

1. Алиев М. М., Крылов Н. А., Павлова М. М. и др. Верхний мел Юга СССР. М., 1986. 232 с. 2. Атабекян А. А., Хакимов Ф. Х. Кампанские и маастрихтские аммониты Средней Азии. Душанбе, 1976. 145 с. 3. Ашуров А. А. Крупные фораминиферы маастрихта Таджикской депрессии//ДАН СССР. 1983. Т. 273, № 3. С. 713—717. 4. Ашуров А. А., Немков Г. И. Первая находка сидеролитов в Таджикской депрессии//Вопр. палеонтол. Таджикистана. Душанбе, 1975. С. 138—148. 5. Бобкова Н. Н. Стратиграфия верхнемеловых отложений и позднемеловые пластинчатожаберные моллюски Таджикской депрессии//Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Л., 1961. Т. 54, вып. 8. 191 с. 6. Бобкова Н. Н. Позднемеловые рудисты юго-восточной части Средней Азии//Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. М., 1974. Т. 196. 195 с. 7. Гольтман Э. В. Первые данные о комплексах радиолярий из кампанских и маастрихтских отложений Таджикской депрессии//Древн. радиоляри. Сред. Азии. Душанбе, 1973. Вып. 3. С. 13—33. 8. Гольтман Э. В. Стратиграфическое распространение позднемеловых радиолярий Таджикской депрессии//Тр. ВСЕГЕИ. Нов. Сер. Л., 1975. Вып. 226. С. 70—78. 9. Гольтман Э. В. Значение радиолярий для корреляции сенонских отложений Таджикской депрессии//Систем. эволюция и стратиграф. значение радиолярий. М., 1981. С. 73—82. 10. Гольтман Э. В. Новые виды сенонских радиолярий Таджикской депрессии//Нов. виды ископ. флоры и фауны Таджикистана. Душанбе, 1984. С. 14—27. 11. Гольтман Э. В. Новые Spongodiscoidea мела Средней Азии//Нов. виды ископ. флоры и фауны Таджикистана. Душанбе, 1987. С. 31—48. 12. Джалилов М. Р. Стратиграфия верхнемеловых отложений Юго-Зап. Дарваза//Тр. Ин-та геол. АН ТаджССР. 1963. Т. 7. С. 50—116. 13. Джалилов М. Р. Стратиграфия верхнемеловых отложений Таджикской депрессии. Душанбе, 1971. 210 с. 14. Джалилов М. Р., Ашуров А. А., Гольтман Э. В. и др. Стратиграфия и крупные фораминиферы кампана и маастрихта Таджикской депрессии. Душанбе, 1988. 135 с. 15. Казинцова Л. И. Меловые радиолярии Коряжского нагорья//Сов. геология. 1979. № 4. С. 81—85. 16. Козлова Г. Э., Горбовец А. Н. Радиолярии верхнемеловых и верхнеэоценовых отложений Зап.-Сиб. низменности//Тр. ВНИГРИ. 1966. Вып. 248, № 1. 157 с. 17. Корчагин В. И. Схема стратиграфии верхнемеловых отложений Таджикской депрессии по фораминиферам//Пробл. нефтян. Тадж. Душанбе, 1969. Вып. 1. С. 15—21. 18. Липман Р. Х. Материалы к монографическому изучению радиолярий верхнемеловых отложений Русской платформы//Тр. ВСЕГЕИ. Палеонтол. и стратигр. Л., 1952. С. 24—51. 19. Региональная стратиграфическая схема меловых отложений Урала//Унифиц. и коррелиц. стратиграф. схемы Урала. Свердловск, 1981. Листы 5а—д. 20. Решения Межведомственного стратиграфического совещания по мезозою Средней Азии. Л., 1977. 45 с. 21. Соколов-Кочегаров А. С., Хасина Г. И., Немков Г. И. Первая находка верхнеэоценовых орбитондов в Таджикской депрессии и ее стратиграфическое значение//Изв. вузов. Геол. и разведка. 1962. № 9. С. 138—140. 22. Фроленкова А. Я., Нехрикова Н. И. Стратиграфия и условия образования верхнемеловых отложений Юго-Западного Дарваза//Тр. ИГРГИ АН СССР. 1979. № 21. С. 76—84. 23. Saucy L. Contribution à l'étude micrographique des terrains sédimentaires. I Etude de quelques dépôts siliceux secondaires et tertiaires du bassin de Paris et de Belgique//Mem. Soc. geol. Nost. 1897. T. 4, mem. 2. 589 p. 24. Dumitrica P. Cryptoccephalic and Cryptothoracic Nassellaria in some Mesozoic Deposits of Romania//Rev. ser. geol., geogr. et geoph., ser. geol. 1970. Vol. 14, N 1. P. 45—124. 25. Foreman H. P. Upper Maestrichtian Radiolaria of California//Paleonol. 1968. N 3, sp. pap. 82 p. 26. Foreman H. P. Mesozoic Radiolaria from the Atlantic Basin and its Border//Strat. Micropal. of Atlantic Basin and Boreland. 1977. N 6. P. 305—320. 27. Petrushevskaya M. G., Kozlova G. E. Radiolaria: Leg 14, Deep Sea Drilling Project/Univ. Repts Deep Sea Drill. Proj. V. 14. 1972. P. 495—647. 28. Squinabol S. Le Radiolarie dei Noduli selciosi Scaglia degli Euganei//Riv. Ital. di Paleont. 1903. Vol. 9. P. 105—144.

