

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

В состав ориктокомплексов верхнего мела Востока Среднеевропейской провинции кроме литоцератид входят и представители отряда *Ammonitida*. Этот отряд в пределах рассматриваемого региона представлен тремя надсемействами: *Desmoceratoidea* Zittel, 1895, с четырьмя семействами: *Desmoceratidae* Zittel, 1895, *Hauricera-*  
*tidae* Matsumoto, 1938, *Kosmaticeratidae* Spath, 1922, *Pachydis-*  
*cidae* Spath, 1922; *Hoplitoidea* H. Douvillé, 1890, с двумя се-  
мействами — *Placenticeratidae* Hyatt, 1900, и *Schloenbachidae* Pa-  
rona et Bonarelli, 1897; *Acanthoceratoidea* Hyatt, 1900, с семей-  
ствами *Acanthoceratidae* Hyatt, 1900, и *Collignoniceratidae* Wright,  
Wright, 1951.

Каждое из этих семейств аммонитид в позднемеловое время ха-  
рактеризовалось своими особенностями исторического развития и  
географического распространения.

Прежде чем остановиться на особенностях развития различ-  
ных групп аммонитид, целесообразно высказать некоторые предположе-  
ния относительно их экологии, из которых мы будем исходить при  
рассмотрении различных таксонов.

Известно, что актуалистический метод в расшифровке отдель-  
ных вопросов развития организмов геологического прошлого является  
одним из самых надежных. Для аммоноидей применение этого ме-  
тода почти невозможно, так как они объединяют исключительно вы-  
мершие формы. Вместе с тем нам кажется целесообразным при рас-  
смотрении экологии плоскоспиральных аммонитов сравнивать их с  
современными наутилусами. Однако это относится только к общей  
морфологии раковины. Сходство в положении мягкого тела относи-  
тельно раковины, ее плоскоспиральная форма, расположение газо-  
вых и жилой камер наряду с имеющимися различиями (скульптура по-  
верхности раковины, строение перегородочной линии, степень инво-  
лютивности и др.) позволяют их сравнивать.

Очевидно, у аммонитов имелся мантийно-вороночный локомоторный  
аппарат, характерный для всех современных головоногих. У совре-  
менных представителей класса в состав мантийно-вороночного гид-  
рореактивного комплекса входят мускулистый мантийный мешок с внут-  
ренней полостью, воронка (сифон), которая у большинства *Teuthoi-*

dea и Sepioidea снабжена вороночным клапаном, каким-то образом функционально связанным со способностью организма к движению, и система хрящей-замыкателей, обеспечивающая более надежное закрывание мантийной щели. По Г.В.Зуеву (1966), вороночный клапан отсутствует у придонных Octopoda, а у придоннопелагических каракатиц и планктонных видов кальмаров слабо развит. Строение гидрореактивного комплекса у аммонитов невозможно выяснить. Однако последние находки частей мягкого тела, в частности остатки чернильного мешка в жилой камере аммонитов, челюстного аппарата и радулы (Ulrich, 1967), похожей по строению с таковой двужаберных, дают основание предполагать не только близкое родство этих двух групп головоногих, но и их некоторые экологические особенности. Эти данные свидетельствуют о том, что плоскостральные аммониты в отличие от современных наутилусов не проникали на большие глубины, а обитали в неглубоких освещенных водах, для чего им и был необходим чернильный мешок. Скульптурированная, различной степени инволютности раковина мешала быстрому движению, и эти организмы были вынуждены держаться в непосредственной близости к субстрату. Даже если допустить, что раковина аммонитов была совершенно гладкой в силу ее формы и расположения мягкого тела, утяжеленная карбонатом кальция и значительной площадью соприкосновения с водой, она намного уступала бы в скорости современным двужаберным. Согласно экспериментам Чемберлена (Chamberlain, 1976, 1981) при вычислении плавучести и коэффициента торможения совершенно гладкие раковины оксикондов плавали медленнее кальмаров в 10 раз, а кадиконы - более чем в 100 раз.

Таким образом, аммониты были самыми плохими пловцами среди головоногих моллюсков. Создается впечатление, что гидростатический аппарат аммонитов служил главным образом для придания организму отрицательной плавучести, и только при миграциях или переходе к планктонному образу жизни создавалась нейтральная плавучесть, т.е. этот аппарат функционировал лишь в редкие моменты поступательного движения.

Гидродинамические свойства скульптуры раковины головоногих изучены Чемберленом и Вестерманном (Chamberlain, Westermann, 1976). По данным этих исследователей, направления потоков, обтекающих раковину, сохраняются до определенных размеров скульптурных элементов, после чего резко увеличивается коэффициент трения и скорость передвижения падает, т.е. создается турбулентное движение в пограничном слое.

Самыми древними аммонитидами, известными в поздне меловых морях Востока Среднеевропейской провинции, были представлены надсемейством *Desmosceratoidea*. Первыми появились здесь представители рода *Fusosia Bayle, 1878*, семейства *Desmosceratidae*. В морях раннего сеномана Вольно-Подольи, Молдавии, Крыма и Кавказа обитали особи *Fusosia planulata Bayle, 1878*. Раковина этого вида полуинволютная, поверхность ее покрыта тонкими, однообразными, густорасположенными ребрами, берущими начало у умбоного края и переходящими через вентральную сторону. Кроме ребер, на каждом обороте раковины встречаются по три-четыре пережима. Округлая вентральная сторона раковины, тонкая скульптура ее поверхности и овальное сечение оборотов свидетельствуют в пользу того, что данный вид обитал в придонных слоях сублиторальной зоны моря со слабым гидродинамическим режимом и вел в основном подвижный образ жизни.

