

## ВЫСШИЕ ТАКСОНЫ ЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ LYTOCERATIDA

Н. В. Безносов, И. А. Михайлова

Отряд Lytoceratida Hyatt, 1889 объединяет позднетриасовых — меловых аммоноидей с мономорфной или гетероморфной раковиной. Оригинальных признаков, характеризующих всех представителей отряда, нет, они объединены на основе прослеживания изменения строения раковин в онто- и филогенезе. Пресутура может быть двух- и трехлопастной, примасутура пяти-, шести-, четырехлопастной и неустойчивой пятилопастной. Новообразование лопастей в онтогенезе либо не происходит, либо осуществляется за счет деления внутренней боковой лопасти I и редко за счет появления новых лопастей из седла U<sup>1</sup>/I. Преобладают двураздельность лопастей и седел. Дорсальная лопасть всегда двураздельная с боковыми зубцами. Сифон узкий, у мономорфных представителей быстро смещающийся кentralной стороне.

От предковых Phylloceratida отличаются небольшим числом элементов лопастной линии, двураздельностью умбрикальной лопасти и рассечением седел в онтогенезе; от Ammonitida — двураздельностью умбрикальной лопасти, быстрым смещением сифона к centralной стороне.

Как обособленная группа «Fimbriati» рода *Ammonites* Bruguière литоцератиды были выделены А. Орбини [19] и как группа «Lineatii» — Ф. А. Квенштедтом [20]. Э. Зюсс [25] предложил для этих групп родовое название *Lytoceras*; М. Неймайр [18] установил семейство Lytoceratidae, А. Гайетт [15] — подотряд «Lytoceratinae», впоследствии В. Аркелл [13] исправил название на *Lytoceratina*. В таком же ранге *Lytoceratina* были рассмотрены в отечественных основах палеонтологии [10] и несколько ранее Э. Басс во французском справочнике [27]. За одинаковыми названиями скрывалось различное понимание объема, касающееся прежде всего положения меловых гетероморфных аммоноидей, относимых одними авторами частично к *Lytoceratina* и частично к *Ammonitina*, а другими — полностью к *Lytoceratina*.

И. Видманн в 1966 г. [30] ограничил *Lytoceratina* исключительно мономорфными формами, выделив всех гетероморф в самостоятельный подотряд *Ancyloceratina*, перейдя тем самым к разделению отряда Ammonitida на четыре, а не три подотряда. О. Шиндевольф в 1968 г. [21] обособил отряд Lytoceratida в составе подотрядов *Lytoceratina*, *Tetragonitina*, *Ammonitina* и *Ancyloceratina*, противопоставив его отряду Phylloceratida. В нашем понимании подотряд *Ancyloceratina* Wiedmann объединяет аммонитов с гетероморфной раковиной, независимо происходящих от различных ветвей литоцератин и аммонитин; ранг отличий *Tetragonitina* от *Lytoceratina* не выше надсемейственного.

Недавно в связи с подготовкой второго издания американских основ палеонтологии был выпущен специальный том, содержащий новые сведения по различным аспектам изучения аммоноидей [12]. В этом томе Райт принял предложения Видманна о разделении отряда Ammonitida на четыре подотряда: Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina и *Ancyloceratina*, т. е. вслед за остальными зарубежными коллегами ограничил *Lytoceratina* мономорфными аммоноидеями.

Мы принимаем Lytoceratida в ранге отряда и разделяем его на два подотряда: Lytoceratina Hyatt, 1889 и Turrilitina Besnosov et Michailova, 1982 [3, 4].

### Подотряд Lytoceratina hyatt, 1889

Подотряд Lytoceratina объединяет позднетриасовых — меловых литоцератид с плоскоспиральной (от эволютной до полуинволютной) раковиной, реже с разворачивающейся и образующей конечный перегиб на жилой камере («крючок»). Форма устья, периодические образования и характер скульптуры варьируют у разных семейств. Просутура трехлопастная, реже двухлопастная, примасутура пятилопастная,