Ин-т геологии АН ТаджССР,  
Душанбе  
Геологический ин-т АН СССР,  
Москва

Поступила в редакцию  
09.01.87

#### ON THE STRATIGRAPHY OF CONIACIAN — MAASTRICHTIAN DEPOSITS OF SOUTH-WEST DARVAZ

E. V. Gollthman, A. A. Ashurov

The radiolarians and larger foraminifers were discovered at first time in Coniacian — Maestrichtian deposits of South-West Darvaz. This fact give possibility to establish the correlatives of all micropaleontological zones included in regional stratigraphic scale.

УДК 53.564.581:1

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВЕНТРАЛЬНОБОРОЗДЧАТЫХ CYLINDROTEUTHIDAE (BELEMNITIDA). РЕВИЗИЯ РОДА LAGONIBELUS

В. А. Густомесов

Вентральная борозда имеется на рострах белемнитов самой различной систематической принадлежности. Она вместе с другими признаками важна для диагностики таксонов разного ранга. В данной статье будут рассмотрены представители семейства *Cylindroteuthidae*, для которых особенно характерно развитие вентральной вершинной борозды. В сущности этой бороздой обладают все представители *Cylindroteuthidae*. Наличие ее, при отсутствии других вершинных борозд в сочетании с рисунком малозаметных, редко наблюдаемых боковых борозд и внутренней структуры, определяет принадлежность белемнитов к этому семейству. Но вентральная вершинная борозда в разной степени развита у различных видов и родов *Cylindroteuthidae*. У некоторых она очень слабо выражена и даже практически отсутствует. В данной статье все внимание будет сосредоточено на подсемействе *Lagonibelinae* (роды *Lagonibelus*; *Holcobeloides*) и отчасти на подсемействе *Cylindroteuthinae* (род *Cylindroteuthis*) — таксонах, принятых автором согласно последним представлениям [4]. Именно среди них вентральная борозда бывает особенно развитой, длинной, протягивающейся по всей длинной послелеалеоляриной части роста и даже далее. Из-за этого *Lagonibelinae* и получили свое название (в переводе *Lagonibelus*¹ означает канавчатый белемнит). Такие белемниты, с развитой длинной вентральной бороздой, мы условно называем в этой статье вентральнобороздчатыми.

Устанавливать филогенетические связи у белемнитов, как известно, весьма трудная задача. Причиной тому — малое количество признаков на рострах, конвергентное появление их в различных филогенетических ветвях.

Несмотря на все сложности, выявление генетических связей между рассматриваемыми видами возможно. Более точные представления создаются при более полном использовании внутренних признаков роста и выявлении особенностей их изменения в онтогенезе.