Помимо названных регионов этот вид известен из нижнесеноманских отложений Англо-Парижского (*Wright, 1951*), Польско-Германского бассейнов (*Cielinski, 1959*) и юга Туркмении (Мания, 1974).

Представители другой группы этого надсемейства - семейства *Hauericeratidae* появляются в рассматриваемой части Среднеевропейской провинции в раннем кампане. В это время в Крымском бассейне обитал *Hauericeras pseudogardani (Schlüter, 1872)*, который в других регионах Востока Среднеевропейской провинции не известен.

В раннем маастрихте в морских акваториях Крыма, Кавказа, Вольно-Подольи обитал второй представитель рода *Hauericeras Grossouvre, 1894*, - *H. sulcatum (Kner, 1848)* (Михайлов, 1951; Найдин, 1959; Магалашвили, 1978). По степени инволютности раковины, наличию пережимов виды этого рода мало чем отличаются от таковых рода *Fusosia*. Основные отличия - дисковидная раковина и отсутствие на ее поверхности ребер. Исходя из этих особенностей можно предполагать, что представители рода *Hauericeras* сочли планктонный образ жизни в спокойных водах сублиторали с ползанием по карбонатно-илистому субстрату.

Ареал второго вида рассматриваемого рода был больше первого. *Hauericeras sulcatum (Kner)* известен из маастрихта Альп, Карпат, Болгарии. Это в свою очередь, на наш взгляд, говорит о том, что данный вид тяготел к неглубоким зонам геосинклинальных морских бассейнов.

Третье семейство этой группы аммонитов - *Kosmaticeratidae* было представлено в поздне меловых морях рассматриваемого региона

тремя видами, принадлежащими роду *Pseudokosmaticeras* Spath, 1922; *P. muratovi* Mikhaïlov, 1951; *P. brandti* (Redtenbacher, 1873) и *P. galicianum* (Favre, 1869).

Первый вид представлен только из верхнего кампана Крыма (Михайлов, 1951), второй — *P. brandti* в пределах Востока Среднеевропейской провинции известен из маастрихта Кавказа (Михайлов, 1951; Магалашвили, 1978). Наибольшее распространение в рассматриваемом регионе получил третий вид — *P. galicianum*, остатки которого известны из нижнего маастрихта Западной Украины, Донбасса, Крыма, Кавказа (Найдин, 1974; Магалашвили, 1978).

За пределами изученной территории второй вид известен из отложений верхнего маастрихта Австрии и Южной Франции (Grossouvre, 1894). Третий же вид псевдокосматицерасов распространен в нижнем маастрихте Англо-Парижского бассейна (Grossouvre, 1894) и в Польско-Германском бассейне (Nowak, 1913).

Представители рода *Pseudokosmaticeras* обладали в основном крупными, дисковидными эволютными раковинами, поверхность которых была покрыта довольно грубыми основными и вставными ребрами. Основные ребра берут начало у умбонального края бугорообразными утолщениями. Как основные, так и вставные ребра переходят через вентральную сторону. Грубая скульптура поверхности раковины на последних стадиях развития свидетельствует, на наш взгляд, о придонном образе жизни взрослых и старческих форм в неглубоких зонах сублиторали с активным гидродинамическим режимом.

Последнее семейство этой группы аммонитид — семейство *Pachydiscidae* в пределах Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции самое многочисленное как в родовом, так и в видовом отношении. По имеющимся данным, здесь достоверно известны представители шести родов: *Lewesiceras* Spath, *Pachydiscus* Zittel, *Anapachydiscus* Jabe et Schimizu, *Menutites* Spath, *Eupachydiscus* Spath, *Nowakites* Spath.

Ранее всех пахидисцид в поздне меловых морях Востока Среднеевропейской провинции появляются представители рода *Lewesiceras* Spath, которые, по всей вероятности, берут начало от последних форм рода *Eupachydiscus* Wright (Wright, 1957). Раковина этого рода своеобразно скульптурирована: один ряд довольно развитых бугорков расположен у умбонального края, от него отходят резко выраженные ребра, между которыми, посередине боковой стороны оборота, появляются два-три дополнительных. Ребра как основные, так и дополнительные наиболее развиты близ вентральной стороны, переходя через последнюю. Учитывая вздутость оборотов раковины, превышение ширины оборота над его высотой и более развитую скульптуру

ру близ вентральной стороны, можно предполагать, что представители *Lewisiceras oricki* (Spath), *L. peramplum* (Mantell) и *L. lewisicense* Houša были плоскими плоскими и сочетали ползание по дну с планктонным образом жизни в придонных слоях воды. Этот вывод подтверждается опытами с моделями раковин различной скульптуры. У моделей с более развитой скульптурой у внешней части боковой или вентральной стороны резко увеличивается коэффициент трения и снижается скорость передвижения (Chamberlain, Westermann, 1976).

