

**ЛИТОЦЕРАТИДЫ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ МОРЕЙ ВОСТОКА
СРЕДНЕЕВРОПЕЙСКОЙ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ
ПРОВИНЦИИ (развитие таксонов и некоторые
экологические особенности)**

В составе ориктокомплексов верхнего мела Востока Среднеевропейской провинции аммониты занимают обычно сравнительно небольшое место. Тем не менее их стратиграфическое значение и важная роль в трофической цепи позднемеловой биоты не позволяют оставлять эту группу вне поля зрения. Значимость аммонитов объясняется еще и тем, что на ископаемом материале можно выяснить их онтогенетическое развитие и филогению, а также многие вопросы среды обитания.

Материалом для написания настоящей статьи послужили коллекции аммонитов, собранные из верхнемеловых отложений Воыно-Подольи, Молдавии, Крыма, Прикаспия и Мангышлака. Большая часть материала была собрана и любезно передана нам доктором биологических наук В.А.Собоцким и кандидатом геолого-минералогических наук М.И.Соколовым, за что автор выражает им глубокую признательность. Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет судить о достоверном присутствии в отложениях верхнего мела Востока Среднеевропейской провинции представителей 14 семейств, относящихся к шести надсемействам двух отрядов: *Lytoceratida* Hyatt, 1889, и *Ammonitida* Hyatt, 1889.

Каждый из названных отрядов на территории Востока Среднеевропейской провинции характеризовался своими особенностями исторического развития и географического распространения. Говорить о строгой фациальной приуроченности головоногих пока трудно из-за их преимущественно подвижного образа жизни. Тем не менее полученные данные позволяют судить о тяготении большинства видов к мелководным морским обстановкам.

На территории Востока Среднеевропейской провинции известно более 60 видов, принадлежащих 35 родам и 14 семействам.

Наиболее древний отряд *Lytoceratida* Hyatt в позднемеловых морях рассматриваемой территории был представлен тремя надсемействами: *Tetragonitoidea* Hyatt, 1900, в составе одного семейства *Gaudryceratidae* Spath, 1927; *Turrilitoidea* Meek, 1876, в составе пяти семейств: *Turrilitidae* Meek, 1876; *Nostoceratidae* Hyatt, 1984; *Diplomoceratidae* Spath, 1926; *Baculitidae* Meek, 1876, и

Amisoceratidae Hyatt, 1900; Scaphitoidea Meek, 1876, в составе одного семейства Scaphitidae Meek, 1876.

Представители семейства Gaudryceratidae Spath появились в сеномане. Уже в конце раннего сеномана в пределах Крымского акватория обитал *Mesogaudryceras gagesostatus* Balan (Балан, 1979), обладавший плоскоспиральной раковиной небольших размеров (до 36 мм в диаметре), поверхность которой была покрыта тонкими ребрами. Эти морфологические особенности раковины свидетельствуют, на наш взгляд, о преимущественно планктонном образе жизни данного вида на всех стадиях его онтогенетического развития.

Из других годрицератид в пределах рассматриваемой территории известны представители рода *Gaudryceras* Grossouvre, 1894, *G. varagurensis* Kozsmatt из верхнего сеномана и "*G.*" *planorbiforme* (Boehm) из маастрихта Крыма (Найдин, 1959), а также рода *Anagaudryceras* Spath., 1927, *A. chalsuensis* Manija из верхнего сеномана Западного и Центрального Копетдага (Мания, 1974).

Морфологические особенности раковины названных видов в общих чертах незначительно отличаются от таковых рода *Mesogaudryceras* Spath. Это позволяет предполагать, что представители последних двух родов годрицератид также вели планктонный образ жизни.

Из перечисленных групп аммонитов представители семейства *Turrilitidae* Meek появились ранее других семейств. Уже в раннем сеномане в мелководной сублиторальной обстановке морских бассейнов Подолии, Молдавии и Крыма обитали *Hypoturrilites graveissianus* (Orb., 1840), *H. mantelli* (Sharpe, 1856) и *Turrilites costatus* Lam., 1801, — своеобразные головоногие моллюски, обладавшие высокой спирально-конической, сильно скульптурированной раковиной, морфологические особенности которой не свидетельствуют о большей подвижности этих аммонитов. Скорее всего они сочетали ползание по дну с пассивным планктонным придонным образом жизни.

По данным А.А.Атабекяна и И.А.Михайловой (1976), первый оборот раковины туррилитид спирально-плоскостной. Принимая во внимание гладкую поверхность первого оборота раковины аммонитов и слаборасчлененность перегородочной линии, можно утверждать, что эти особенности свидетельствуют в пользу планктонного образа жизни на данной стадии развития.

Переход к спирально-винтовому завиванию раковины туррилитов со второго оборота приводит к резкой асимметрии перегородочной линии. Кроме того, на поверхности раковины, начиная с этого оборота, появляются довольно резкие элементы скульптуры — бугорки, ребра. Эти изменения явно указывают на изменение в образе жи-

ни туррилитид — от пассивно-планктонного к активно-бентонному в сравнительно спокойных мелководных зонах сублиторали.

