

УДК 564.53

А. А. ДАГИС

О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СВЯЗИ РОДОВ *TILTONICERAS*, *ELEGANTICERAS* И *HARPOCERAS*

Генетическая связь раннеюрских родов *Tiltoniceras*, *Eleganticeras* и *Harposeras* отчетливо проявляется в сходстве онтогенетического развития лопастных линий и морфологии их раковин. Об этом же свидетельствует и стратиграфическое положение указанных родов, последовательно сменяющих друг друга во времени.

В нижнеюрских отложениях Западной Европы и Северной Сибири широко распространены роды *Tiltoniceras* Buckman, *Eleganticeras* Buckman и *Harposeras* Waagen, встречающиеся в соответствующей перечислению стратиграфической последовательности. *Tiltoniceras* занимает определенное стратиграфическое положение в разрезах Западной Европы и Северной Сибири. В Англии слои с *Tiltoniceras acutum* характерны для нижней части зоны *Dactylioceras tenuicostatum* (Dean, Donovan and Howarth, 1961). В северо-западной части ФРГ распространение рода *Tiltoniceras* ограничено пределами зоны *D. tenuicostatum* (Hoffman, 1966, 1968). В этих разрезах *Tiltoniceras* встречается вместе с характерными для нижнего тоара *Dactylioceras tenuicostatum* и *D. semicelatum*. В Северной Сибири *Tiltoniceras* встречен в слоях, сменяющих отложения с амальтедами и соответствующих, по нашему мнению, зоне *D. tenuicostatum*. Здесь указанный род сопровождается видами родов *Arctomercaticeras* и *Kedonoceras*. Из отложений, относимых к зоне *D. tenuicostatum* во Франции, среди типичных нижнеюрских видов рода *Dactylioceras* П. Мобеж (Maubeuge, 1957) описал *D. pseudocrassoides*, кадиконическая форма которого, а также характер скульптуры сближают его с родом *Kedonoceras* из оломонских разрезов нижнего тоара. Таким образом, все имеющиеся на сей день данные свидетельствуют о том, что распространение рода *Tiltoniceras* ограничено пределами зоны *D. tenuicostatum*.

Eleganticeras и *Harposeras* встречаются в более высокой части нижнего тоара, характеризуя отложения зоны *Harposeras falcifer*. При этом *Eleganticeras* непосредственно сменяет во времени род *Tiltoniceras* и известен только из нижней части подзоны *exaratum*, в то время как *Harposeras* характеризует более высокие горизонты. В такой стратиграфической последовательности эти роды встречены в Англии, северо-западной части ФРГ и на севере Сибири.

Детальное изучение этих родов показало, что между ними существует преемственная связь, проявляющаяся в однотипном развитии лопастных линий и сходном внешнем облике.

Наиболее древний из названных родов — *Tiltoniceras* (табл. IV, фиг. 4, 5) впервые был установлен С. Бакменом (Buckman, 1913) в нижнем тоаре Англии. Представители этого рода имеют раковину дискоидальной формы, выгнутые боковые стороны которой в различной степени уплощены. Вентральная сторона узкая, снабжена килем. Характерной особенностью рассматриваемого рода является еще не сформировавшаяся умбональная стенка, которая выглядит пока как естественное продолжение

боковых сторон. Умбональный перегиб, связывающий воедино боковые стороны и умбональные стенки, округлый и расплывчатый. Скульптура представлена тонкими линиями парастания либо четко выраженными серпообразными ребрами. Взрослые обороты сглаженные.