Перечисленные виды рода *Lewisiceras* Spath в пределах Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции приурочены исключительно к верхнетуронским образованиям. Однако их ареалы и частота встречаемости неодинаковы. Так, например, остатки *L. peramplum* (Mant.) довольно многочисленны в верхнем туроне Мангышлака, где встречаются совместно с *Scaphites geinitzi* Orb. и, наоборот, очень редки в пределах Крымско-Кавказской области. Остатки *L. oricki* (Spath) довольно редки в пределах рассматриваемой части провинции и известны только из верхнетуронских отложений Донбасса, Крыма и Кавказа (Найдин, 1959, 1974). Третий вид этого рода — *L. lewisicense* Houša в отличие от предыдущих встречается здесь только на юге Донбасса (Найдин, 1974).

Все названные виды рода *Lewisiceras* как на Востоке, так и в Европейской палеобиогеографической провинции встречаются в карбонатно-глинистых породах Англо-Парижского (Sharpe, 1853; Grossouvre, 1894; Wright, Wright, 1951), Польско-Германского (Fritsch, 1872; Houša, 1967) бассейнов. Эти виды тяготели, по всей вероятности, к неглубоким, спокойным участкам сублиторали с карбонатно-глинистым субстратом. За пределами провинции они неизвестны.

Представители второго рода пахиdiscид — *Nowakites* Spath в пределах рассматриваемой территории имеют ограниченное распространение и представлены, по имеющимся данным, одним видом — *N. savini* (Grossouvre, 1894). Этот вид был известен здесь из сантона Северного Кавказа (Найдин, 1959). В остальной части провинции *N. savini* имеет также небольшое распространение, и остатки его были найдены в одновозрастных отложениях юго-запада Франции (Grossouvre, 1894). Поверхность раковины этого вида на взрослых оборотах скульптурирована сравнительно частыми и тонкими ребрами. Это свидетельствует, на наш взгляд, о т готении *N. savini* к неглубоким зонам сублиторали со слабым гидродинамическим режимом.

Представители следующего рода пахиdiscид — *Anapachydiscus* появляются в поздне меловых морях Востока Среднеевропейской палео-

биогеографической провинции в позднем кампане. Единственный вид этого рода - *Aparachydiscus wittekindi* (Schlüter, 1876) достоверно известен из верхнего кампана Западной Украины и Донбасса (Михайлов, 1951). Раковина особей этого вида довольно инволютная, больших размеров (до одного метра), со вздутыми оборотами, поверхность которых скульптурирована резкими, прямыми ребрами. Крупные размеры и характер скульптуры поверхности раковины свидетельствуют, на наш взгляд, о бентонном образе жизни взрослых особей в подвижных водах сублиторали. За пределами рассматриваемого региона этот вид имел широкое распространение в позднем кампане Польско-Германского бассейна (Griepenkerl, 1889).

Представители четвертого рода пахидисцид - *Eurachydiscus Spath* появляются в поздне меловых морях Востока Среднеевропейской провинции во второй половине раннего кампана. Единственные виды этого рода, достоверно известные здесь, - *Eurachydiscus launayi* (Gros.) и *E. stanislaopolitanus* (Lom.) обладали инволютной раковиной, скульптурированной в основном ребрами, которые у более крупных форм, на поздних стадиях развития, сглаживались. Такие изменения в эволюции скульптуры поверхности раковины свидетельствуют, по всей вероятности, о различном образе жизни организма на взрослой и старческой стадиях развития. Молодые и взрослые особи вели подвижный бентонный образ жизни, старческие же возвращались к планктонному, столь характерному для юных особей.

Первый вид в пределах рассматриваемого региона известен только из верхнего кампана Крыма (Михайлов, 1951). На западе провинции *E. launayi* (Grossouvre) также имел незначительное распространение и известен из нижнего кампана Франции (Grossouvre, 1894).

*Eurachydiscus stanislaopolitanus* (Lomnicki) известен только из кампанских отложений восточной части Среднеевропейской палеогеографической провинции. Ограниченный ареал и довольно большой диапазон вертикального распространения этого вида в отдельных бассейнах Вольно-Подолья - верхи нижнего кампана, Донбасса - низы верхнего кампана (Найдя, 1974) свидетельствуют о незначительной скорости прохореза данного вида. В пределах Прикаспия его остатки встречены в карбонатных глинах верхнего кампана (Балан, 1982), в других областях распространения - в глинистых известняках. Очевидно, *E. stanislaopolitanus* (Lomnicki) тяготел к неглубоким зонам сублиторали с карбонатно-глинистым субстратом.

Род *Menuites Spath* семейства пахидисцид в пределах Востока Среднеевропейской провинции представлен четырьмя видами: *M. port-*

locki (Sharpe), *M. auritocostatus* (Schlüter), *M. ambiguus* (Grossouvre) и *M. spathi* Balan. Первые три вида имеют сравнительно большое распространение в верхнекампанских отложениях всей провинции, четвертый является эндемиком и известен только из верхнего кампана Прикаспия (Балан, 1982).

Представители рода *Menites* характеризуются небольшими раковинами (до 100 - 120 мм в диаметре), поверхность которых на взрослых оборотах скульптурирована прямыми или слегка изогнутыми ребрами. Наряду с главными ребрами у большинства видов развиваются вставные, менее выраженные и два ряда бугорков или бугорообразные утолщения - умбональный и вентрально-латеральный. На последнем обороте раковины старческих форм наблюдается оглаживание скульптуры. Особенности скульптуры и морфологии раковины этой группы пахидисцид позволяют предположить, что они являлись бенто-планктонными организмами.