Hypoturrilites mantelli (Sharpe) и *H. gravesianus* (Orb.) были одними из наиболее древних представителей рода *Hypoturrilites* Dubourdieu (Cieśliński, 1959; Kennedy, 1971), отличающихся большой скоростью прохореза. Их ареал охватывал Англо-Парижский, Польско-Германский, Вольно-Подольский и Туранский бассейны Среднеевропейской провинции. *Turrilites costatus* Lam. появился во второй половине раннего сеномана и получил довольно широкое распространение почти во всех морских бассейнах первой половины позднего сеномана не только рассматриваемой провинции, но и далеко за ее пределами, в частности в Индо-Мадагаскарском бассейне (Stoliczka, 1865; Boule, Lemoine, Thevenin, 1907; Collignon, 1964). Последнее свидетельствует о большой скорости прохореза и данного вида туррилитид.

Судя по нашим наблюдениям и литературным данным (Cieśliński, 1959; Marciniowski, 1970; Kennedy, 1971; Juignet, Kennedy, Lebert, 1978), эти виды были обитателями мелководья с его активной гидродинамикой и песчаными грунтами. Большинство их находок приурочено к песчаным и известковым породам. Другие виды туррилитид в пределах рассматриваемой территории не обнаружены. В иных же бассейнах Среднеевропейской провинции первые два вида известны в ассоциациях с *H. tuberculatus* (Bosc.) (Cieśliński, 1959; Kennedy, 1971), а *T. costatus* Lam. — с *T. acutus* Favos, *T. scheuchzerianus* Roissy (Kennedy, 1971).

Одной из самых близких к туррилитидам групп является семейство *Nostoceratidae* Hyatt с родами: *Bostrychoceras* Hyatt, 1900, *Didymoceras* Hyatt, 1894, *Solenoceras* Conrad, 1869, и *Neocrioceras* Spath., 1921.

Представители первого рода также обладали спирально-конической раковиной и асимметричным строением перегородочной линии, но в отличие от последних жилая камера взрослых особей не повторяет рост более ранних витков, а удаляется от спирали, U-образно изгибаясь. Такое изменение в росте раковины представителей данного рода свидетельствует, на наш взгляд, о различном образе жизни молодых и взрослых особей. Первые сочетали ползание по дну с пассивным передвижением в придонных слоях спокойных вод. Взрослые же особи в силу удаления жилой камеры от спирали и ее изгибания кверху (к апикальному концу раковины) теряли связь с субстратом, примыкая к планктонным организмам пелагиали. По-видимому, взрослые особи могли придать раковине вращательное движение и незначительное перемещение по вертикали в толще воды.

По имеющимся материалам род *Bostrychoceras* в пределах рассматриваемой территории был представлен одним видом - *Bostrychoceras polyplacum* (Roemer), имевшим широкое распространение в морях позднего кампана. Сравнительно тонкая однообразная скульптура вздутых оборотов невысокой спирали раковины свидетельствует о тяготении его особей к обитанию в неглубоких (до 100 - 150 м) зонах моря со слабой гидродинамикой. Рассматриваемый вид был одним из последних представителей рода (Михайлов, 1951; Найдин, 1979), отличавшегося, как представители туррилитид, большой скоростью прохореза. Он был среди аммонитов одним из самых типичных "космополитов" и существовал в Туранском (Атабекян, Хакимов, 1976), Крымско-Кавказском, Донецком, Вольно-Подольском (Михайлов, 1951; Найдин, 1959, 1974), Польско-Германском (Schlüter, 1872; Griepenkerl, 1889), Англо-Парижском (Orbigny, 1850), Западно-Средиземноморском (Pervinquier, 1907) и Индо-Мадагаскарском бассейнах (Boule, Thevenin, 1907). Трудно сказать что-либо конкретное о фацальной приуроченности данного вида, однако, судя по остаткам раковин в различных регионах, можно предположить, что его представители обитали в верхних слоях слабодвижных вод неглубоких бассейнов. Подавляющее большинство находок этого вида приурочено к карбонатным породам.

По имеющимся материалам второй род этого семейства представлен здесь одним видом *Didymoceras schloenbachi* (Favre, 1869). В отложениях верхнего кампана данный вид встречается в ассоциации с *Bostrychoceras polyplacum* (Roem.), но в отличие от последнего обладает меньшими размерами башенки, несоприкасающимися витками и более массивной скульптурой поверхности раковины. Эти особенности свидетельствуют, на наш взгляд, в пользу того, что особи *D. schloenbachi* (Favre) тяготели к более подвижным водам сублиторали и вели в основном придонный образ жизни. Этот вид известен только в пределах Среднеевропейской провинции - от Северного Кавказа до Северной Испании. По данным Д.П.Найдина (1974), остатки вида известны из нижнего маастрихта Западной Украины, Крыма и Кавказа.

Последние два рода ностоцератид в пределах рассматриваемого региона Среднеевропейской палеобиогеографической провинции представлены по одному виду каждый: *Solenoceras interruptum* (Schlüter, 1872) и *Neosrioceras pseudoarmatum* (Schlüter, 1872) известны из отложений зоны *Hoplitoplacenticeratoceras coesfeldiensis* (Schlüter) верхнего кампана Донбасса.

