.
- Wanner J. Zur Kenntnis der permischen Ammonoideenfauna von Timor // Neues Jb. Miner., Geol. und Palaeontol. B. 1932. Bd. 67. S. 257—278.
- Waterhouse J.B. The evolution, correlation and paleogeographic significance of the Permian ammonoid family Cyclolobidae // Lethaia. 1972. Vol. 5, N 3. P. 251—270.
- Waterhouse J.B. World correlation for Permian marine faunas // Pap. Dep. Geol. Univ. Queensland. 1976. Vol. 7, N 2. P. 1—232.
- Zhao Jinke. Origin, classification, evolution and distribution of the family Cyclolobidae // Acta palaeontol. sin. 1980. Vol. 19, N 2. P. 79—90.
- Zhao Jinke, Liang Xiluo, Zheng Zhuoguan. Late Permian cephalopods of South China // Palaeontol. sin. N.S. B. 1978. Vol. 154, N 12. P. 1—194.
- Zhao Jinke, Zheng Zhuoguan. The Permian ammonoids from Zhejiang and Jiangxi // Acta palaeontol. sin. 1977. Vol. 16, N 2. P. 219—252.

Т.Б. Леонова, М.Ф. Богословская

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В НАДСЕМЕЙСТВЕ ADRIANITACEAE

Представители обширного надсемейства *Adrianitaceae* были широко распространены в позднепалеозойских морях всего мира. Их остатки обнаружены почти на всех континентах — в Азии, Европе, Северной Америке и Австралии. Адрианитацы характеризуют осадки, накопившиеся в течение длительного времени, включающего конец карбона и почти всю пермь (ассель-джульфа). Особенно разнообразны они в верхнепермских отложениях Сицилии и Тимора, достаточно богаты в перми Памира и Китая, несколько беднее представлены на североамериканском континенте (Техас и Мексика); три рода установлены на Урале и всего по одному виду — в Закавказье, на Дальнем Востоке и в Австралии. На сегодняшний день известно около 70 видов рассматриваемого надсемейства, относимых к двум десяткам родов.

Впервые адрианитацы были описаны Джеммелляро (*Gemmellaro*, 1887) из слоев Социо в Сицилии. Этот автор выделил очень "широкий" род *Adrianites* (с подродом *Hoffmannia*) и род *Dogyceras*. Первый впоследствии был разделен на пять родов (Туманская, 1937; Руженцев, 1950). Долгие годы продолжалась дискуссия по поводу самостоятельности выделенных Джеммелляро *Adrianites* и *Agathiceras*. Некоторые авторы, ссылаясь на определенное сходство внешнего вида раковины и наружного участка лопастной линии, считали их представителями одного рода. Так, Ганиэль (*Haniel*, 1915) все многообразие тиморских адрианитацев описал под одним родовым названием *Agathiceras*. Пламмер и Скотт (*Plummer, Scott*, 1937) включали *Adrianites* в состав семейства *Agathiceratidae*, подчеркивая тем самым их родство. Выяснению самостоятельности названных родов и положения их в системе посвящен ряд работ (Руженцев, 1940; *Schindewolf*, 1931; *Miller, Furnish*, 1939). Исследованиями перечисленных авторов, в первую очередь изучением онтогенеза лопастной линии, было установлено, что *Adrianites* и *Agathiceras* развивались совершенно различно и принадлежат разным надсемействам. Одновременно был определен объем семейства *Adrianitidae*.

Шиндевольф (*Schindewolf*, 1931) дал новые родовые названия *Pseudagathiceras* и *Epadrianites* двум формам, описанным Ганиэлем (*Haniel*, 1915) под родовым названием *Agathiceras*. В то же время американские исследователи адрианитид (*Böse*, 1917; *Miller, Furnish*, 1940; *Miller*, 1944), а также Тейхерт и Флетчер (*Teichert, Fletcher*, 1942), описавшие единственного представителя адрианитацев, найденного в Австралии, предпочитали использовать родовое название *Adrianites* для описываемых ими форм, несмотря на то что последние существенно отличались от сицилийского рода.

О.Г. Туманская (1937, 1949, 1963) значительно расширила состав надсемейства, установив роды *Crimites*, *Pamiritella*, *Palermites* и *Sizilites*. Первые два выделены по оригинальным материалам, собранным в пермских отложениях Крыма и Памира, два последних выведены из состава рода *Adrianites* в понимании Джеммелляро на основании очень серьезных отличий от типового вида.

В.Е. Руженцев (1940, 1950, 1956, 1962) в своих работах неоднократно обращался к исследованию адрианитацев. Он ввел новые роды *Emilites*, *Neocrimites* и *Aricoceras*. В одной из его работ (Руженцев, 1950) подробно изложены взгляды на филогению и систематику семейства *Adrianitidae*, объединяющего 12 родов: *Emilites*, *Dogyceras*, *Dogyceras*, *Crimites*, *Neocrimites* (с тремя подродами), *Epadrianites*, *Basleoceras*, *Pseudagathiceras*, *Aricoceras* (с тремя подродами), *Palermites*, *Adrianites*, *Sizilites*. Отмечая значительную изменчивость формы и скульптуры раковины, Руженцев особенно большое внимание уделял последнему признаку.

А.М. Павлов (1967, 1972), изучая аммоноидей Памира, установил два новых рода адрианитацей — *Pamirioceras* и *Istycoceras*, а также несколько новых видов. Он критически рассмотрел существующую систематику семейства *Adrianitidae*, объединил известные к тому времени роды в четыре группы, основываясь на форме раковины, но не предложил новой четкой классификации семейства и не уточнил объемов обсуждаемых им родов *Crimites* и *Neocrimites*.

Последняя из опубликованных работ, где изложены материалы по адрианитацам (Руженцев, Богословская, 1978), содержит краткие сведения о происхождении, истории развития и систематике этой группы. В составе надсемейства выделено три семейства: *Adrianitidae*, *Hoffmanniidae* и *Clinolobidae*. Два последних семейства монотипические. Семейство *Adrianitidae* подразделено на три подсемейства: *Adrianitinae* (с родами *Emilites*, *Crimites*, *Neocrimites*, *Epadrianites*, *Basleoceras*, *Pseudagathiceras*, *Adrianites*, *Aricoceras*, *Sizilites*), *Texoceratinae* (с двумя родами *Texoceras*, *Doryceras*) и *Pamiritellinae* (с родами *Istycoceras*, *Pamiritella*, *Palermites*). Всего в надсемействе авторами рассматривалось 16 родов.

В последние годы семейство *Adrianitidae* пополнилось новыми формами. Китайские палеонтологи Чен (Sheng, 1984) и Лян (Liang, 1982) выделили несколько видов, отнесенных к родам *Adrianites*, *Neocrimites*, *Epadrianites*, *Palermites*. Ю.Д. Захаров (Котляр и др., 1984; Захаров, Павлов, 1986) описал новые виды *Neocrimites* с Дальнего Востока и *Epadrianites* из низов джульфинского яруса Закавказья. Т.Б. Леоновой (1988) в пермских отложениях Памира установлены два новых рода адрианитид — *Pseudoemilites* и *Veruzhites*, а также несколько новых видов *Crimites* и *Neocrimites*.

Таким образом, на сегодняшний день мы имеем достаточно много материалов по адрианитацам (в разной степени достоверных), которые систематизированы в известной мере условно и требуют более аргументированной классификации.

По нашим представлениям, надсемейство *Adrianitaceae* делится на два семейства: *Adrianitidae* и *Hoffmanniidae*. Семейства эти неравноценны: первое объединяют три подсемейства, в состав которых входят 20 родов с 67 видами, а второе включает лишь один род с одним видом. Предлагаемая схема классификации адрианитацей отражает основные события в истории данной группы аммоноидей и филогенетические связи между входящими в нее таксонами.

Надсемейство *Adrianitaceae* Schindewolf, 1931

Семейство *Adrianitidae* Schindewolf, 1931

Подсемейство *Emilitinae* subfam. nov.

Роды: *Emilites* Ruzhencev, 1939 — 5 видов

Crimites Toumanskaya, 1937 — 14 видов

Metacrimites Ruzhencev, 1950 — 9 видов

Aricoceras Ruzhencev, 1950 — 3 вида

Pseudoemilites Leonova, 1988 — 1 вид

Veruzhites Leonova, 1988 — 1 вид

Texoceras Miller et Furnish, 1940 — 1 вид

Istycoceras Pavlov, 1967 — 1 вид

Подсемейство *Adrianitinae* Schindewolf, 1931

Роды: *Neocrimites* Ruzhencev, 1940 — 7 видов

Sosiocrimites Ruzhencev, 1950 — 4 вида

Adrianites Gemmellaro, 1887 — 3 вида

Metaricoceras Ruzhencev, 1950 — 1 вид

Epadrianites Schindewolf, 1931 (*Basleoceras* Ruzhencev, 1950) — 6 видов

Pseudagathiceras Schindewolf, 1931 — 3 вида

Подсемейство *Pamiritellinae* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1978

Роды: *Pamiritella* Toumanskaya, 1963 — 1 вид

Palermites Troumanskaya, 1937 — 3 вида

Sizilites Toumanskaya, 1937 — 2 вида

Doryceras Gemmellaro, 1887 — 2 вида

Pamirioceras Pavlov, 1967 — 1 вид

Neoaricoceras Ruzhencev, 1950 — 1 вид

Семейство Hoffmanniidae Spath, 1934

Род *Hoffmannia* Gemmellaro, 1887 — 1 вид

Обзор истории развития адрианитид мы начинаем с подсемейства Emilitinae, объединяющего наиболее древних и простых представителей семейства. При этом используется геохронологическая шкала перми, предложенная В.Е. Руженцевым (1976), в которой обособлены кунгурский и амарассийский ярусы. Кунгурский ярус отвечает верхам артинского в данной схеме, а амарассийский — низам джувльфинского яруса.

ПОДСЕМЕЙСТВО EMILITINAE

Подсемейство объединяет адрианитид, характеризующихся субсферической инволютной раковиной и сравнительно простой стабильной перегородкой — число наружных боковых и соответствующих им внутренних боковых лопастей равно двум—четырем, редко — пяти. Причем для обширных по объему и очень долго существовавших родов это число оставалось в основном постоянным. Большого разнообразия достигла скульптура раковины, хотя в каждой родовой группе она более или менее выдерживалась. Подсемейство существовало от позднего карбона до конца амарассия и было широко распространено в морях, располагавшихся на территории Урала, Северной Америки, Памира, Крыма, Приморья и Китая.

Самым древним представителем подсемейства, как и надсемейства Adrianiaceae, их исходным родом бесспорно является *Emilites* (см. рисунок). Он объединяет пять видов: *E. bennisoni* Mapes et Boardman из формации Йола (миссури) Оклахомы, *E. brownwoodi* Mapes et Boardman из формации Каддо (верджил) и *E. incertus* (Böse) из формации Гэптенк (верджил) Техаса, *E. plummeri* Ruzhencev (типовой вид) из оренбургского яруса (генозы *Shumardites*—*Vidrioceras*) Урала, *E. prosperus* Ruzhencev из ташказыкской свиты (ассель) Памира. Кроме того, имеются указания на находку *Emilites* ? sp. в отложениях демойна Северной Америки, коррелируемых с верхнемосковским подъярусом среднего карбона (Mapes, Boardman, 1988); на находки *E. sp.* из нижней части оренбургского и, возможно, из верхней части жигулевского ярусов Средней Азии (устное сообщение А.В. Попова) и *E. sp.* из нижней части свиты Белчер-Чаннел (ассель) Арктической Канады (Nassichuk, Handerson, 1986).

Вопрос о происхождении *Emilites* до сих пор остается не совсем ясным. Как указывали Руженцев и Богословская (1978, с. 75), "можно предполагать, что предком был гониатит с субсфероконовой раковиной, образованной инволютными оборотами, имеющими 8-лопастные перегородки". В недавно опубликованной работе Мэйпеса и Бордмена (Mapes, Boardman, 1988) в качестве возможных предков *Emilites* указаны три рода: *Sphyrinites*, *Pennoceras* и *Clistoceras*. Первый род отвергается ими из-за эволютивности первых оборотов его раковины, второй — из-за более позднего возникновения (первые находки *Pennoceras* известны из низов жигулевского яруса, а первая находка, относимая теми же авторами к роду ? *Emilites* сделана в отложениях, соотносимых с верхнемосковскими). Мэйпес и Бордмен оставляют на роли наиболее вероятного предка род *Clistoceras*, который известен из атокского яруса Арктической Канады, коррелируемого с нижнемосковским подъярусом (Nassichuk, 1967). У нас нет оснований не соглашаться с Мэйпесом и Бордменом. Очень вероятно, что *Clistoceras* действительно является предком *Emilites*. Для представителей рода *Emilites* характерна субсфероконовая раковина и 10-лопастная линия — (V_1V_1) LU:U¹ID. Лишь верджильские виды из Техаса уклонились в своем развитии от основного ствола — изменилась форма раковины: она стала более широкой, в умбональной зоне появился валик.

пределах от субсферической до сферической или пахиоконовой с различными очертаниями поперечного сечения оборота. Скульптура была и фестончатая, и сетчатая с преобладанием либо продольных, либо поперечных элементов. Однако направленного изменения в ходе филогенеза ни в форме раковины, ни в скульптуре усмотреть невозможно.

Crimites существовал с сакмарского до вордского века включительно. В его составе мы рассматриваем 14 видов: *C. pamiricus* Toumanskaya (типовой вид), *C. murgabensis* Pavlov, *C. spathi* Toumanskaya, *C. smithi* Toumanskaya, *C. shyndensis* Leonova, *C. doliaris* Leonova из болорских (кунгурских) отложений Памира, *C. gemellaroi* Toumanskaya и *C. hanieli* Toumanskaya из артинских отложений Крыма, *C. glomulus* Ruzhencev из сакмарских отложений, *C. subkrotowi* Ruzhencev из сакмарского и артинского ярусов, *C. krotowi* (Karpinsky) из артинского яруса и *C. singularis* Bogoslovskaya из верхней части артинского яруса Урала; к этому же роду относятся *C. ouensi* (Haniel) из слоев Битауни (кунгур) Тимора и *C. elkoensis* Miller, Furnish et Clark из формации Вольфкэмп (сакмарский ярус) Невады.

С *Crimites* мы связываем несколько родов, среди которых самым объемным и длительно существовавшим был *Metacrimites*, характеризующийся также устойчивым числом лопастей в лопастной линии. Его отделение произошло, по-видимому, в артинское время в результате появления четвертой лопасти на наружной боковой стороне раковины. При этом, однако, на внутренней стороне число их, как и у *Crimites*, осталось равным трем. Развитие на наружной боковой стороне на одну лопасть больше, чем на внутренней, свойственно всем представителям *Metacrimites*. Умбональный отрезок лопастной линии состоял из одной достаточно глубокой лопасти или нескольких мелких, как и у *Crimites*. В ходе филогенеза уже к началу ворда произошло некоторое сужение вентральной лопасти, прежде всего ее ветвей, и эта особенность сохранилась до конца существования рода. Форма раковины менялась от узкоумбональной субсферической, унаследованной от предка, до толстодисковидной. Очень характерна для рода лиратная скульптура, которая в отличие от таковой предка стала очень отчетливой, доминирующей. Отделение *Metacrimites* произошло, скорее всего, в конце артинского века, поскольку его самый древний известный вид — *M. newelli* кунгурского возраста — уже имеет ярко выраженные признаки рода. К *Metacrimites* мы относим типовой вид *M. newelli* (Miller et Furnish) из формации Катедрал-Маунтин (кунгур Техаса), *M. marathonsensis* (Böse) и *M. adamsi* (Miller et Furnish) из ворда Техаса, *M. plummeri* (Miller) из ворда Мексики, *M. dunbari* (Miller et Furnish) из кэптана Мексики, *M. jintaensis* (Liang) из формации Шуанпутан (кунгур) Внутренней Монголии, *M. obesus* (Sheng) из формации Сикан (амарассий) Тибета и *M. krotatchevae* (Yu. Zakharov) из мидийского яруса (кэптен) Приморья.

С *Crimites* несомненно связан *Istycoceras* и, возможно, *Texoceras*. Отделение первого произошло в результате значительного сужения умбо, появления толстодисковидной формы раковины и утраты продольных ребрышек в скульптуре. Этот род известен в составе единственного вида *I. bodylevskiy* Pavlov из кунгура Памира. Что касается рода *Texoceras*, то по лопастной линии и форме раковины он не сравним с другими представителями подсемейства. Его отличают примитивная лопастная линия (округленные в основании очень узкие ветви неширокой вентральной лопасти, три лопасти на наружной боковой стороне и две — на внутренней стороне) и субдискоконовая раковина с бугорками в приумбональной зоне. Такие морфологические особенности позволяют допустить существование между данным родом и его предком каких-то переходных форм, у которых зародились зачатки тех признаков, что уже в столь яркой форме проявились у техасского рода. Не исключена и другая возможность происхождения *Texoceras* от какого-то пока неизвестного предка, общего для него и *Metacrimites*, отделившегося от *Emilites*. По способу развития лопастной линии (непарное число наружных и внутренних боковых лопастей) *Metacrimites* и *Texoceras* близки. И этот факт дает возможность

высказать третью точку зрения на происхождение *Texoceras* — связать его непосредственно с родом *Metacrimites*. В таком случае отделение первого произошло в результате регрессивного развития перегородки, сокращения пары лопастей.

К рассматриваемой группе аммоноидей подсемейства мы относим род *Agicosceras*, связывая его с *Metacrimites* в момент становления последнего, однако не исключена непосредственная связь с *Crimites*. Этот род характеризуется достаточно простой лопастной линией с четырьмя лопастями на наружной боковой стороне и своеобразной вентральной лопастью (сравнительно широкие, мелкие ветви разделены низким широким медиальным седлом). Раковина инволютная, с параболическим сечением оборота, скульптура сетчатая. Отделение *Agicosceras* произошло, по-видимому, в конце артинского века, когда возникла тенденция к расширению вентральной лопасти, особенно ее ветвей, и уменьшению размеров умбо. Дальнейшее развитие в этом направлении сопровождалось сужением вентральной стороны раковины и появлением тонкой сетчатой скульптуры. За время существования рода с конца артинского века по ворд включительно в нем обособилось три вида: типовой *A. ensifer* (*Gemmellaro*) из слоев Созио (ворд) Сицилии, *A. meridionale* (*Teichert et Fletcher*) из формации Брэнкстон Австралии, коррелируемой с верхней частью артинского и кунгурским ярусами (*Dickins, 1976*), и *A. warreni* (*Miller et Crockford*) из верхов серии Кейч-Крик (ворд) Британской Колумбии.

Вторая группа подсемейства представлена родами *Pseudoemilites* и *Veruzhites* (см. рисунок). Первый из них, с единственным видом *P. asianus* *Leonova* из болорских отложений (кунгур) Памира мы производим от *Emilites*, несмотря на то что между ними существует значительный разрыв во времени. Такую связь позволяет предположить исключительно большая морфологическая близость этих родов. *Pseudoemilites* в отличие от предкового рода приобрел пахиконовую форму раковины, с параболическим сечением оборота и утратил фестончатую скульптуру. В очертании лопастной линии изменения выразились в расширении ветвей вентральной лопасти и увеличении высоты медиального седла; число основных элементов при этом не изменилось.

В свою очередь, от *Pseudoemilites*, по-видимому, произошел род *Veruzhites*, существовавший также в кунгурском веке (единственный вид *V. pamiricus* *Leonova* найден в болорских отложениях Памира). У этого рода в отличие от *Pseudoemilites* увеличилось число боковых лопастей на одну, как в наружном, так и во внутреннем отрезках. При этом вентральная лопасть значительно расширилась и по своим размерам оказалась несопоставимой с таковой никаких других адрианитид. Описанных аммоноидей *Pseudoemilites*→*Veruzhites*, известных только на Памире, мы рассматриваем в составе подсемейства *Emilitinae*, так как основные тенденции в их развитии совпадают с особенностями эволюции в начале основного филогенетического ряда подсемейства *Emilites*→*Crimites*. Однако если в последнем случае вентральная лопасть эволюционировала в сторону сужения, то во втором (*Pseudoemilites*→*Veruzhites*) — в сторону ее расширения.

ПОДСЕМЕЙСТВО ADRIANITINAE

Это подсемейство включает адрианитид, характеризующихся большой пластичностью перегородки, значительными изменениями формы раковины и скульптуры. У его представителей в течение относительно короткого времени увеличивалось число боковых лопастей, а наружный отрезок лопастной линии нередко приобретал дугообразное направление. Форма раковины изменялась от субсферической до бочонковидной и даже веретенновидной. Умбо у большинства форм узкое, но несколько шире, чем у эмилиитин. Скульптура разнообразная: яркая сетчатая, тонкая сетчатая, из редких или частых лир в сочетании с тонкими поперечными элементами. Подсемейство существовало с артинского века до конца джувльфинского, его представители широко распространены в соответствующих отложениях Сицилии, Гимора, Крыма, Закавказья, Памира, Китая, Урала и Северной Америки.

Исходным в подсемействе мы считаем род *Neocrimites*, отделившийся от *Crimites* в артинское время (см. рисунок). Говорить о такой связи с достаточной степенью уверенности позволяет наличие своеобразных переходных форм. К ним относятся позднеартинский уральский *C. singularis* Bogoslovskaya и кунгурский памирский *C. doliaris* Leonova. Указанные формы сочетают в себе черты, характерные как для *Crimites* (небольшое число боковых лопастей, субсферическая форма раковины), так и для *Neocrimites* (низкое медиальное седло, зачаточная четвертая боковая лопасть). Эти виды, не являясь непосредственными предками *Neocrimites*, наглядно демонстрируют, каким образом мог произойти переход от *Crimites* к *Neocrimites*.

Род *Neocrimites* является не только исходным, но и стержневым в подсемействе. В своем развитии он вскоре после обособления разделился на две ветви (два рода), которые характеризуются общей тенденцией к усложнению перегородки за счет увеличения числа лопастей, но различаются сопутствующими этому процессу изменениями формы раковины. Эволюция в ветви *Neocrimites* пошла по пути увеличения ширины раковины вплоть до бочонковидной и веретенновидной — *N. pavlovi* Leonova, число лопастей выросло от четырех у артинских уральских до семи у роудских (кубергандинских) памирских видов. Скульптура на протяжении всего времени существования рода оставалась сетчатой. В состав *Neocrimites* мы включаем следующие шесть видов: *N. fredericki* (Emeljancev) — типовой вид, *N. stuckenbergi* (Karpinsky) из артинского яруса Урала, *N. dutkevitchi* Pavlov, *N. nalivkini* (Toumanskaya) и *N. pavlovi* Leonova из кунгурских (болорских) отложений Памира, *N. globosus* (Haniel) из слоев Битауни (кунгур) Тимора. Кроме перечисленных видов, сюда же следует отнести *N. sp. nov.*, отмеченный М.Ф. Богословской в роудских (кубергандинских) отложениях Памира (Чедия и др., 1986).

У рода *Sosiocrimites* число боковых лопастей в ходе исторического развития также увеличивалось до семи-восьми, но при этом ширина оборотов оставалась умеренной (форма раковины изменялась от субсферической до толстодискоидальной), а наружный отрезок лопастной линии стал дугообразным. В скульптуре наблюдается преобладание продольных элементов. К *Sosiocrimites* мы относим четыре вида: *S. insignis* (Gemmellaro) — типовой вид из слоев Созио (ворд) Сицилии, *S. compressus* (Liang) из формации Фаньютун (ворд) Внутренней Монголии (Liang, 1982) (подрод *Subcrimites*, выделенный Лян, мы считаем младшим синонимом *Sosiocrimites*), *S. defordi* (Miller et Furnish) из формации Ленэрд (кунгур) Техаса, *S. biassalensis* (Toumanskaya) из вордских отложений Крыма.

От *Neocrimites* в разное время обособились роды — *Eradrianites*, *Adrianites*, *Metaricoceras* (см. рисунок). Представляется наиболее вероятным, что род *Eradrianites* (мы его принимаем в широком объеме, объединяя с родом *Basleoceras*, так как различия между ними весьма незначительны) произошел от *Neocrimites*. Для него характерна вздутая до бочонковидной, умеренно инволютная раковина, с относительно широким умбо и лиратной (частой или редкой) скульптурой. Лопастная линия с четырьмя-пятью лопастями на наружной боковой стороне. Указанные признаки позволяют допустить, что *Eradrianites* отделился от неокримитов на достаточно ранней стадии развития последних в результате усиления продольных ребрышек и незначительного изменения формы лопастей. Обособившийся род с приобретением некоторых новых морфологических признаков утратил такую особенность, как способность усложнять перегородку в ходе развития. У *Eradrianites* на протяжении всего времени существования сохранилась умеренно сложная лопастная линия.