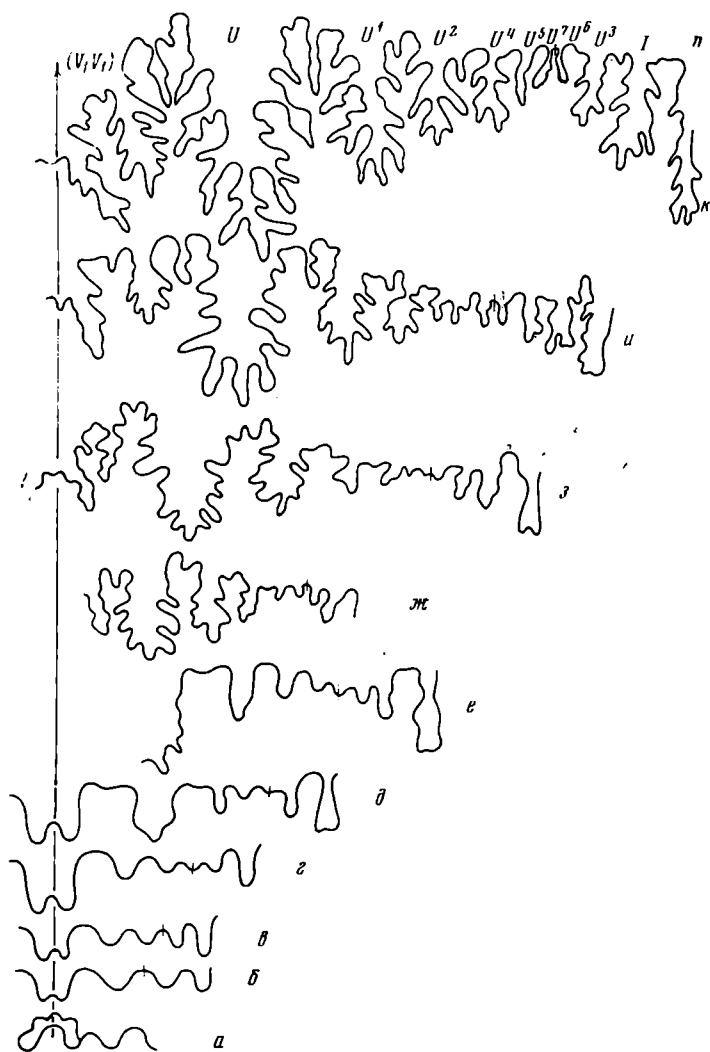


Рис. 1. Развитие лопастной линии в онтогенезе *Tiltoniceras propinquum* (Whiteaves); все стадии зарисованы с экз. № 420-27; а — первая и вторая линии ($\times 20$). б — четвертая линия ($\times 20$). в — при $V = 0,3$ мм и $III = 0,6$ мм ($\times 15$), г — при $V = 0,75$ мм и $III = 1,3$ мм ($\times 15$), д — при $V = 1,8$ мм и $III = 1,7$ мм ($\times 15$), е — при $V = 3,35$ мм и $III = 2,8$ мм ($\times 4,5$), ж — при $V = 7$ мм и $III = 5$ мм ($\times 4,5$), з — при $V = 10$ мм ($\times 4,5$), и — при $V = 12$ мм и $III = 8$ мм, к — при $V = 25$ мм и $III = 17$ мм; Омолонский массив; тоар

Развитие лопастной линии в онтогенезе у рода *Tiltoniceras* проходит по следующему плану (рис. 1). Первая линия включает узкое вентральное седло, по обеим сторонам которого расположены умбональные лопасти, более широкое и низкое дорсальное седло, заключенное между двумя внутренними боковыми лопастями (рис. 1, а). Таким образом, в первой линии имеются четыре лопасти, расположенные симметрично на обеих сторонах

раковины¹. Вторая перегородка срastaется с первой, а на ее лопастной линии отчетливо выступает прогибание краевых частей вентрального седла и образование благодаря этому узкого вторичного седла в центре вентрального (рис. 1, а). В четвертой лопастной линии на месте вентрального и дорсального седел присутствуют уже хорошо выраженные лопасти, формирование которых происходит во второй и третьей линиях (рис. 1, б). На лопастной линии, зарисованной при $B = 0,3$ мм и $Ш = 0,6$ мм, присутствует новый элемент — вторая умбональная лопасть, которая, по-видимому, заложилась немного раньше путем прогибания умбонального седла (рис. 1, в). Следующая стадия развития линии характеризуется появлением третьей умбональной лопасти, расположенной на умбональном шве (рис. 1, г). При $B = 1,8$ мм наблюдается дальнейшее воздымание срединного седла вентральной лопасти, углубление же самой вентральной лопасти очень незначительное. В вершине наружного седла на этой стадии закладывается вторичная лопасть. Первая умбональная лопасть усложняется благодаря прогибанию боковых участков ее основания. На рассматриваемой стадии развития возникает четвертая умбональная лопасть, располагающаяся на умбональном шве. Дорсальная лопасть становится двурядельной (рис. 1, д).