Представители этих двух видов в отличие от описанных форм данного семейства отличаются более грубой скульптурой раковины и

характером ее завивания. У *Solenoceras interruptum* (Schlüter) раковина состоит из прямых или слегка изогнутых отрезков трубки, сочлененных коленообразно; у *Neoscioceras pseudoarmatum* (Schlüter) — начальные обороты раковины, не соприкасаясь, образуют неправильную невысокую спираль, последние же обороты располагаются в одной плоскости. Указанные морфологические особенности раковины свидетельствуют о преимущественно донном образе жизни этих видов на поздних этапах их онтогенетического развития.

Третья группа надсемейства *Turrilitoidea* в пределах изученной территории представлена пятью видами: один относится к роду *Glyptoxoceras* Spath, 1926, три — к роду *Neancyloceras* Spath, 1926, и один вид к роду *Diplomoceras* Hyatt, 1900, семейства *Diplomoceratidae* Spath. Обладая раковинной, завернутой в плоскую, довольно открытую спираль криоцерасового типа, представители первого рода не могли вести ни бентонный, ни активно-подвижный образ жизни. В силу характера завивания раковины устье на всех этапах онтогенетического развития было направлено кверху. Это в свою очередь исключает непосредственную связь с субстратом. Несоприкасание оборотов раковины создавало дополнительные трудности для активного плавания. Исходя из изложенного, вероятно, как молодые, так и взрослые особи видов рассматриваемого рода вели планктонный образ жизни. Возможно, старческие формы при некотором выпрямлении конца жилой камеры и ее удалении от более молодых оборотов раковины приспосабливались к придонному пелагическому образу жизни, т.е. были связаны определенное время непосредственно с субстратом. Такое приспособление к окружающей среде объясняет, по-видимому, возможность существования большинства видов довольно длительное время — сравнительно медленную их эволюцию, явление, столь не характерное для аммонитов.

В пределах рассматриваемой территории, как уже отмечалось, достоверно известен один вид данного рода *Glyptoxoceras retrorsum* (Schlüter). По имеющимся у нас материалам и литературным данным (Найдин, 1959, 1974; Атабекян, Хакимов, 1976), указанный вид обладал довольно большой скоростью прохореза и сравнительно длительным временем существования (с начала позднего кампана до позднего маастрихта включительно).

Во всех регионах Среднеевропейской провинции остатки глиптоксоцерасов приурочены главным образом к мелкодетритусовым мелоподобным известнякам или к карбонатным глинам, преимущественно к первому типу пород. Эта фациальная приуроченность позволяет предполагать, что *Glyptoxoceras retrorsum* (Schlüter) тяготел к спокойным водам неглубоких каньонов сублиторали. Данный вид кроме

Среднеевропейской палеобиогеографической провинции - Туранский, (Алиев, 1959; Атабекия, Хакимов, 1976), Крымско-Кавказский, Донецкий, Вольно-Подольский (Михайлов, 1951; Найдин, 1959, 1974), Польско-Германский бассейны (Schlüter, 1872) встречается и в Индо-Мадагаскарском бассейне (Kozvat, 1895).

В отличие от *G.retrosum* (Schlüter) представители рода *Neancyloceras* Spath. (*N. bipunctatum* (Schlüter, 1872), *N. phaleratum* (Griepenkerl, 1889) и *N. Wernickei* (Wollemann, 1902) известны только из отложений верхнего кампана.

Раковина неанцилоцерасов по общей форме напоминает таковую рода *Glyptoxoceras* Spath. Однако для названных видов характерны более резко выраженные коленообразные изгибы, в результате чего отдельные отрезки трубки раковины бывают почти прямыми. Эти особенности и более грубая скульптура поверхности раковины видов рода *Neancyloceras* Spath свидетельствуют об их ином образе жизни. По всей вероятности, в отличие от глиптоксоцерасов особи неанцилоцерасов тяготели к более мелководным зонам сублиторали с более подвижными водами. Представители этого рода, как и предыдущего, обладали большой скоростью прохореза, особенно отличался *N. Wernickei* (Wollemann), остатки которого известны и в Северной Африке (Pervinquier, 1907). Остальные два вида найдены только в пределах Среднеевропейской палеобиогеографической провинции.

Последний род семейства представлен *Diplosoceras cylindraceum* (Defrance, 1822). Обладая раковиной больших размеров, состоящей из трех-четырех прямых отрезков, соединенных коленообразными перегибами, особи этого вида, вероятно, являлись обитателями спокойных участков сублиторали. По имеющимся материалам и литературным данным, этот вид имел широкое распространение главным образом в морях раннего маастрихта центральной и западной частей Среднеевропейской палеобиогеографической провинции (Orbigny, 1840 - 1842; Schlüter, 1872; Nowak, 1913; Михайлов, 1951).

Одной из самых многочисленных групп литоцератид по изобилию особей в пределах рассматриваемой территории является семейство *Vaculitidae* Meek, которое представлено здесь тремя видами рода *Vaculites* Lamarck - *V. embaensis* Balan, *V. anceps* Lam., *V. vertebralis* Lam.