В состав рода *Eradrianites* мы включаем шесть видов: *E. timorensis* (Boehm) — типовой вид, *E. involutus* (Haniel), *E. bevrichi* (Haniel) из слоев Битауни (кунгур), Баслео (ворд) и Амарасси (джульфа) Тимора, *E. stenosellatus* Liang из формации Фаньютун (низы ворда) Внутренней Монголии, *E. haueri* (Gemmellaro) из слоев

Социо (ворд) Сицилии и *E. kotljarae* (Ju. Zakharov) из джульфинского яруса Закавказья. В свою очередь, от *Eradrianites* можно произвести своеобразный род *Pseudagathiceras*, характеризующийся широкоумбональной, толстодискоконовой раковиной с лиратной скульптурой. Некоторые его формы (*P. spinosum*) обладают специфической скульптурой с иглами на вентральной стороне. Отделение рода произошло в начале ворда в результате значительного расширения умбо в раковине и, по-видимому, связанного с этим сокращения числа боковых лопастей. Это направление у адрианитин не получило большого развития. Всего известно три вида *Pseudagathiceras*: *Ps. wichmanni* (Haniel) — типовой вид из слоев Баслео (ворд) Тимора, *Ps. spinosum* Miller и *Ps. difuntense* Miller из вордских отложений Мексики.

Род *Adrianites* с пахиконовой раковиной, относительно широким умбо, яркой сетчатой скульптурой и дугообразно изогнутой лопастной линией с семью боковыми лопастями, скорее всего, связан с *Sosiocrimites*. Этот род унаследовал от своего предка сложную перегородку, многоэлементную лопастную линию, дугообразный изгиб которой на участке от вентральной лопасти до умбонального края явился, по-видимому, следствием изменения субсфероконовой формы раковины на пахиконовую. Данная филогенетическая ветвь оказалась достаточно консервативной: ее древние (вордские) представители морфологически мало отличаются от последних (амарассийских). К роду *Adrianites* мы относим: *A. elegans* Gemmellaro — типовой вид и *A. isomorphus* Gemmellaro из слоев Социо (ворд) Сицилии, *A. nitidus* Sheng из формации Сикан (амарассий) Тибета.

Предположительно с неокримитами (род *Sosiocrimites*) можно связать и род *Metagisoceras*, коротый отличается от других форм субдискоконовой инволютной раковиной, с совершенно инволютными оборотами и тонкой сетчатой в скульптурой. По-видимому, этот род представляет собой ветвь, обособившуюся от неокримитов в результате появления необычной для адрианитин субдискоконовой формы раковины. Перегородка и лопастная линия при этом сохранились как у предка — неширокая вентральная лопасть с узкими ветвями и пять боковых лопастей. В составе этого рода в настоящее время может рассматриваться только один вид — *M. discoidale* (Haniel) из слоев Баслео (ворд) Тимора.

ПОДСЕМЕЙСТВО PAMIRITELLINAE

Это подсемейство включает роды адрианитид, характеризующиеся дискоконовой или субдискоконовой формой раковины, с умеренно эволютными или умеренно инволютными оборотами, с нешироким или средних размеров умбо (исключение составляет имеющий очень узкое умбо род *Neoagisoceras*). Всех их объединяет ярко выраженная поперечная скульптура. Лопастная линия достаточно изменчивая, число боковых лопастей колеблется от трех до семи. У поздних форм наружный отрезок лопастной линии нередко дугообразно изогнут. Наиболее распространенными направлениями развития в подсемействе следует назвать "разворачивание" раковины, уменьшение ее ширины, усложнение поперечной скульптуры за счет образования пережимов, пучков ламелл и приумбональных бугорков. Выдержанного усиления лопастной линии за счет увеличения числа лопастей у памирителлин не наблюдается; скорее наоборот, характерно упрощение лопастной линии, сокращение числа ее элементов. Так, у кунгурских *Pamirioceras* и *Pamiritella* имеется пять и шесть боковых лопастей соответственно, у вордских *Palermites*, *Sizilites* и *Dogusceras* число их составляет пять, четыре и три соответственно. Лишь у вордского рода *Neoagisoceras* увеличилось число боковых лопастей до семи. Представители подсемейства известны от кунгура до ворда включительно на Памире, в Китае, Крыму и Сицилии.

Вопрос о происхождении подсемейства решается непросто. Сегодня невозможно назвать бесспорного его предка. Можно предположить, что в артинское время

(скорее всего, в позднеартинское) в результате глубоких морфологических преобразований от *Crimites*, обладавших не очень широкой раковиной и поперечной скульптурой (типа *C. ramificus*), отделились формы с более широким умбо, суженной вентральной стороной и гораздо более сложной лопастной линией. Такие признаки характерны для самых древних известных сегодня памирителлин — памирских родов *Pamirioceras* и *Pamiritella*. Однако никаких переходных форм между ними и *Crimites* пока не обнаружено. Поэтому можно лишь предполагать наличие подобных форм, либо признать скачкообразный переход от *Crimites* в результате глубоких преобразований на ранних стадиях развития. Нам представляется более вероятным, что *Pamirioceras* и *Pamiritella* произошли не непосредственно от *Crimites*, а имели какого-то общего предка, обладающего промежуточными признаками между *Crimites* и значительно более специализированными памирскими родами. Что *Pamirioceras* и *Pamiritella* связаны в своем происхождении — это несомненно. Об этом свидетельствуют очень похожие, неизвестные у других адрианитид очертания вентральной лопасти и большая глубина первой наружной боковой лопасти, отличающая ее от других лопастей. Вместе с тем по другим признакам эти роды далеко разошлись друг от друга и дали, по-видимому, начало разным ветвям подсемейства.

Род *Pamirioceras* ближе к *Crimites*, и его мы пока считаем исходным (см. рисунок). По сравнению с *Crimites* у него немного приоткрылось умбо, несколько сузилась раковина, особенно ее вентральная сторона, а число боковых лопастей увеличилось до пяти. Этот род, известный в настоящее время только из кунгурских (болорских) отложений Памира (представлен единственным видом *P. markovskii* Pavlov), по-видимому, был предковым для вордского *Neoaricoceras*. Сделать такое предположение позволяет наличие у обоих родов четкой поперечной скульптуры и суженной вентральной стороны. В отличие от *Pamirioceras* у рода *Neoaricoceras* раковина стала более узкоумбональной, увеличилась инволютность оборотов, усложнилась лопастная линия — в дугообразно изогнутом наружном отрезке развито семь боковых лопастей. Единственный вид рода — *N. kingi* (Gemmellaro) известен из слоев Социо (ворд) Сицилии.

Очень своеобразный род *Pamiritella*, имеющий общие корни с *Pamirioceras*, по-видимому, дал начало целой группе широкоумбональных форм с ярко поперечной скульптурой и упрощенной лопастной линией. Вместе с ними он составляет другую ветвь в подсемействе, развитие в которой шло особым путем. *Pamiritella*, представленная единственным видом *P. vinogradovi* (Toumanskaya) из болорских (кунгурских) отложений Памира, обладает маленькой, умеренно эволютной раковиной, с довольно узкими, невысокими оборотами и сравнительно сложной лопастной линией с относительно широкой мелкой вентральной лопастью и шестью боковыми лопастями. В этой ветви развитие пошло в направлении дальнейшего разворачивания раковины, усиления поперечной скульптуры, упрощения лопастной линии и завершилось возникновением трех своеобразных родов с признаками деградации. Один из них — род *Palermites* в отличие от *Pamiritella* имеет раковину с более широким умбо и более эволютными оборотами, четкую поперечную скульптуру в виде ламелл. Его дугообразно изогнутый наружный отрезок лопастной линии состоит только из пяти боковых лопастей. Род включает три вида: *P. distefanoi* (Gemmellaro) — типовой вид из слоев Социо (ворд) Сицилии, *P. minor* (Toumanskaya) из вордских отложений Крыма и *P. reticulatus* Liang из формации Фаньятум (ворд) Внутренней Монголии.

С *Pamiritella* мы связываем также роды *Sizilites* и *Dogyceras*. Оба они характеризуются умеренно эволютной раковиной с узкими оборотами и упрощенной лопастной линией. Род *Sizilites*, представленный двумя видами — *S. affinis* (Gemmellaro) (типовой вид) и *S. craticulatus* (Gemmellaro) из слоев Социо (ворд) Сицилии, имеет в наружной, дугообразно изогнутой части лопастной линии четыре боковых лопасти, а *Dogyceras* — только три. В состав последнего входят два вида: *D. fimbriatum*

Gemmellaro (типовой вид) и *D. stuckenbergi* Gemmellaro из слоев Созио (ворд) Сицилии.

Относительно семейства Hoffmanniidae, представленного одним родом *Hoffmannia*, сегодня можно повторить то, что отмечалось предшествующими исследователями (Руженцев, 1950; Руженцев, Богословская, 1978). По имеющимся материалам невозможно установить, где корни этой своеобразной формы, обладающей офиоконовой раковинной с грубой поперечной ребристостью и типично адрианитидной лопастной линией средней сложности с четырьмя наружными боковыми лопастями. Единственный вид рода — *H. hoffmanni* Gemmellaro известен из слоев Созио (ворд) Сицилии.

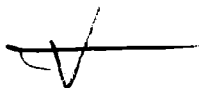
Выделявшееся ранее (Руженцев, Богословская, 1978) семейство *Clinolobidae* совершенно неясно по своим связям и происхождению, так как ни по форме раковины, ни по общему очертанию лопастной линии даже отдаленно не может быть сопоставлено ни с одним из известных таксонов адрианитацев. По-видимому, это семейство, включающее один род *Clinolobus*, не следует рассматривать в составе надсемейства *Adrianitaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Захаров Ю.Д., Павлов А.М. Пермские цефалоподы Приморья и проблема зонального расчленения перми Тетической области // Корреляция пермо-триасовых отложений востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 5—32.
- Котляр Г.В., Захаров Ю.Д., Кочиркевич Б.В., Кропачева Г.С., Ростовцев К.О., Чедия И.О., Вукс Г.П., Гусева Е.А. Позднепермский этап эволюции органического мира. Джульфинский и дорашамский ярусы СССР. Л.: Наука, 1984. 199 с.
- Леонова Т.Б. Новые адрианитиды (*Ammonoidea*) из нижнепермских отложений Юго-Восточного Памира // Палеонтол. журн. 1988. № 3. С. 31—38.
- Павлов А.М. Пермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира // Зап. Ленингр. горн. ин-та. 1967. Т. 53, вып. 2. С. 69—85.
- Павлов А.М. Представители семейства адрианитид из пермских отложений Юго-Восточного Памира // Там же. 1972. Т. 68, вып. 2. С. 101—114.
- Руженцев В.Е. О семействе *Adrianitidae* Schindewolf // Докл. АН СССР, 1940. Т. 26, № 8. С. 845—848.
- Руженцев В.Е. Верхнекамменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 29).
- Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. 2. Аммониты артинского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 274 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 60).
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 83).
- Руженцев В.Е. Надсемейство *Adrianitaceae* Schindewolf, 1931 // Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 1. М.: Из-во АН СССР, 1962. С. 392—395.
- Руженцев В.Е. Позднепермские аммоноидеи на Дальнем Востоке // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 36—50.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. М.: Наука, 1978. 339 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 167).
- Туманская О.Г. О представителях семейства *Adrianitidae* Schindewolf // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1937. Т. 15, вып. 4. С. 375—378.
- Туманская О.Г. О пермских аммонеех Средней Азии // Там же. 1949. Т. 24, вып. 6. С. 49—84.
- Туманская О.Г. Пермские аммониты Центрального Памира и их стратиграфическое значение. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 112 с.
- Чедия И.О., Богословская М.Ф., Давыдов В.И., Дмитриев В.Ю. Фузулиниды и аммоноидеи в стратотипе кубергадинского яруса (Юго-Восточный Памир) // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1986. Т. 29. С. 28—53.
- Böse E. The Permo-Carboniferous ammonoids of the Glass mountains, West Texas, and their stratigraphical significance // Univ. Texas Bull. 1917. № 1762. P. 1—241.
- Dickins J.M. Correlation chart for the Permian system of Australia // Bull. Austral. Bur. Miner. Resour. Geol., Geophys. 1976. Vol. 156B. P. 3—26
- Gemmellaro G.G. La fauna dei calcari con *Fusulina* della valle del fiume Sosio (nella provincia di Palermo) // Giorn. sci. natur. ed econ. Palermo. 1887. Vol. 19. P. 1—106.
- Haniel C.A. Die Cephalopoden der Dyas von Timor // Paläontol. Timor. 1915. Lfg 3. S. 1—153.
- Liang Xi-luo. Some Early Permian ammonoids from Jilin and Nei Monggol // Acta palaeontol. sin. 1982. Vol. 21, № 6. P. 645—658.
- Mapes R.H., Boardman D.R. The Upper Paleozoic (Pennsylvanian—Permian) ammonoid *Emilites* // J. Paleontol. 1988. Vol. 62, № 1. P. 69—75.

- Miller A.K. Permian cephalopods // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1944. № 52. P. 71—130.
- Miller A.K., Furnish W.M. The Late Paleozoic ammonoid families Adranitidae and Agathiceratidae // Paläont. Ztschr. 1939. Bd. 21. S. 297—303.
- Miller A.K., Furnish W.M. Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1940. № 26. P. 1—242.
- Nassichuk W.W. A morphologic character new ammonoids portrayed by Clitoceras from Pennsylvanian of Arctic Canada // J. Paleontol. 1967. Vol. 41, № 1. P. 237—242.
- Nassichuk W.W., Handerson C.M. Lower Permian (Asselian) ammonoids and conodonts from the Belcher Channel Formation, South-Western Ellesmere Island // Pap. Geol. Surv. Canada. 1986. № 86—1B/1. P. 411—416.
- Plummer F.B., Scott G. Upper Paleozoic ammonites in Texas // Univ. Texas Bull. 1937. № 3701. P. 1—516.
- Schindewolf O.H. Über den Ammonitensiphon // S.-ber. Preuss. geol. Landesanst. 1931. H. 6. S. 197—209.
- Sheng Huaibin. Nouveaux échantillons concernant les Ammonoidés paléozoïques au Xizang (Tibet): les faunes d'Ammonoidés du Permien inférieur terminal region du Yarlung Zangbo // Mission fr.-chin. Tibet, 1980: Etude géol. et géophys. croûte terr. et manteau supér. Tibet et Himalaya. P., 1984. P. 55—75.
- Teichert C., Fletcher H.O. A Permian ammonoid from New South Wales and the correlation of the Upper Marine Series // Rec. Austral. Mus. 1943. Vol. 21, № 3. P. 156—163.

УДК 564.53:551.761



А.А. Шевырев

БИОГЕОГРАФИЯ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Основы морской палеозоогеографии столетие назад заложил Неймайр. В своих реконструкциях он опирался на распределение юрских аммоноидей Европы. Для триасовых морей первые наброски зоогеографического районирования были сделаны Мойсисовичем (Mojsisovics, 1886, 1896), который различал Средиземно-морскую, Индийскую и обширную Арктическо-Тихоокеанскую провинции. Однако эти новаторские исследования не получили должного признания среди современников. Многие специалисты встретили их с большими сомнениями и оговорками. При том уровне палеонтологической изученности они считали подобные исследования преждевременными и недостаточно обоснованными. Последней попыткой рассмотреть зоогеографию триасовых морей явилась в тот период работа Динера (Dinert, 1916), в которой были выделены четыре области: Бореальная, Средиземно-морская, Гималайская и Андийская.

Новый интерес к палеозоогеографическим исследованиям пробудился лишь полвека спустя. В немалой степени этому способствовал своей монографией Аркелл (1961), который проследил зоогеографические изменения на протяжении юрского периода. Большое стимулирующее воздействие оказали на палеозоогеографию идеи новой глобальной тектоники и заметные успехи современной зоогеографии. В наши дни палеозоогеография как наука, по существу, переживает процесс своего второго рождения. Идет разработка ее методов и принципов зоогеографического районирования. Как во всякой формирующейся науке, в ней особенно много нерешенных и спорных вопросов.

В частности, нет единства во взглядах на принципы палеозоогеографического районирования. Ранг зоогеографических подразделений (зоохорионов), как правило, определяется степенью эндемизма их фаун, причем существуют разные способы оценки этого эндемизма. Количественный метод хорологического анализа связан с определением индексов (коэффициентов) фаунистического сходства. Как наиболее простой, обычно используется при этом индекс Симпсона, который рассчитывается в процентах по формуле $\frac{C}{N_1} \times 100$, где C — число таксонов, общих для сравниваемых фаун, а N_1 — число таксонов в меньшей из фаун (Kummel, 1969; Ross, 1974). Если индекс сходства на родовом уровне составляет 0—50%, то сравниваемые комплексы относятся к разным областям, при индексе 51—75% они

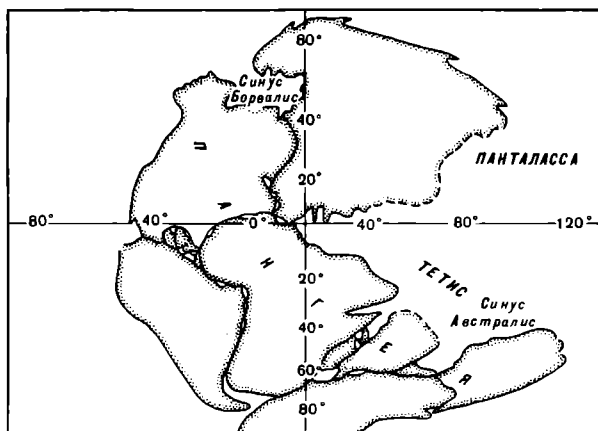


Рис. 1. Положение материков и океанов в начале триаса (по: Диц, Холден, 1974)

принадлежат к разным провинциям, при большем сходстве они находятся в пределах одной провинции (Gordon, 1976). При качественном методе ранг хориона определяется уровнем эндемичного таксона. Например, эндемичные виды характеризуют зоогеографические провинции, эндемичные роды и семейства — области и т.д. Именно этим методом я пользуюсь при зоогеографическом районировании триасовых морей (Шевырев, 1986).

По современным представлениям, которые своими корнями уходят к идеям Вегенера, в начале триаса существовал единый гигантский материк Пангея, со всех сторон окруженный океаном Панталасса — прообразом Тихого океана (Диц, Холден, 1974). С востока в этот материк глубоким клином вдавался огромный залив — океан Тетис, замыкавшийся около Гибралтара (рис. 1). В северной части Пангеи располагался бореальный залив Синус Бореалис — прообраз Северного Ледовитого океана. Южный залив Тетиса — Синус Австралис отделял Индию от Австралии. Вероятно, в среднем триасе Пангея раскололась на два больших материка — Лавразию и Гондвану. В результате Тетис протянулся между ними до другого края Панталассы.

Морские триасовые отложения приурочены к трем крупным регионам земного шара. Они широко распространены в Арктике и прилегающих районах, вдоль Тихоокеанского кольца и по всей зоне Тетиса. Небольшие выходы морских нижнетриасовых отложений известны в северной части Мадагаскара и на западе Австралии. По-видимому, в раннем триасе сюда протягивались рукава Тетиса. Вдоль берегов современной Атлантики и в осадочном чехле, покрывающем ее базальтовое ложе, морские триасовые отложения отсутствуют. Из этого факта следует вывод, что в триасе Атлантического океана еще не было.

На остальной территории Лавразии и Гондваны известны только континентальные и вулканогенные триасовые породы.

Современные палеонтологи придерживаются различных схем зоогеографического районирования триасовых морей. Но все они без исключения признают Тетическую и Бореальную (или Арктическую) области. Со среднего триаса намечаются неясные контуры Нотальной (или Маорийской, Антибореальной, Австралийской) области, охватывающей Новую Зеландию и Новую Каледонию (Дагис, 1976; Дагис, Шевырев, 1981). Многие авторы различают еще Тихоокеанскую область (Бурый, Жарникова, 1977; Худолей, 1981) или Западно-Тихоокеанскую и Восточно-Тихоокеанскую области (Kummel, 1973; Tozer, 1981). Выделение этих меридионально вытянутых хорионов в таком высоком ранге кажется мне

неоправданным, поскольку они не вяжутся с общим принципом широтного районирования. Тихоокеанские комплексы триасовых аммоноидей легко распределяются между Тетической, Бореальной и Нотальной областями. В палеозоогеографической схеме Захарова (1977) все эти области получили ранг поясов, а Западно-Тихоокеанская и Восточно-Тихоокеанская области вошли в состав Тетического пояса.

Наибольшим разнообразием отличается биота Тетиса. Она охватывает почти 90% родового состава триасовых аммоноидей. Лишь около 20% всех родов, известных в триасе, падает на долю бореальных аммоноидей. 46 родов (менее 1%) являются космополитами. Сокращение таксономического разнообразия от экватора к полюсам, наблюдаемое в триасе, составляет характерную особенность и современной морской фауны (Фишер, 1964; Pianka, 1966; Stehli et al., 1967).

Вопрос о причинах широтной дифференциации морских фаун прошлых геологических эпох вызывает много споров. В свое время Динер (Diener, 1916) объяснял особенности пространственного распределения морских триасовых фаун чисто географическими факторами (направлениями морских течений, очертаниями берегов и т.д.). Один из ведущих западноевропейских палеозоогеографов Хэллем (Hallam, 1969) предполагал вначале, что существование Бореальной области в юре было связано с пониженным уровнем солености арктических бассейнов. Позже как главную причину провинциальности он рассматривал стабильность окружающей среды (Hallam, 1978). Эта гипотеза, предложенная Сандерсом (Sanders, 1968), а затем развитая Бретским и Лоренцом (Bretsky, Lorenz, 1970), связывает разнообразие морских фаун с устойчивостью экологической обстановки: чем стабильнее среда, тем разнообразнее фауна. Поскольку в бореальных морях условия жизни подвергались большому изменению, их фауна менее разнообразна. Однако в своих последних работах Хэллем (Hallam, 1977, 1978) объясняет дифференциацию морских фаун уже эвстатическими колебаниями уровня Мирового океана. Понижение этого уровня создает препятствия для миграции морских организмов и ведет к увеличению эндемизма. Повышение уровня океана сопровождается противоположным эффектом. Разумеется, при хорологическом анализе следует учитывать соленость вод, наличие географических барьеров, существование течений, стабильность пищевых ресурсов и целый ряд других факторов. Однако решающую роль в распределении тетических и бореальных фаун, по-видимому, играла все же климатическая зональность, и в первую очередь температура бассейнов (Strauch, 1972; Kummel, 1973; Дагис, 1976; Gordon, 1976; Tozer, 1981). По предварительным оценкам, основанным на соотношении изотопов кислорода в рострах белемнитов и раковинах аммонитов, она составляла для западного Тетиса в позднем триасе от 17 до 30° (Fabricius et al., 1970; Kaltenecker et al., 1971), а для бореальных бассейнов — от 12,7 до 25,4° (Захаров, 1978).

Подтверждением климатической зональности в триасе может служить характер распределения осадочных отложений. В Тетисе широко распространены биогенные карбонатные породы — индикаторы теплых вод. В Бореальной и Нотальной областях господствуют терригенные отложения. Исключение из этого правила составляют только разрезы Южной Аляски и Юкона, сложенные карбонатами. Присутствие биогермных известняков в столь высоких широтах объясняется смещением к северу блока Западный Кордильер в послетриасовое время (Tozer, 1981). Следует отметить, что и в современных морях карбонатные осадки приурочены преимущественно к умеренным и тропическим широтам (Лисицын, Виноградов, 1982). Все эти факты указывают на то, что различия в таксономическом разнообразии триасовых аммоноидей высоких и низких широт связаны прежде всего с температурой морских вод.

Интересно проследить, как менялась географическая дифференциация аммоноидей на протяжении триасового периода.

Скифский век. В самом начале триаса во всех акваториях Земного шара господствовали аммоноидеи и двустворки. После драматических событий позднепермской эпохи, приведших к вымиранию ряда палеозойских групп, многие ниши в раннетриасовых морях, по-видимому, все еще оставались свободными.

Раннескифский комплекс аммоноидей включает всего лишь восемь родов: *Episageceras*, *Otoceras*, *Anotoceras*, *Metophtceras*, *Ophiceras*, *Discophtceras*, *Vishnuites* и *Proptychites*. Их представители известны в Центральном Иране, Афганистане, Соляном кряже, Кашмире, Центральных Гималаях, Таиланде, Вьетнаме, Юго-Восточном Китае, Австралии, Новой Каледонии, на Северо-Востоке СССР, Шпицбергене, в Восточной Гренландии, Арктической Канаде, на Северо-Востоке Аляски, в Юго-Западной Альберте, Юго-Восточном Айдахо и Юго-Западной Монтане (Шевырев, 1990). Аммоноидеи этого возраста, возможно, присутствуют также в Закавказье, на Малом Хингане и в Центральном Забайкалье. Полностью раннескифский комплекс представлен в отложениях Тетиса. В северных районах не известен только *Anotoceras*. Географическая дифференциация аммоноидей в самом начале триаса была выражена еще очень слабо. Она проявлялась лишь на видовом уровне. Так, в Тетисе известны *Episageceras dalailamae* и *Otoceras woodwardi*, в Бореальной области — *E. antiquum* и *O. boreale*. Граница этих областей пролегла на тихоокеанском побережье Азии севернее Японии, а в Америке — между Альбертой и Аляской (рис. 2).