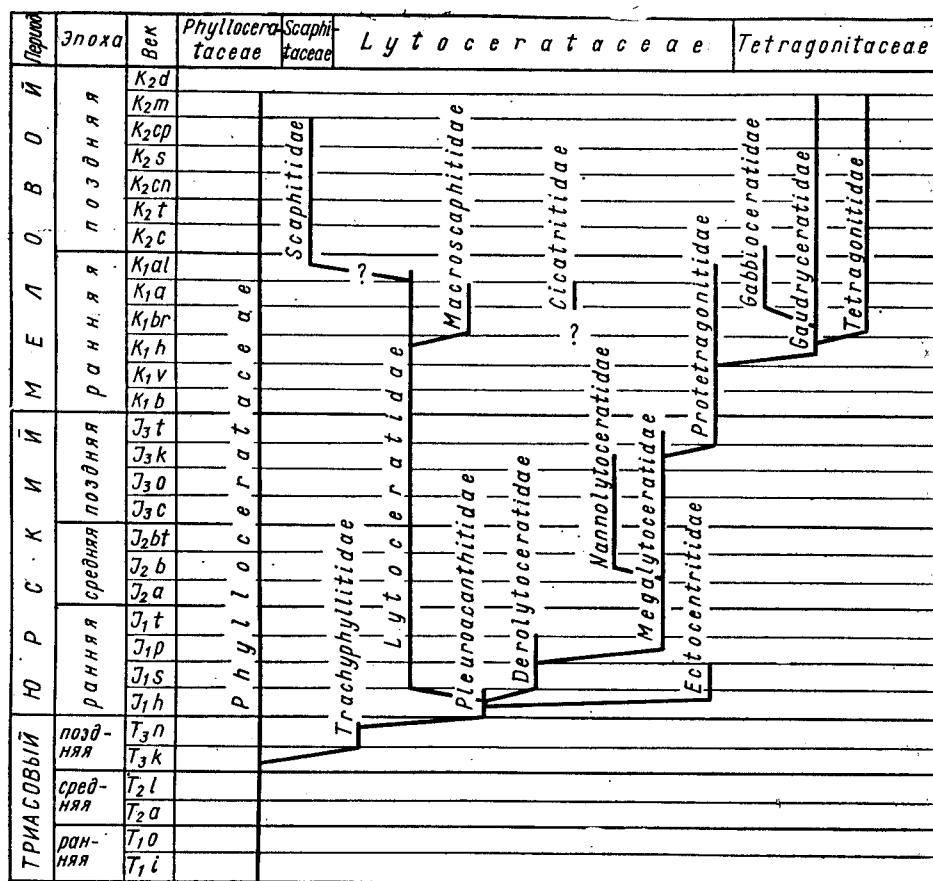
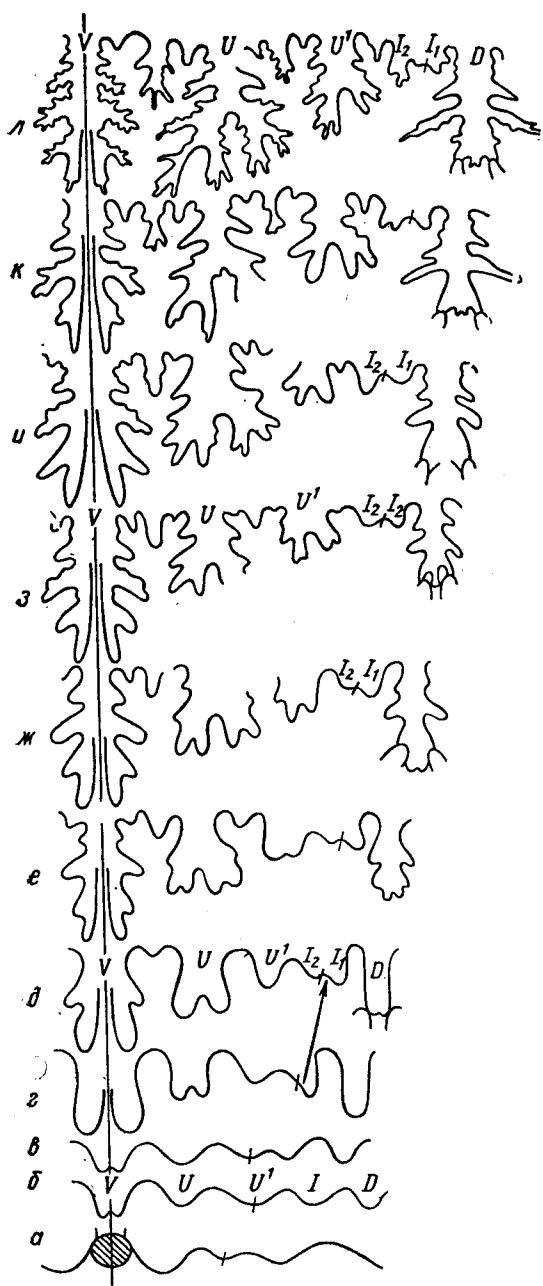


Рис. 1. Филогенетическая схема подотряда Lytoceratina

шестилопастная и неустойчивая пятилопастная. Новообразование лопастей происходит за счет разделения внутренней боковой лопасти, у форм с разворачивающейся раковиной новые лопасти возникают также в седле U<sup>1</sup>/I.

**Состав.** Три надсемейства: Lytocerataceae Neumayr, 1875; Tetragonitaceae Hyatt, 1900; Scaphitaceae Meek, 1876 (рис. 1).

**Сравнение.** Подотряд Lytoceratina отличается от подотряда Turrilitina формой раковины и разделением внутренней боковой лопасти.



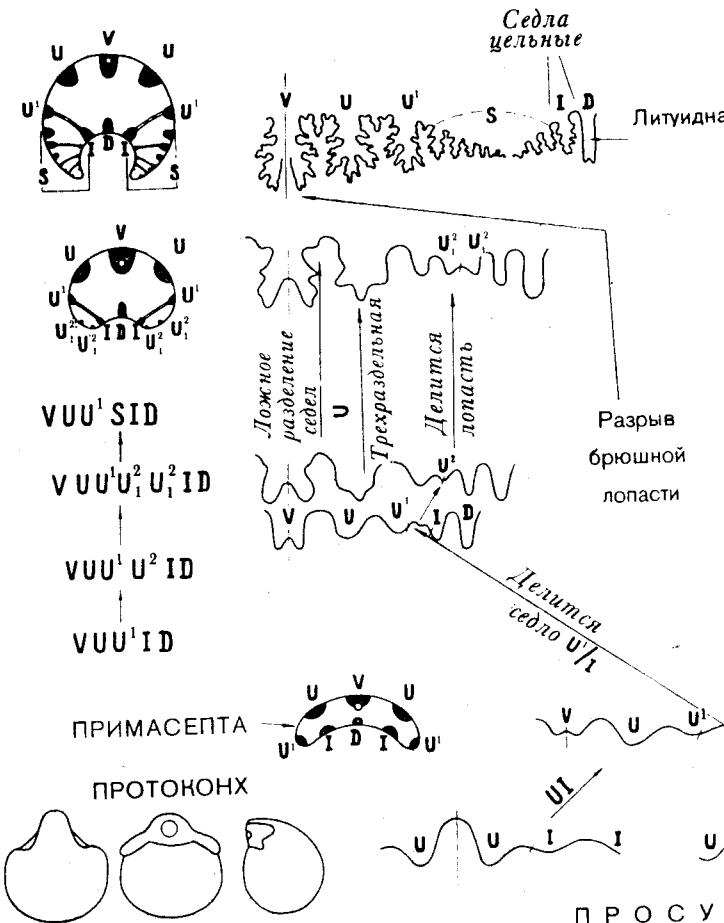
**Надсемейство Lytocerataceae.** Литоцератины с плоскоспиральной, обычно эволюционной, реже полуинволютной раковиной. Устье начиная с третьего оборота образует периодические расструбы, сохраняющиеся затем в виде воротников [2]. Раструбы и воротники могут трансформироваться в баухрому ребер, в валики или исчезать на поздних стадиях онтогенеза. Скульптура или отсутствует, или представлена слабыми радиальными ребрами, у некоторых семейств с баухромой (редуцированные воротники). Просутура трехлопастная; примасутура пятилопастная; новообразование лопастей в онтогенезе или не происходит, или достигается делением внутренней боковой лопасти на две части. Характерно становление в филогенезе двураздельного симметричного разделения лопастей и седел. У эволюционных форм в онтогенезе может происходить редукция лопастей:  $I_1$  и  $I_2$ , компенсируемая быстрым развитием длинных по перечным боковых зубцов

Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Proteragonites grotundus* Drush.: а, б, в — 1, 2, 4-я линии ( $\times 42$ ); г — 1,5 оборота ( $\times 42$ ); д — 2,2 оборота ( $\times 30$ ); е — конец 3-го оборота ( $\times 18$ ); ж — 3,7 оборота ( $\times 13$ ); з — 4,5 оборота ( $\times 9$ ); и — 5 оборотов ( $\times 6$ ); к — 6 оборотов ( $\times 3,5$ ); я — 7,5 оборота ( $\times 3$ ); Крым, р. Бельбек; берриас

дорсальной лопасти, иногда заходящих на наружную сторону оборота. Окончания этой лопасти могут прикрепляться к предшествующей перегородке, образуя септальные крылья. Морфологически вследствие редукции лопастей  $I_1$  и  $I_2$  сохраняются четыре лопасти (рис. 2).