Как было уже отмечено, представители рода *Menites* в пределах рассматриваемого региона появляются в позднем кампане различных бассейнов. *M. portlocki* (Sharpe) достоверно известен только из кровли верхнего кампана Западной Украины (Найдин, 1974). *M. auritocostatus* (Schlüter) известен из верхней части верхнего кампана Кавказа и основания маастрихта Крыма и Кавказа (Найдин, 1959, 1974). Третий вид этого рода - *M. ambiguus* (Grossouvre) имеет наибольшее распространение на Востоке провинции. Его остатки известны в кровле верхнего кампана Южного Донбасса, Крыма, Кавказа и Закаспия. На Западе Среднеевропейской провинции эти три вида встречаются в разновозрастных образованиях Англо-Парижского и Польско-Германского бассейнов.

Особи *M. spathi* Balan обладали раковиной с умеренно вздутыми оборотами, поверхность которых покрыта двумя рядами бугорков (умбональным и вентральным), основными и вставными ребрами. По характеру морфологии раковины и ее скульптуры этот вид напоминает предыдущие, что дает основание считать его также бенто-планктонным организмом. В разрезе кампана Прикаспия остатки *M. spathi* Balan довольно многочисленны и приурочены к глинисто-карбонатным фациям. Вероятно, этот вид сочетал передвижение по карбонатно-глинистому дну со свободным парением в придонных слоях воды.

Самым многочисленным родом пахидисцид в видовом отношении в пределах данного региона является род *Pachydiscus* Zittel, который представлен видами: *P. koeneni* Grossouvre, *P. amvroziensis* Mikh., *P. oldhani* (Sharpe), *P. stobei* (Nils.), *P. subrobustus* Seunew, *P. gollevillensis* (Orb.) и *P. neubergericus* (Hauer).

Первые пять видов рода *Rachydiscus* появляются в бассейнах Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции в позднем кампане и к концу этой эпохи полностью вымирают. Их остатки известны из отложений кровли верхнего кампана Западной Украины, Донбасса, Крыма, Кавказа и Прикаспия (Михайлов, 1951; Найдия, 1959, 1974; Балан, 1982). Только *R. amvroviensis* Mikh. является эндемиком и найден лишь в верхнем кампане Донбасса (Михайлов, 1951). Остальные же виды за пределами рассматриваемого региона известны из разновозрастных отложений Англо-Парижского (Sharpe, 1855; Grossouvre, 1894), Польско-Германского бассейнов (Schlüter, 1872; Nowak, 1913; Giers, 1964).

Последние два вида пахидисцид — *R. gollevillensis* (Orb.) и *R. neubergicus* (Nauer) имеют довольно широкое распространение во всей рассматриваемой провинции и далеко за ее пределами. Везде остатки названных видов приурочены к маастрихтским образованиям. Так, на Востоке провинции эти виды распространены в верхнем маастрихте Западной Украины, Крыма, Кавказа (Михайлов, 1951; Магалашвили, 1978). На остальной части провинции они также распространены в маастрихте Англо-Парижского бассейна (Orbigny, 1841; Grossouvre, 1894), в Альпах (Nauer, 1858); Польско-Германском бассейне (Schlüter, 1872; Nowak, 1913). За пределами Среднеевропейской провинции *R. neubergicus* (Nauer) известен из маастрихта Мадагаскара (Collignon, 1964).

Представители рода *Rachydiscus* обладали раковиной, высота оборота которой всегда превышала его толщину. Скульптура поверхности раковины у всех видов в основном представлена ребрами и различна на разных стадиях развития. На последних оборотах у старых особей ребра могут исчезать на всей поверхности раковины либо на отдельных ее участках; иногда развиваются бугорчатые утолщения близ умбонального края, как, например, у *R. subrobustus* Zeuner. Учитывая эти особенности и приуроченность их к карбонатно-глинистым фациям, можно предположить, что особи этих видов тяготели к неглубоким зонам сублиторали со спокойным гидродинамическим режимом и известково-илистым субстратом.

Второе надсемейство аммонитид — *Hoplitoidae*, как было отмечено, представлено двумя семействами: *Schloenbachiidae* и *Placenticeratidae*.

Шлоенбахииды в поздне меловых морях Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции были представлены довольно широко. В раннем сенмане в мелководной сублиторальной обстановке в различных бассейнах рассматриваемого региона обитали

семь видов рода *Schloenbachia* Neumayr: *S. ventriosa* Stieler, 1922; *S. coupei* (Brogniart, 1822), *S. quadrata* Spath, 1926; *S. sharpei* Semenov, 1899; *S. varians* (Sowerby, 1817), *S. subvarians* Spath, 1926; *S. subplana* (Mantell, 1822).