В начале среднего скифа аммоноидеи были представлены 18 родами. Распространение пяти из них ограничено Тетической областью (*Latisageceras*, *Linguinites*, *Paraspidites*, *Collignonites*, *Clypites*). Только в Бореальной области встречается *Dunedinites*. Почти все виды рода *Vavilovites*, кроме одного, приурочены к северным бассейнам. Остальные аммоноидеи первой половины среднего скифа являются космополитами (*Episageceras*, *Discophtceras*, *Proptychites*, *Koninckites*, *Paranorites*, *Clypeoceras*, *Gygonites* и др.). В Восточном полушарии распространение аммоноидей этого возраста совпадает с ареалом раннескифского комплекса. Возможно, его следует несколько расширить за счет северо-западной части Мадагаскара (Bando, 1977). В Западном полушарии их местонахождения известны на островах Элсмир и Аксель-Хейберг, северо-востоке Британской Колумбии, в штатах Монтана и Невада (Шевырев, 1990). Граница между зоогеографическими областями сохраняла свое прежнее положение (рис. 3).

Комплекс аммоноидей второй половины среднего скифа втрое богаче такового первой половины. Он охватывает 56 родов, преобладающая часть которых относится к подотрядам *Meekoceratina* (42) и *Sageceratina* (8). Местонахождения аммоноидей этого возраста довольно многочисленны в Северном полушарии и редки в Южном (рис. 4). Они известны в Черногории, на Северо-Западном Кавказе, Дарвазе, в Афганистане, на севере Мадагаскара, в Пакистане, Кашмире, Центральных Гималаях, Непале, Юго-Восточном Китае, Северо-Восточном Вьетнаме, Западной Малайзии, на Тиморе, в Австралии, Новой Зеландии, Японии, Южном Приморье, на Малом Хингане, в Центральном Забайкалье, Северо-Восточной Монголии, на Северо-Востоке СССР, Шпицбергене, в Северной Гренландии, на островах Элсмир и Аксель-Хейберг, Аляске, северо-востоке Британской Колумбии и юго-западе Альберты, в штатах Вашингтон, Айдахо, Невада, Юта и Калифорния (Шевырев, 1990). Возможно присутствие аммоноидей этого возраста в Восточном Предкавказье.

Среди форм, распространение которых ограничено Тетисом, можно назвать *Episageceras*, *Latisageceras*, *Pseudoceltites*, *Hanielites*, *Stephanites*, *Hemiaspenites*, *Pseudoflemingites*, *Anaflemingites*, *Preflorianites*, *Inyoites*, *Metinyoites*, *Subinyoites*, *Subvishnuites*, *Ussuria*, *Metussuria*, *Parussuria*, *Lanceolites*, *Aspenites*, *Parahedenstroemia*, *Paranannites*, *Owenites*. Только в северных районах встречаются *Sakhaites* и *Tellerites*. Большинство остальных аммоноидей второй половины среднего скифа

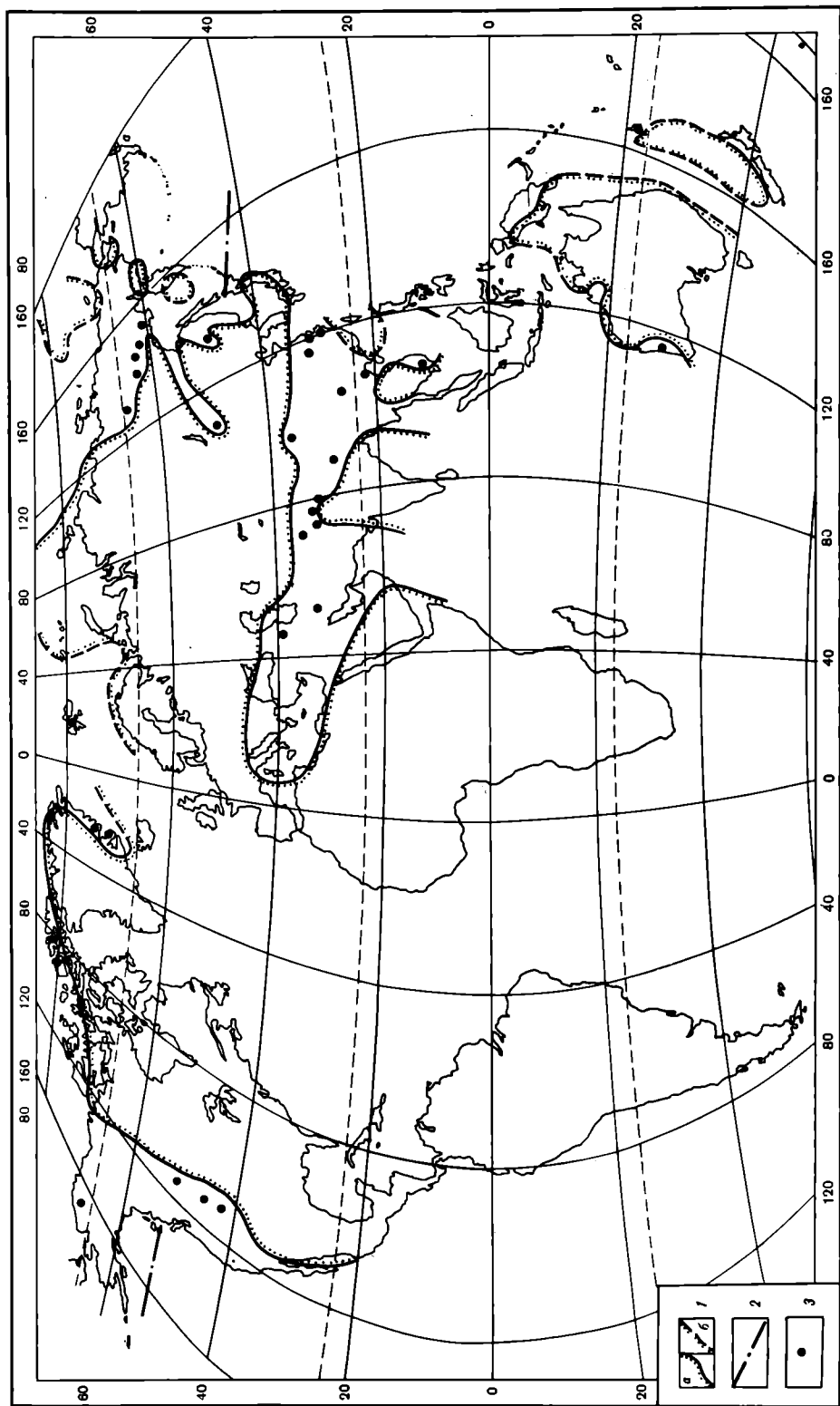


Рис. 2. Географическое распределение раннекенозойских аммонитов
 1 — граница суши и моря; а — фактическая, б — предполагаемая; 2 — граница зоогеографических областей; 3 — местонахождение аммонитов

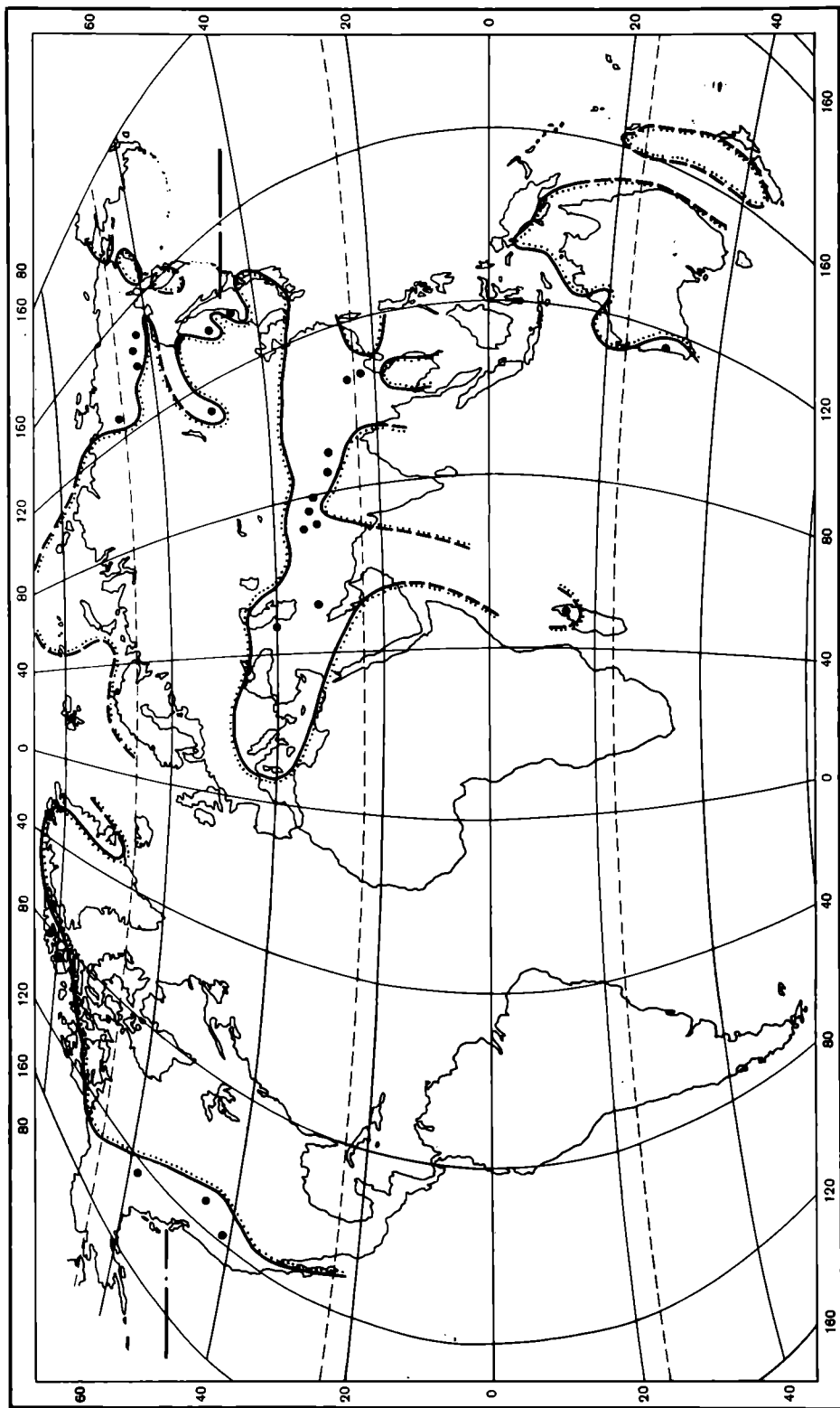
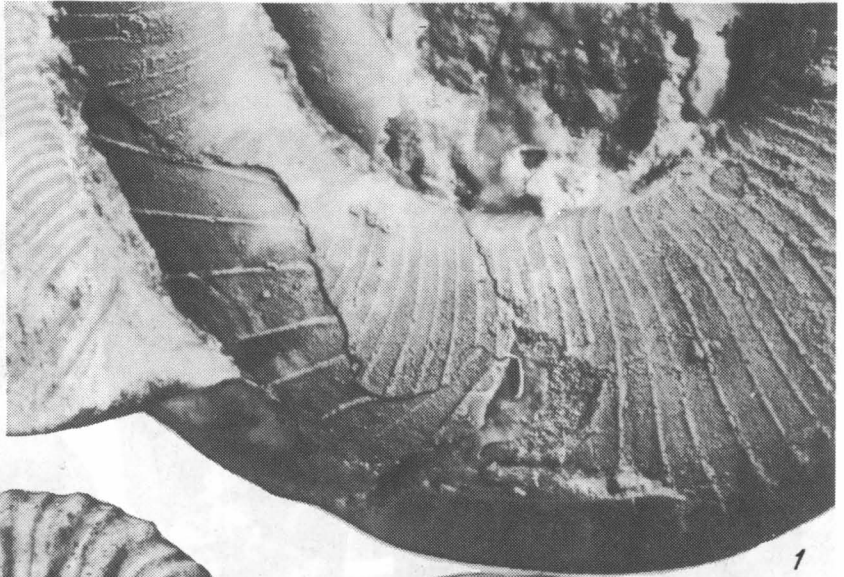
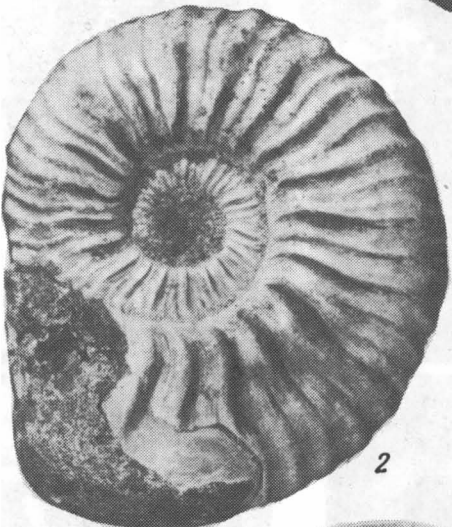


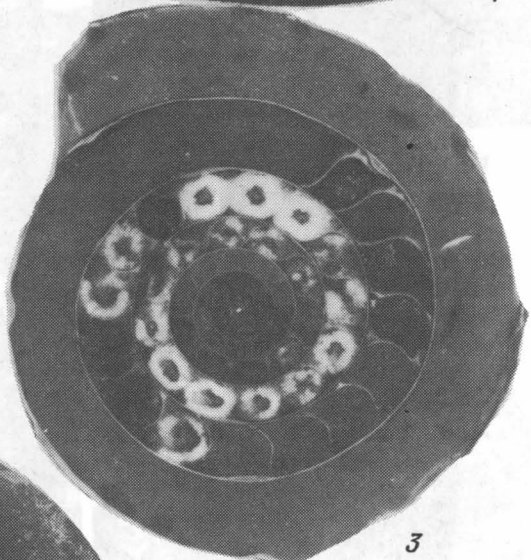
Рис. 3. Географическое распределение аммонитов в первой половине среднего крйфа
Условные обозначения см. рис 2