Формула лопастной линии:

**Отряд *Phylloceratida*  
н/сем. *Phyllocerataceae***



**Отряд *Lytoceratida*  
н/сем. *Lytocerataceae***

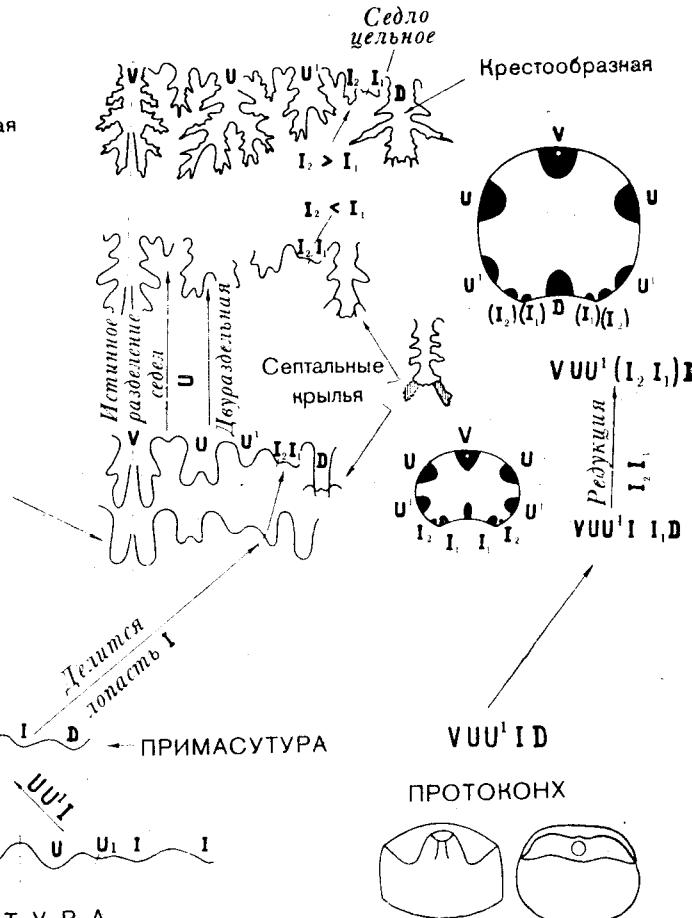


Рис. 2. Морфологические признаки семейств Phyllocerataceae и Lytocerataceae.

$(V_1 V_1) UU^1 ID \rightarrow (V_1 V_1) (U_1 U_1) U^1 I_2 I_1 (D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V_1) (U_1 U_1) U^1 (D_1 D_1)$ .

**Состав.** В надсемейство входит девять семейств: Trachyphyllitidae Wiedmann, 1966; Pleuroacanthitidae Hyatt, 1900; Ectocentritidae Spath, 1926; Derolytoceratidae Spath, 1927; Lytoceratidae Neumayr, 1875; Megalytoceratidae Spath, 1927; Nannolytoceratidae Spath, 1927; Protetragonitidae Hyatt, 1900; Macrosphacitidae Hyatt, 1900 (всего около 60 родов).

**Сравнение.** Надсемейство Lytocerataceae отличается от своих потомков Tetragonitaceae наличием длинных поперечных зубцов дорсальной лопасти и редукцией в онтогенезе лопастей  $I_2$  и  $I_1$ ; от Scaphitaceae — отсутствием конечного крючка и большей сложностью рассеченности лопастной линии.

**Замечания.** Надсемейство Lytocerataceae наиболее раннее в подотряде и отряде; обособляется от предковых Phyllocerataceae в первую очередь рассечением морфологических седел и отсутствием новообразованных умбрикальных лопастей. Кроме того, эти надсемейства имели примасутуры различного типа: у надсемейства Phyllocerataceae примасутура двухлопастная, у надсемейства Lytocerataceae — трехлопастная. Расхождение признаков у Lytocerataceae и Phyllocerataceae фиксируется очень рано [9]: на втором-третьем оборотах у Phyllocerataceae возникает вторая умбрикальная лопасть  $U^2$  и умбрикальная лопасть  $U$  становится трехраздельной, а у Lytocerataceae делится внутренняя боковая лопасть  $I$  и умбрикальная лопасть  $U$  становится двураздельной (рис. 3).

Наиболее ранние норийские Trachyphyllitidae сочетают в себе признаки филлоцератид и литоцератид и ранее [28] включались в семейство Discophyllitidae Spath подотряда Phylloceratina. О. Шинлевольф [21, фиг. 42] показал, что в отличие от предкового рода Monophyllites, обладающего воротниками, в лопастной линии Trachyphyllites появляются типично литоцератидные признаки: тенденция к двураздельному разделению лопастей, отсутствию новообразования умбрикальных лопастей и развитию парных зубцов на боковых сторонах дорсальной лопасти.

Геттангские Pleuroacanthitidae, как и Trachyphyllitidae, еще сохраняют многие черты предковых филлоцератид: гладкую раковину, филлоидные окончания седел и асимметричные умбрикальные лопасти с тенденцией к трехраздельности. Филлоидные окончания седел сохраняют и геттанг-синемюрские Ectocentritidae, объединяющие инадаптивные ветви литоцератацей, конгенирующие по форме раковины и скульптуре с аммонитидами.