Рассматриваемые белемниты, как и все *Cylindroteuthidae*, распространены только в бореальном поясе. Лишь частично они заходят южнее. Лучше всего они изучены в СССР: в европейской части — работы Г. Я. Крымгольца [5], П. А. Герасимова, В. А. Густомесова [1, 3], В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой (данные по Печорской синеклизе [7]), В. А. Густомесова [1, 2], а также работы В. И. Бодылевского, Н. С. Воронца и др.

Основной материал содержится в двух монографиях — В. А. Густомесова [3] и В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой [7]; в них делаются попытки наметить генетические связи между видами, и поэтому в дальнейшем будет анализироваться в основном материал именно этих ра-

¹ Первоначально *Lagonibelus* и *Holcobeloides* рассматривались как подроды рода *Cylindroteuthis* [1], затем В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева [7] объединили эти подроды в род *Lagonibelus*.

бот. Важной является также работа А. П. Павлова [6], касающаяся белемнитов Англии и СССР. В ней была сделана первая попытка наметить филогенетические связи между видами, относящимися ныне к *Cylindroteuthidae*.

В зарубежной Европе рассматриваемые белемниты менее распространены и менее изучены. В Польше *Cylindroteuthidae* обнаружены в самое последнее время [9]. В ФРГ они известны давно, но, как и в Польше, среди них нет вентральнобороздчатых видов в смысле, принятом в этой статье. Последние встречаются во Франции и Англии. Но известны они по старым работам Д. Блейнвилля, А. Орбиньи, Д. Филлипса. Для Северо-Американского континента наиболее важна работа Ф. Андерсона 1945 г. [8], в которой описаны и изображены несколько вентральнобороздчатых видов из Калифорнии.

Главный вопрос, который встает в самом начале разбора связей между вентральнобороздчатыми видами *Cylindroteuthidae*, — является ли длинная вентральная борозда признаком единой группы или она развивается независимо в разное время у генетически непосредственно не связанных видов, в различных ветвях генеалогического древа цилиндртеутид? Наш опыт говорит в пользу последнего. Используя все признаки и особенно черты внутренней структуры, автор обособил *Lagonibelus* и *Holcobeloides* [1, 3] от собственно *Cylindroteuthis*. В своих исследованиях В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева [7] приняли такой подход, изменив только объем и ранг названных таксонов, подтвердили правомерность выделения последних на основе приоритета признаков внутренней структуры. Они также пришли к выводу о независимом происхождении вентральной борозды в разных филогенетических ветвях, но представляли себе их иначе (см. [7, рис. 41] и [3, рисунок на с. 199]).

Диагностика таксонов проводится с учетом всех морфологических свойств ростров и их внутренней структуры, т. е. с учетом особенностей изменений ростров в онтогенезе. И последнее оказывается решающим. Очень наглядно это отражено на видах из Калифорнии, описанных Андерсоном [8]: ряд видов имеют длинную и широкую вентральную борозду и по такому признаку их следовало бы относить к *Lagonibelus* или *Holcobeloides*. Однако центральное или субцентральное положение вершины альвеолы (а значит также передней части апикальной линии), видимое на изображениях у Андерсона, заставляющее полагать, что у данных видов и вся апикальная линия слабо эксцентрична, а ростр ранних стадий сильно вытянут (такова обычная корреляция признаков у *Cylindroteuthidae*), вынуждает относить их к *Cylindroteuthis*. На их специфику было обращено внимание [3]. В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева встретили сходные виды в Сибири и идентифицировали некоторые из них с калифорнийскими (*C. clavícula* And., *C. rorectiformis* And. и др.) и, учитывая их специфику, выделили в самостоятельный подрод *Arctoteuthis* в составе рода *Cylindroteuthis* s. str.

Можно привести и другие примеры развития длинной вентральной борозды у *Cylindroteuthis* s. str. Таков вид *C. tornatilis* (Phill.) из келловей Англии, описанный Д. Филлипсом. Таков *C. rorectus* (Phill.) из верхнего оксфорда и кимериджа Англии (особенно длинная борозда выражена на экземпляре, изображенном А. П. Павловым [6, табл. I (IV), фиг. 4]) и др.