На дальнейших этапах развития отмечается усложнение заложившихся ранее элементов и возникновение новых. Боковые стороны умбональной лопасти становятся зазубренными, в вершине второго наружного седла закладывается вторичная лопасть, вторая умбональная лопасть усложняется, ее основание становится узким и вытянутым. Четвертая умбональная лопасть уже хорошо развита — узкая и глубокая. Она смещается с умбонального шва на внутреннюю сторону. Рядом с умбональным швом на внешней стороне располагается пятая умбональная лопасть, которая сместилась из области умбонального шва, где она впервые возникла. На умбональном шве находится пока еще слабо развитая шестая умбональная лопасть. Дорсальная лопасть остается узкой и глубокой, осложненной в основании очень узким невысоким седлом, боковые стороны ее становятся зазубренными (рис. 1, е). При $B = 7$ мм зарисована значительная часть лопастной линии, на которой отчетливо видна глубокая изрезанная лопасть, рассекающая первое наружное седло (рис. 1, ж). Лопасти и седла на этой стадии глубоко изрезаны. Шестая умбональная лопасть смещается на внешнюю сторону. Лопастная линия, зарисованная при $B = 10$ мм, содержит уже все элементы взрослой лопастной линии (рис. 1, з). Вентральная лопасть короткая, широкая, осложненная высоким срединным седлом. Первая умбональная лопасть узкая, глубокая, сильно изрезанная. Вторая умбональная лопасть почти в два раза короче первой. Лопасти U^2 , U^4 , U^5 слегка увеличиваются в размерах по сравнению с предыдущей стадией. Появляется новая умбональная лопасть U^7 , пока еще очень маленькая, располагающаяся у самого умбонального шва на внешней стороне. На внутренней стороне расположены узкая и глубокая дорсальная лопасть, внутренняя боковая лопасть — тоже узкая и глубокая, лишь немного короче дорсальной, затем четвертая умбональная лопасть, по форме напоминающая внутреннюю боковую, только более короткая, и, наконец, совсем небольшая седьмая умбональная лопасть. Лопастная линия при $B = 25$ мм представляется очень сложнорассеченной, хотя количество элементов ее не увеличивается по сравнению с выше рассмотренной стадией (рис. 1, к). Все лопасти и седла очень глубоко изрезаны. Таким образом, в законченном виде онтогенетический ход развития лопастной линии у рода *Tiltoniceras* можно записать так:

$$(V_1, V_1) UU^1U^2U^4U^5U^7 : U^6U^3 ID.$$

¹ В дальнейшем счет лопастей и седел на более поздних линиях ради удобства будет вестись только по одной стороне раковины.

Этот же план развития лопастной линии мы наблюдаем и у *Eleganticeras* (табл. IV, фиг. 1—3, 6), который, на наш взгляд, является прямым потомком рода *Tiloniceras*. Наряду с преимуществом основных черт предкового рода у *Eleganticeras* появляются присущие только ему особенности, позволившие выделить самостоятельный род. Говоря об однотипности развития лопастных линий у обоих родов, мы имеем в виду, что у *Eleganticeras* сохраняется то же количество лопастей и седел и наследуется тот же механизм образования основных элементов лопастной линии