В пределах рассматриваемого бассейна бакулиты появляются после туррилитид. Уже в позднем туроне особи *Vaculites embaensis* Balan со стройной прямолинейной раковиной бороздили воды Прикаспийского бассейна. Обладая прямолинейной, почти конической слабо-скульптурованной раковиной и сужением трубки к вентральной стороне, представители рода *Vaculites* Lamarck, вероятно, являются

единственными среди аммонитов позднего мела, приспособившимися к активному плаванию. Это утверждение вытекает из сравнения формы их раковины с формой тела белемнитов и современных пелагических кальмаров. Длинная прямолинейная трубка раковины бакулитов согласуется с положением В.В.Шулейкина (1968), согласно которому скорость движения водных организмов находится в прямой зависимости от их длины. Однако гидродинамические качества формы тела у раковины бакулитов зависят и от целого ряда других приспособлений, направленных на уменьшение сопротивления движению: обтекаемости поверхности плавающего объекта, поперечного сечения, местоположения наибольшей его толщины и др. У бакулитов, белемнитов и кальмаров существуют отличительные особенности: во-первых, мягкое тело бакулитов, как и других аммонитов, заключено в раковину, и названные характеристики не влияли при их плавании; во-вторых, поверхность раковины этих головоногих в той или иной мере скульптурирована ребрами разного характера, валикообразными утолщениями, выемками, и у большинства видов она сжата с боков (высота трубки намного превышает ее ширину); в-третьих, наибольшая толщина трубки расположена у устья раковины.

Что касается белемнитов и в особенности современных кальмаров, то эти приспособления намного совершеннее: раковина расположена внутри мягкого тела или почти полностью редуцирована; сигарообразная форма тела, наибольшая толщина которого расположена почти посередине, и его гладкая мускулистая поверхность намного улучшают гидродинамические качества этих организмов.

Наше утверждение о бакулитах как об активно плавающих организмах не выделяет их в целом среди головоногих, а лишь среди других бенто-нектонных аммонитов. Исходя из сказанного, на наш взгляд, следует относиться с определенной осторожностью к укоренившемуся мнению об аммонитах как об активно плавающих в поверхностных слоях воды головоногих.

В пределах Востока Среднеевропейской провинции, как было отмечено, бакулиты появляются в позднем туроне, т.е. одновременно с их появлением и в других бассейнах позднего мела земного шара. Первый вид рода в бассейнах позднего турона рассматриваемой территории представлен эндемичным бакулитом - *V. embaensis* Balan. Судя по характеру устья и поперечному сечению (овалу) трубки, предками названного вида, как и других представителей рода, являлись какие-то формы рода *Sciponoceras* Hyatt (Arkell, Kummel, Wright, 1957). Судя по имеющимся материалам, следует отметить угнетенность особей *V. embaensis* Balan, которая выражает-

ся в маленьких размерах раковины, тонкой и короткой трубке по сравнению с таковой у более поздних кампанмаастрихтских бакулитов. Угнетенность особой данного вида объясняется, на наш взгляд, неблагоприятными условиями среды обитания. При расчлененности перегородочной линии, характерной для рода, раковины и ядра, имеющиеся в коллекции, слегка шпритизированы.

В морях кампана и маастрихта рассматриваемой территории бакулиты, по нашим данным, представлены двумя "космополитными" видами: *B. ancera* Lam. и *B. vertebralis* Lam. В отличие от туронского вида последние обладали большим ареалом. Их раковина достигала довольно крупных размеров, и по сравнению с предыдущим видом высота трубки намного превышала ее ширину с заметным сужением к вентральной стороне раковины.

Частая находка раковин и ядер бакулитов в обнажениях и керне скважин говорит о расцвете названных видов в позднем кампана и маастрихте этого региона. Относительно крупные размеры и форма раковины свидетельствуют об их миграции целыми отрядами на значительные расстояния. Такое перемещение неоднократно приводило к массовой гибели особой при встрече на их пути непреодолимых препятствий или резком изменении среды.

По всей вероятности, массовые скопления ядер бакулитов в маастрихтоких отложениях Львовской мульды (у с.Нагоряны) являются классическим примером неудачной миграции. Эти скопления состоят из ядер различных размеров - от сравнительно маленьких (10 - 15 см в длину) до довольно крупных (отдельные обломки длиной 25 - 30 и 90 см при высоте трубки раковины 10 см и более).

Характерный консерватизм *B. ancera* Lam. и *B. vertebralis* Lam. (известны с конца раннего кампана до позднего маастрихта), объясняемый нами приспособительными особенностями к различным условиям обитания (в придонной и пелагиальной обстановках) привел к расширению их ареала. Кроме обитания во всех бассейнах Среднеевропейской палеобиогеографической провинции (Schlüter, 1876; Griepenkerl, 1889; Orbinay, 1950; Nowak, 1909; Михайлов, 1951; Найдин, 1959; Глазунова, 1971; Атабекян, Хакимов, 1976; и др.) они известны далеко за ее пределами - в Анголе (Наав, 1942), Ливии (Nowarth, 1965).

В пределах изученной территории, как и в других регионах, *B. ancera* появляется в конце раннего кампана. Начиная с позднего кампана эти виды встречаются в одной ассоциации, но если во второй половине кампанского века преобладает *B. ancera*, то в

раннем маастрихте - *V. vertebralis*, который продолжает свое существование и в позднемаастрихтское время. Эти два вида являются одними из последних представителей не только отряда *Litoceratida*, но и подкласса *Ammonoidea*. Их особи, обладая на ранних стадиях развития плоскоспиральной, состоящей из двух оборотов раковины (Друщиц, 1858), как и другие аммониты, в начале онтогенеза вели планктонный образ жизни. Выпрямление трубки раковины в последующих стадиях развития приводило, в свою очередь, к приспособлению организма к активному плаванию не только в придонных, но по необходимости и в более высоких толщах воды.