Начиная с синемюра в эволюции литоцератацей наблюдаются два направления. Первое объединяет семейства с гладкой нескульпированной раковиной с пережимами или ступенями роста, в которых располагались воротники мегалитоцератидного типа или их производные [2]. Это синемурский Tragolytoceras Spath и плинсбахский Aegolytoceras Spath, включаемые в Derolytoceratidae (плинсбахский Derolytoceras Rosenberg, вероятно, представлял инадаптивную ветвь, происходящую от Tragolytoceras, имитирующую грубую ребристость благодаря сближению пережимов), тоарско-титонские Megalytoceratidae и титонско-раннемеловые Protetragonitidae. Изменения признаков раковины в эволюции этого ствола крайне незначительны и ограничены вариациями формы сечения оборотов от округлой до овальной, степени инволютиности и коррелятивно связанной с ней глубиной разделения внутренней боковой лопасти  $I$ , изменениями глубины и частоты пережимов или ступеней роста. Как морфология раковины и ее консерва-

тивность, так и условия нахождения большинства представителей рассматриваемой группы семейства указывают на их адаптацию к глубоководному образу жизни.

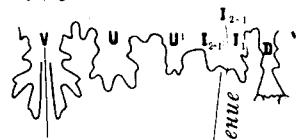
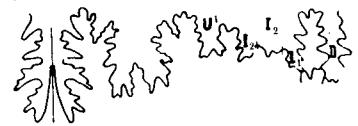
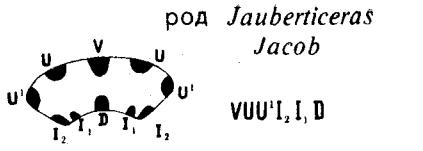
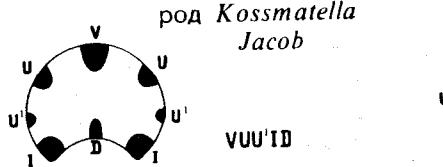
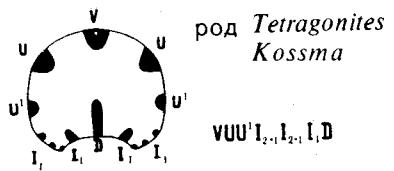
Второе направление в развитии литоцератид, представленное одним семейством Lytoceratidae (синемюр — альб), объединяет роды с раковиной, покрытой ребрами и обладающей хотя бы на одной стадии онтогенеза (после третьего оборота) воротниками тисаноцератидного типа. У одних родов, таких как *Thysanolytoceras* Buckmann, развиты только эти воротники, у других воротники тисаноцератидного типа на поздних стадиях онтогенеза могут превращаться в бахромчатые пластины на ребрах (род *Thysanoceras*), кроме которых могут формироваться воротники в виде толстых пластин (род *Lytoceras*), трубок (роды *Valentolytoceras*, *Dinolytoceras*), обычно располагающихся в пережимах. Развитие воротников тисаноцератидного типа наряду с другими морфологическими особенностями раковины — тонкостенностью, компенсируемой исключительно сложной рассеченностью лопастей и седел и образованием septальных крыльев, — может интерпретироваться как адаптация к планктонному образу жизни. Образование на поздних стадиях онтогенеза толстостенных воротников, воротников, свернутых в трубки, глубоких пережимов, сближенных пережимов, имитирующих грубую ребристость, и развитие настоящей грубой ребристости, свидетельствующее об адаптациях к обитанию в более подвижных гидродинамических обстановках и о более активном образе жизни, происходило неоднократно. Эти изменения в морфологии раковин Lytoceratidae особенно характерны для эпох морских трансгрессий, когда представители семейства осваивали шельфы. Таковы роды тоарских *Alocolytoceratinae* Spath, позднебайосский *Dinolytoceras* Besnosov.

От двух длительно существовавших стволов Lytocerataceae в разное время происходили семейства с существенно отличающимся строением раковины. Семейство Nannolytoceratidae Spath происходит от Megalytoceratidae в позднем байосе и обладает мелкими раковинами со слабо рассеченными лопастями и седлами, воротниками, превращающимися в валики, и устьем сентральным синусом. Эти изменения скорее всего указывают на переход к ползающему образу жизни. Семейство Macroscaphitidae Hyatt с их разворачивающейся раковиной, иногда заканчивающейся крючком, во всем остальном сохраняет признаки Lytoceratidae. Систематическое положение семейства Cicatritidae, представленного одним родом *Cicatrites Anthula*, неясно. Возможно, что это потомки Lytoceratidae, у которых воротники трансформируются в боковые шипы, подобно тому как это происходит у *Acantholytoceras* Spath (семейство Macroscaphitidae).

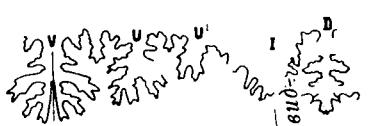
**Надсемейство Tetragonitaceae.** Лигоцератиды с плоскоспиральной полуэволютной, реже эволютной или полуинволютной раковиной. Скульптура отсутствует или представлена струйчатостью. На внутренних оборотах развиты воротники. Обычно имеются пережимы. Просутура трехлопастная. Примасутура пяти- и шестилопастная. Шестая лопасть неустойчивая и обычно редуцируется в онтогенезе. Обязательно прослеживается разделение внутренней боковой лопасти на две части и появление  $I_1$  и  $I_2$ . Дальнейшие преобразования протекают различно, характеризуя семейства (рис. 4).

**Состав.** Три семейства: Tetragonitidae Hyatt, 1900; Gabbioceratidae Breistroffer, 1953; Gaudryceratidae Spath, 1927 (всего около 15 родов).

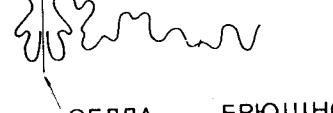
**Сравнение.** От Lytocerataceae отличаются хорошо развитой и



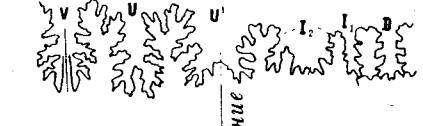
РАЗРЫВ ВТОРИЧНОГО



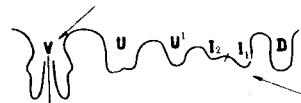
СЕДЛА



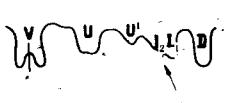
БРЮШНОЙ



ЛОПАСТИ



ДЕЛИТСЯ



ВНУТРЕННЯЯ ЛОПАСТЬ



ПРОТОКОНХ



ПРОСУТУРА

Рис. 4. Особенности морфогенеза раннемеловых *Tetragonitaceae*

нередко расчлененной на многие элементы внутренней боковой лопастью, слабым развитием боковых отростков дорсальной лопасти и появлением у позднемеловых представителей шестилопастной примасутры. Общность Lytocerataceae и Tetragonitaceae проявляется в двураздельности умбрикальной лопасти и первой умбрикальной лопасти, разрыве вторичного седла вентральной лопасти, раннем разделении внутренней боковой лопасти и образовании септальных крыльев.