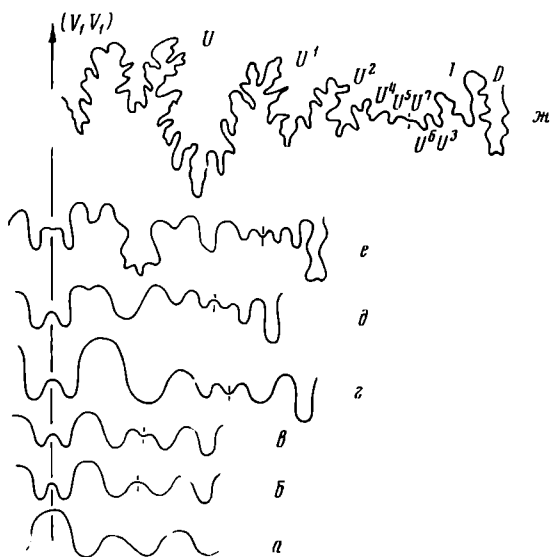


Рис. 2. Развитие лопастной линии в онтогенезе *Eleganticeras alajaense* (Repin); все стадии зарисованы с эка. № 420-59; а — первая линия ($\times 30$), б — при $V = 0,4$ мм и $III = 0,7$ мм ($\times 30$), в — при $V = 0,5$ мм и $III = 0,8$ мм ($\times 15$), г — при $V = 0,7$ мм и $III = 1,2$ мм ($\times 30$), д — при $V = 1$ мм и $III = 1,5$ мм ($\times 15$), е — при $V = 3$ мм и $III = 3$ мм ($\times 7$), ж — при $V = 14$ мм и $III = 9$ мм ($\times 4,5$); Омолонский массив; тоар

(рис. 2), который наблюдается у *Tiloniceras*. Таким образом, формула лопастной линии взрослого *Eleganticeras* та же, что и у *Tiloniceras*, т. е.

$$(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^5U^7 : U^6U^3ID.$$

Но наряду с таким общим сходством в лопастных линиях рассматриваемых родов имеются и частичные отличия, которые касаются главным образом формы отдельных элементов. Так, лопасти, располагающиеся на внутренней части раковины *Eleganticeras*, по сравнению с аналогичными лопастями рода *Tiloniceras*, становятся значительно короче и шире, причем изменение формы лопастных элементов, на наш взгляд, непосредственно связано с теми преобразованиями, в которые были вовлечены отдельные части раковины. У рода *Eleganticeras* основные изменения мы наблюдаем в приумбопальной области, т. е. в той части раковины, которая была непосредственно связана с внутренней частью перегородки. Здесь в противоположность *Tiloniceras* мы видим уже четко обособленную умбопальную стенку с резко выраженным умбопальным перегибом. При этом умбопальная стенка может быть либо наклонная, либо вертикальная, либо в различной степени вогнутая. Формирование ее происходит постепенно. Об этом свидетельствуют своеобразные аммониты, встреченные на границе слоев с *Tiloniceras* и *Eleganticeras* на Северо-Востоке СССР (ручей Головной), обладающие в равной степени признаками того и другого родов. У этих аммонитов, которых мы относим к новому виду рода *Eleganticeras* (табл. IV, фиг. 6), умбопальная стенка уже обособилась, хотя и не столь отчетливо, как у типичных представителей этого рода. Умбопальный перегиб еще сравнительно мягкий, сближающийся с умбопальным перегибом *Tiloniceras*, но в то же время является уже довольно ясной границей между боковыми сторонами и умбопальной стенкой. Постепенность и определенная направленность отмечаются и в развитии скульптуры рассматри-

ваемых родов. Как отмечалось выше, для *Tiloniceras* характерны сглаженные взрослые обороты независимо от того, были ли молодые обороты ребристые или только струйчатые. Этот признак типичен для всех известных видов рода *Tiloniceras*. У *Eleganticeras* наблюдается общая тенденция к более четкой и резкой ребристости уже на молодых стадиях развития. Кроме того, основная часть видов этого рода сохраняет ребристость и на взрослых стадиях развития. Эта линия в развитии скульптуры продолжается и в дальнейшем у *Harposeras*. Своеобразной особенностью рода *Eleganticeras*, которую не удалось наблюдать у *Tiloniceras*, является диморфизм, впервые отмеченный У. Леманом (Lehman, 1966, 1968) у элегантицерасов ФРГ. Он проявляется в наличии у одного и того же вида двух групп резко различающихся внешне особей, количество которых всегда приблизительно одинаково. Эти две группы мы рассматриваем соответственно как макроконхи и микроконхи. При этом микроконхи, как правило, обладают заметно меньшими размерами, значительно по сравнению с макроконхами эволютностью, а также более грубой и четкой ребристостью.