Нахождение остатков бакулитов в карбонатных и карбонатно-глинистых формациях кампана и маастрихта свидетельствует о том, что *V. anseris* Lam. и *V. vertebralis* Lam. тяготели к сравнительно неглубоким тепловодным бассейнам.

Пятое семейство надсемейства *Turrilitoidea* - семейство *Anisocerotidae* Nyatt, 1900, является самым малочисленным как в родовом, так и в видовом отношении в верхнем мелу данной территории. Единственный род *Anisoceras* Pictet, 1854, относящийся к этому семейству, представлен здесь одним видом *A. plicatile* (Sow.). Обладая раковинной средних размеров, завернутой вначале в гелицерасовую спираль, и более или менее выпрямленным крючкообразным последним оборотом, этот вид известен в пределах Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции из нижне-сеноманских отложений окрестности с.Петрикань МССР (Пламядяла, 1970). Скульптура поверхности раковины вида состоит из довольно массивных ребер с четырьмя рядами хорошо выраженных бугорков, которые сильно развиты на последнем обороте. Судя по характеру завивания раковины и скульптуры ее поверхности, вероятно, этот вид обитал в подвижных водах сублиторали. Причем на ранних стадиях онтогенеза особи вели в основном планктонный образ жизни, а на взрослых - сочетали ползание по дну с кратковременным парением в толще воды. В карбонатно-песчаных отложениях нижнего сеномана Молдавии этот вид встречается в ассоциации с *Mantelliceras mantelli* (Sow.) и *Schloenbachia varians* (Sow.).

За пределами рассматриваемой территории *A. plicatile* (Sow.) известен из одновозрастных отложений Польско-Германского (Roemer, 1841; Cielinski, 1959) и Англо-Парижского бассейнов (Wright, Wright, 1951).

Третье надсемейство отряда *Litoceratida* - надсемейство *Scaphitoidae* в пределах Востока Среднеевропейской провинции представлено семейством *Scaphitidae* в объеме пяти родов: *Scaphites* Parkin-

son, 1811; *Othoscaphites* Wright, 1951; *Hoploscaphites* Nowak, 1911; *Trachyscaphites* Cobban et Scott, 1964; *Acanthoscaphites* Nowak, 1911.

По имеющимся данным, в поздне меловых бассейнах рассматриваемой территории скафитиды являются одной из самых многочисленных в видовом отношении групп аммонитов, насчитывающей десять видов: *Scaphites aequalis* Sow., *S. geinitzi* Orb., *Othoscaphites* sp., sp. nov., *Hoploscaphites roemer* (Orb.), *H. constrictus* (Sow.), *Trachyscaphites gibbus* (Schlüter), *T. spiniger* (Schlüter), *T. pulcherrimus* (Roemer), *Acanthophites tridens* (Kner), *A. innodocus* Naydin.

Скафитиды являются одной из самых благодатных групп аммонидей, на материалах которой можно с достаточной достоверностью проследить онтогенез раковины от аммонеллы до взрослой особи — окончания роста раковины. На основании изучения морфологии последней представляется возможным проследить изменение образа жизни на определенных стадиях развития организма.

Поверхность раковины аммонелл и последующего оборота гладкая, с тонкими стенками и слабо расчлененной перегородочной линией. На этих стадиях развития организм, вероятно, вел планктонный образ жизни в неглубоких, довольно спокойных водах. На поверхности раковины последующих оборотов появляются элементы скульптуры в виде бугорков и ребер. Появление четко выраженной скульптуры говорит, на наш взгляд, в пользу изменения образа жизни — от пассивного планктонного к более активному плаванию в придонной части сублиторали с активной гидродинамикой. Завершается лная стадия роста раковины более быстрым заложением септ, в результате чего расстояние между тремя последними перегородочными линиями уменьшается. При заложении мантией выпрямленного отрезка раковины ее устье открыто и направлено вниз. На этом позднем этапе онтогенеза у скафитов появляются более массивные ребра и бугорки. По характеру устья и скульптуры можно предположить, что моллюск сочетал плавание, своего рода "хождение" по дну, при помощи щупалец с парением в непосредственной близости к субстрату. Образование последней части раковины — крючка направляло устье вверх и тем самым нарушало связь мягкого тела с субстратом. Таким образом, взрослые и старческие особи как бы возвращались снова к планктонному образу жизни, как и в раннем онтогенезе в придонных слоях, но с более активной гидродинамикой.

Первые скафиты в пределах рассматриваемого региона появляются в позднем сеномане и представлены *S. aequalis* Sow. Раковина этого вида небольших размеров, ее поверхность покрыта довольно резковыраженными ребрами, берущими начало у умбо-

нального края. На вентральной стороне раковины и к крючку ребра становятся тоньше. В пределах Востока Среднеевропейской провинции этот вид известен из карбонатно-песчанистых пород верхнего сеномана Северного Кавказа, Крыма (Найдин, 1959) и Вольно-Подолли (Радкевич, 1897). За пределами данного региона *S. aequalis* Sow. известен в верхнем сеномане Польско-Германского бассейна (Nowak, 1911; Cieśliński, 1959), Англо-Парижском бассейне (Orbigny, 1840; Wright, Wright, 1951).