Раковина шлоенбахид плоскоспиральная, ее поверхность скульптирована резкими ребрами, хорошо обособленными бугорками и четко выраженным килем на вентральной стороне. Все это свидетельствует о незначительной их подвижности в силу большого коэффициента трения, что в свою очередь увеличивало торможение. Вероятнее всего, названные формы сочетали ползание по дну с пассивным планктонным образом жизни. Вместе с тем существенное различие в скульптуре поверхности раковины и характере поперечного сечения взрослых оборотов у *Schloenbachia varians* (Sow.), *Sch. subvarians* Spath и *Sch. ventriosa* Stieler указывает на их экологическую эволюцию, которая заключалась, на наш взгляд, в постепенном увеличении отношения ширины оборота к его высоте, у взрослых форм к частичному или полному исчезновению ребер и развитию мощных бугорков. У всех названных видов на ранних стадиях поверхность раковины гладкая и ширина оборота превышает его высоту. Эти характеристики свидетельствуют о планктонном образе жизни молодых особей. У взрослых форм названные морфологические элементы раковины у каждого вида отличаются. Так, у *Sch. ventriosa* Stieler отношение ширины оборота к его высоте остается неизменным, т.е. обороты вздутые, их поверхность покрыта двумя рядами мощных бугорков, что, на наш взгляд, указывает на обитание в мелководье с повышенной гидродинамикой. Раковины *Sch. varians* (Sow.) у взрослых форм характеризуются наличием на их поверхности скульптуры, состоящей из прямых, бессистемно раздваивающихся ребер и менее развитых бугорков. Кроме того, отношение ширины оборота к его высоте всегда меньше единицы и колеблется в пределах 0,8 - 0,85. Этот вид, по всей вероятности, также вел бентонный образ жизни, но в отличие от первого в более спокойных водах мелководья.

*S. subvarians* Spath и *S. subplana* (Mant.) отличаются стройной, в основном равномерной скульптурой взрослых оборотов. Бугорки четкие, небольших размеров, ребра же, бессистемно раздваиваясь, доходят до вентрального перегиба, изгибаясь вперед к устью. Отношение ширины оборота к его высоте меньше, чем у *Sch. varians* (Sow.), и не превышает 0,8. Следовательно, взрослые особи этого вида обитали в придонной части более спокойных вод сублиторали.

Морфологические особенности индивидуального развития представителей рода *Schloenbachia* и их сходство в раннем онтогенезе, наличие переходных форм дают основание, на наш взгляд, считать, что эти три формы являются, по всей вероятности, экологическими подвидами или же в данном случае имеем дело с явлением диморфизма. В противном случае трудно объяснить большую скорость прохореза целой ассоциации одновозрастных видов одного рода. Эти виды встречаются в одних ассоциациях в Южной Туркмении (Мания, 1974), на Копетдаге (Алиев, 1959), Мангышлаке (Семенов, 1899), в Молдавии и Подолии (Балан, 1973), Польско-Германском бассейне (Schlüter, 1872; Noetling, 1885; Cieślinski, 1959; Marciniowski, 1970) и Англо-Парижском бассейне (Sharpe, 1853; Kennedy, 1971). По нашим наблюдениям и литературным данным, остатки шлоенбахид приурочены либо к песчаным, либо к песчано-карбонатным фациям. Это подтверждает наше мнение об их обитании в мелководных участках сублиторали с заметной гидродинамической активностью вод.

Второй группой надсемейства *Noplitoidea*, обитавшей в морях позднего мела Востока рассматриваемой провинции, является семейство *Placenticeratidae* Hyatt, представленное двумя видами рода *Karamaites* Iljin - *K. grossouvrei* (Sem.) и *K. semenovi* (Balan); одним рода *Proplacenticeras* Spath - *P. sp.* и двумя видами рода *Noplitoplacenticeras* Spath - *N. coesfeldiense* (Schlüter) и *N. vari* (Schlüter).

Характерная особенность раковины видов первых двух родов состоит в ее сильной инволютности, диоковидной форме и значительном превышении высоты оборота над его шириной. Трапециевидное поперечное сечение оборотов, скульптура поверхности раковины в виде редких валикообразных ребер, сильная инволютность ее придают, на первый взгляд, хорошую плавучесть организму, на самом же деле существует ряд морфологических особенностей, которые затрудняют быстрое передвижение: плоская вентральная сторона раковины, отделенная резкими перегибами от боковых, и наличие в непосредственной ее близости одного ряда бугорков, удлиненных по ходу завивания спирали; довольно глубокое ушко, которое, на наш взгляд, создавало при движении сильные турбулентные потоки в пограничном слое воды. Учитывая сказанное, можно предполагать, что названные виды обитали в придонной части сублиторали с довольно активным гидродинамическим режимом.

В пределах Прикаспия оба вида приурочены к песчаным фациям, в других регионах - к песчано-алевритистым фациям. Следовательно, особи рассматриваемых видов тяготели к неглубоким зонам сублиторали с песчаным дном.

*Proplacenticerus* sp. в пределах рассматриваемого региона известен из отложений верхнего турона Востока Мангышлака и берегов Аральского моря (Архангельский, 1912, 1916), где встречается в песчаных фациях совместно с *Collignonicerus woolgari* (Mant.).

Представители рода *Hoplitoplacenticerus* по общей морфологии раковины (инволютности, поперечному сечению оборотов и узкой вентральной стороне) сходны с видами первых двух родов плацентидератид, от которых отличаются главным образом характером скульптуры ее поверхности. У хоплитоплацентидерасов поверхность раковины покрыта довольно густыми, резкими, серповидноизогнутыми ветвящимися ребрами и тремя рядами бугорков: первый расположен у умбонального перегиба, второй - вдоль внешней части боковой стороны и третий - в непосредственной близости к вентральному перегибу. Эти особенности общей морфологии и скульптуры раковины свидетельствуют, на наш взгляд, о тяготении данных видов к неглубоким зонам сублиторали с умеренным гидродинамическим режимом и карбонатно-илистым субстратом.