**З а м е ч а н и я.** Райт [32] относит к этому надсемейству семейство Protetragonitidae Spath, 1927, включенное нами в Lytocerataceae на основании однотипного морфогенеза лопастной линии. Надсемейство Tetragonitaceae является потомком Lytocerataceae, возникшем в готериве, видимо, от семейства Protetragonitidae (см. рис. 1). Наиболее ранний член Tetragonitaceae — семейство Gaudryceratidae, существовавшее от готерива до маастрихта.

Это семейство включает формы преимущественно эволютные и полузаволютные, с округлым поперечным сечением, гладкие или с хорошо различимой струйчатостью, реже струйки отходят от пупковых воздушных. Просутура трехлопастная, примасутура пятилопастная и шестилопастная. В онтогенезе внутренняя боковая лопасть морфологически приобретает конусовидную форму.

Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)UU^1ID \rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(I_2I_1)D \rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(D_1D_1)$$

либо

$$(V_1V_1)UU^1U^2ID \rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(I_2I_1)D \rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(D_1D_1).$$

В барреме от семейства Gaudryceratidae возникает семейство Tetragonitidae. Это семейство имеет достаточно сходную форму раковины, включая формы от эволютных до инволютных, характеризующиеся наличием пережимов и преимущественно субпрямоугольным и субтрапециевидным поперечным сечением. Примасутура пятилопастная, у позднемеловых представителей шестилопастная, обычно неустойчивая. В онтогенезе в области шва появляется серия мелких лопастей, представляющая собой результат разделения внутренней боковой лопасти I и ее наружной ветви I<sub>2</sub>, только лопасть I<sub>1</sub> может сохранять самостоятельность. Характерно наличие септальных крыльев.

Формула лопастной линии: (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)UU<sup>1</sup>ID →

$$\rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(I_2I_1)(D_1D_1) \rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(I_{2.1}I_{2.1}I_1)(D_1D_1)$$

либо (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)UU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>ID → (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)UU<sup>1</sup>ID → (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)(U<sub>1</sub>U<sub>1</sub>)U<sup>1</sup>(I<sub>2</sub>I<sub>1</sub>)(D<sub>1</sub>D<sub>1</sub>) →

$$\rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(I_{2.1}I_{2.1})(D_1D_1).$$

Небольшое семейство Gabbioceratidae отделилось от Gaudryceratidae в апте и просуществовало до сеномана. Оно включает формы с низким широким поперечным сечением, глубоким ступенчатым пупком и резко выраженным килеватым перегибом на боковой стороне. Примасутура пятилопастная, в онтогенезе первая умбрикальная лопасть с появлением перегиба заметно расширяется и становится отличной от таковой у семейств Tetragonitidae и Gaudryceratidae. Перегородка гофрируется таким образом, что соответственно попарно располагаются шесть лопастей. В онтогенезе прослеживается разделение внутренней боковой лопасти I с обособлением ее внутренней ветви — I<sub>1</sub>. Райт [32] считает Gabbioceratinae подсемейством Tetragonitidae. Однако существенные различия в морфогенезе лопастной линии и форме раковины не позволяют с этим согласиться.

Формула лопастной линии: (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)UU<sup>1</sup>ID →

$$\rightarrow (V_1V_1)UU^1(I_2I_1)(D_1D_1) \rightarrow (V_1V_1)(U_1U_1)U^1(I_{2.1}I_{2.1})I_1(D_1D_1).$$

О. Шинdevольф [21] рассматривал появление шестой лопасти в примасутуре тетрагонитаций как признак подотрядного ранга и на этом основании предложил выделять подотряд *Tetragonitina*. Шестилопастная примасутура возникает параллельно у семейств *Tetragonitidae* и *Gaudryceratidae* и, вероятно, коррелятивно связана с увеличением размеров протоконхов, достигающих своего максимума у позднемеловых *Tetragonitaceae*. При этом увеличивалась поверхность проспекты и следующей за ней примасепты и около шва возникала дополнительная складчатость. Подобная тенденция к увеличению размеров протоконхов в филогении аммоноидей имела место также у позднемеловых *Hoplitaceae* (семейство *Placenticeratidae*), однако отклонений в строении просутуры и примасутуры у названного надсемейства не наблюдалось. У третьего семейства — *Gabbioceratidae* — примасутура пятилопастная, шестая лопасть в онтогенезе сеноманских представителей появляется чрезвычайно рано в третьей-четвертой лопастных линиях. Сказанное свидетельствует, что шестая лопасть позднемеловых *Tetragonitaceae* — это производная внутренней боковой лопасти и не служит признаком, противопоставляющим эту группу остальным *Lytoceratina*. Основной признак в становлении семейств *Tetragonitaceae* — обособление типов эволюционных изменений лопастной линии, тогда как для семейств *Lytocerataceae* характерен единый тип морфогенеза лопастной линии.

**Надсемейство Scaphitaceae.** Небольшое по объему надсемейство, включающее литоцератин с плоскосpirальной раковиной, завершающейся на поздней стадии крючком. Устье может сопровождаться ушками различной длины [9, рис. 26]. Скульптура состоит из простых, реже ветвящихся ребер, нередко ослабевающих, почти исчезающих на жилой камере; иногда наблюдаются бугорки. Просутура двухлопастная, примасутура неустойчивая пятилопастная. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины характеризуется ранней редукцией лопасти  $U^1$  и формированием седел и лопастей на основе четырехлопастной линии. Появление новых элементов представляет собой сочетание разделения внутренней лепести I (что чрезвычайно характерно для *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae*) и деления седла U/I, отсутствующего у названных надсемейств. Умбиликальная лопасть двураздельная. Появление новых элементов в результате разделения лопасти и седла представляет собой редкий вариант. Как правило, наблюдается либо разделение лопасти, либо разделение седла.