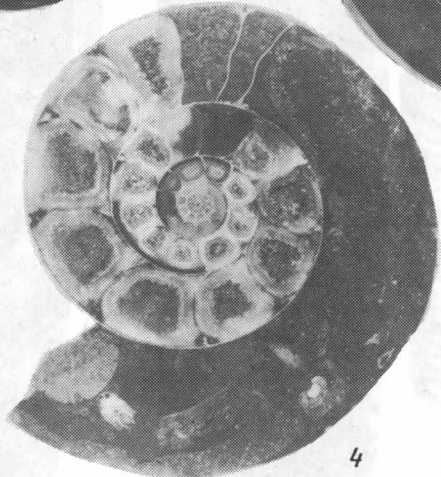
1



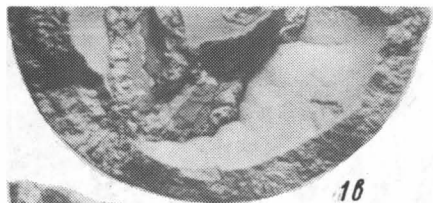
2



3



4



16



1a



3b



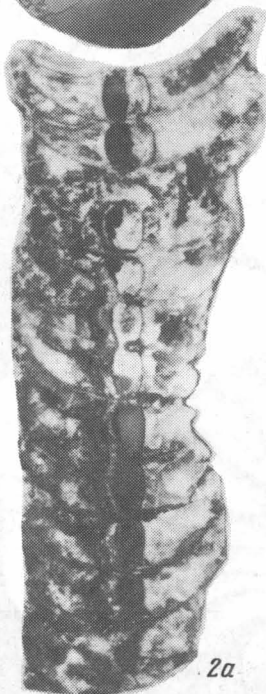
3a



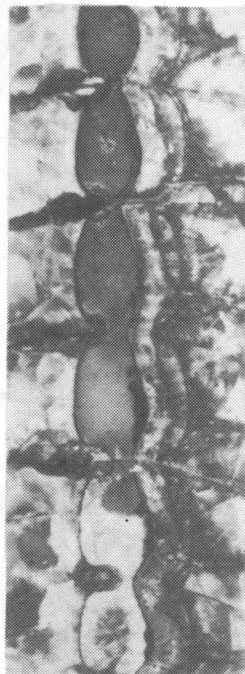
3b



2b



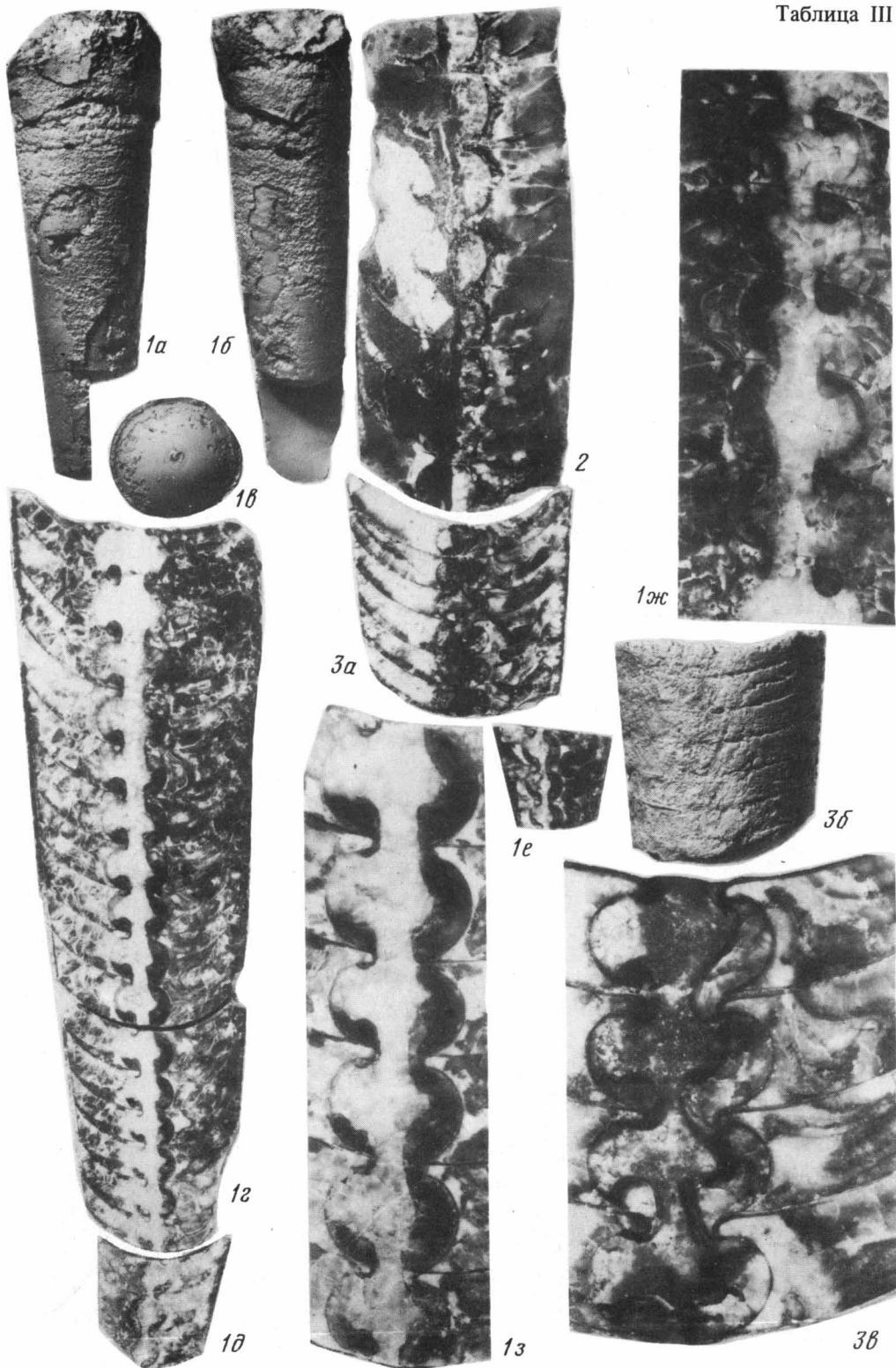
2a



2b

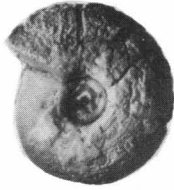


1a

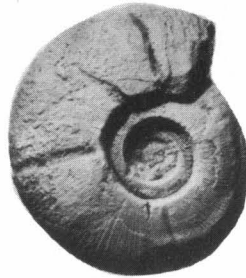




1a



1b



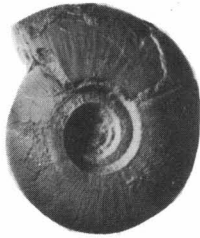
2a



2b



3a



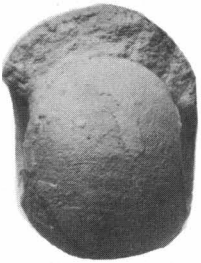
3b



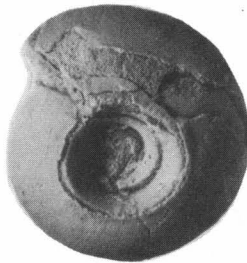
4a



4b



5a



5b



4b



6a



6b



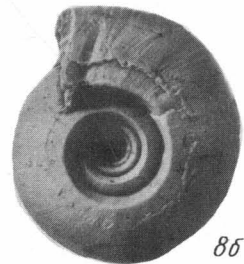
7a



7b



8a



8b



1a



1b



1b



2a



3a



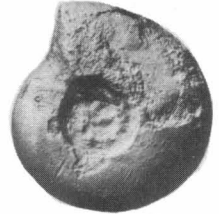
3b



4a



4b



2b



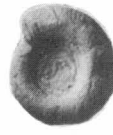
5a



5b



6a



6b



7a



8a



8b



9a



9b



7b



10a



10b



11a



11b



7a



7b



5



1



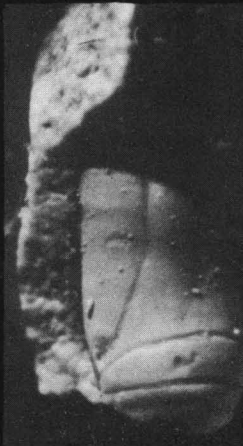
2a



2b



2c



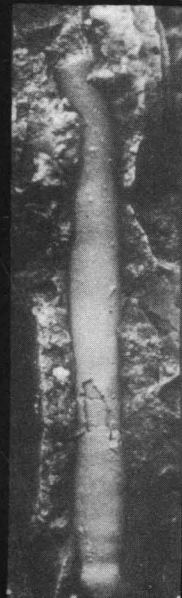
4b



4a



6



3



1a



1b



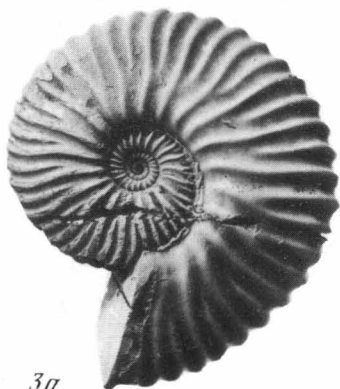
2a



2b



2c



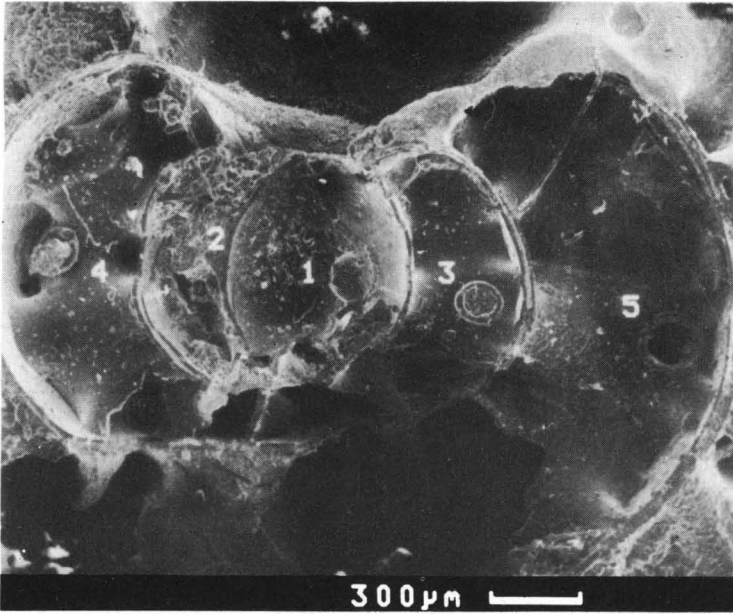
3a



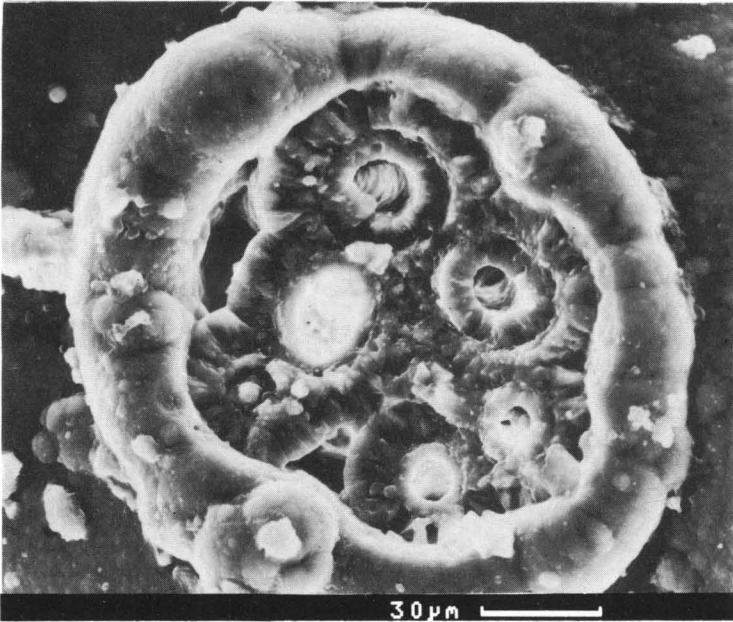
3b



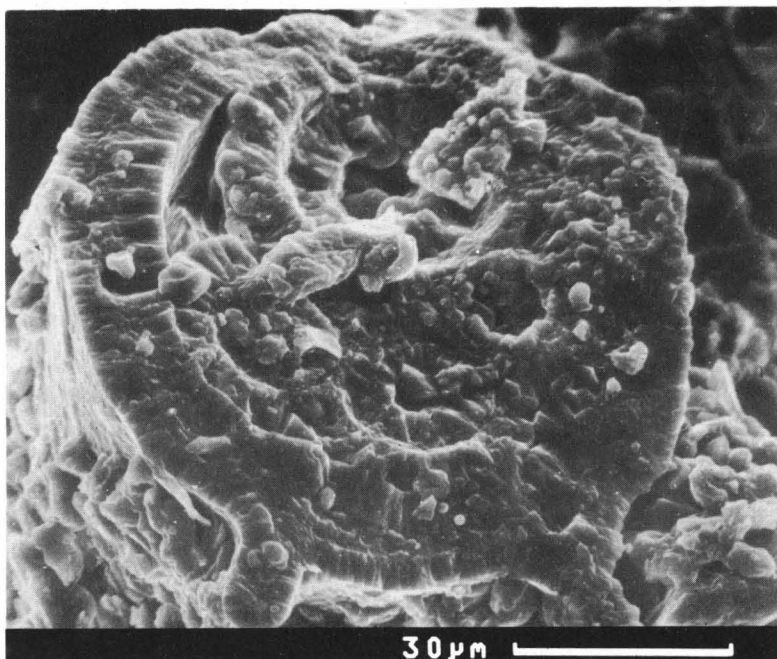
3c



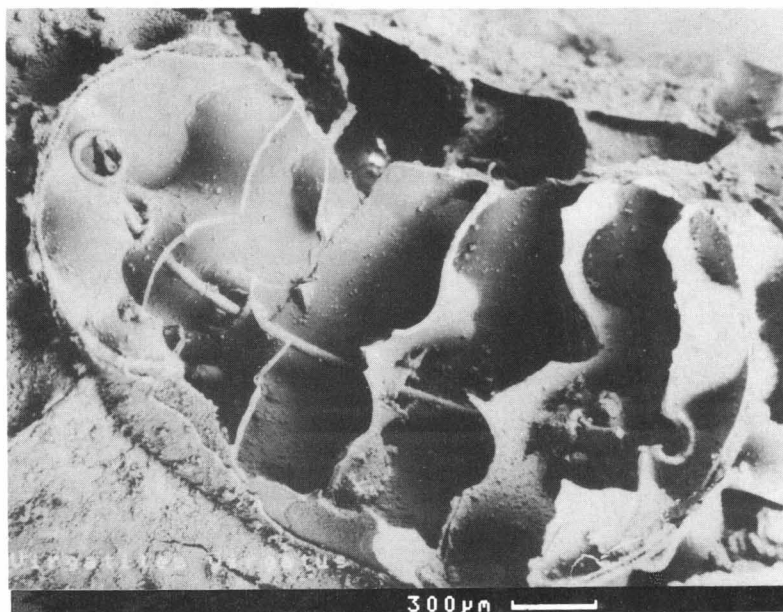
1



2



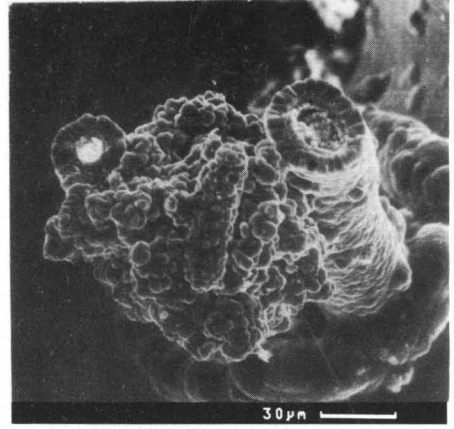
1



2



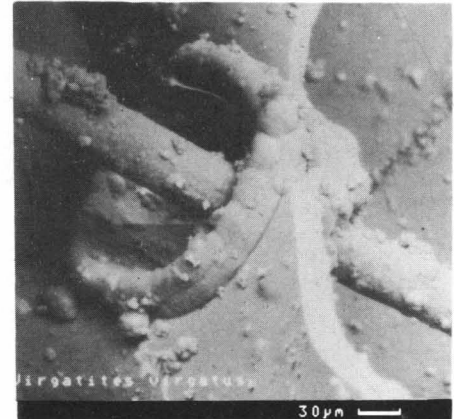
1



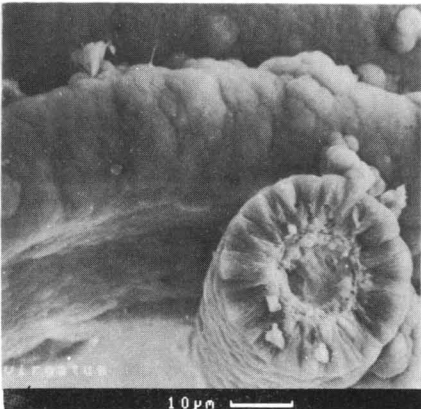
2



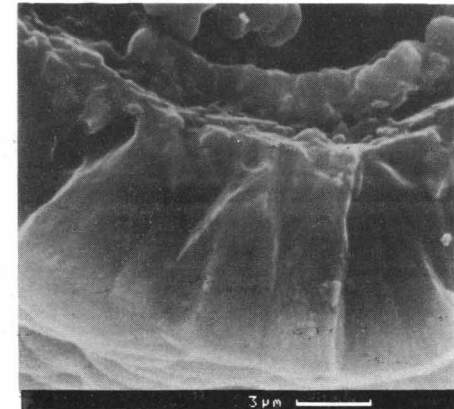
3



4



5



6

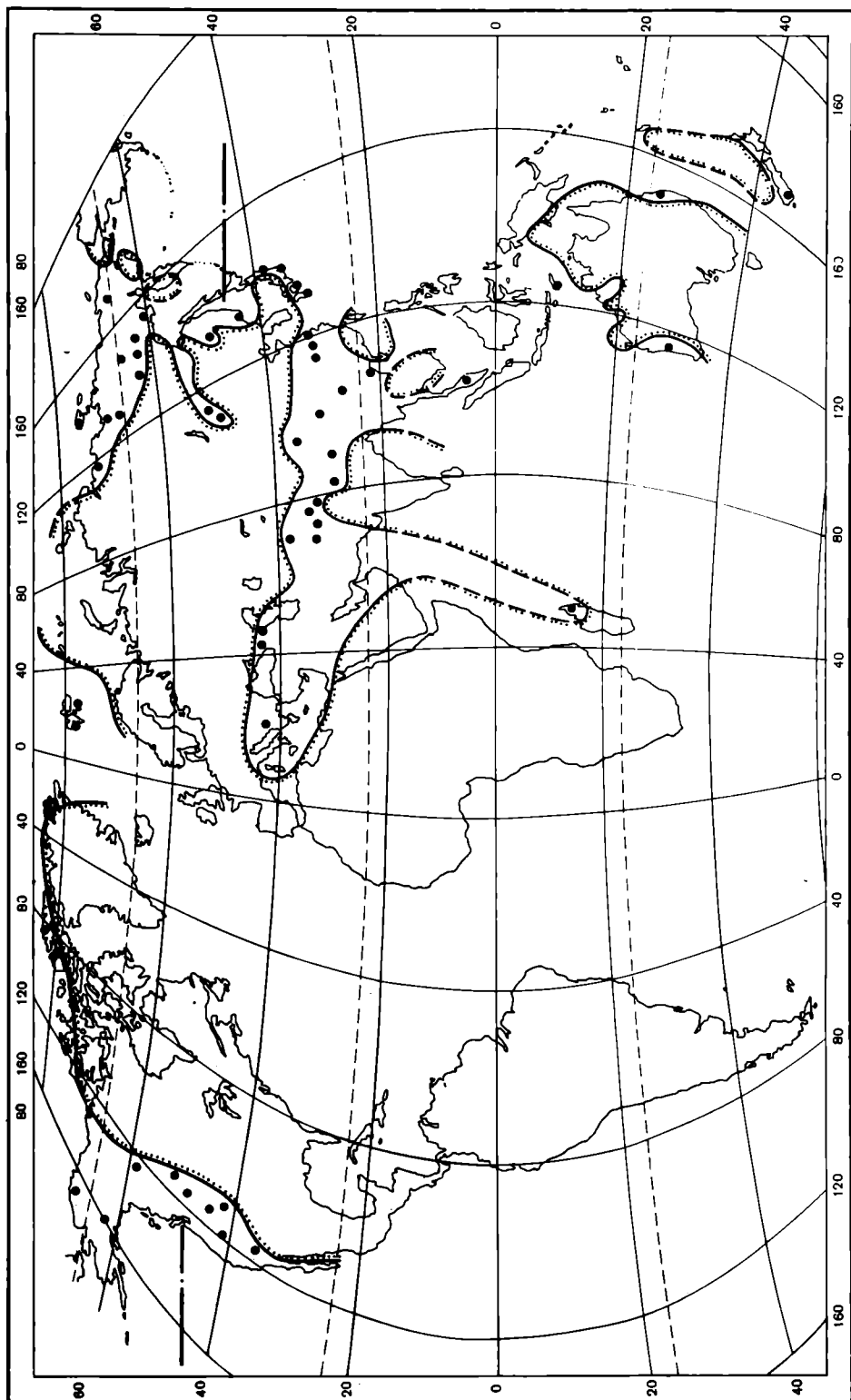


Рис. 4. Географическое распределение аммонидей во второй половине среднего сифа
Условные обозначения см. рис. 2

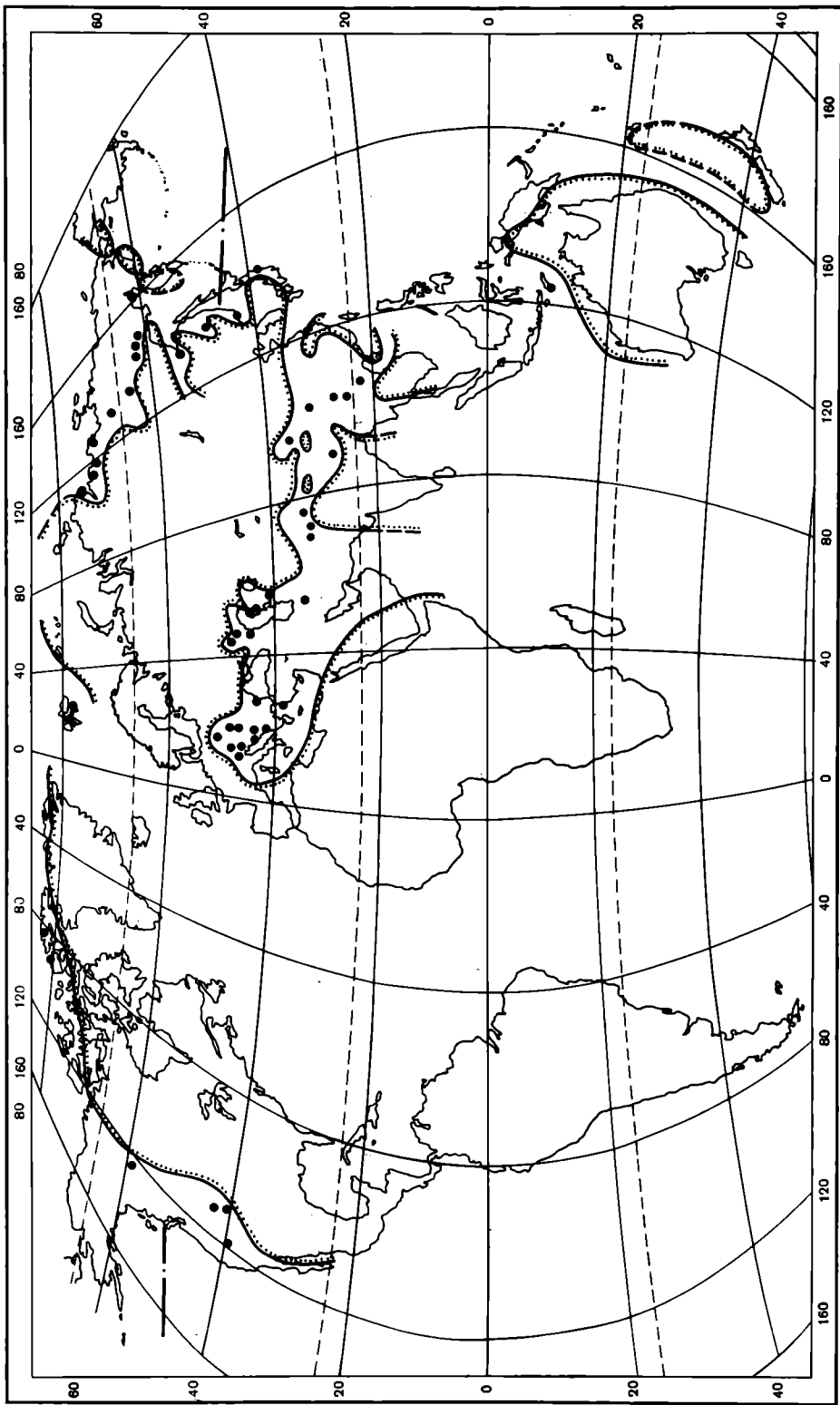


Рис. 5. Географическое распределение позднеплейстоценовых аммонитов
 Условные обозначения см. рис. 2

имеет планетарное распространение. Самым характерным для Тетической области в рассматриваемое время, бесспорно, был *Owenites*. В Тетисе его представители известны от Кавказа до Тимора, в западной части Тихого океана — от Приморья и Японии до Новой Зеландии, на восточном побережье Тихого океана — от штата Вашингтон до Калифорнии. Опираясь на распределение этого рода, границу между Тетической и Бореальной областями на востоке Пангеи следует проводить севернее Владивостока и Японии, а на западе — между США и Канадой. Нарушение в эту схему вносят среднескифские амmonoидеи Аляски. По своему географическому положению они попадают в Бореальную область, но по систематическому составу представляют типичный тетический комплекс (*Owenites*, *Paganannites*, *Metussuria*, *Lanceolites* и др.). Этот хорологический парадокс объясняется смещением Аляски к северу в послетриасовое время (Tozer, 1981). Среднескифские амmonoидеи Южного полушария (Мадагаскара, Австралии и Новой Зеландии) принадлежат к Тетической области.

На заключительном (позднескифском) этапе раннего триаса число родов среди амmonoидей увеличилось почти до 80. Более половины из них приходится на долю подотряда *Meekoceratina*. Остальные роды распределяются между подотрядами: *Ceratitina* (11), *Ptychitina* (8), *Phylloceratina* (6), *Sageceratina* (5), *Pinacoseratina* (1) и *Megaphyllitina* (1). Позднескифские амmonoидеи известны в Италии, Австрии, Западных Карпатах, Венгрии, Румынии, Югославии, Албании, Восточной Болгарии, на о-ве Хиос, в Нижнем Поволжье, Центральном и Восточном Предкавказье, на Мангышлаке, в Туаркыре, Центральном Иране, Афганистане, на Соляном кряже и хр. Сургхар, в Кашмире, Центральном и Юго-Восточном Китае, Северо-Восточном Вьетнаме, на Тиморе, в Японии, Южном Приморье, на Малом Хингане, в верховьях Уды, Колымы и Индигирки, Восточном и Западном Верхоянье, на хр. Кулар, в низовьях Лены и Оленека, на Восточном Таймыре, Шпицбергене, островах Элсмир и Аксель-Хейберг, северо-востоке Британской Колумбии, в штатах Айдахо, Невада и Юта (Шевырев, 1990). По-видимому, к этому этапу относятся отложения нижнего рёта Тюрингии и Верхней Силезии с единственным видом амmonoидей *Veneckeia tenuis*.

В позднем скифе пространственная дифференциация амmonoидей выражена сильнее (рис. 5). В морях Тетической области, не выходя за ее пределы, развивались тиролитиды, динаритиды, дорикранитиды, колумбитиды, первые японитиды (*Eogymnites*), мегафиллитиды (*Digitophyllites*) и уссуритиды (*Eophyllites*, *Burijites*, *Megopella*, *Palaeophyllites*, *Ussurites*). Для северных бассейнов характерными становятся сибиритиды, некоторые офицератиды (*Leporhiceras*, *Arctotiroloites*), проптихитиды (*Voreomeekoceras*, *Arctomeekoceras*), парананнитиды (*Popovites*, *Monacanthinites*) и оленикитиды (*Olenikites*). Дифференциация амmonoидей на родовом уровне позволяет разделить Бореальную область на две провинции: Сибирскую, охватывающую весь Северо-Восток СССР, и Канадскую, включающую арктические острова Канады, Британскую Колумбию и Шпицберген (Дагис и др., 1979). Для Сибирской провинции характерны *Sibirites*, *Voreomeekoceras*, *Arctomeekoceras*, *Leporhiceras* и *Nordophiceras*, для Канадской — *Popovites* и *Monacanthinites*, причем в Британской Колумбии эти бореальные формы образуют единый комплекс с такими тетическими родами, как *Isculitoides*, *Procarnites* и *Leiphyllites*.

СРЕДНИЙ ТРИАС

Анизийский век. В начале среднего триаса тенденция к увеличению таксономического разнообразия амmonoидей получила свое дальнейшее развитие. Число их родов достигло уже 108. Микоцератинны, безраздельно господствовавшие в раннем триасе, уступили свое место представителям подотряда *Ceratitina*, на долю которых приходится более половины всех анизийских родов (60). За ними в нисходящем порядке следуют *Ptychitina* (18), *Pinacoseratina* (13), *Sageceratina* (7), *Phylloceratida* (4), *Meekoceratina* (3), *Arcestina* (2) и *Megaphyllitina* (1).

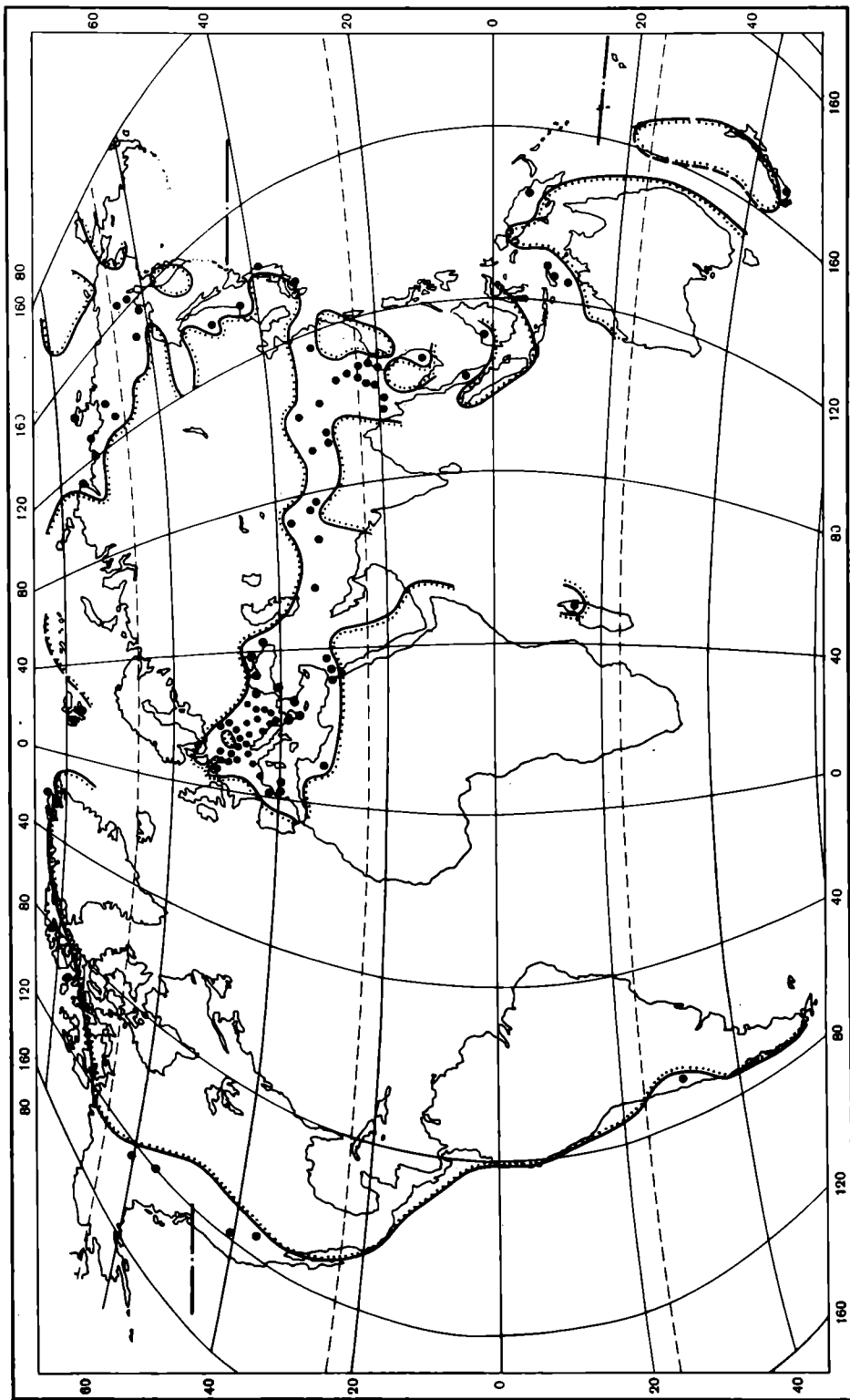


Рис. 6. Географическое распределение ангийских аммонитов
 Условные обозначения см. рис. 2

Местонахождения анизийских аммоноидей известны в Испании, Франции, Италии, Швейцарии, Австрии, ФРГ, Нидерландах, ГДР, Польше, Чехословакии, Венгрии, Румынии, Югославии, Болгарии, Греции, Турции, Тунисе, на Синайском полуострове, в Израиле, Иордании, Крыму, Западном Предкавказье, на Северо-Западном Кавказе, в Иране, Афганистане, на Памире, в Кашмире, Центральных Гималаях, Китае, Бирме, Лаосе, Таиланде, Камбодже, Северном Вьетнаме, Малайзии, на Тиморе, в Папуа — Новой Гвинее, на северо-западном шельфе Австралии, в Новой Зеландии, на Северном Мадагаскаре, в Японии, Южном Приморье, на Малом Хингане, Северо-Востоке СССР, Шпицбергене, севере Гренландии, островах Элсмир и Экслауф, на северо-востоке Британской Колумбии, в Альберте, Неваде, Калифорнии и центральной части Чили (Шевырев, 1990).

Тетическая область простиралась в Восточном полушарии от Пиренейского полуострова до Тимора и от Южного Приморья до Новой Гвинеи, а в Западном полушарии — от Невады до центральной части Чили (рис. 6). В ее акваториях развивались саггелитиды, норитиды, искулитиды, кладисцитиды, акрохордицератиды, балатонитиды, цератитиды, хунгаритиды, протеузиды, японитиды, большинство стурiid, данубитид, аплокоцератид и гимнитид. В Западной Европе воды Тетиса вышли за пределы альпийской геосинклинальной области и образовали обширное эпиконтинентальное море. Его трансгрессия началась еще в конце раннего триаса. В течение анизия границы этого бассейна продвинулись до южных берегов Северного и Балтийского морей, захватив острова Гельголанд и Рюген. На западе море раковинного известняка покрывало территорию Восточной и Юго-Восточной Франции. Его общая площадь достигала 500 000 км², т.е. превышала размеры Черного и Азовского морей, вместе взятых (Claus, 1955).