В пределах Востока Среднеевропейской провинции *H. coesfeldianus* (Schlüter) и *H. vari* (Schlüter) являлись обитателями морей первой половины позднего кампана. Они известны в карбонатных глинах верхнего кампана Южного Донбасса, второй - также из отложений верхнего кампана Львовской области. За пределами рассматриваемого региона данные виды распространены в одновозрастных образованиях Средней Азии (Атабекян, Хакимов, 1976), Англо-Парижского (Grouvoure, 1894), Польско-Германского (Schlüter, 1872; Giers, 1964) бассейнов, на Мадагаскаре (Basse, 1931). Такой обширный ареал этих видов свидетельствует об их большой скорости прохореза.

Последняя группа отряда *Ammonitida* - надсемейство *Acanthoceratoidea* в поздне меловых бассейнах Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции представлена двумя семействами: *Acanthoceratidae* в составе двух родов: *Mantelliceras* Hyatt, *Acanthoceratus* Neumayr; *Collignoniceratidae* - также в составе двух родов *Collignonicerus* Breistroffer и *Subprionocylus* Meek.

Ранее других в позднем мелу этого региона появились представители рода *Mantelliceras* Hyatt. Уже в раннем сеномане в мелководной сублиторальной обстановке обитал *M. mantelli* (Sowerby). Раковина взрослых особей этого вида состояла из довольно вздутых оборотов, поверхность которых покрыта короткими массивными ребрами и сильно развитыми бугорками. Наличие ребер и бугорков на уплощенной поверхности вентральной стороны и сильно развитой скульптуры на боковых сторонах раковины при превышении ширины оборота над его высотой свидетельствуют о малоподвижном образе жизни этого

вида. Вероятнее всего, он сочетал ползание по дну с кратковременным пассивным парением в придонных слоях воды.

*M. mantelli* (Sow.) является одним из самых древних видов рода *Mantelliceras* Hyatt, который берет начало непосредственно от рода *Stoliczksia* Neumayr (Wright, 1957; Kennedy, 1971). Обладая большой скоростью прохореза, этот вид с его обширным ареалом является "космополитным". Его ареал охватывает не только Средне-европейскую палеобиогеографическую провинцию (Sharpe, 1857; Schlüter, 1876; Cieślinski, 1959; Найдин, 1959; Алиев, 1959; Marciniowski, 1970; Kennedy, 1971; Мания, 1974), но и другие регионы земного шара - Индию (Kossmat, 1896), Мадагаскар (Collignon, 1964), Приморские Альпы (Gérard, 1972).

По имеющимся материалам и литературным данным, этот вид обитал в мелководье с его активным гидродинамическим режимом и песчаными грунтами. Подавляющее большинство находок вида приурочены к песчаным и карбонатно-песчаным породам.

В Польско-Германском бассейне (Cieślinski, 1959) Средне-европейской палеобиогеографической провинции данный вид известен в ассоциациях с *Mantelliceras saxbii* (Sharpe), *M. tuberculatum* (Mantell); в Англо-Парижском встречается с *M. costatum* (Mantell), *M. saxbii* (Sharpe), *M. cantianum* (Spath), (Kennedy, 1971; Amedro, Damotte, Manivite, Robaszynski, Sornay, 1978; Juignet, Kennedy, Lebert, 1978).

Род *Acanthoceras* здесь также представлен одним видом - *A. rothomagense* (Defrance), который имел широкое распространение в позднесеноманских морях Англо-Парижского (Orbigny, 1840; Sharpe, 1853; Grossouvre, 1894; Kennedy, 1971), Польско-Германского бассейнов (Schlüter, 1872). В пределах Востока провинции этот вид имеет небольшое распространение. Его редкие находки известны из верхнего сеномана Подолии и Молдавии (Радкевич, 1897), Кавказа (Каракаш, 1897), Мангышлака (Семенов, 1899), Восточной Туркмении (Мания, 1974). Находки остатков *A. rothomagense* (Defrance) в верхнем сеномане Западных Альп (Gérard, 1972) и в Тунисе (Pervinquier, 1907) свидетельствуют о большой скорости прохореза данного вида. Общая морфология и скульптура раковины особей этого вида напоминают таковые *Mantelliceras mantelli* (Sow.), что позволяет предположить о тяготении их к неглубоким зонам сублиторали со значительным гидродинамическим режимом.

Представители семейства *Collignoniceratidae* Wright et Wright в пределах рассматриваемого региона появляются в позднем туроне. Единственный вид рода *Collignoniceratidae* - *C. woolgari* (Mant.) обладающая полувинтовой, довольно сильно скульптурированной раковинной.

Наличие двух рядов бугорков близ вентрального края, утолщение ребер в этой части и прерывистый киль на вентральной стороне не свидетельствуют о большой подвижности данного вида. Вероятно, он являлся обитателем придонных толщ и временами опускался на дно, ползая по субстрату. Последнее относится к крупным взрослым формам, у которых обороты становились довольно воздушными, ребра почти полностью редуцировались, а бугорки становились очень мощными.