Таким же образом диморфизм выражен и у рода *Harposeras*. В частности, у *H. exaratum* отмечены две приблизительно равные в количественном отношении группы особей, одна из которых представлена крупными экземплярами с резкими, частыми, серпообразными ребрами, а вторая состоит из значительно меньших по размерам раковин, значительно более эволютных, с более грубыми и редкими ребрами. Детальное изучение внешнего и внутреннего строения представителей рода *Harposeras*

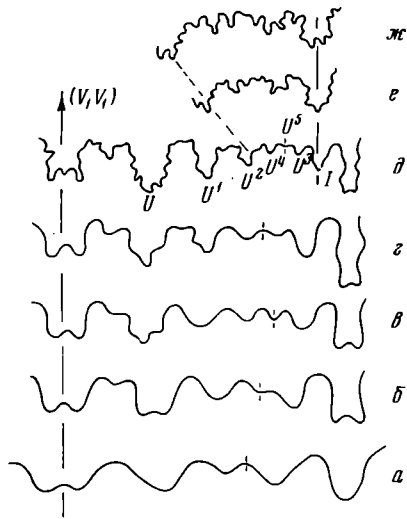


Рис. 3. Развитие лопастной линии в онтогенезе *Harposeras exaratum* (Young et Bird); а — при $V = 7$ мм, в — при $V = 20$ мм, ж — при $V = 28$ мм (по Шиндевольфу, 1963)

(табл. IV, фиг. 7, 8) показало, что он наследует в общих чертах характерные особенности рода *Eleganticeras*, прямым продолжателем которого является. К сожалению, сохранность нашего материала такова, что изучение лопастной линии в онтогенезе оказалось невозможным. Однако такого рода исследования были проведены О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1963). В своей работе он приводит развитие лопастной линии ряда видов рода *Harposeras*, в том числе и для *H. exaratum* (рис. 3). Несмотря на то, что эти онтогенезы очень неполные, они тем не менее дают возможность составить общее представление о плане развития лопастной линии рассматриваемого рода. Бросающейся в глаза особенностью при этом является отставание в закладке отдельных элементов лопастной линии у *Harposeras* по сравнению с *Eleganticeras*. Как это отчетливо видно на рис. 3, у *H. exaratum* даже при $V = 28$ мм еще нет седьмой умбопальной лопасти, которая у *Eleganticeras* известна уже при $V = 14$ мм. Другой особенностью является двучленное деление третьей умбопальной лопасти, что у *Eleganticeras* мы встречаем еще в самой зачаточной стадии. Кроме перечисленных выше особенностей следует отметить иную форму внутренней боковой лопасти, которая значительно шире, чем у *Eleganticeras*. Однако механизм образования отдельных элементов лопастной линии сохраняется тот же. Так, образование новых лопастей происходит в области умбо за счет прогибания седла, расположенного на умбопальном шве, при этом сдвиг лопастей на внешнюю и внутреннюю стороны происходит в том же порядке, что и у

предыдущих родов. Правда, на приведенном Шиндевольфом рисунке отсутствует восьмая умбональная лопасть (U^7), известная у *Tiltoniceras* и *Eleganticeras*. Вполне возможно, что она в связи с общим замедленным ходом развития лопастной линии у рассматриваемого рода появляется на более поздних стадиях, которые просто не отображены названным автором.