В прошлом веке Гюмбель высказал предположение, что германский бассейн был отделен от Тетиса высокой горной цепью — Винделицийским поднятием, которое на северо-востоке примыкало к Богемскому массиву, а на юго-западе протягивалось до верховьев Рейна. Связь между этими акваториями осуществлялась через узкие верхнесилезские ворота на востоке и бургундские ворота на юго-западе. Долгое время Винделицийская цепь занимала важное место в палеогеографических реконструкциях Западной Европы. Однако современные геологи не склонны разделять подобные представления (Руттен, 1972). Существование в Западной Европе триасовой горной цепи представляется им маловероятным, поскольку это был период полной пенеппенизации. Теперь чаще говорят о подводном Винделицийском пороге, который разделял оба бассейна. Германский бассейн представлял собой мелкое и теплое море с повышенной соленостью и своеобразной обедненной фауной. Среди населявших его аммоноидей были и эндемики (*Beneckeia*, *Noetlingites*, *Progonoceratites*, *Acanthoceratites*) и выходцы из Тетиса (*Acrochordiceras*, *Beyrichites*, *Balatonites*, *Judicarites*, *Discoptychites*). Этот бассейн составляет Германскую зоогеографическую провинцию Тетической области.

Фауны, аналогичные отложениям раковинного известняка, развиты также в восточной части Испании, на Балеарских островах и в Сардинии, а также вдоль южного побережья Средиземного моря от Алжира до Иордании. Хирш (Hirsch, 1972) предложил выделить эту территорию в особую Сефардскую, или Сефардскую, провинцию (от еврейского названия Испании — Сефарад). Как и в Германской провинции, ее аммонитовый комплекс довольно беден. Он включает такие роды, как *Beneckeia*, *Pronoetlingites*, *Balatonites*, *Paraceratitoides*, *Iberites*, *Gevanites*, *Discoptychites*, возможно *Ptychites* и *Flexoptychites*.

Индикаторами Бореальной области в анизии служили парапаноцератиды и гренландитины, а также некоторые данубитиды (*Arctohungarites*, *Czekanowskites*, *Stannakhites*), аплокоцератиды (*Karangatites*) и лонгобардитины (*Grambergia*). Наиболее полно эти формы аммоноидей представлены в отложениях Северо-Востока СССР, Шпицбергена и Канады. В родовом отношении локальные фауны Бореальной области очень близки между собой. Их отличия проявляются в

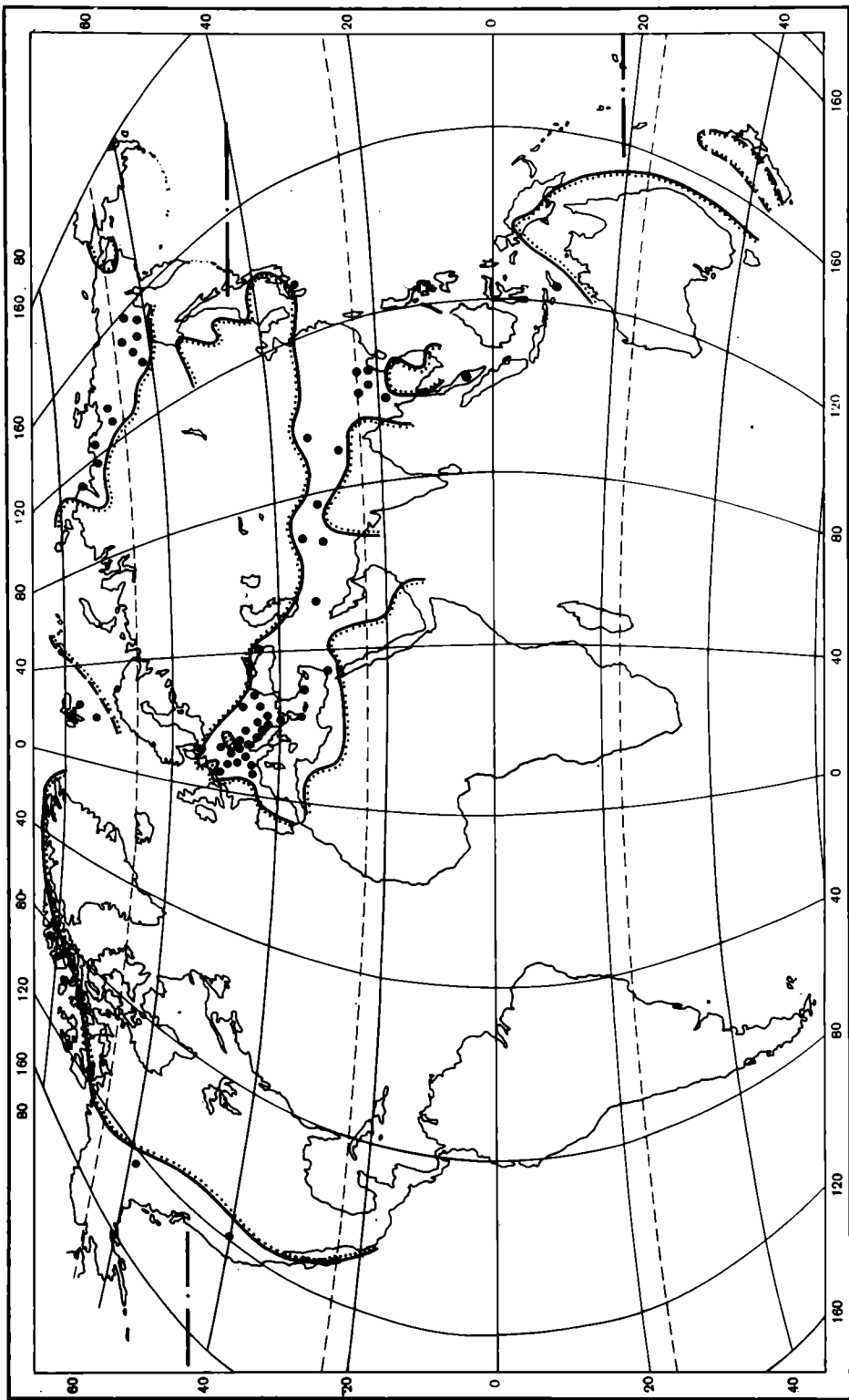


Рис. 7. Географическое распределение ладинских аммонитов
 Условные обозначения см. рис. 2

основном лишь на видовом уровне. Отдельные бореальные элементы (например, *Lenotroplites* и *Czekanowskites*) встречаются среди тетической фауны Невады.

К числу интересных зоохорологических особенностей анизия относится появление биполярных фаун. Типичный бореальный род *Paгарораносегас* обнаружен южнее Тетической области — в Новой Зеландии, где его четыре вида составляют значительную часть анизийского комплекса. Опираясь на этот факт, можно отнести Новую Зеландию к Нотальной области. Однако границы этого хориона остаются неясными. Единственный вид рода *Paгарораносегас* зафиксирован в Новой Гвинее. Здесь он найден вместе с типичными тропическими формами (*Veugichites*, *Parasceratites*, *Discortychites*). Поэтому в зоогеографическом отношении Новая Гвинея занимает промежуточное положение, но все же стоит ближе к Тетической области, чем к Нотальной.

Ладинский век. По сравнению с фауной предшествующего этапа комплекс ладинских аммоноидей выглядит в значительной мере обедненным. Он включает всего 66 родов, основная часть которых приходится на долю подотрядов *Ceratitina* (40) и *Ptychitina* (10). Остальные аммоноидеи распределяются между арцестинами, лобитинами, филлоцератидами, пинакоцератинами, мегафиллитинами и саггелератинами. По числу местонахождений ладинские аммоноидеи тоже уступают анизийским (рис. 7). Они известны в Испании, Италии, Австрии, ФРГ и ГДР, Венгрии, Румынии, Югославии, Северо-Западной Болгарии, Греции, Турции, Южном Израиле, на Северо-Западном Кавказе, в Иране, Афганистане, Центральных Гималаях, Китае, Таиланде, Северо-Западном Вьетнаме, Малайзии, на Тиморе, в Японии, на Северо-Востоке СССР, Шпицбергене, островах Элсмир, Аксель-Хейберг и Корнуолл, северо-востоке Британской Колумбии, в Неваде (Шевырев, 1990).

Тетическая область сохранила в ладине свои прежние границы. Особенно характерными для нее в это время были хунгаритиды, римкинитиды, аплокоцератиды, арпадитиды и трахицератиды. По-прежнему значительную часть Западной Европы покрывало море раковинного известняка. В нем обитали представители таких родов, как *Acanthoceratites*, *Gymnoceratites*, *Ceratites* и *Discoceratites*. Они определяют Германскую провинцию. Наиболее значительный комплекс ладинских аммоноидей Сефардской провинции обнаружен на юге Израиля, откуда описаны *Eoprotrachyceras*, *Protrachyceras*, *Gevanites*, *Proarcestes*, *Monophyllites*, *Sturia* и *Clionites*.

Индикаторами Бореальной области служили натгорститиды, которые известны во многих северных местонахождениях — от Колымы на востоке до Британской Колумбии на западе. Только в этой области встречаются некоторые птихитиды (*Arctortychites*) и кладисцитиды (*Sphaerocladiscites*). В Канадской провинции (от Британской Колумбии до Шпицбергена) в отличие от Сибирской бореальные аммоноидеи образуют единые комплексы с тетическими формами. Особенно ярко эта особенность проявляется в Британской Колумбии, где вместе встречаются натгорститиды, хунгаритиды, арпадитиды и трахицератиды.

Нотальная область в ладинском веке по аммоноидеям не поддается выделению. О ее присутствии можно судить только на основании эндемичных брахиопод, известных в Новой Зеландии и Новой Каледонии (Дагис, 1974; Дагис и др., 1979).

ПОЗДНИЙ ТРИАС

Карнийский век. С началом позднего триаса совпадает волна значительного обновления таксономического состава аммоноидей. Из карнийских отложений описано более 100 родов, три четверти которых относятся к подотряду *Ceratitina*. В морях этого времени обитали также уссуритиды (7), арцестины (6), пинакоцератины (5), лобитины (5), птихитины (3), саггелератины (2) и мегафиллитины (1).

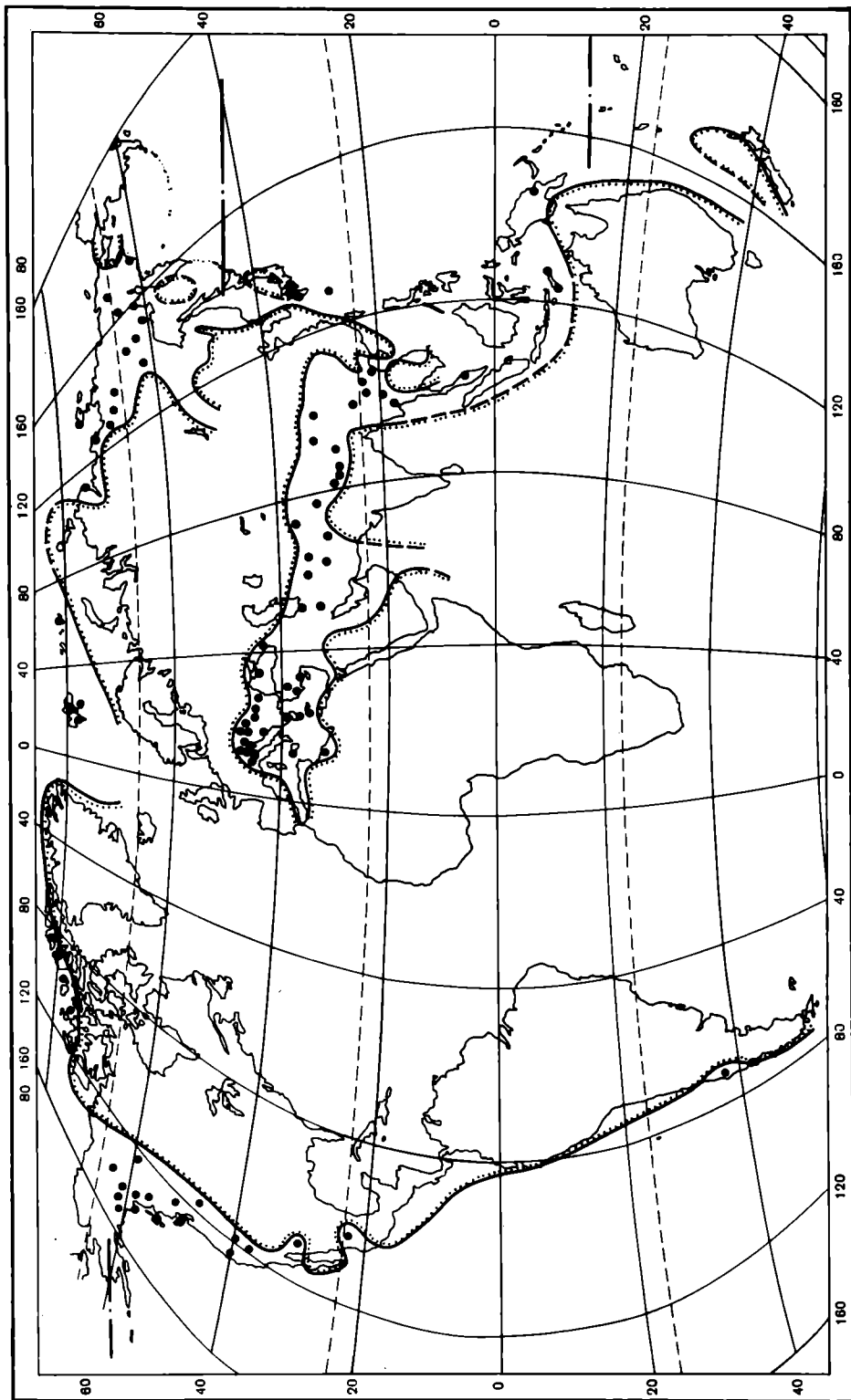


Рис. 8. Географическое распределение карнийских аммонидей
Условные обозначения см. рис. 2

Местонахождения карнийских аммоноидей широко разбросаны по Земному шару (рис. 8). Они известны в Италии, Австрии, Венгрии, Чехословакии, Румынии, Югославии, Болгарии, Греции, Ливии, Турции, Крыму, на Северо-Западном Кавказе, в Иране, Афганистане, на Памире, в Пакистане, Центральных Гималаях, Непале, Китае, Южной Бирме, Северном Лаосе, Северном Вьетнаме, Малайзии, на Тиморе, в Папуа — Новой Гвинее, Новой Каледонии, Японии, на Северо-Востоке СССР, Земле Франца-Иосифа, Шпицбергене, островах Элсмир, Аксель-Хейберг, Корнуолл, Южной Аляске, в Юконе, Британской Колумбии, Орегоне, Неваде и Калифорнии, Центральной Мексике и Чили (Шевырев, 1990). Судя по находке *Sirenites senticosus*, карнийские аммоноидеи имеются в Западном Таиланде (Hahn, 1982).

Как и прежде, наибольшим разнообразием отличались в карнии аммоноидеи Тетической области. Для ее морей особенно характерными были наннитиды, леканитиды, бадититиды, тропитиды, тропицельтитиды и сандлингитиды. Здесь доживали последние цельтитиды, арпадитиды, трахицератиды и карнитиды, появились первые халоритиды и тисбитиды. Среднетриасовое эпиконтинентальное море, покрывавшее Западную Европу, в начале карния прекратило свое существование. Его последние следы сохранились в виде отложений пограничного доломита с *Alloceratites* и *Neocypites* в Тюрингии. Южная граница Западного Тетиса сместилась к северу и практически совпала со средиземноморским шельфом Африки. Вдоль западного побережья Тихого океана Тетическая область простиралась от Новой Гвинеи до Японии и Южного Приморья, откуда известны карнийские кораллы и мегалодонтиды. В этой связи выглядит странным появление тетических аммоноидей (тропитид) вместе с теплолюбивыми двустворками и кораллами севернее 60-й параллели — на северо-востоке Корякского нагорья (Бычков, 1985). Вдоль восточного побережья Тихого океана тетические аммоноидеи карния встречаются от Чили до Южной Аляски включительно, что вынуждает отодвигать северную границу Тетической области к арктическим островам Канады.

Бореальный комплекс карнийских аммоноидей заметно отличается от тетического своим значительно обедненным составом и безраздельным господством сиренитид (*Sirenites*, *Yanosirenites*, *Striatosirenites*, *Neosirenites*, *Arctosirenites*). Он характерен для отложений Северо-Востока СССР, Земли Франца-Иосифа, Шпицбергена и арктических островов Канады.

Нотальная область в карнии определяется обедненным и специфическим комплексом брахиопод Новой Зеландии и Новой Каледонии (Дагис, 1974). Аммоноидеи этого возраста на указанных островах достоверно не известны.

Норийский век. В морях этого времени продолжалось господство цератитин. На их долю приходится 86 родов, или 85% всего состава норийских аммоноидей. Остальные 15 родов распределяются между филлоцератидами (5), пинакоцератинами (4), птихитинами (3), арцестинами (2) и мегафиллитинами (1).

Местонахождения норийских аммоноидей известны в Баварии, Австрии, Чехословакии, Болгарии, Румынии, Сицилии, Турции, Ливии, Закавказье, Центральном Иране, Афганистане, Пакистане, Центральных Гималаях, Непале, Китае, возможно Таиланде, Лаосе, Северо-Западном Вьетнаме, на Суматре и Тиморе, в Новой Зеландии, Японии, Южном Приморье, на Северо-Востоке СССР, Шпицбергене, о-ве Аксель-Хейберг, северо-востоке Британской Колумбии, в Юконе, Южной Аляске, Орегоне и Неваде (Шевырев, 1990).

В морях нория доживали последние тропитиды, тропицельтитиды и сиренитиды, развивались тисбитиды, халоритиды, клионитиды, гимнитиды, пинакоцератиды, уссуритиды, дискофиллитиды, кладисцитиды, арцестиды и мегафиллитиды, появились тибетитиды, циртоплеуритиды, дидимитиды, дистихитиды, норидисцитиды, клидонитиды, метасибиритиды, тетидитиды и эпискулитиды. Основная часть этих аммоноидей занимала акваторию Тетической области.

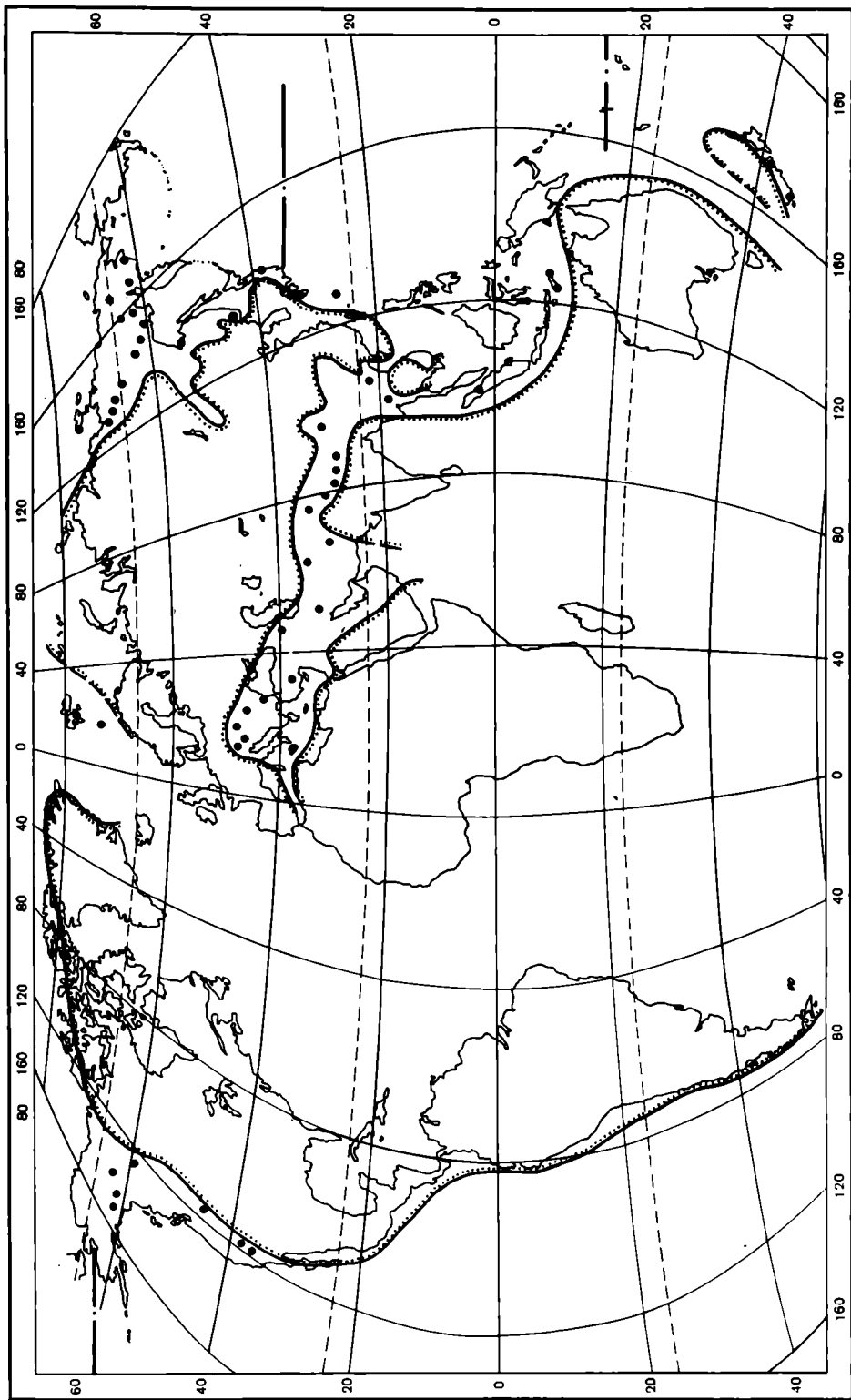


Рис. 9. Географическое распределение норрийских аммонитов
Условные обозначения см. рис. 2

Бореальные амmonoидеи нория поражают своей бедностью. Они редки и однообразны. Наиболее характерны из них сиренитиды (*Pterosirenites*, *Wangoceras*) и некоторые циртоплеуритиды (*Himavatites*, *Neohimavatites*). Обычный элемент бореальных фаун составляют космополиты (*Placites*, *Cladiscites*, *Arcestes*, *Rhacophyllites* и др.). Бореальная область в раннем нории охватывала не только Северо-Восток СССР, но и Южное Приморье, в отложениях которого найден *Pterosirenites*. Вероятно, в нее входила и часть Японских островов (например, Хонсю с его космополитными норийскими амmonoидеями). Иначе говоря, по сравнению с предшествующим этапом граница Бореальной области вдоль восточного побережья Азии сместилась к югу (рис. 9). Эту зоогеографическую картину нарушает присутствие тетических форм (халоритид) на северо-востоке Корякского нагорья. Вдоль Тихоокеанского побережья Америки Тетическая область по-прежнему простиралась далеко на север, захватывая Южную Аляску и Юкон.

Нотальная область в нории выделяется на основании обедненных и своеобразных комплексов брахиопод, известных в Новой Зеландии и Новой Каледонии (Дагис, 1974). Амmonoидеи этого возраста представлены в отложениях Новой Зеландии космополитными формами (*Rhacophyllites*, *Cladiscites*, *Arcestes*, *Pinacoceras*).

Рэтский век. С эволюционной точки зрения особенно интересно географическое распространение триасовых амmonoидей накануне их вымирания — в рете. Из отложений этого возраста описано 33 рода амmonoидей. В данное число входят 15 родов, перешедших из нория. Остальные 18 родов в своем распространении ограничены рэтом. 23 рода на этом этапе представляют подотряд *Ceratitina*, остальные распределяются между филлоцератидами (3), арцестинами (2), птихитинами (2), пинакоцератинами (2) и мегафиллитинами (1).

Местонахождения рэтских амmonoидей широко распространены на земном шаре (рис. 10). Они известны в Баварских Альпах, Австрии, Чехословакии, Венгрии, Румынии, Болгарии, Сицилии, Турции, Украинских Карпатах, Крыму, на Северо-Западном Кавказе, возможно в Закавказье, на Памире, в Пакистане, Центральных Гималаях, Лаосе, на Тиморе, Молуккских островах, Новой Зеландии, на Северо-Востоке СССР, в Канаде, США, Колумбии, Перу и Чили (Шевырев, 1990).