Судя по многочисленным ядрам и раковинам, найденным в керне скважин, этот вид имел широкое развитие в позднегуронской бассейне Прикаспия. Для форм Прикаспия характерна угнетенность: они довольно мелкие, скульптура более тонкая по сравнению с мангышлакскими формами. Это объясняется фаціальными обстановками. В Прикаспии *S. woolgari* (Mant.) приурочен к глинисто-карбонатным фациям. Его особи в основном вели планктонный образ жизни: на Мангышлаке и в Приаралье они приурочены к песчаным фациям и, очевидно, вели бентонный образ жизни на мелководье с заметно подвижным гидродинамическим режимом. Этот вид отличается большой скоростью прохореза и известен на Кавказе (Магалашвили, 1971), в Польско-Германском (Fritch, 1872) и Англо-Парижском бассейнах (Sharpe, 1857). За пределами Среднеевропейской палеобиогеографической провинции он известен в Северной Америке (Meek, 1876, Kaufmann, 1977).

Род *Subprionocyclus* Shimizu представлен также одним видом - *S. neptuni* (Geinitz). Раковина по общей морфологии и скульптуре ее поверхности незначительно отличается от таковой *Collignonicegas woolgari* (Mant.). В пределах Востока Среднеевропейской провинции этот вид имел ограниченное распространение. Его остатки достоверно известны в верхнегуронских отложениях Кавказа (Магалашвили, 1971) и Восточного Мангышлака. Вместе с тем этот вид, как и предыдущий, является "космополитным". Он описан из верхнего турона Англии (Wright, Wright, 1951), Польско-Германского бассейна (Schlüter, 1872), Японии (Wright et Matsumoto, 1954), США (Kaufmann, 1977), что свидетельствует о его большой скорости прохореза.

Анализ развития систематических групп отряда *Ammonitida* в позднем мелу Востока Среднеевропейской провинции, их скорости прохореза и ареала свидетельствует в пользу быстрой эволюции и миграции этих головоногих, освоения ими различных фаціальных обстановок морского дна. Подавляющее большинство видов аммонитид тяготели к мелководным зонам сублиторали с песчаным, карбонатно-песчаным или карбонатно-илистым субстратом. Основное морфо-

функциональное значение скульптуры аммонитов - гидродинамическое, которое указывает на среду их обитания.

На наш взгляд, усложнение перегородок и перегородочных линий у аммонитов связано с упрочением стенок трубки и укреплением связи мягкого тела с раковиной (Чернов, 1961), а не указывает на то, что аммониты не были донными организмами (Geozl, 1958).

Миграция и заселение плоскоспиральных аммонитов происходили в довольно короткие промежутки времени и зависели от палеогеографических обстановок. Для этой группы можно выделить сеноманский этап, когда миграция *шлоенбахид*, *проплацентиперасов* и *мантелицерасов* происходила одновременно.

Поздний турон-коньяк-сантонский этап характеризуется весьма слабым заселением аммонитов. В это время на территории рассматриваемого региона отмечается стабилизация глубоководных условий *псевдоабисали* - обстановки, крайне неблагоприятной для обитания аммонитид. Этим, на наш взгляд, объясняется бедный состав ориктокомплекса плоскоспиральных форм в отложениях верхнего турона и полное его отсутствие в коньяк-сантонских отложениях. Не исключена возможность отсутствия остатков данной группы аммонитов сокращением полноты разрезов названных ярусов в этой части провинции.

Кампанский этап характеризуется заселением здесь только пахидисцид.

С конца позднего кампана до позднего маастрихта включительно в бассейнах Востока Среднеевропейской палеобиогеографической провинции систематический состав был очень бедным и представлен лишь единичными пахидисцидами и десмоцератидами.

## Л и т е р а т у р а

Алиев М.М., Алиев Р.А. Аммониты сеномана из Центрального Копетдага. - В кн.: Тр. Ин-та геологии АН ТССР, т.2. - Ашхабад, 1959, с.212-221.

Архангельский А.Д. Верхнемеловые отложения востока Европейской России. - Материалы для геологии России, т. XXV. - Спб, 1912, с.133 - 463.

Архангельский А.Д. Моллюски верхнемеловых отложений Туркестана. - В кн.: Тр. геол. комитета, 1916, нов. сер., вып. 152, с.492 - 538.

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

Балан Т.М. Шлоенбахиды сеномана юго-запада Русской платформы. - В кн.: Палеонтология и стратиграфия мезокайнозоя южных окраин Русской платформы. - Кишинев: Штиинца, 1973, с.67 - 79.

Балан Т.М. Головоногие моллюски. - В кн.: Атлас беспозвоночных позднемеловых морей Прикаспийской впадины. - В кн.: Тр.ПИНа, т.187. - М.: Наука, 1982, с.193 - 228.

Зуев Г.В. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. - Киев: Наукова думка, 1966, 140 с.

Каракаш Н.И. Меловые отложения северного склона Главного Кавказского хребта и их фауна. - Спб, 1897, 205 с.

Магалашвили Г.И., Гамбашидзе Р.А. Новые находки маастрихтских аммонитов на южной периферии Дзирульского кристаллического массива (Западная Грузия). - В кн.: Тр. Груз. политехн.ин-та, 2. - Тбилиси, 1971, с.94 - 99.

Магалашвили Г.И. О некоторых позднемеловых аммонитах южной и юго-восточной периферии Дзирульского массива (Грузинская ССР). - В кн.: Тр. Груз. политехн. ин-та, № I (202). - Тбилиси, 1978, с.83-101.

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: Илим, 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.