Очень редкие находки остатков *Scaphites geinitzi* Orb. в темно-зеленых глинах верхнего турона Прикаспия, одновозрастных карбонатных породах Донбасса и Крыма говорят о его тяготении к другому субстрату. Этот вывод подтверждается наличием в нашей коллекции многочисленных раковин и их ядер прекрасной сохранности из разреза верхнего турона Мангышлака. На Мангышлаке и в Приарале в кирпично-бурого цвета мелкозернистых карбонатных песчаниках заключены в основном раковины взрослых особей и крайне редко - молодых. Следовательно, можно предположить, что более благоприятными условиями обитания данного вида являлись неглубокие зоны сублиторали с хорошей аэрацией, умеренным гидродинамическим режимом и песчаным дном.

Обладая большой скоростью прохореза, *Scaphites geinitzi* Orb. вместе с тем, по имеющимся данным, имел ограниченный ареал. Он известен только в пределах Среднеевропейской палеобиогеографической провинции. В основном этот вид тяготел к мелководью эпиконтинентальных морей в непосредственной близости к песчано-карбонатным субстратам. Его появление в обстановках глинистого осадконакопления, вероятно, объясняется планктонным образом жизни старческих форм.

В позднетуронском бассейне Мангышлака были распространены представители еще одной группы скафитид - отоскафиты. Раковины рода *Othoscapites* отличаются от скафитов меньшим диаметром трубки и большим удалением выпрямленного отрезка и крючка от начальных плоскоспиральных оборотов раковины. Скульптура поверхности раковины не отличается существенно от таковой предыдущих видов. Вероятно, особи этих видов являлись обитателями тех же зон моря и по образу жизни не отличались от скафитов. На остальной части рассматриваемой провинции отоскафиты не известны.

Коньяк-раннекампанское время в пределах рассматриваемой территории, как впрочем и на большей части Среднеевропейской палеобиогеографической провинции, характеризуется углублением бассейна и изменением фациальных обстановок. Это привело почти к полному исчезновению скафитид и сильному сокращению родового и видового состава аммонойд вообще.

Вторая вспышка расцвета скафитид в пределах Востока провинции приурочена к позднекампаанмааотрихтскому времени.

По имеющимся данным, в позднем кампаане этого региона скафитиды представлены двумя родами: *Horloscarphites Nowak* с *H. roeseri* (Orb.) и *Trachuscarphites Cobban et Scott* с *T. spiniger* (Schlüter), *T. gibbus* (Schlüter) и *T. pulcherrimus* (Roem.). Раковина особей этих видов скафитового типа завивания, но в отличие от сеноманских и туронских скафитид более уплощенная и дисковидная.

Появление названных видов здесь в позднем кампаане совпадает с временем их развития во всех бассейнах не только Средне-европейской палеобиогеографической провинции, но и других областей. Так, они известны в отложениях верхнего кампаана США (Cobban и Scott, 1964; Cobban, 1973). Обширный их ареал объясняется, на наш взгляд, не только большой скоростью прохода этих видов, но и возникновением в это время определенных мостов между палеогеографическими провинциями, благоприятных для миграции гетероморфных литоцератид (глиптоцерасов, ботрихоцерасов, бакулитов, скафитов).

В пределах восточной части этого региона остатки позднекампаанских трахискафитов и хоплоскафитов довольно редки, что объясняется в первую очередь неблагоприятными фациальными условиями бассейна. Глинистый субстрат и недостаточная аэрация придонных толщ воды привели к уменьшению количества бентонных организмов, а последнее в свою очередь — к сокращению ресурсов медленноплавающих гетероморфных аммонитов.

На остальной же части провинции *T. spiniger* (Schlüter) и *T. pulcherrimus* (Roem.) приурочены в основном к карбонатно-песчаным породам и встречаются в одной ассоциации (Grosvenour, 1894; Михайлов, 1951; Найдин, 1959, 1974).

Следует отметить, что по экологическим условиям позднекампаанские представители рода *Trachuscarphites Cobban et Scott* тяготеют к мелководным водам сублиторали с карбонатно-песчаным дном.

В отличие от трахискафитов представители рода *Horloscarphites Nowak* имеют более сжатую с боков дисковидную раковину со скульптурированной поверхностью. В скульптуре преобладают ребра, бугорки же развиты в основном на выпрямленном отрезке жилой камеры.

В морях позднего кампаана этого региона по имеющимся материалам достоверно известен один вид — *H. roeseri* (Orb.). Однообразная, в основном тонкая скульптура поверхности спирали

трубки и жилой камеры свидетельствует о том, что особи этого вида на молодой и взрослой стадиях онтогенетического развития приспособились к обитанию в неглубоких зонах со слабым гидродинамическим режимом. По сравнению с предыдущими видами остатки *H. roesneri* (Orb.) встречаются в более высоких горизонтах верхнего кампана - мелкодетритусовых слабоглинистых известняках и карбонатно-кремнистых отложениях (Михайлов, 1951; Найдя, 1974).