Формула лопастной линии:  $(V_1 V_1) U U^1 I D \rightarrow (V_1 V_1) U I D \rightarrow (V_1 V_1) (U_1 U_1) U^1 U^2 I_2 I_1 D$ .

Состав: Одно семейство *Scaphitidae* Meek, 1876.

**Сравнение.** Надсемейство *Scaphitaceae* отличается от надсемейств *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae* формой раковины, характером скульптуры, наличием неустойчивой пятилопастной примасутуры, иным способом возникновения новых элементов лопастной линии и меньшей степенью ее рассечения. Родство с этими надсемействами, позволяющее объединить их в один подотряд *Lytoceratina*, основано на двураздельности умбиликальной лопасти, разделении внутренней лопасти, а также на чрезвычайно быстром смешении сифона кentralной стороне [6, 14], характерном для отряда *Lytoceratida* и не свойственном отряду *Ammonitida*.

**Замечания.** Надсемейство *Scaphitaceae* возникло в позднем альбе. Возможными предками *Scaphitaceae* могли быть *Lytoceratidae*, с которыми их наряду с подотрядными признаками сближает наличие ребристости. И. Видманн [29, 31] вслед за Л. Спетом [24] считает,

что Scaphitaceae произошли от гетероморфных хамитидных форм в результате повторного сворачивания раковины. О. Шинdevольф в 1961 г. [21] считал маловероятным происхождение скафитов от форм, подобных *Eoscaphites*; позднее он также склонился к принятию такой возможности. Однако присутствие у скафитов неустойчивой пятилопастной примасутуры с трудом согласуется с возможностью возникновения этого надсемейства от хамитидных предков, видимо имевших четырехлопастную примасутуру; не встречается у хамитид и разделение внутренней боковой лопасти; поэтому мы вынуждены отклонить такой вариант. В отечественных основах палеонтологии [10] Scaphitaceae отнесены к подотряду Ammonitina, однако в отличие от таковых у Scaphitaceae сифон значительно раньше (уже в начале первого обогорта) приближается к вентральной стороне, не говоря уже о двураздельности умбрикальной лопасти.

### Подотряд Turrilitina Besnosov and Michailova, 1983

Подотряд Turrilitina объединяет меловых гетероморфных лигоцератид с разнообразной формой раковины и скульптурой. У туррилитин встречаются следующие типы раковин: прямая, прямая, состоящая из двух-трех или нескольких стволов с коленообразными перегибами между ними, спирально-плоскостная с несоприкасающимися оборотами, геликоидальная или туррилитидная с соприкасающимися или несоприкасающимися оборотами, неправильно закрученная и т. д. (рис. 5). Скульптура в виде ребер, шипов, бугорков, реже раковина гладкая, иногда в приустьевой части наблюдаются пережимы.

Присутура двухлопастная, примасутура четырехлопастная; умбрикальная лопасть двураздельная. Новые лопасти в онтогенезе раковины обычно не возникают. В строении лопастной линии различных семейств обращают на себя внимание значительные вариации изменения дорсальной лопасти. Сифон достаточно рано перемещается к вентральной стороне, что сопровождается разрывом вторичного седла вентральной лопасти.

**Состав.** Одно надсемейство Turrilitaceae Meek, 1876.

**Сравнение.** Подотряд Turrilitina отличается от подотряда Lytoceratina гетероморф-

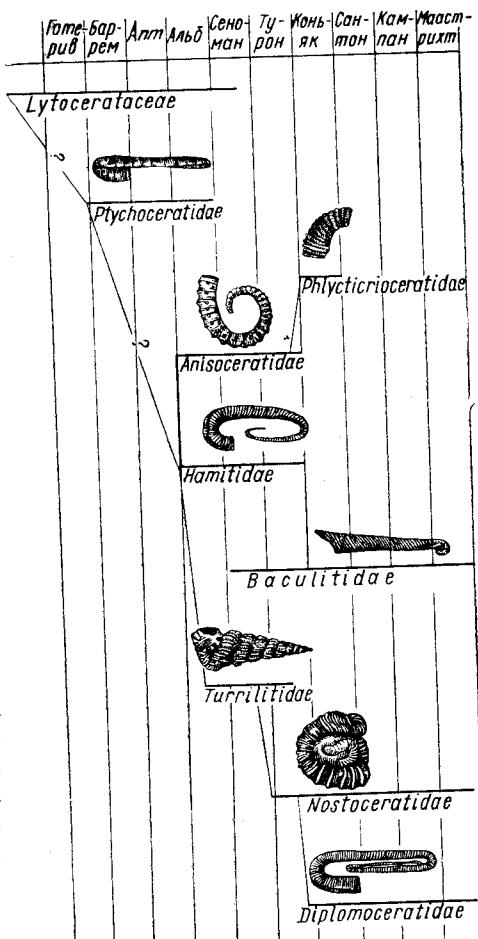


Рис. 5. Филогенетическая схема надсемейства Turrilitaceae (по Treatise, 1957, с дополнениями)

ностью раковины и четырехлопастной примасутурой. В то же время с литоцератинами их сближает раннее смещение сифона к брюшной стороне и двураздельность умбрикальной лопасти.

**Надсемейство Turrilitaceae.** Диагноз соответствует диагнозу подотряда.

**Состав.** Восемь семейств: Ptychoceratidae Meek, 1876; Hamitidae Hyatt, 1900; Baculitidae Meek, 1876; Anisoceratidae Hyati, 1900; Phylcticrioceratidae Spath, 1926; Turrilitidae Meek, 1876; Nostoceratidae Hyatt, 1894; Diplomoceratidae Spath, 1926. Большинство перечисленных семейств приурочено к позднему мелу.

**Замечания.** Подотряд *Turrilitina* отделился от надсемейства Lytocerataceae (видимо, от семейства Lytoceratidae) в раннем мелу (в верхах готерива), а расцвета достиг в позднем мелу, когда наблюдалось максимальное разнообразие формы. Долгое время клубкообразная раковина рода *Nipponites* воспринималась как последняя ступень в этом ряду гетероморфных литоцератид. Недавно Т. Мацумото [17] в статье о гетероморфных аммонитах с Хоккайдо и Сахалина изобразил и описал более причудливые, чем *Nipponites*, формы: *Migmatoceras* Matsumoto, *Eubostrychoceras* Matsumoto, *Trianglites* Matsumoto, *Heteroptychoceras* Matsumoto. Гетероморфность у *Turrilitaceae* может быть двух типов: симметричная и асимметричная.