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

Семенов В.П. Фауна меловых образований Мангышлака и некоторых других пунктов Закаспийского края. - В кн.: Тр. Санкт-петербургского общества естествоиспытателей, т.ХХVIII, вып.5. - Спб, 1899.

Чернов А.А. О функциональном значении перегородок у аммонитов. - Палеонтологический журнал, 1961, № I, с.6 - 11.

Amedro F., Damotte R., Manivite H. et al. Echelles biostratigraphiques dans le Cénomaniens du Boulonnais. - Geol. Méditer., 1978, t.V, N 1, p. 5 - 8.

Basse E. Monographie paléontologique de Crétacé de la province de Maintirano. Madagascar. - Ann. geol. Serv. des Mines Зак. I.

de Madagascar. mém. hors série. Tananarive, 1931, p. 1 - 86.

Chamberlain J.A., Jr. Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells. - *Palaeontology*, 1976, 19, N 3, p.539 - 563.

Chamberlain J.A. Hydromechanical Design of Fossil Cephalopoda. Ammonoidea: evolution, classification, mode of life and geological usefulness of a major. The Systematics Association. Special Volume, N 18, New York, 1981, p.289 - 336.

Chamberlain J.A., Jr., Westermann E.J., Gerd. Hydrodynamic properties of cephalopoda shell ornament. - *Paleobiology*, 1976, v.2, p.316 - 331.

Cieśliński S. Alb i cenoman polnochnego obrzeżenia Gór. Szwajcarskich. - *Inst. geolog. prace*, 1959, t.XXVIII, Warszawa, 95 c.

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

Fritsch A. Cephalopoden der böhmischen Kreideformation. *Prag*, 1872, S.11.

Géozy B. Über das Absterben und die Einbettung der Ammoniten. *Ann. Univ. scient. Budapest. Sec. geol.*, Bd.2, 1958 (1959), S.93 - 98.

Giers R. Die Grossfauna der Mukronatenkreide (Unteres Oberkamban im östlichen Münsterland. *Fortschr. Geol. Rheinland und Westfal.*, 7. Krefeld, 1964, S.213 - 294.

Griepenkerl O. Die Versteinerungen der senonen Kreide von Königs-Lütter im Herzogtum Braunschweig. - *Palaeont. Abh.*, 4, 5, 1889, 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.

Hauer F. Über die Cephalopoden der Gosauichten. *Beitr. - Palaeontographie Österreich. Wien und Olmütz*, 1858, S.12.

Houša V. *Lewesiceras Spath (Pachydiscidae, Ammonoidea) from the Turonian of Bohemia.* - *Sbornik geol. ved. rada P. svazek 9. Praha*, 1967, 36 p.

Juignet T.P., Kennedy W.J., Lebert A. Le Cénomaniens du Maine: formations sédimentaires et faunes d'Ammonites du stratotype. - *Geol. Méditer.*, 1978, t.V, N 1, p.87 - 99.

Kaufmann E.J. Geological and biological overview. Western Interior Cretaceous basin. - *Mount. Geol.*, 1977, v.14, N 3,4 p.77 - 274.

Kennedy W.J. Cenomanian ammonites from Southern England. - *Paleontological assoc. London*, 1971, 133 p.

Kossmat F. Untersuchungen über die südindische Kreideformation. Beitr. Palaontol. Geol. Osterr.-Ung, Bd.9. Wien et Leipzig, 1895, S.97 - 203.

Marcinowski R. The Cretaceous transgressive deposits east of Czeszochowa (Polish Iura 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.

Noetling F. Die fauna der Baltischen Cenoman-Geschiebe. - Palaont. Abh., Bd.II, H.4. Berlin, 1885, S.199 - 247.

Nowak J. Untersuchungen über die Cephalopoden der oberen Kreide in Polen. 3 Teil. Ammoniten und Belemniten. - Bull.Intern. de l'Academie Sciences. Cracovie, Sér.B, N 6, 1913, S.335 - 412.

Orbigny A. Paleontologie franco ais, t.1. Terrains crétocés, v.1. Cephalopoda. 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.

Schlüter C. Cephalopoden der oberen deutschen Kreide. - Palaontographica, Bd.21, 24, Cassell, 1872, 1876, 121 S.

Sharpe D. Description of the fossil remains of Mollusca found in the Chalk of England. Part.I. - Cephalopoda. Paleontogr. Soc., v.XII, IX. London, 1852 - 1857, 68 p.

Stolozka 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.

Gérard T. Les Acakthoceratidae cenomaniens des chaînes subalpines méridionales. - Mem.soc.géol. France, 1972, t.51, N 116, 204 p.

Ulrich L. Ammoniten mit Tintenbeutel. - Paläontol.Z., 1967, 41, N 3 - 4, p.132 - 136.

Wright C.W. Mesozoic Ammonoidea (pars). - In: Arkell W. I., Kummel B., Wright C. Mesozoic Ammonoidea, Treatise on Invertebrate Paleontology, New York and Lawrence, 1957, L.490.

Wright C., Matsumoto T. Some Dupful Cretaceous Ammonite Genera from Japon and Saghallen. - Mem.fac.Sci., Kyushu Univ. (D), Geol.4, 1954, p.107 - 143.

Wright C.W., Wright F.V. A survey of the fossil Cephalopods of the Chalk of Great Britain. - Palaont. Soc., v.C, 1Y, London, 1951, L.40.