В рэте доживали последние тисбитиды, халоритиды, тибетитиды, дистихитиды, клионитиды, клидонитиды, метасибиритиды, гимнитиды, пинакоцератиды, кладисцитиды, арцестиды, мегафиллитиды, уссуритиды и дискофиллитиды. Совершенно неожиданно на этом заключительном этапе развития триасовых амmonoидей появились гетероморфы: рабдоцератиды, хористоцератиды, кохлоцератиды и циклоцельтитиды. Представители всех 33 рэтских родов известны в Тетической области. Ее акватория отличалась максимальным разнообразием амmonoидей и, по-видимому, имели самые благоприятные условия для их существования. В конце триаса воды мелкого эпиконтинентального моря снова покрыли значительную часть Западной Европы, образовав огромный залив Тетиса, который захватил территорию Восточной Франции, ФРГ, Дании, Голландии, Южной Англии и Ирландии. На дне этого рэтского моря жили двусторки, гастроподы, беззамковые брахиоподы, фораминиферы и остракоды. По своему видовому разнообразию они значительно уступали обитателям Тетиса. Полное отсутствие амmonoидей и редкость других стеногалинных форм в рэтском эпиконтинентальном море объясняются его пониженной соленостью (Hallam, El Shaarawy, 1982).

Наиболее заметную группу среди рэтских амmonoидей составляли гетероморфы. Почти все их местонахождения ограничены рамками Тетической области (Wiedman, 1973). Они обнаружены в Восточных Альпах, Западных и Восточных Карпатах, Венгрии, Болгарии, Сицилии, на Памире, Тиморе, Молуккских остро-

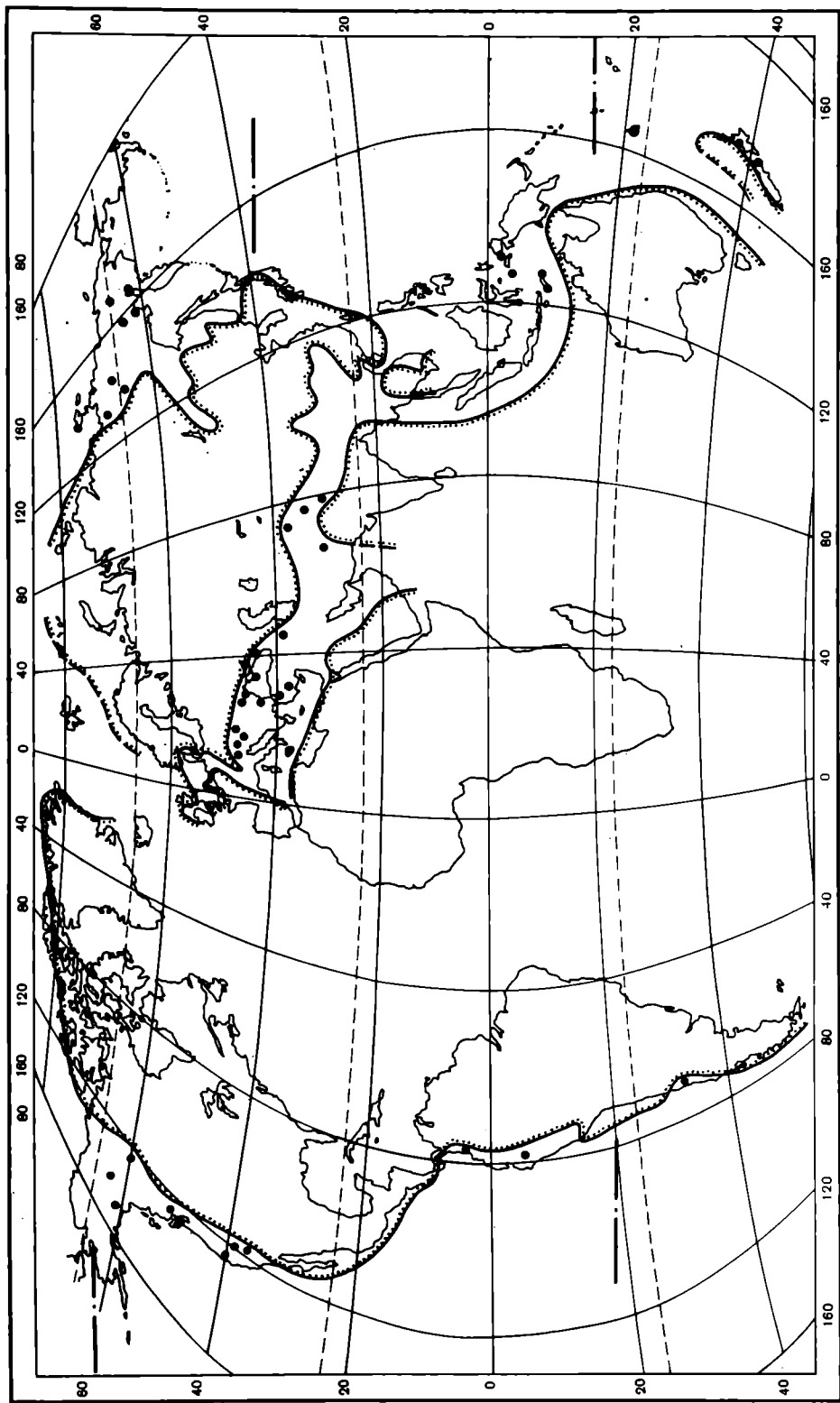


Рис. 10. Географическое распределение рзтских аммоноидей
 Условные обозначения см. рис. 2

вах, в Юконе и Британской Колумбии, Неваде и Калифорнии, Колумбии и Перу (Шевырев, 1990).

Ареал гетероморфных аммоноидей позволяет довольно четко определить границы Тетической области на тихоокеанском побережье Америки, где она простиралась от Аляски до Перу включительно. На западе Тихого океана эта область протягивалась от Японских островов, вероятно, захватывая их южную часть, до Тимора.

В бореальных районах мира находки рэтских аммоноидей чрезвычайно редки. В отложениях этого возраста на огромной территории Северо-Востока СССР собран небольшой комплекс космополитных родов: *Cladiscites*, *Arcestes*, *Placites*, *Megaphyllites*, *Rhacophyllites* и, возможно, *Halorites*. Исключение из этого правила составляет единственное местонахождение на Чукотке, в верховьях Большого Анюя, где наряду с перечисленными родами обнаружены тетические формы, в том числе *Rhabdoceras* (Афицкий, 1965, 1970). На Шпицбергене и арктических островах Канады к рэтскому ярусу относятся слои с *Monotis ochotica*, в которых до сих пор не найдено ни одного аммонита.

В Нотальную область входили Новая Зеландия и Новая Каледония. Здесь вместе с бореальными рэтскими двустворками *Monotis ochotica* встречены космополитные аммоноидеи (*Arcestes*, *Stenarcestes*, *Pinacoceras*). К этой области, вероятно, следует отнести и Чили (Cecioni, Westermann, 1968), где найдены *Arcestes* и *Cladiscites* с бореальными видами двустворок (*Minetrigonia* aff. *otamitensis*, *Otapiiria* cf. *ussuriensis*).

* * *

Таким образом, в триасовом периоде вполне определенно проявляется географическая дифференциация аммоноидей. Выраженная вначале довольно слабо, уже с середины скифского века она становится достаточно отчетливой, причем эта тенденция к пространственному обособлению морских фаун усиливается со временем. Особенно резко проявляются различия между Тетической и Бореальной областями. На протяжении всего триаса акватории Тетической области отличались наибольшим разнообразием аммоноидей. По-видимому, они находились в климатическом поясе, наиболее благоприятном для развития морских фаун. Этот пояс можно сопоставить с тропической и субтропической областями. Бореальные аммоноидеи значительно уступают тетическим в своем таксономическом разнообразии. Особенно бедными они становятся в норийском и рэтском веках.

На протяжении раннего и среднего триаса граница рассматриваемых зоогеографических областей проходила в Восточной Азии между Японией и Сахалином, а в Северной Америке — примерно между США и Канадой, т.е. приблизительно на одной и той же современной географической широте. В карнии граница Бореальной области в Новом Свете сдвинулась к северным берегам Аляски, а на восточном побережье Азии она переместилась начиная с нория в Южную Японию. Таким образом, в позднем триасе Тетическая и Бореальная области приобрели асимметричные очертания. Только со среднего триаса проступают контуры Нотальной области, которая охватывала Новую Зеландию и Новую Каледонию, а в рэте, возможно, включала и Чили. Как и Бореальная область, она характеризуется обедненными фаунистическими комплексами, которые в анизии включают и биполярные фауны.

Четкость этой зоогеографической схемы нарушается присутствием типичных тетических форм в среднем скифе Южной Аляски, верхнем триасе Корякского нагорья и рэте Чукотки. Вероятно, их появление в таких высоких широтах объясняется действием теплых океанских течений. Эти течения могли вызвать и общую асимметрию зоогеографических областей в позднем триасе, хотя делаются попытки истолковать ее и с иных позиций — за счет смещения на север отдельных блоков земной коры (Дагис, 1976; Бычков, Дагис, 1984).

В перми и триасе, очевидно, не было единого центра происхождения и миграции аммоноидей. Самые древние цератиты описаны из роудских отложений Западного Техаса США. Первые отоцератины появились в амарассии Мексики; их основное развитие протекало в позднермских бассейнах Закавказья, Ирана и Южного Китая. Первые саггелератины обнаружены в низах среднего скифа Соляного кряжа, пинакоцератины — в верхнем скифе Албании, мегафиллиитины — в верхнем скифе Китая, филлоцератины — в среднем скифе Южного Приморья. Труднее определить центры происхождения микроцератин, птихитин, цератитин, арцестин и лобитин, поскольку самые древние представители каждого из указанных подотрядов найдены сразу в нескольких районах Земного шара. Тем не менее несомненно, что на всем протяжении триаса основной областью развития аммоноидей оставался Тетис (от Восточных Альп до Юго-Восточного Китая и Тимора), откуда они распространились в другие бассейны мира. Однако наряду с Тетисом в различные эпохи существовали и другие, менее значительные центры происхождения аммоноидей, в которых появлялись эндемичные роды (Захаров, 1977, 1980). Важнейшими из них были Северо-Восток СССР, Запад США и Канада. Зоогеографический анализ опровергает неожиданный вывод австрийских геологов Кристан-Тольман и Тольмана (Kristan-Tollmann, Tollmann, 1982) о том, что родиной тетической фауны в триасе была Британская Колумбия. В лучшем случае эту провинцию Канады можно рассматривать как один из нескольких центров происхождения триасовых аммоноидей.

Широкое географическое распространение цератитов в начале рэта и их быстрое полное вымирание на границе с юрой невольно вызывают мысль о действии каких-то глобальных факторов. Возможно, одним из них было опреснение шельфовых морей, оказавшее губительным для стеногалинных аммоноидей.

ЛИТЕРАТУРА

- Аркелл В. Юрские отложения земного шара М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 801 с.
- Афицкий А.И. Первая находка *Rhabdoceras* на Северо-Востоке СССР // Палеонтол. журн. 1965. N 3. С. 137—138.
- Афицкий А.И. Биостратиграфия триасовых и юрских отложений бассейна реки Большой Ануй. М.: Наука. 1970. 146 с.
- Бурий И.В., Жарникова Н.К. Палеобиогеографическое районирование бассейна Тихого океана в триасовое время // Эволюция органического мира Тихоокеанского пояса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 89—113.
- Бычков Ю.М. Позднетриасовые моллюски хребта Кэнкэрэн (Корякское нагорье) // Двусторчатые и головоногие моллюски мезозоя Северо-Востока СССР. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 5—24.
- Бычков Ю.М., Дагис А.С. Позднетриасовая фауна Корякского нагорья и ее значение для палеогеографических и палеотектонических построений // Стратиграфия, фауна и флора триаса Сибири. М.: Наука, 1984. С. 8—18. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 600).
- Дагис А.С. Триасовые брахиоподы (морфология, система, филогения, стратиграфическое значение и биогеография). Новосибирск: Наука, 1974. 388 с.
- Дагис А.С. Основные черты биогеографии морей триаса // Докл. сов. геологов. XXIV сес. Междунар. геол. конгр.: Палеонтология и мор. геология. М.: Наука, 1976. С. 109—119.
- Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1979. 243 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 447).
- Дагис А.С., Шевырев А.А. Зоогеография триасовых морей // Тр. XXI сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Магадан, 1981. С. 113—119.
- Диц Р., Холден Дж. Распад Пангеи // Новая глобальная тектоника. М.: Мир, 1974. С. 315—329.
- Захаров Ю.Д. Особенности географической дифференциации морских беспозвоночных раннего триаса // Эволюция органического мира Тихоокеанского пояса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 63—88.
- Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Захаров Ю.Д. Центры расселения морских беспозвоночных перми и раннего триаса // Экосистемы в стратиграфии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 81—91.
- Лисицын А.П., Виноградов М.Е. Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражение в составе донных осадков. Образование и распределение биогенных осадков // Изв. АН СССР. Сер. геол., 1982. N 4. С. 5—24.

- Руттен М.Г.* Геология Западной Европы. М.: Мир, 1972. 446 с.
- Фишер А.Г.* Широтные изменения в органическом разнообразии // *Океанология*. 1964. Т. 4, вып. 1. С. 98—111.
- Худoley К.М.* Палеозоогеографические таксоны, их развитие, климатическая зональность и пути миграции мезозойских амmonoидей в Тихом океане // *Тр. XXI сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва*. Магадан, 1981. С. 119—128.
- Хэллеи А.* Юрский период. Л.: Недра, 1978. 272 с.
- Шевырев А.А.* Триасовые амmonoидей. М.: Наука, 1986. 184 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 217).
- Шевырев А.А.* Амmonoидей и хроностратиграфия триаса. М.: Наука, 1990. 156 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 241).
- Bando Y.* On some Lower Triassic ammonoids from Ankilokaza, Madagascar // *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*. C. 1977. Vol. 3, N 2. P. 133—142.
- Bretsky P.W., Lorenz D.M.* Adaptive response to environmental stability: a unifying concept in paleoecology // *Proc. North Paleogeol. Convention*. Lawrence: Allen, 1970. Vol. 1. P. 522—550.
- Cecioni G., Westermann G.E.G.* The Triassic-Jurassic marine transition of coastal central Chile // *Pacif. Geol.* 1968. Vol. 1. P. 41—75.
- Claus H.* Die Kopffüßer des deutschen Muschelkalks. Wittenberg: Ziemsen Verl., 1955. 76 S.
- Diener C.* Die marinen Reiche der Trias-Periode // *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.* 1916. Bd. 92. S. 405—549.
- Fabricius F., Friedrichsen H., Jacobshagen V.* Paläotemperaturen und Paläoklima in Obertrias und Lias der Alpen // *Geol. Rdsch.* 1970. Bd. 59, H. 2. S. 805—826.
- Gordon W.A.* Ammonoid provincialism in space and time // *J. Paleontol.* 1976. Vol. 50, N 3. P. 521—535.
- Hahn L.* The Triassic in Thailand // *Geol. Rdsch.* 1982. Bd. 71, H. 3. S. 1041—1056.
- Hallam A.* Faunal realms and facies in the Jurassic // *Palaeontology*. 1969. Vol. 12, pt 1. P. 1—18.
- Hallam A.* Jurassic bivalve biogeography // *Paleobiology*. 1977. Vol. 3, N 1. P. 58—73.
- Hallam A.* Eustatic cycles in the Jurassic // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1978. Vol. 23, N 1/2. P. 1—32.
- Hallam A., El Shaarawy Z.* Salinity reduction of the end-Triassic sea from the Alpine region into northwestern Europe // *Lethaia*. 1982. Vol. 15. N 2. P. 169—178.
- Hirsch F.* Middle Triassic conodonts from Israel, Southern France and Spain // *Mitt. Ges. geol. Bergbaustud. Innsbruck*. 1972. Bd. 21. S. 811—828.
- Kaltenegger W., Preisinger A., Rögl F.* Paläotemperaturbestimmungen an aragonitschaligen Mollusken aus dem alpinen Mesozoikum // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1971. Vol. 10. N 4. P. 273—285.
- Kristan-Tollmann E., Tollmann A.* Die Entwicklung der Tethystrias und Herkunft ihrer Fauna // *Geol. Rdsch.* 1982. Bd. 71, H. 3. S. 987—1019.
- Kummel B.* Ammonoids of the Late Scythian (Lower Triassic) // *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ.* 1969. Vol. 137, N 3. P. 311—701.
- Kummel B.* Lower Triassic (Scythian) molluscs // *Atlas of palaeobiogeography*. Amsterdam; N.Y.: Elsevier, 1973. P. 225—233.
- Mojsisovics E.* Arktische Triasfaunen // *Mém. Acad. Sci. St.-Petersb. Sér. 7.* 1886. T. 33, N 6. S. 1—159.
- Mojsisovics E.* Beiträge zur Kenntnis der obertriadischen Cephalopoden-Faunen des Himalaya // *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.* 1896. Bd. 63. S. 575—701.
- Pianka E.R.* Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts // *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100. P. 33—46.
- Ross Ch.A.* Paleogeography and provinciality // *Soc. Econ. Paleontol. and Miner. Spec. Publ.* 1974. N 21. P. 1—17.
- Sanders H.L.* Marine benthic diversity: a comparative study // *Amer. Natur.* 1968. Vol. 102. P. 243—282.
- Stehli F.G., McAlester A.L., Helsley C.E.* Taxonomic diversity of Recent bivalves and some implications for geology // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1967. Vol. 78. N 4. P. 455—466.
- Strauch F.* Zur Klimabindung mariner Organismen und ihre geologisch-paläontologische Bedeutung // *Neues J. Geol. Paläontol. Abh.* 1972. Bd. 140. H. 1. S. 82—127.
- Tozer E.T.* Triassic Ammonoidea: geographic and stratigraphic distribution // *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. press, 1981. P. 397—431.
- Wiedmann J.* Upper Triassic heteromorph ammonites // *Atlas of palaeobiogeography*. Amsterdam; N.Y.: Elsevier, 1973. P. 235—249.

Л.А. Догужаева, И.А. Михайлова, Г.К. Кабанов

НЕОБЫЧНЫЕ ДЕЕЗИТЫ (ANCYLOCERATINA) УЛЬЯНОВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ¹

Меловые аммониты СССР хорошо изучены. Особенно это относится к аптским и альбским родам. Раннеаптский род *Deshayesites* установлен (сначала в ранге подрода) свыше 70 лет назад, а его типовой вид *Ammonites deshayesi* Leym. известен свыше 130 лет. Для деезитов характерна мономорфная, полуинволютная раковина, имеющая высокие обороты и четкую скульптуру из главных и промежуточных сигмоидально изогнутых на боках ребер (табл. VII, фиг. 1). Виды этого рода пользуются чрезвычайно широким распространением. На территории СССР они являются основными и наиболее многочисленными компонентами аммонитовых комплексов в нижнемеловых отложениях Кавказа, Казахстана, Туркмении и европейской части СССР.

Казалось, что морфологическое разнообразие рода *Deshayesites* хорошо известно. Конечно, появление новых материалов и пересмотр имеющихся сопровождается описанием новых таксонов. Это естественно. Удивительным является то, что в давно установленной, широко распространенной и хорошо изученной группе обнаружены образцы, имеющие необычную форму раковины. Они происходят из аптских отложений Ульяновского Поволжья (4 экз.) и Мангышлака (1 экз.). У этих экземпляров жилая камера, либо жилая камера и несколько предшествующих ей отклоняются от плоскости симметрии, т.е. переходят к геликоидальной спирали. Подобные деезиты ранее никогда и никем не описывались и не изображались.

Немногочисленные находки деезитов с геликоидальной последней стадией исключительно интересны как с частных, так и с общих позиций. Мы можем высказать лишь предположения о сути процесса, который привел к появлению таких аммоноидей, но желание обратить внимание специалистов на этот неординарный случай представляется нам вполне достаточным, чтобы предложить наши материалы к опубликованию.

МАТЕРИАЛ

Как сказано выше, деезиты с уклоняющейся формой раковины встречены в аптских отложениях Ульяновского Поволжья. В этом районе развита мощная толща глин (около 50 м), примерно в средней части которых содержится линзовидный пласт сидеритового плитняка, местами переходящий в мягкие глины. Этот пласт является хорошим маркирующим горизонтом нижнего апта и в Ульяновской области известен под названием "аптской плиты". Как в самом пласте, так и в отдельных анкерито-сидеритовых конкрециях, встречающихся выше плиты, содержатся мономорфные *Aconeceras* и *Deshayesites* (Кабанов, 1963). Если первые приурочены только к нижним конкрециям, то представители второго рода известны и из вышерасположенных конкреций, в которых преобладают гетероморфные аммониты (*Ancyloceras*, *Crioceras*, *Hamites?*, *Hamulina*). На материале Ульяновского Поволжья для рода *Deshayesites* вверх по разрезу прослеживается увеличение эволютности раковины и ее максимальных размеров (до 250—300 мм), а также заметное уплощение боковых сторон.

Раковины аммонитов непосредственно из глинистой толщи или из "аптской плиты" и раковины из анкерито-сидеритовых конкреций имеют различную сохранность. Первые сплющены в боковом направлении до соприкосновения противоположных сторон. Раковины же, извлеченные из анкерито-сидеритовых конкреций,

¹Статья печатается в порядке обсуждения.

напротив, имеют уникальную сохранность. Они дошли до наших дней с практически не измененным минеральным составом и, по данным И.В. Почтарева (ПИН АН СССР), содержат до 95—99% первичного арагонита. Судя по наличию в конкрециях мелких эмбриональных раковин аммонитов (Догужаева, Кулицкий, 1987) и крупных раковин диаметром около 100 мм, а также аптихов с широким размерным диапазоном (Kulicki et al., 1988), предполагается накопление раковин *in situ*. Этот вывод подтверждает и превосходная сохранность раковин, у которых впервые на отечественном материале были найдены мускульные отпечатки (Догужаева, Кабанов, 1987, 1988); некоторые экземпляры имеют и жилые камеры с сохранившейся апертурой.

Среди многочисленных раковин рода *Deshayesites* из "аптской плиты" (сборы Л.А. Догужаевой и Г.К. Кабанова, 1986 г.) обнаружены четыре асимметричных экземпляра, у которых последний оборот закручен не в плоскости предыдущих оборотов, а по низкой конической спирали (табл. VII, фиг. 2,3). Одна раковина с аналогичной асимметрией была обнаружена в аптских отложениях Мангышлака (сборы Г.К. Кабанова, 1960 г.).

Ранее деэзиты Поволжья упоминались и описывались неоднократно, но во всех известных нам работах речь шла исключительно о мономорфных раковинах.

ОПИСАНИЕ

Пять раковин одинаковой конфигурации с частично или почти полностью сохранившимися жилыми камерами имеют диаметр 58—60 мм. Отклонение от планоspirального типа строения начинается на предпоследнем обороте и резко возрастает по направлению к устью, достигая здесь 50—55°. "Смещение" раковинной трубки происходило как в левую (Табл. VII, фиг. 2), так и в правую сторону

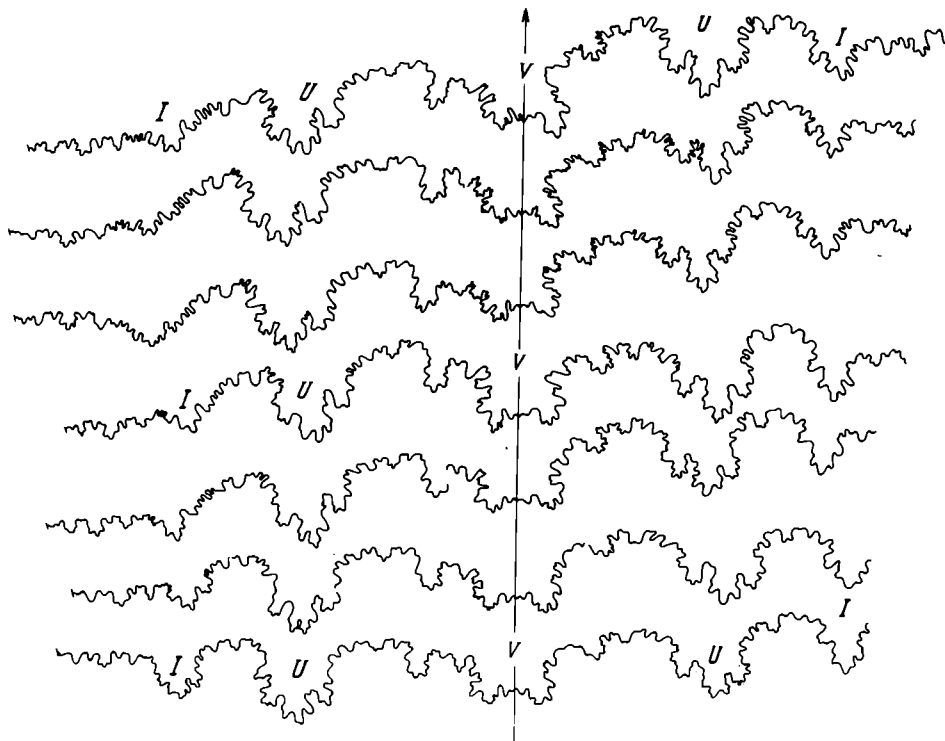


Рис. 1. Асимметрия последних семи лопастных линий в раковине *Deshayesites* sp.; экз. N 3871/90; нижний апт, Ульяновское Поволжье

(табл. VII, фиг. 3). В первом случае левая сторона (при прижизненной ориентировке), а во втором правая приобретали легкую выпуклость, а противоположная — слабую вогнутость. Как результат этого, раковины имеют вид низких колпачков. Сифон занимает вентральное положение, но следует изменению направления оси навивания раковинной трубки с некоторым "опозданием", и у форм, закрученных вправо, он несколько смещен от середины вентральной стороны влево.