Внешние признаки, включающие скульптуру и форму отдельных элементов раковины, продолжают развиваться в направлении, отмеченном ранее при рассмотрении родов *Tiltoniceras* и *Eleganticeras*. Продолжается дальнейшее формирование умбо. Умбональная стенка у рассматриваемого рода, как правило, высокая и отвесная. Умбональный перегиб резкий и отчетливый. Ребра приобретают четкую серпообразную форму, с резким изгибом, одинаково хорошо выражены на всем протяжении. Характерной особенностью является ребристость всех стадий развития. При этом с ростом раковины отмечается ее усиление.

Таким образом, можно сделать следующие выводы. *Tiltoniceras*, *Eleganticeras* и *Narroceras* сменяют друг друга во времени. Они характеризуются единым планом развития лопастной линии в онтогенезе, определенной направленностью в развитии скульптуры и отдельных частей раковины. Последнее выражается в формировании умбональной стенки и умбонального перегиба от более древнего рода *Tiltoniceras* к более молодым *Eleganticeras* и *Narroceras*, а также в усилении ребристости и захвате ею более поздних стадий развития. Все эти данные являются свидетельством вероятной генетической связи рассматриваемых родов.

ЛИТЕРАТУРА

- Buckman S. 1913. Yorkshire type ammonites. Vol. 2. Pt. 11. London, p. VII—VIII.
Dean W., Donovan D. and Howarth M. 1961. The Liassic ammonite zones and subzones of the North-West European province. Bull. Brit. Museum Natur. History, Geol., vol. 4, № 10, p. 438—505.
Hoffmann K. 1966. Die Stratigraphie und Paläogeographie der bituminösen Facies des nordwestdeutschen Oberlias (Toarcium). Beih. Geol. Jahrb., H. 58, S. 444—495.
Hoffmann K. 1968. Neue Ammonitenfunde aus dem tieferen Unter-Toarcium (Lias) des nördlichen Harzvorlandes und ihre feinstratigrafische Bedeutung. Geol. Jahrb., H. 85, S. 12—31.
Lehman U. 1966. Dimorfismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias Geschiebe. Paläontol. Z., Bd. 40, H. 1—2, S. 26—55.
Lehman U. 1968. Stratigraphie und Ammonitenführung der Ahrensburger Glacial-Geschiebe aus dem Lias epsilon (=Unt. Toarcium). Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, H. 37, S. 41—68.
Maubeuge P. 1957. Les ammonites de la zone à *Dactyloceras semicelatum-tenuicostatum* dans l'Est de la France et plus spécialement dans le Grand-Duché de Luxembourg. Grand-Duché de Luxembourg, Mus. Hist. Nat., p. 189—226.
Schindewolf O. 1963. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abhandl. Akad. Wiss. und Liter. Mainz, math.-naturwiss. Kl., № 6, S. 293—365.

Институт геологии и геофизики
Сибирского отделения АН СССР
Новосибирск

Статья поступила в редакцию
8 VI 1970

Объяснение к таблице IV

Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1—3. *Eleganticeras alajense* (Repin): 1а, б — экз. № 420-61, макроконх; Омолонский массив, бассейн р. Левый Кедон; нижний тоар, зона *Narroceras falcifer*; 2 — экз. № 420-52, микроконх; местонахождение и возраст те же; 3 — экз. № 420-50, макроконх; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 4, 5. *Tiltoniceras propinquum* (Whiteaves): 4 — экз. № 420-2; Омолонский массив, бассейн р. Левый Кедон; нижний тоар, зона *Dactyloceras tenuicostatum*; 5 — экз. № 420-1; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 6. *Eleganticeras* sp. nov.; экз. № 420-53; Омолонский массив, бассейн р. Левый Кедон; нижний тоар, зона *Dactyloceras tenuicostatum*.

Фиг. 7, 8. *Narroceras exaratum* (Young et Bird): 7 — экз. № 420-102, микроконх; Омолонский массив, бассейн р. Левый Кедон; нижний тоар, зона *Narroceras falcifer*; 8 — экз. № 420-101, макроконх; местонахождение и возраст те же.