Непосредственно от *H. roesneri* (Orb.) берет начало другой вид этого рода - *H. constrictus* (Sow.). В пределах всей провинции данный вид был распространен в морях маастрихтского века. Раковина этих особей наиболее уплощенная среди скафитид. Принимая во внимание весьма сильную инволюцию дисковидной раковины с высоким поперечным сечением оборотов и округлой вентральной стороной, можно сказать, что, вероятно, этот вид объединяет самых активных плывцов группы обитавших в глубоководных участках сублиторали. Характерно также для этих форм изменение скульптуры в онтогенезе: на спирали скульптура, как правило, состоит из более грубых ребер, чем на выпрямленном участке раковины. Это, видимо, объясняется различием глубин обитания: молодые особи - в более мелководных участках сублиторали, взрослые же - в более глубоководных. Этот вид, как и *H. roesneri* (Orb.), отличается также большой скоростью прохореза, в то время его ареал намного превышал таковой кампанского вида. Кроме маастрихта всех бассейнов Среднеевропейской палеобиогеографической провинции *H. constrictus* (Sow.) был распространен в пределах Атлантической области (Meek, 1876).

В пределах этой части провинции остатки *H. constrictus* (Sow.) приурочены к мелоподобным известнякам. Это в какой-то мере согласуется с предположением о тяготении этого вида к более глубоким обстановкам сублиторали с незначительным гидродинамическим режимом. В других регионах раковины вида встречены в мелкодетритусовых известняках.

Последняя группа указанного семейства, имеющая распространение в маастрихте данного региона, представлена родом *Acanthoscaphtes* Nowak с видами: *A. tridens* (Kner, 1848) и *A. innodosus* (Majdin, 1974). Первый вид получил широкое распространение почти во всех бассейнах раннего маастрихта Среднеевропейской провинции (Kner, 1848; Schüter, 1872; Nowak, 1911; Михайлов, 1951; Найдя, 1959, 1974), второй же является эндемиком и известен только из нижнего маастрихта Северного Донбасса (Найдя, 1974).

Акантоскафиты являются самыми крупными формами среди скафитид (длина раковины до 30 см). Обладая крупными вздутыми раковинами

с коротким и плотноприлегающим вместе с крючком к спирали выпрямленным отрезком, поверхность которых была покрыта толстыми ребрами и несколькими рядами мощных бугорков, взрослые особи этих видов вели в основном придонный малоподвижный образ жизни.

Исходя из изложенного можно отметить следующее:

- в позднем мелу Востока Среднеевропейской провинции литоцератиды представлены почти только гетероморфными формами;

- взрослые особи гетероморфных литоцератид вели преимущественно придонный образ жизни, сочетая ползание по дну с планктонным образом жизни, являясь плохими пловцами, за исключением бакулитов;

- все рассматриваемые виды в основном тяготели к мелководным обстановкам сублиторали, с песчаным или карбонатным субстратом;

- все без исключения гетероморфные аммониты обладали большой скоростью прохореза;

- в истории вселения и существования литоцератид в позднемеловых морях Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции можно выделить три этапа: сеноманский, позднетуронский и поздний кампанмаастрихтский.

Л и т е р а т у р а

Алиев М.М., Алиев Р.А. Аммониты кампана и маастрихта из Центрального Копетдага. - В кн.: Тр. Ин-та геологии АН ТССР, т.2. - Ашхабад, 1959, с. 199 - 211.

Атабекян А.А., Михайлова И.А. Особенности развития турриллитид на примере *Hypoturritites graveissianus* Orb. - ДАН СССР, 1976, т.231, № 5, с.1230 - 1233.

Атабекян А.А., Хакимов Ф.Х. Кампанские и маастрихтские аммониты Средней Азии. - Душанбе: Дониш, 1976, 146 с.

Балан Т.М. Материалы к систематике семейства *Gaudryceratidae* Spath. - В кн.: Биостратиграфические исследования мезозойско-кайнозойских отложений южных окраин Русской платформы. - Кишинев: Штиинца, 1979, с.28 - 43.

Глазунова А.Е. Палеонтологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Поволжья. Верхний мел. - М.: Недра, 1971, 202 с.

Друшиц В.В., Дуппов Н.П. Моллюски головоногие, П. - В кн.: Основы палеонтологии. - М.: Гос.науч.-техн. изд-во лит. по геологии и охране недр, 1958, с. II - 136.

Мания А.А. Стратиграфия и аммониты сеноманских отложений Южной Туркмении. - В кн.: Стратиграфия и фауна моллюсков верхнемеловых и палеоценовых отложений Южной и Восточной Туркмении. - Ашхабад: Ылым, 1974, с. 81 - 160.

Михайлов Н.П. Верхнемеловые аммониты юга Европейской части СССР и их значение для зональной стратиграфии. - В кн.: Тр. Ин-та геологии АН СССР, 1951, геол. сер. (№50), вып.129, 143 с.

Найдин Д.П. Головоногие моллюски. - В кн.: Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. - М.: Гостоптехиздат, 1959, с.166 - 219.

Найдин Д.П. Головоногие моллюски. - В кн.: Атлас верхнемеловой фауны Донбасса. - М.: Недра, 1974, с.158 - 240.

Пламадяла Г.С. О головоногих моллюсках сеноманских отложений окрестностей города Кишинева. - Ученые записки ТПИ им. Т.Г.Шевченко, вып.20. - Кишинев: Тимпул, 1970, с.59 - 70.