На рис. 1 показаны семь последних лопастных линий, зарисованных с экз. № 3871/90. Хорошо прослеживается возрастающая асимметрия линии, чему в немалой степени способствовала разная форма латеральных сторон. Нарушение симметрии в первую очередь затрагивает форму вентральной лопасти и наружного седла. На левой половине рисунка (вогнутая сторона оборота) внутренняя боковая лопасть (совместно с пришовным участком линии) теряет присущие ей очертания, выполаживается и почти редуцируется. Наибольшую устойчивость сохранила только умбиликальная лопасть.

На последнем обороте располагаются жилая камера, длина которой составляет примерно половину оборота, и около 20 предшествующих камер. Описываемые асимметричные раковины не несут следов механических повреждений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее вероятное объяснение причин возникновения раковин уклоняющейся формы, с нашей точки зрения, следует искать в эволюции деезитов, рассматривая таковую на фоне общих эволюционных преобразований подотряда *Ancyloceratina*. К этому подотряду относятся четыре надсемейства: имеющие гетероморфную раковину *Ancylocerataceae* и их производные мономорфные *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae* (Безносов, Михайлова, 1983).

Представление о сворачивании раковин некоторых гетероморфных раннемеловых аммоноидей и возникновении в результате этого процесса мономорф появилось сравнительно недавно. В исключительных случаях, видимо, возможен и повторный возврат к гетероморфности. Думаем, что описанные нами уклоняющиеся деезиты возникли на этом последнем этапе развития надсемейства *Deshayesitaceae*.

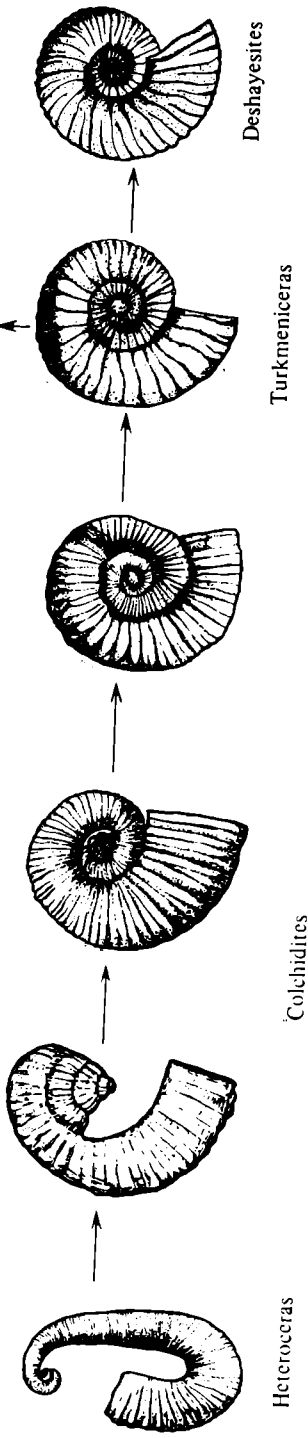
Остановимся подробнее на эволюционных тенденциях подотряда *Ancyloceratina*, так как они далеко выходят за рамки частной проблемы, затрагивая и изменяя наши традиционные представления о закономерностях развития аммоноидей. Гетероморфные аммоноидеи появлялись неоднократно. Естественным и логичным было искать объяснение этому в изменении образа жизни, поисках новых экологических ниш и возникновении от мономорфных предков гетероморфных потомков.

Представление о том, что гетероморфные аммониты непременно являлись заключительными членами вымирающих ветвей, возникших благодаря "неселективным" мутациям, было единственным и, казалось, неизбежным до появления специальных работ, посвященных эволюции меловых гетероморф. Незыблемость этого положения начала оспариваться в связи с детальными онтофилогенетическими исследованиями, проведенными для широко известных и хорошо изученных мономорфных *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae* (Товбина, 1963, 1965; Wiedmann, 1966, 1969; Михайлова, 1970, 1979, 1983; Богданова, 1971, 1979). Первые два подсемейства ограничены аптским веком, а третье надсемейство просуществовало дольше — до раннего альба включительно.

Эволюционный ряд, иллюстрирующий переход от гетероморфных раковин к мономорфным, прослежен наиболее детально у надсемейства *Deshayesitaceae* (рис. 2). Внутри этого надсемейства на протяжении раннего апта происходило замыкание пупковой щели (*Turkmeniceras*), увеличение инволютности раковины (*Deshayesites*) и уплощение брюшной стороны (*Dufrenoya*). В конце раннего апта это надсемейство вымирает.

Достаточно интересным является эволюционный ряд *Douvilleicerataceae*, ведущий

Направление начальных оборотов



ПОЗДНИЙ БАРРЕМ

РАННИЙ АПТ

Рис. 2. Филогенетический ряд, иллюстрирующий переход от гетероморфных Colchidites к мономорфным Deshayesites

начало от гетероморфных *Leptoceras* через *Paraspiticerias*, обладавших умбиликальным зиянием, к мономорфным *Procheloniceras*, далее *Cheloniceras*, *Epicheloniceras*, *Eodouvilleicerias* и *Douvilleicerias*. И первый и второй эволюционный ряд основаны на реальной смене одних форм другими при преемственности ранних стадий развития и едином типе морфогенеза лопастной линии, характеризующего каждое из этих надсемейств.

Таким образом, на фоне общей тенденции неоднократного возникновения гетероморфных аммоноидей от мономорфных (в позднем триасе, в средней юре, на границе юры и мела), на рубеже баррема и апта от гетероморф возникли и чрезвычайно быстро дивергировали мономорфные аммоноидеи, в значительной мере определявшие облик аммонитовых сообществ аптского времени.

К этому выводу названные исследователи пришли на первых порах параллельно и независимо друг от друга. Идея о возможности такого хода развития как противоречащая необратимости эволюции сначала воспринималась с большим трудом. Со временем она обрела много сторонников и на сегодняшний день принята большинством специалистов, занимающихся изучением раннемеловых аммоноидей. Видимо, целесообразно говорить о типичном (мономорфы—гетероморфы) и нетипичном (гетероморфы—мономорфы) развитии. Благодаря первому неоднократно мезозойские гетероморфы появлялись в различных филогенетических ветвях, а благодаря второму — только надсемейства в подотряде *Ancyloceratina*.

Описанные нами экземпляры наводят на мысль о том, что специфика нетипичного хода развития этим не ограничивается. Так, Видман (*Wiedmann*, 1969) высказал предположение о повторном разворачивании раковины в надсемействе *Douvilleicerataceae*, связывая происхождение гетероморфного среднеальбского рода *Astiericeras* с мономорфным раннеальбским *Douvilleicerias*.

В этой связи напрашивается мысль о возможности подобного процесса (переход от гетероморф к мономорфам и возврат к гетероморфам) не только у *Douvilleicerataceae*, но и у *Deshayesitaceae*. В раннем апте (время *Deshayesites deshayesi*) наряду с начинающейся тенденцией к уплощению раковины и обособлению рода *Dufrenoya* проявляется и другая тенденция — отклонение трубки раковины, но только на последнем обороте. Приобретение геликоидальности последнего оборота, скорее всего, обусловлено своеобразием образа жизни, что, видимо, сопряжено с пищевыми факторами. Поэтому ниже обратимся к рассмотрению взглядов на экологию рассматриваемых аммоноидей и близких к ним форм.

Первый в эволюции аммоноидей переход к гетероморфности, имевший место в позднем триасе, Видман объяснил как адаптивное изменение в сторону более придонного образа жизни в связи с повсеместной регрессией моря в это время (*Wiedmann*, 1973). Их же вымирание явилось следствием, как полагает Видман, обширной трансгрессии в ранней юре, когда приспособленные к узкому диапазону условий среды гетероморфы не сумели вновь адаптироваться. По представлениям Видмана, юрские и меловые гетероморфы были бентосными моллюсками (*Wiedmann*, 1969). Существующие взгляды на экологию гетероморфных аммоноидей разнообразны. Полагают, что среди них были, помимо бентосных, нектобентосные, нектонные и планктонные формы (*Друщиц*, 1974; *Kennedy*, *Cobban*, 1976; *Иванов*, 1979; *Ward*, 1979; *Какабадзе*, 1981; *Klinger*, 1981; *Михайлова*, 1982; *Doguzhaeva*, *Mutvei*, 1988).

К.Н. Несис, основываясь на морфофункциональном анализе раковин гетероморфных аммоноидей, высказал предположение о том, что формы с крючковидным изгибом дистальной части раковины были пассивными планктонными животными, питавшимися нанопланктоном и фораминиферами, которых они захватывали с помощью ловчих сетей. Он полагает также, что гетероморфы, обладавшие высокоустойчивым положением в толще воды, малой обтекаемостью и высоким сопротивлением во время движения, были совершенно неспособны к активным горизонтальным

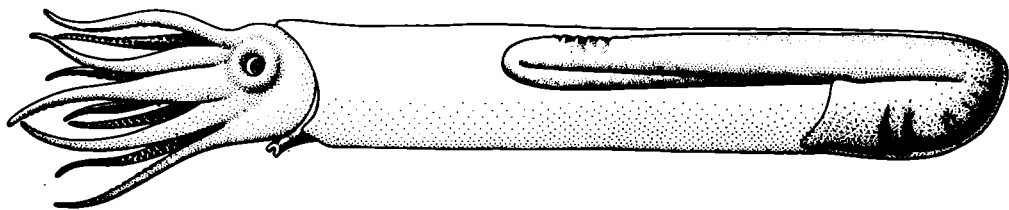


Рис. 3. Реконструкция гетероморфного аммонита *Ptychoceras* с предполагаемым внутренним положением раковины (по: Doguzhaeva, Mutvei, 1988)

перемещениям и, следовательно, не могли быть ни нектонными, ни бентосными (Несис, 1986). Однако эти предположения справедливы лишь частично. Так, благодаря микроструктурным исследованиям стенки раковины аптского гетероморфа *Ptychoceras* и особенно мест прижизненной утраты им начальных частей раковины показано, что у этого аммонита на взрослой стадии весьма вероятным представляется внутреннее положение раковины (рис. 3). Обтекаемость животного с приобретением им внутренней раковины резко увеличивалась, а сопротивление тела при движении резко сокращалось. Гетероморфный аммонит *Ptychoceras*, вероятно, был нектонным моллюском и имел экологическое сходство с белемнитидами. Вполне вероятно, что среди гетероморф, помимо *Ptychoceras*, могли быть и другие роды, имевшие частично или целиком внутреннюю раковину. В связи с этим следует отметить, что В.Н. Шиманский (1954) предполагал наличие у некоторых бактритов раковины, частично или полностью перекрытой мантией, и, как результат этого, возможное экологическое сходство с белемнитеутидами и особенно с белемнитеутидами.

Дезиты, необычные раковины которых были описаны выше, вместе с обычными планоспиральными дезитами и аконечерасами населяли относительно мелкое море, распалгавшееся около 100 млн лет тому назад на территории Ульяновского Поволжья. Глубина этого моря часто менялась и была неустойчивой. Свидетельством этого являются смена глинистых пород песчанистыми прослоями и примесь глауконита в глинистой толще апта.

Формы с планоспиральными раковинами, несущими хорошо развитые мускулы-ретракторы (Догужаева, Кабанов, 1988), вели, вероятно, нектонный образ жизни и обитали в пелагической области. Асимметричные раковины со смещенными на одну из боковых сторон жилыми камерами вряд ли могли принадлежать активно плавающим моллюскам. Логично предположить, что возникновение асимметрии на поздних онтогенетических стадиях отражалось и на изменении образа жизни. Скорее всего, в этот заключительный этап индивидуального развития дезиты с геликоидальной жилой камерой переходили к придонному образу жизни, но сохранили способность к совершенно вертикальным (скорее всего, суточных) миграций. Несомненно изменилось положение животного в пространстве. Дезиты с асимметричными раковинами при жизни, видимо, были ориентированы выпуклой боковой стороной вверх, а вогнутой — вниз и перемещались, скорее всего, "лежа на боку".

Среди аптских аммонитов Ульяновского Поволжья асимметрия лопастной линии, описанная выше у аномальных дезитов, изредка встречается также и у нормальных мономорфных родов *Aconeceras* (Кабанов, 1952) и *Deshayesites*. Во всех случаях она сопровождается смещением сифона из медиальной плоскости вправо или влево на меньших участках раковины. Во всех наблюдаемых случаях асимметрия в основном затрагивала строение вентральной лопасти и рассеченность лопастей и седел при сохранении общей формы лопастной линии. Эпизодическое смещение сифона у аптских аммонитов Ульяновского Поволжья,

возможно, было связано с их обитанием в неритовой зоне с активным гидродинамическим режимом. Это могло вызвать нарушение нормального положения тела во время перемещения его в связи с ростом моллюска по раковинной трубке и прикрепления септальной мускулатуры при возведении очередной септы и камеры. Подобное объяснение было недавно высказано Хенгсбахом (Hengsbach, 1986 а, б). Кроме этой причины, по его мнению, асимметрию лопастной линии могли вызвать колебания сифона, т.е. его отклонения в ту или иную сторону от медиальной плоскости в связи с поселением в сифоне паразитирующих организмов. Случаи массовой встречаемости раковин со сходной асимметрией лопастной линии, например у *Anahoplites* и *Platylenticeras*, цитируемый автор объясняет особенностями конструктивной морфологии их раковин (Hengsbach, 1986а).

Возникновение необычных раковин *Deshayesites*, о которых шла речь, по-видимому, связано с их обитанием в бассейне с меняющимися глубинами. Эти асимметричные раковины как бы предвосхищали массовое появление гетероморф в конце раннего апта Ульяновского Поволжья. Известно, что в отложениях, сформированных в условиях меняющихся глубин, чаще встречаются раковины аммонитов с отклонениями от симметрии (Bayer, 1977). Не исключено также, что в результате гетероморфного происхождения деезитов сохранилась норма реакции, позволившая им в определенных условиях "воссоздать" некоторую гетероморфность на поздних онтогенетических стадиях развития.

Таким образом, мы считаем, что необычные раковины деезитов есть результат эволюционного процесса этой группы.

ЛИТЕРАТУРА

- Безносов Н.В., Михайлова И.А. Эволюция юрско-меловых аммоноидей // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269, № 3. С. 733—737.
- Богданова Т.Н. Новые барремские аммониты Западной Туркмении // Палеонтол. журн. 1971. № 3. С. 60—71.
- Богданова Т.Н. Аммониты семейства *Deshayesitidae* Туркмении // Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л.: Наука, 1979. С. 152—169. (Тр. XIX сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва).
- Догужаева Л.А., Кабанов Г.К. Мускульные отпечатки и предполагаемый образ жизни аптского аммонита *Aconeceras* // Моллюски: Результаты и перспективы их исследований. Л.: Наука, 1987. С. 212—214.
- Догужаева Л.А., Кабанов Г.К. Мускульные отпечатки аммоноидей // Докл. АН СССР. 1988. Т. 301, № 1. С. 210—212.
- Догужаева Л.А. Кулицкий Ц. Ранняя биоминерализация у аммонита *Aconeceras* // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии: Тез. докл. XIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1987. С. 22—23.
- Друици В.В. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1974. 528 с.
- Иванов А.Н. О планктонном образе жизни мезозойских аммонитов // Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л.: Наука, 1979. С. 127—136.
- Кабанов К.А. О некоторых особенностях строения лопастной линии у аммонитов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1952. Т. 27, вып. 3. С. 92.
- Кабанов К.А. Геологическое строение: мезозой // Природа Ульяновской области. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1963. С. 16—35.
- Какабадзе М.В. Анцилоцератиды юга СССР и их стратиграфическое значение. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 220 с.
- Михайлова И.А. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* (к границе баррема и апта) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1970. С. 107—113.
- Михайлова И.А. Эволюция аптских аммоноидей // Палеонтол. журн. 1979. № 3. С. 3—11.
- Михайлова И.А. Соотношение онтогенеза и филогенеза на примере меловых аммоноидей // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ. 1982. С. 125—148.
- Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Несис К.Н. О питании и причинах вымирания некоторых гетероморфных аммонитов // Палеонтол. журн. 1986. № 1. С. 8—15.
- Товбина С.З. О верхнебарремских аммонитах Туркмении // Тр. ВСЕГЕИ. 1963. Т. 109. С. 98—113.
- Товбина С.З. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites* // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 40—48.
- Шиманский В.Н. Прямые наутилоидеи и бахритойдеи саумарского и артинского ярусов Южного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 44).
- Bayer U. Cephalopoden—Septen. T. 2. Regelmechanismen im Gehäuse- und Septenbau der Ammoniten // Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1977. Bd. 155, H. 2. S. 162—215.

- Doguzhaeva L., Mutvei H.* Ptychoceras — a heteromorphic lycoceratid with truncated shell and modified ultrastructure (Mollusca: Ammonoidea) // *Palaeontographica. Abt. A.* 1989. Bd 208, Lfg 4/6. S. 91—121.
- Hengsbach R.* Zur Kenntniss der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten // *Senckenberg. lethaea.* 1986a. Bd. 67, H. 1/4. S. 119—149.
- Hengsbach R.* Ontogenetische Auftreten und Entwicklung der Sutur-Asymmetrie bei einigen Psilocerataceae (Ammonoidea; Jura) // *Ibid.* 1986b. Bd. 67, H. 1/4. S. 323—330.
- Kennedy W.J., Cobban W.A.* Aspects of ammonite biology, biogeography and biostratigraphy // *Spec. Pap. Palaeontol.* 1976. Vol. 17. P. 1—84.
- Klinger H.C.* Speculations on buoyancy control and ecology of some heteromorph ammonites // *The Ammonoidea. L.; N. Y.: Acad. press,* 1981. P. 337—355.
- Kulicki C., Doguzhaeva L., Kabanov G.* Nautilus — like jaw elements of a juvenile ammonite // *Cephalopods — present and past.* Stuttgart: Schweizerbart, 1988. P. 679—686.
- Ward P.* Functional morphology of Cretaceous helically-coiled ammonite shells // *Paleobiology.* 1979. Vol. 5, № 4. P. 415—422.
- Wiedmann J.* Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick // *Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1966. Bd. 127, H. 1. S. 13—81.
- Wiedmann J.* The heteromorphs and ammonoid extinction // *Biol. Rev.* 1969. Vol. 44, № 4. P. 563—602.
- Wiedmann J.* Upper Triassic heteromorph ammonites // *Atlas of Palaeobiogeography.* Amsterdam; N. Y.: Elsevier, 1973. P. 235—249.

УДК 564.53:551.762

И.С. Барсков

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ СИФОНА ПОЗДНЕЮРСКОГО АММОНИТА VIRGATITES VIRGATUS (BUCH)

В.В. Друшиц с соавторами (1981, 1982) описали внутренние структуры сифона, сохранившиеся у одного экземпляра аммонита *Virgatites virgatus* из верхневолжских отложений Москвы. Авторами была проведена только самая общая интерпретация обнаруженных структур как внутрисифонных кровеносных сосудов, которые сравнивались с кровеносными сосудами современного наутилуса. Невысокое качество иллюстраций было, по-видимому, одной из причин того, что некоторые детали строения ускользнули от внимания исследователей, а сами эти сообщения в дальнейшем не обсуждались. Вместе с тем уникальная сохранность этого образца заслуживает детального изучения и обсуждения, так как по уже приведенным в указанных работах данным было очевидно, что внутреннее строение сифона изученного аммонита отличается от строения сифона современного наутилуса рядом принципиальных особенностей, что может иметь важное значение для классификации головоногих моллюсков.

В настоящей статье излагаются результаты переизучения экземпляра *V. virgatus*, предварительно описанного в упомянутых выше работах, детализировано строение отмеченных ранее и вновь обнаруженных структур сифона, дана их новая интерпретация.

Образец происходит из отложений верхнего подъяруса волжского яруса, которые обнажались на правом берегу р. Москвы на Ленинских горах. В настоящее время этого местонахождения не существует, так как берега реки закрыты набережной. Образец представляет собой раковину, расколотую поперек оборотов. Протоконх и первые 2—2,5 оборота не заполнены породой. Перегородки и внутренние слои раковины не сохранили первичного карбонатного состава и первичной структуры. Они представлены слоями фосфатного материала тонкосферулитовой структуры, которые сформировались на поверхности органических мембран, выстилавших внутреннюю поверхность стенки раковины и перегородки. Первичный карбонат перегородок и стенки раковины в большинстве случаев выщелочен.

Первично-органические элементы (оболочка соединительных колец сифона и

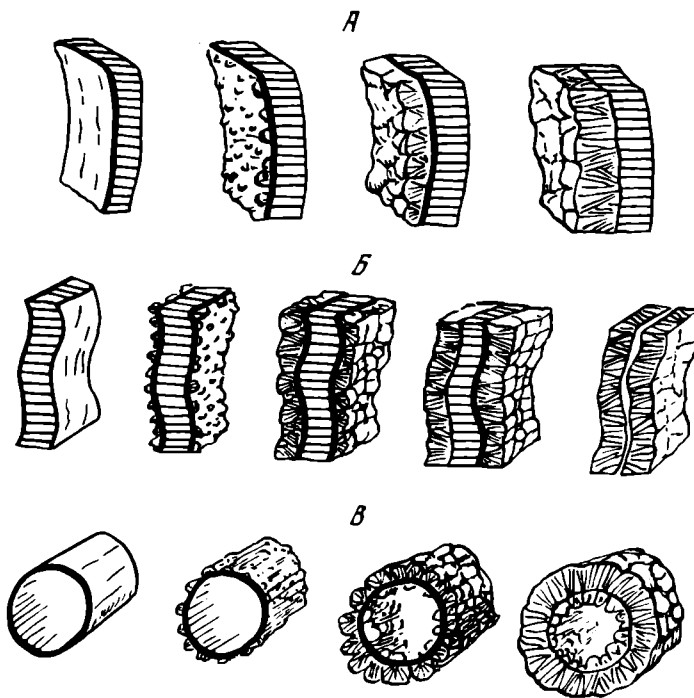


Рис. 1. Схема фосфатизации органических элементов раковины

А — стенка раковины; сферулиты фосфата образуются на поверхности мембраны, выстилающей стенку раковины. Сливаясь, они образуют вторичный дополнительный слой на стенке, не замещающий карбонатные слои; *Б* — карбонатная перегородка, выстланная с двух сторон органическими мембранами; на них образуются фосфатные сферулиты, которые, сливаясь, образуют дополнительные слои на перегородке. Часто первичный карбонат перегородки может быть выщелочен, и образуется "сэндвич" — фосфатный слепок перегородки; *В* — органическая оболочка (мембрана внутри камер, стенка внутрисифонного сосуда); фосфатные сферулиты образуются с двух сторон органической оболочки; оболочка может быть полностью разрушена, и остается только двусторонняя инкрустация. Черное — органическая оболочка, штриховка — карбонат, белое — фосфат

структуры внутри сифона) сохранили свою форму также благодаря тому, что на их поверхности происходило образование фосфатного минерала в виде отдельных сферулитов, которые сливались, образуя сплошной "футляр". Механизм этого процесса схематически показан на рис. 1. Процесс фосфатной минерализации на органических мембранах происходил, по-видимому, очень быстро, до того как органическое вещество было разрушено. Последующие диагенетические процессы могли приводить и к выщелачиванию первичного карбоната раковины, к элиминации органического вещества мембран, в некоторых случаях к заполнению пустот вторичным диагенетическим кальцитом. Фосфат, инкрустировавший с одной или двух сторон элементы, состоявшие первично из органического вещества, устойчив в процессах дальнейшей фоссилизации.

Поперечный скол на одной половине образца проходит через протоконх (табл. VIII, фиг. 1), на второй половине сохранилась часть второго оборота раковины с пятью пустыми камерами (табл. IX, фиг. 2). Внутри полости протоконха выступает цекум в виде полусферического выпячивания и просифон, выраженный как две раздельно отходящие от вершинной части цекума трубочки, которые затем сближаются (табл. VIII, фиг. 1; табл. X, фиг. 1). Остатки внутренних структур сифона сохранились внутри оболочки сифона на половине первого оборота, в перегородочном отверстии первого и на половине второго оборота, а также

прослеживаются в пяти камерах второго оборота раковины на другой половине образца. Здесь оболочка сифона не сохранилась.