Строение лопастной линии у этих столь отличных форм удивительно постоянно, что служит лучшим свидетельством стабильности данного признака и отражает генетическую преемственность лопастной линии. Для туррилитаций характерен единый тип эмбриогенеза. Наличие первого планоспирального оборота, окружающего начальную камеру, установлено у *Baculites* [23], *Hypoturrilites* [1], *Ptychoceras* [5, 11], а недавно подтверждено японскими исследователями [26] для *Eubostrychoceras* и *Neocrioceras*. Вариации в форме и расположении раковинной трубки начинаются после первого оборота, у многих родов непосредственно после первичного пережима. Четырехлопастная примасутура известна у *Baculites* [23] и *Hypoturrilites* [1], ранние стадии развития с двураздельной вентральной и цельными умбрикальной, внутренней и дорсальной лопастями наблюдались также у *Ptychoceras* [8], *Eubostrychoceras*, *Madagascarites*, *Scalarites* (?) [26]. М. З. Шарикадзе [11] высказал мнение о том, что род *Ptychoceras* имеет не четырехлопастную, а неустойчивую пятилопастную примасутуру. Он изучил раковины нескольких видов рода *Ptychoceras* из кланских отложений Северного Кавказа, у которых наблюдалась пятилопастная примасутура, но к концу первого оборота лопасть  $U^1$  редуцируется и дальнейшее развитие протекает на основе четырех лопастей: VUID.

Видимо, можно считать, что для *Turrilitaceae* характерна четырехлопастная примасутура, хотя не исключена и неустойчивая пятилопастная. Морфогенез лопастной линии *Ptychoceras* и *Hypoturrilites* в сочетании с анализом лопастных линий взрослых экземпляров показывает несомненную общность с *Lytocerataceae*: незначительное число элементов, двураздельность умбрикальной лопасти, обычно двураздельность внутренней боковой лопасти, иногда разрыв вторичного седла вентральной лопасти.

Принципиальное отличие от *Lytocerataceae* проявляется в исчезновении в примасутуре первой умбрикальной лопасти ( $U^1$ ) и в форме дорсальной лопасти. Первое отличие определяется иной формой перегородки у гетероморфных аммоидей, имеющей круглое или округленно-четырехугольное сечение. При такой перестройке исчезают ин-

волютные части оборота и складки перегородки располагаются крестообразно, радиально расходясь от центра. Наиболее существенная перестройка наблюдается в бывших пришовных частях оборота и на так называемой внутренней стороне, которая у *Baculites* и многих других гетероморфных аммоноидей уже и по положению не отвечает этому понятию. Очень редко возникают в ходе онтогенеза дополнительные элементы, например лопасть I<sup>1</sup> у рода *Ptychoceras* [8].

При названной перестройке наружная сторона гетероморф не претерпевает существенных изменений, и ее контур легко сопоставляется с контуром этой стороны у мономорфных литоцератидных предков. Поэтому стабильность строения лопастной линии на ее «наружной стороне» дает надежное основание для отнесения *Turrilitina* к отряду *Lytoceratida*, а вариации в строении лопастной линии на ее «внутренней стороне» позволяют четко разграничивать таксоны семейственного ранга. Очень глубокая дорсальная лопасть с расходящимися в стороны боковыми зубцами встречается у раннемеловых *Ptychoceratidae*, тогда как у позднемеловых родов этого семейства, например *Polyptychoceras* и *Rhyoptychopteras* [17], дорсальная лопасть сокращается, а внутренняя боковая лопасть увеличивается. Подобный параллельно идущий процесс зафиксирован в семействе *Anisoceratidae*, если к этому семейству отнести аптских *Erascioceratinae Egoian* [7]. У этого подсемейства дорсальная лопасть очень крупная с двумя длинными косо направленными вниз боковыми зубцами, которые могут почти соприкасаться с зубцами умбиликальной лопасти. Меньшая по размерам дорсальная лопасть наблюдается у подсемейства *Anisoceratinae*, например у рода *Jdiohamites* [28, рис. 246, 6], появившегося в раннем альбе. Зато внутренняя боковая лопасть значительно крупнее, чем у *Erascioceratinae*.

Большинство позднемеловых *Turrilitaceae* имеет неглубокую дорсальную лопасть. Это прослеживается у *Nostoceratidae*, в частности у *Nipponites*, *Hyrphantoceras*, *Migamotoceras* и др. Следующий шаг в относительном уменьшении дорсальной лопасти отмечается у позднемеловых *Baculitidae*. У этого семейства крестообразная конструкция перегородки осуществляется тремя парными складками. Такое строение перегородки О. Шиндельвольф [22] описал у юрских гетероморфных *Acuagiceras* и близких ему форм. У названного рода произошла редукция двух лопастей, имевших нормальное развитие в примасутре.

У собственно семейства *Turrilitidae* дорсальная лопасть достигает предельного сокращения, не говоря уже о других особенностях, связанных с асимметрией гетероморфной раковины, а следовательно, перегородки и линии.

В целом в пределах подотряда *Turrilitina* наблюдаются следующие сочетания спинной и внутренней лопастей: а) спинная лопасть очень крупная, равная по глубине брюшной, с двумя косо направленными вниз боковыми зубцами, которые могут почти соприкасаться с зубцами умбиликальной лопасти, двураздельные умбиликальная и внутренняя лопасти почти равны друг другу; б) спинная лопасть крупнее очень мелкой внутренней; в) спинная лопасть короче всех остальных лопастей, предельное сокращение этой лопасти наблюдается у позднемеловых *Baculitidae*. Таким образом, наибольшие различия были зафиксированы в размерах и форме дорсальной лопасти, причем обычно наблюдается коррелятивная связь между дорсальной и внутренней боковой лопастью. Крупная внутренняя боковая лопасть соседствует с небольшой дорсальной и наоборот. У туррилитин с асим-

метричной формой раковины (семейства Turrilitidae и Nostoceratidae) лопастная линия имеет свою специфику, которая проявляется в резкой асимметрии лопастной линии [1, 9].