Радкевич Г.А. Новые данные относительно фауны меловых отложений Подольской губернии. - Киев, 1897, II с.

Шулейкин В.В. Физика моря. - М.: Наука, 1968.

Arkell W.I., Kummel B., Wright C.W. Mesozoic Ammonoidea. - Treatise on Invertebrate Paleontology. New York and Lawrence, 1957, L.489.

Boule M., Lemoine P., Thevenin A. Cephalopodes cretaces des environs de Diego Suarez. - Paleontologie de Madagascar. Ann. Paleont., t.1, 2, 1906 - 1907, 74 p.

Cieśliński S. Alb i cenoman polnocnego obrzazenia Gor. Swietokrzyskich. - Inst. geolog.prace, t. XXVIII. Warszawa, 1959, 95 s.

Cobban W.A. The Late Cretaceous ammonite *Trachyscaphites pulcherrimus* (Roemer) in New Jersey and Texas. - Jour. Research U.S. Geol. Survey, 1973, v.1, N 6, p.695 - 700.

Cobban W.A., Scott G.R. Multinodose scaphitid cephalipods from the Iomer part of the Pierre Shale and equivalent rocks in the conterminous United States. - U.S.Geol. Survey Prof. Paper 483-E. Washington, 1964, E1-E13.

Collignon M. Atlas des fossiles caracteristiques de Madagascar. - Fasc. XI (cenomanien). Serv. geol., Tananarive, 1964, 152 p.

Griepenkerl O. Die Versteinerungen der senonen Kreide von Königslütter im Herzogtum Braunschweig. - Palaeont. Abh., 1889, 4, 5, S.1 - 117.

Grossouvre A. Recherches sur la craie supérieure. Part II. Paléontologie. Les ammonites de la craie supérieure. Mém. Carte Geol. France. Paris, 1894, 262 p.

- Haas O. Som Upper Cretaceous ammonites from Angola. - Amer. Mus. Novit., New York, 1942, p.1 - 24.
- Howarth M.K. Cretaceous ammonites and nautiloids from Angola.- Bull. British Museum (Natural History). Geol., 1965, v.10, N 10, p.335 - 412.
- Juignet T.P., Kennedy W.I., Lebert A. Le Cénoomanien du Maine: formations sédimentaires et faunes d'Ammonites du stratotype. - Geol. Mediter., 1978, t.V, N 1, p.87 - 99.
- Kennedy W.J. Cenomanian ammonites from Southern England. - Paleontological assoc. London, 1971, 133 p.
- Kner R. Versteinerungen des Kreidemergels von Lemberg und seiner Umgebung. Haidingers naturwissenschaftl. Abhandl., 3, Abth. 2, Wien, 1848, S. 1 - 42.
- Kossmat F. Untersuchungen über die die südindische Kreidenformation. Beitr. Paläontol. Geol. Osterr-Ung., Bd.9. Wien et Leipzig, 1895, S.97 - 203.
- Marcinowski R. The Cretaceous transgressive deposits east of Czestochowa (Polish Jura Chain). - Acta Geol. Pol., v.XX, N 3. Warszawa, 1970, p.413 - 449.
- Meek F.B. A report on the Invertebrate Cretaceous and Tertiary fossils of the Upper Missouri Country. - Report U.S.Geol. Survey Terr., 9, Washington, 1876, p.11 - 629.
- Nowak J. Über einige Cephalopoden und den Charakter der Fauna aus dem Karpatischen Campanien. "Kosmos". Ser.B, 34, Lwów, 1909, S.765 - 787.
- Nowak J. Untersuchungen über die Cephalopoden der oberen Kreide in Polen., 2 Teil. Scaphiten. - Bull. Intern. de l'Acad. Sciences Cracovie. Ser. B, N 7, 1911, S.547 - 589.
- Nowak J. Untersuchungen über die Cephalopoden der oberen Kreide in Polen., 3 Teil. Ammoniten und Belemniten. - Bull. Intern. de l'Acad. Science Cracovie. Sér.B, N 6, 1913, S.335 - 412.
- Orbigny A. Paleontologie française Tome.1. Terrains crétacés, v.1, Cephalopodes. Paris, 1840 - 1842, 662 p.
- Orbigny A. Prodrôme de paleontologie stratigraphique universelle, v.2, Paris, 1850, p.1 - 428.
- Pervinquière L. Etudes de paleontologie tunisienn; I. Céphalopodes des terrains secondaires. - Carte Geol. Tunisie. Paris, 1907, 428 p.
- Roemer A. Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. Hannover, 1841, S. 1 - 145.
- Schlüter C. Cephalopoden der oberen deutschen Kreide. Palaeontographica, Bd. 21, 24, Cassell, 1872, 1876, 121 S.
- Stoliczka F. The fossil Cephalopoda of the Cretaceous Rocks of Southern India. Part 2, Ammonitidae with revision of the Nautiloidae. Cretaceous Fauna of Southern India, v.1, part.2. Paleont. Indica. Mem. Geol. Survey of India. Calcutta, 1865, p. 10 - 13, 155 - 216.
- Wright G.W., Wright E.V. A survey of the fossil Cephalopods of the Chalk of Great Britain. - Palaeont. Soc., 1951, v.C, 1Y, London, L.40.