Наиболее полно эти структуры наблюдаются в перегородочном отверстии в конце первого оборота (табл. VIII, фиг. 2). Диаметр перегородочного отверстия составляет 120 мкм, и в нем располагаются расколотые поперечно шесть трубочек. Каждая из них в поперечном срезе сложена двумя слоями фосфатного материала, представленными слившимися сферулитами, имеющими на поперечном сколе вид клиновидных, сходящихся к середине призматических кристаллов (табл. X, фиг. 6). Разделение внешнего и внутреннего слоев обусловлено тем, что от этого участка происходило образование вторичных фосфатных кристаллов. Раздел между слоями, который в настоящее время представлен обычно щелью, отражает существование здесь органической оболочки, на которой и происходило формирование кристаллов, разраставшихся в обе стороны от нее. Таким образом, диаметр первичного органического элемента (трубки, сосуда?) соответствует разделу между слоями. Диаметр, измеренный по наружному слою, отражает не первичный диаметр, а то, насколько сильно развит снаружи вторичный фосфатный материал. Поэтому толщина внутреннего и внешнего слоев у различных элементов различается. Слои могут быть развиты примерно одинаково, как в верхнем и правом элементе, или внутренний слой может быть значительно тоньше, как в нижнем и левых элементах (табл. VIII, фиг. 2; рис. 2). В некоторых случаях внутренний слой представлен отдельными сферулитами (табл. X, фиг. 6).

Такая трактовка позволяет обоснованно подойти к измерению первичного диаметра сохранившихся трубчатых элементов в сифоне и существенно уточнить размерные данные, приведенные в работах В.В. Друщица и др. Авторами указывается, что диаметр сохранившегося внутреннего канала каждого сосуда составляет 0,3 его диаметра (Друщиц, Догужаева, 1981), но, как хорошо видно (табл. VIII, фиг. 2; рис. 2), диаметр внутреннего канала зависит от того, насколько развит внутренний слой; так, у левого сосуда, где внутренний слой очень тонок, он в 3 раза шире, чем у правого, где этот слой хорошо оформлен. В этой же работе указывается, что "внутри сифона сохранились остатки шести сосудов: четырех крупных и двух поменьше" (Там же, с. 177). Не ясно, каким образом проводились измерения и каким сосудам, изображенным как маленькие на рис. 59, соответствуют сосуды на фотографии (Там же, табл. 22, фиг. 1е). Если придерживаться приведенной выше трактовки измерения первичного диаметра сосудов по разделу внешнего и внутреннего слоев (см. рис. 2), то получаются иные результаты. Действительно, здесь имеются две группы трубчатых образований. Три верхних (дорсальных по отношению к ориентировке раковины) имеют диаметр в 30—31 мкм, три нижних (вентральных) — 14—15 мкм, т.е. вдвое тоньше. Все аналогичные образования, которые сохранились в других частях раковины, также имеют диаметр либо одного, либо другого размера. Так, на втором обороте, где сохранилось только две трубочки, одна из них широкая (табл. X, фиг. 2 справа, фиг. 3 слева), другая — узкая. Через камеры второго оборота проходит только одна дорсальная широкая трубка (табл. IX, фиг. 2). Можно с полной уверенностью говорить, что это та же самая дорсальная трубка, которая наблюдается в перегородочном отверстии на первом обороте (табл. VIII, фиг. 2 вверх).

Детальное изучение образца позволило обнаружить внутренние структуры в сифоне между перегородками на середине первого оборота (табл. IX, фиг. 1; рис. 3), что не было отмечено ранее. Здесь сохранились оболочка сифона, остатки отходящих от него наружу мембран (двух вентральных и одной дорсальной) и внутренние трубчатые образования, аналогичные вышеописанным (однако их количество иное, и это, по-видимому, нельзя объяснить неполной сохранностью).

Оболочка сифона сохранилась благодаря тому же процессу формирования на обеих сторонах первично органического материала фосфатных кристаллов и также является двухслойным образованием. Здесь тоже прослеживается срединная линия,

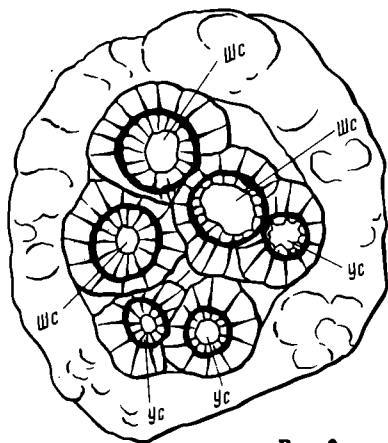


Рис. 2

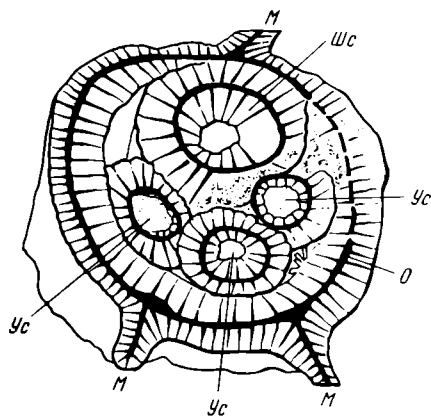


Рис. 3

Рис. 2. Строение сифона *Virgatites virgatus* (Buch) в перегородочном отверстии в конце первого оборота (см. табл. VIII, фиг. 2)

Шс — широкий сосуд, Ус — узкий сосуд

Рис. 3. Строение сифона *Virgatites virgatus* (Buch) на половине первого оборота (см. табл. IX, фиг. 1)

М — сифонная мембрана, О — оболочка сифона, Шс — широкий сосуд, Ус — узкий сосуд

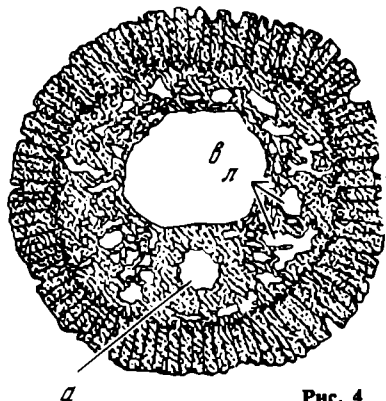


Рис. 4

Рис. 4. Строение сифона наutilus

а — артерия, в — венозная протока, л — лакуны (по: Stenzel, 1964)

от которой нарастали вторичные кристаллы и которая отвечает первичной органической оболочке. Аналогичным образом происходила фосфатизация и сифонных мембран (см. рис. 3).

Внутри сифонной оболочки сохранились четыре трубчатых образования. Характер их сохранности такой же, как и в перегородочном отверстии в конце первого оборота. По аналогии с последними можно говорить о присутствии одной широкой дорсальной и трех вентрально от нее расположенных узких трубочек, т.е. "не хватает" двух дорсальных широких сосудов. Это различие можно было бы объяснить неполной сохранностью внутренних структур на половине первого оборота, т.е. разрушением части сосудов перед тем, как начался процесс фосфатизации, способствовавший сохранению не разрушившихся элементов. Однако, судя по тому, что сохранившиеся элементы имеют те же размеры и расположение, что и в конце первого оборота, внутри оболочки сифона просто не остается места для еще двух крупных трубочек. Из этого можно сделать вывод о том, что и первично на этом участке сифона они отсутствовали. Это означает, что на протяжении первого оборота число крупных трубчатых образований в сифоне увеличилось от одного до трех, а общее количество — от четырех до шести.

Важно отметить, что на протяжении первого и второго оборотов, несмотря на увеличение диаметра сифона, сохранившиеся трубочки сохраняют свои размеры. К сожалению, из-за неполной сохранности мы не можем сказать с достоверностью, возрастает ли их число по мере возрастания диаметра сифона или остается постоянным (но не менее шести).

Заслуживает внимания строение сохранившейся в протоконхе части просифона.

Как видно (табл. X, фиг. 1), просифон представляет собой два трубчатых образования, отходящие от вершины цекума на небольшом расстоянии друг от друга и на протяжении около 100 мкм сливающиеся. По своему диаметру они соответствуют трубочкам, присутствующим в сифоне. Более того, отчетливо видно, что одна трубочка просифона широкая, другая — узкая, что соответствует отмеченному выше различию в размерах структур внутри сифона.

Интерпретируя обнаруженные структуры, Друщиц с соавторами опирались на строение мягких внутренних тканей сифона наутилуса. Они ограничились следующими замечаниями: "...можно предположить, что обнаруженные обызвествленные трубки внутри сифона представляют собой кровеносные сосуды — артериальный, венозный и целомический" (Друщиц и др., 1982, с. 52); "...у аммонитов обособлены шесть сосудов, один из которых, безусловно, принадлежал сифонной артерии, второй венозному сосуду, по третьему, вероятно, проходила целомическая жидкость, остальные три также были связаны с кровеносной системой" (Друщиц, Догужаева, 1981, с. 177). Полученные данные позволяют согласиться с тем, что сохранившиеся трубки внутри сифона первично действительно представляли собой кровеносные сосуды, и существенно дополнить интерпретацию. С достаточными основаниями можно говорить о том, что внутри сифона у аммонита имелось две системы сосудов (одна из трех узких, другая из трех вдвое более широких), соответствующих двум ветвям кровеносной системы, проходившей в сифоне аммонитов: артериальной — первая и венозной — вторая. Это следует не только из общих соображений (артериальная ветвь обеспечивается активным нагнетанием крови, венозная кровь может транспортироваться, как у наутилуса, "самотечком"), но и из анатомической аналогии с сифоном наутилуса, где артериальная система располагается вентрально, а венозная — дорсально. Нет никакой необходимости помещать в какие-либо из этих сосудов целомическую жидкость, так как она может циркулировать сквозь ткани.

Из такой интерпретации строения кровеносной системы аммонита следуют весьма существенные общие выводы. В сифоне наутилуса венозная ветвь кровеносной системы представлена широкой (более 1/3 ширины сифона) продольной протокой, в которую впадают лакуны, располагающиеся в соединительной ткани (рис. 4). Ни основная вена, ни лакуны не имеют собственных эпителиальных оболочек и не являются сосудами. По-видимому, при фоссилизации того типа, который характерен для описанных структур внутри сифона аммонита, эти структуры, не имевшие плотной оболочки, не могли бы сохраниться. В описываемом случае оба типа продольных каналов имеют одинаковую степень сохранности. Из этого должно следовать признание того, что у аммонитов и артериальная, и венозная ветви кровеносной системы сифона были представлены сосудами с достаточно плотными собственными стенками. Если так, то это означает кардинальные различия в анатомии наутилид и аммонитид, свидетельствующие о существенно большей продвинутости аммонитид по некоторым физиологическим и анатомическим показателям. Это может служить еще одним доводом в пользу того, что аммониты, обладавшие наружной раковиной, по своей организации стоят ближе к двужаберным внутреннераковинным современным цефалоподам (кровеносная система которых почти замкнутая) (Stenzel, 1964), чем к четырехжаберным наружнораковинным наутилидам.

Полученные данные позволяют также сделать вывод о том, что на протяжении первого оборота аммонита происходило совершенствование кровеносной системы сифона, выражавшееся в увеличении числа венозных сосудов. Кроме того, отчетливое морфологическое тождество между сосудами, сохранившимися внутри сифона, и просифоном позволяет полагать, что просифон в протоконхе, как и сифон в камерах, выполнял гидростатическую функцию, хотя по этому поводу имелись различные мнения.

ЛИТЕРАТУРА

- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ, 1981. 240 с.
- Друщиц В.В., Месежников М.С., Алексеев С.Н.* Особенности строения сифонной системы у волжских аммонитов // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С. 49—57.
- Stenzel H.V.* Living Nautilus // Treatise on invertebrate paleontology. Pt K Mollusca 3. Lawrence: Univ. Kansas press, 1964. P. 59—93.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

Фиг. 1, 2. Прижизненные залеченные повреждения

1 — *Kostoclymenia* sp.; экз. N 3871/46 (X5); на восстановленном участке имеются кольца роста, которые в 2—3 раза шире остальных и имеют янкую ориентировку; это, во-первых, свидетельствует о порционном (аккреционном), как и в нормальных условиях, образовании стенки, во-вторых, о более высокой скорости секреции во время реставрации и, в-третьих, об изменении ориентировки секретирующего отдела эпителия по отношению к раковине; Северный Урал; фамен

2 — *Nodosohoplites* sp.; экз. N 3871/47 (X3); на восстановленном участке отсутствует ребристость, лишь слева в конце "заплаты" имеется ребро, не отличающееся от обычной скульптуры этого вида; Северо-Западный Кавказ; апт

Фиг. 3, 4. Раковина с жилыми камерами в медиальном сечении

3 — *Proarcestes* sp.; экз. N 3871/76 (X5); пропорции жилой камеры свидетельствуют о длинном червеобразном теле этого аммонита, последняя (перед жилой) камера короче предыдущих, что, возможно, связано с замедлением роста на геронтических стадиях развития; Северо-Западный Кавказ; анизий

4 — *Elatmites mutatus*; экз. N 3871/89 (X1,3); судя по длине жилой камеры, тело этого аммонита было сравнительно коротким, последняя камера укороченная, что говорит о замедлении роста на геронтической стадии; Рязанская обл.; келловей

Таблица II

Фиг. 1. *Paratooegoceras definitum* sp. nov.; голотип N 1336/135; 1a — латеральная сторона, вентральная справа (X0,94), 1б — дорсовентральное сечение (X1,54), 1в — поверхность эписпиральных камерных отложений (X2,5), 1г — дорсовентральное сечение сифона (X4,5); Южное Закавказье, ущелье Пайдадара, правый борт р. Арпа у с. Данзих; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*

Фиг. 2. *Paratooegoceras insigne* sp. nov.; голотип N 1336/138; 2a — дорсовентральное сечение фрагмента (X1,5), 2б — с перегородки (X1), 2в — дорсовентральное сечение сифона (X3,5); Южное Закавказье, правобережье р. Арпа ниже с. Данзих; фаменский ярус, нижнефаменский подъярус, зона *Mesoplica meisteri*

Фиг. 3. *Agraoceras ? opertum* sp. nov.; голотип N 1336/131; 3a — латеральная сторона, 3б — дорсовентральное сечение (X1,5), 3в — дорсовентральное сечение сифона (X4); Южное Закавказье, правый берег р. Арпа у с. Данзих; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*

Таблица III

Фиг. 1. *Agraoceras patens* sp. nov.; голотип N 1336/139; 1a — дорсальная сторона, 1б — латеральная сторона, вентральная справа (X0,7), 1в — с перегородки (X1), 1г—1е — дорсовентральное сечение (X1,5) (1г — срез с противоположной стороны), 1ж — продольное сечение сифона (X2,8), 1з — сечение сифона адапикальной части фрагмента (X4,5); Южное Закавказье, правый берег р. Арпа в 1,2 км к юго-востоку от скалы Теджааймат; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*

Фиг. 2. *Agraoceras vagum* sp. nov.; голотип N 1336/130; дорсовентральное сечение (X1,5); Южное Закавказье, левый берег р. Арпа у с. Данзих; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*

Фиг. 3. *Agraoceras adeptum* sp. nov.; голотип N 1336/132; 3a — дорсовентральное сечение, 3б — латеральная сторона, вентральная справа (X1,5), 3в — дорсовентральное сечение сифона (X5,5); Южное Закавказье, юго-западный отрог горы Кабяжал, правый берег р. Арпа; фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, зона *Euchondrospirifer ghorensis* — *Cyrtospirifer pamiricus*

Таблица IV

Размеры во всех случаях натуральные

- Фиг. 1. *Lyrogoniatites tener* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 4006/615; Южный остров, губа Грибовая; генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 2,3. *Quasicravenoceras costatum* Ruzh. et Bogosl.
 2 — экз. N 4279/2111
 3 — экз. N 4279/2400; о-в Берха; генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 4. *Quasicravenoceras librovitchi* sp. nov.; голотип N 4279/1967; о-в Берха; генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 5, 6. *Cravenoceras arcticum* Librovitch
 5 — экз. N 4006/629
 6 — экз. N 4006/620; Южный остров, губа Грибовая; генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 7, 8. *Cravenoceras petrenkoi* Librovitch
 7 — экз. N 4279/1141
 8 — экз. 4279/1411; о-в Берха, генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*

Таблица V

- Фиг. 1. *Kardailites pulcher* sp. nov.; голотип N 4279/2363 (X2); п-ов Литке, р. Великая; генозона *Fayettevillea* — *Delepinoceras*
 Фиг. 2—4. *Fayettevillea densistriata* sp. nov.
 2 — голотип N 4279/2132 (X1,5)
 3 — экз. N 4279/2135 (X4)
 4 — экз. N 4279/2134 (X1,5); о-в Берха; генозона *Fayettevillea* — *Delepinoceras*
 Фиг. 5—7. *Fayettevillea minuscula* sp. nov.
 5 — голотип 4279/2115 (X1,5)
 6 — экз. N 4279/2120 (X2,2)
 7 — экз. N 4279/2117 (X2,2); о-в Берха; генозона *Fayettevillea* — *Delepinoceras*
 Фиг. 8. *Neoglyphioceras gorbovense* sp. nov.; голотип N 4279/200 (X2); о-в Малый Заячий; генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*.
 Фиг. 9, 10. *Neoglyphioceras latum* sp. nov.
 9 — экз. N 4006/603 (X2)
 10 — голотип N 4006/602 (X2); Южный остров, руч. Посудный; генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*.
 Фиг. 11. *Lusitanites subcircularis* (Miller); экз. N 4006/606 (X1,5); Южный остров, руч. Посудный; генозона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*.

Таблица VI

- Фиг. 1. *Vactrites* sp.1; экз. N 442/11349 (X15); Актюбинская обл., р. Табантал; сакмарский ярус, асельский подъярус
 Фиг. 2. *Vactrites* 2; экз. N 442/10101 (X15); 2a — камерная часть ядра, 2б — протоконх; р. Сим, г. Сим; сакмарский ярус, тастубский горизонт
 Фиг. 3. *Hemibactrites* sp., экз. N 442/3527 (X12); Актюбинская обл., р. Актасты; артинский ярус
 Фиг. 4. Gen. et sp. indet.; экз. N 442/10191 (X15); 4a — с вентральной стороны, 4б — с латеральной стороны; р. Сим, г. Сим; сакмарский ярус, тастубский горизонт
 Фиг. 5. *Stenobactrites* sp.; экз. N 1513/143 (X2); р. Домбар, Домбарские холмы; карбон, нижний намюр
 Фиг. 6. *Hemibactrites primus* Shim.; экз. N 442/12453 (X13); Актюбинская обл., овраг Ултуган-сай; артинский ярус
 Фиг. 7. Gen. et sp. indet.; экз. N 1626/30 (X1,5); 7a — с вентральной стороны, 7б — с латеральной стороны; Орулганский хребет, р. Илья-Артыча; средний или верхний карбон

Таблица VII

Размеры во всех случаях натуральные

- Фиг. 1. *Deshayesites deshayesi* Leum.; экз. N 3871/75, нормально завитая раковина; 1a — сбоку, 1б — с вентральной стороны; Ульяновское Поволжье; апт
 Фиг. 2. *Deshayesites* sp.; экз. N 3871/86, левозавитая раковина; 2a — сбоку, 2б — со стороны устья, 2в — с вентральной стороны в области жилой камеры; местонахождение и возраст те же
 Фиг. 3. *Deshayesites* sp.; экз. N 3871/87, правозавитая раковина; 3a — сбоку, 3б — со стороны устья, 3в — с вентральной стороны в области жилой камеры; местонахождение и возраст те же

Таблица VIII

- Фиг. 1, 2. *Virgatites virgatus* (Buch); МГУ, экз. N 78/253
 1 — поперечный раскол раковины, видны протоконх с цекумом справа (1), сифон на половине обо-

рота (2, см. также табл. IX, фиг. 1), перегородочное отверстие в конце первого оборота, с сохранившимися внутренними структурами (3, см. также фиг. 2), перегородочное отверстие на половине второго оборота, с сохранившимися внутренними структурами (4, см. также табл. X, фиг. 2)

2 — перегородочное отверстие в конце первого оборота, вентральная сторона внизу (см. рис. 3), видно шесть трубчатых образований (объяснение в тексте)

Таблица IX

Фиг. 1, 2. *Virgatites virgatus* (Buch); МГУ, экз. N 78/253

1 — скол сифона на половине первого оборота, видны оболочка сифона, остатки четырех внутрисифонных трубчатых образований и прикрепительные мембраны — две вентральные (внизу) и дорсальная (вверху);

2 — тот же образец, вторая половина; скол второго оборота, видны пять камер, через перегородочные отверстия проходят трубчатые образования (см. также табл. X, фиг. 3—6)

Таблица X

Фиг. 1—6. *Virgatites virgatus* (Buch); МГУ, экз. N 78/253

1 — цекум и просифон; хорошо видно, что просифон представлен двумя трубочками, которые по своей размерности соответствуют трубчатым образованиям внутри сифона

2 — трубчатые образования в сифоне на половине второго оборота

3 — трубчатые образования в перегородочном отверстии на втором обороте, те же самые, что и на фиг. 2; слева широкая дорсальная трубка, справа узкая

4 — дорсальная внутрисифонная трубка, проходящая через камеры

5 — узкая трубка, та же, что на фиг. 3 справа при большем увеличении

6 — деталь той же трубки, хорошо видны срединная минерализованная оболочка и вторичные фосфатные слои: толстый наружный из слившихся сферулитов и тонкий внутренний с дискретными сферулитами

- Друщиз В.В., Шиманский В.Н.* Основные вопросы систематики наружно-раковинных головоногих // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1982. Т. 57, вып. 6. С. 94—107.
- Шиманский В.Н.* Прямые наутилоидеи и бактритоидеи сахмарского и артинского ярусов Южного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 44).
- Шиманский В.Н.* О протоконхе бактритоидей // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122, № 4. С. 702—705.
- Шиманский В.Н.* *Bactritoidea* // Основы палеонтологии. Моллюски. Головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 229—242.
- Шиманский В.Н.* Каменноугольные *Orthoceratida*, *Oncoceratida*, *Actinoceratida*, *Bactritida*. М.: Наука, 1968. 151 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 117).
- Шиманский В.Н., Кабанов Г.К.* Некоторые актуальные вопросы изучения ископаемых головоногих моллюсков // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 5—18.
- Bandel K., Reitner J.* Coleoids from the Lower Devonian black slate ("Hunsrück Schifer") of the Hunsrück (West Germany) // N.Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1983. Bd. 165, N 3. S. 397—417.
- Erben H.K.* *Bactritoidea* // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. K. Mollusca. 3. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas pres., 1964. P. 491—505.
- Mapes R.H.* Carboniferous and Permian *Bactritoidea* (Cephalopoda) in North America // Univ. Kansas paleontol. contr. 1979. Art. 64. 75 p.
- Ristedt H.* Zur Revision der *Orthoceratidae* // Akad. Wiss. und Literat. Abh. Mat.-naturwiss. Kl. 1969. N 4. S. 213—287.
- Ristedt H.* Zum Bau der orthoceraden Cephalopoden // Palaeontographica. Abt. A. 1971. Bd. 137. S. 155—195.
- Sturmer W.A.* Small caeloid cephalopod with soft parts from the Lower Devonian discovered using radiography // Nature. 1985. Vol. 318, N 6941. P. 53—55.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Шиманский В.Н.</i> , Предисловие	3
<u>Богословский Б.И.</u> , <i>Шиманский В.Н.</i> Роль конвергенция в историческом развитии наутилоидей и аммоноидей	5
<i>Догужаева Л.А.</i> Анализ роста раковины аммоноидей	15
<i>Журавлева Ф.А.</i> Новые фаменские псевдортоцератиды Южного Закавказья	28
<i>Яцков С.В.</i> К систематике семейства <i>Beloceratidae</i> (Ammonoidea)	36
<i>Кузина Л.Ф., Яцков С.В.</i> Представители надсемейства <i>Neoglyphiocerataseae</i> в домбарских (нижний карбон) отложениях Новой Земли	51
<i>Шиманский В.Н.</i> Новые находки эмбриональных раковин бактритоидей в пермских отложениях Южного Урала	66
<i>Богословская М.Ф.</i> Основные пути развития и классификация позднепалеозойских аммоноидей <i>Megathonitaseae</i> и <i>Suciolobaseae</i>	70
<i>Леонова Т.Б., Богословская М.Ф.</i> Филогенетические связи в надсемействе <i>Adrianiitaseae</i>	87
<i>Шевырев А.А.</i> Биогеография триасовых аммоноидей	97
<i>Догужаева Л.А., Михайлова Н.А., Кабанов Г.К.</i> Необычные деезиты (<i>Ancyloceratina</i>) Ульяновского Поволжья	120
<i>Барсков И.С.</i> Внутреннее строение сифона позднеюрского аммонита <i>Virgatites virgatus</i> (Buch)	127