Гетероморфные Turrilitina, видимо, были приспособлены к бентосному или бентосно-pelагическому образу жизни, т. е. становление подотряда обусловлено экологическими причинами. Новые представления об образе жизни гетероморфных аммоноидей, основанные на современных представлениях о жидкостно-газовом заполнении фрагмокона у рода *Nautilus*, приведены в статье Х. Клингера [16]. Обращает на себя внимание, что для многих гетероморфных аммоноидей характерен анцилокононый крючок на конечной жилой камере, тогда как фрагмокон может иметь самую разнообразную форму. Это свидетельствует о том, что образ жизни животного на протяжении жизни изменялся и отличался от такового на последней стадии развития. По мнению Клингера, удаление центра плавучести от центра тяжести на взрослой стадии развития способствовало созданию устойчивого положения животного, и при незначительных горизонтальных перемещениях, видимо, легко могли осуществляться вертикальные миграции.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атабекян А. А., Михайлова И. А. Особенности развития туррилитид (на примере *Hypoturrilites gravesianus* Orb.). — ДАН СССР, 1976, т. 231, № 5, с. 206—209. 2. Безносов Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Л., 1958, 118 с. 3. Безносов Н. В., Михайлова И. А. Эволюция юрско-меловых аммоноидей. — ДАН СССР, 1983, т. 269, № 3, с. 733—737. 4. Безносов Н. В., Михайлова И. А. Высшие таксоны юрско-меловых *Phylloceratida*. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1984, т. 59, вып. 3, с. 82—91. 5. Друшниц В. В., Догужаева Л. А. Внутреннее строение раковины рода *Ptychoceras* d'Orbigny. — ДАН СССР, 1976, т. 230, № 5, с. 1210—1213. 6. Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Ранний онтогенез меловых гетероморфных аммоноидей. — ДАН СССР, 1982, т. 263, № 5, с. 1233—1237. 7. Егоян В. Л. О новом семействе развернутых аммонитов из альта Западного Кавказа. — ДАН СССР, 1974, т. 217, № 4, с. 939—942. 8. Михайлова И. А. О систематическом положении рода *Ptychoceras* Orbigny. — ДАН СССР, 1974, т. 214, № 1, с. 193—195. 9. Михайлова И. А. Система и филогения меловых аммоноидей. М., 1983, 280 с. 10. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 2. М., 1958, 359 с. 11. Шарикаձ մ. Յ. Систематическое положение и некоторые закономерности роста *Ptychoceras* Orbigny (Ammonoidea). — В кн.: Тез. докл. науч. сес., посвящ. 60-летию образования СССР. Тбилиси, 1982, с. 31—32. 12. The Ammonoidea (Ed. M. R. House, J. R. Senior). L.; N. Y.: Acad. press., Systematics Assoc. Spec. Vol., 1980, N 18, 594 p. 13. Arkell W. J. A classification of the Jurassic ammonites. — J. Paleont., 1950, vol. 24, p. 354—364. 14. Birkelund T. Submicroscopic shell structures in early growth-stages of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites). — Medd. Dansk Geol. Foren., 1967, Bd 17, Heft 1, p. 95—101. 15. Nuttall A. Genesis of the Arietidae. Smithsonian Contributions to Knowledge, 1889, N 673, p. 1—239, pls. I—XIV. 16. Klinger H. C. Speculations on Buoyancy Control and Ecology in some Heteromorph Ammonites. — In: The Ammonoidea (Ed. M. R. House, J. R. Senior). L.; N. Y.: Acad. press., Systematics Assoc. Spec. Vol., 1980, N 18, p. 337—355. 17. Matsumoto T. Some Heteromorph Ammonites from the Cretaceous of Hokkaido (Studies of the Cretaceous Ammonites from Hokkaido and Saghalien — XXXI). — Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., 1977, Ser. D, Geol., vol. 23, p. 303—366. 18. Neumayr M. Die Ammoniten der Kreide und die systematik der Ammonitiden. — Zeitschr. d. d. geol. Geselsch., 1875, Bd 27. Berlin, id. Ueber Kreide-Ammonitiden.—sitzungsber. d. Wien. Acad., Bd 71, p. 854—942. 19. Orbigny A. Paléontologie française; Terrains jurassiques. I. Cephalopodes: 1842—1851 (Paris), 642 p. 20. Quenstedt F. A. Petrefactenkunde Deutschlands. Die Cephalopoden, 1845—1849, 580 S. 21. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. — Abh. Akad. Wiss. und Liter. Mainz. 1961—1968: 1961, Lfg 1, S. 10109; 1966, Lfg 6, S. 673—730; 1968, Lfg 7, S. 731—901. 23. Schindewolf O. H. Acuariceras und andere heteromorphe Ammoniten aus dem Oberen Dogger. — Neues Jahrb. für Geol. und Paläont. Abh., 1963, Bd 116, H. 2, S. 119—148. 23. Smith J. P. The larval coil of Baculites. — Amer. Naturalist, 1901, vol. 35, N 409, p. 39—49. 24. Späth L. F. A monograph of the Ammonoidea of the Gault. P. 12. Palaeontogr. Soc. London, 1937,

p. 497—540. 25. Suess E. Über Ammoniten. Sitzungsberkön. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. Bd 52, Abt. I, S. 71—89. 26. Tanabe K., Obata J., Fukotami M. Early shell morphology in some Upper Cretaceous heteromorph ammonites. — Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, 1981, N 124, p. 215—234. 27. Traité de Paléontologie. Publ. sous la direction de J. Pivetau. Paris, 1952, t. 2, 790 p. 28. Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L. Mollusca. 4. Cephalopoda. Ammonoidea, Geol. Soc. America. — Univ. Kansas Press, 1957, 490 p. 29. Wiedmann J. Origin, limits and systematic position Scaphites. — Paleontology, 1965, N 8, p. 397—453. 30. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der positiadiischen Ammonoideen: Ein Überblick (2 Teil). — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh. 19, 1966, Bd 127, H. 1, S. 13—81. 31. Wiedmann J. The heteromorphs and ammonoid extinction. — Biol. Rev., 1969, vol. 44, N 4, p. 563—602. 32. Wright C. W. Cretaceous Ammonoidea. — In: The Ammonoidea (Ed. M. R. House, J. R. Senior). L.; N. Y.: Acad. press, Systematics Assoc. Spec. Vol., 1980, N 18, p. 157—174.

ВНИГНИ,  
Москва

Московский государственный  
университет

Поступила в редакцию  
19.04.83