Таким образом, мы видим, что длинная вентральная борозда, в том числе широкая, может развиваться у непосредственно не связанных видов, принадлежащих не только к роду *Lagonibelus* (подсемейство *Lagonibelinae*), но и к роду *Cylindroteuthis* (подсемейство *Cylindroteut-*

*hinae*), хотя более характерна для *Lagonibelinae*, у которых она бывает особенно широкой и глубокой.

Теперь перейдем к рассмотрению филогенетических связей между видами *Lagonibelinae* (рода *Lagonibelus* в объеме, понимаемом В. Н. Саксом и Т. И. Нальняевой). Обладая одинаковым внутренним строением, представители этого подсемейства значительно отличаются внешними признаками. К подсемейству относятся виды как с мало-развитой вентральной бороздой, так и виды с протяженной, часто глубокой вентральной бороздой.

Одна из основных проблем при выяснении филогенетических связей между вентральнобороздчатыми видами *Lagonibelinae* заключается в определении предков волжских *L. gosanovi* Gust. и *L. volgensis* (Orb.). Сначала хорошо были известны представители, с одной стороны, келловейские (в оксфорде редкие реликты) — *Holcobeloides beaumonti* (Orb.), *Holcobeloides altdorfensis* (Blv.), *Holcobeloides okensis* (Nik.), несомненно генетически близкие и составляющие, по мнению автора, подрод *Holcobeloides* [1, 3], который затем был повышен в ранге до рода [4], а с другой — виды волжского яруса — *Lagonibelus volgensis* (Orb.), *L. gosanovi* Gust., *L. memorabilis* Gust. По данным автора, келловейские и волжские виды с развитой вентральной бороздой генетически не связаны, а выраженность борозды у тех и других — проявление конвергенции. Для такой точки зрения были свои основания. И они заключались не только в том, что на Восточно-Европейской платформе, где вентральнобороздчатые виды особенно широко распространены и подробно изучались [1, 3], в огромном интервале — с оксфорда до волжского яруса — нет связующих, близких форм, но и в том, что существуют данные, как будто бы однозначно показывающие, что волжские виды *L. gosanovi* Gust. и *L. volgensis* (Orb.) развились последовательно [3] в ветви, идущей от волжского *L. magnificus* (Orb.), не имеющего длинной и глубокой вентральной борозды. У одного из вариантов *L. magnificus* развито вентральное уплощение по всему ростру; оно делает этот вид близким к тем *L. gosanovi*, у которых вентральная борозда намечается в виде пологой вдавленности. По другим признакам ростры *L. magnificus*, особенно упомянутого варианта, также исключительно близки к *L. gosanovi* — виду, начинающему ветвь. Это такие же крупные ростры, той же конфигурации, с теми же параметрами формы и внутренней структуры. Поэтому предположение о его связи с келловейскими представителями кажется мало правдоподобным. Тем не менее В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева [7] связывают волжские виды с келловейскими, имеющими такую развитую вентральную борозду, длинной пунктирной линией и объединяют их в один подрод *Holcobeloides*. В данном вопросе они не касаются возможности конвергенции, хотя в других филогенетических ветвях такая возможность ими допускается. Их позиция делает систематику более простой, но отражает ли она действительные генетические связи?

Следует подчеркнуть, что волжские виды связываются длинной пунктирной линией с келловейскими несмотря на то, что В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева в районах Сибири в оксфорде и кимеридже обнаружили виды, во многом сходные с волжскими, — *L. (H.) pavlowi* Sachs et Naln. из верхнего оксфорда, *L. (H.) urdjukhalensis* Sachs et Naln. из нижнего кимериджа. Первый из них поразительно напоминает *L. volgensis* (Orb.). Не будь данных о его стратиграфическом положении, его можно было бы легко принять за *L. volgensis*. Однако В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева не считают названные виды предшественниками

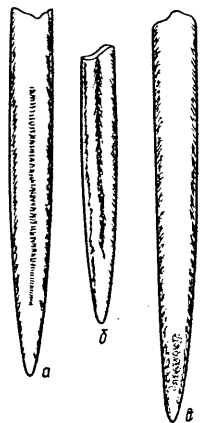
волжских сходных белемнитов, не объясняя почему. Ни в специальной главе о филогенетических связях, ни в описании видов причину выяснить нельзя. Положение их в генеалогическом древе показано лишь на рисунке-схеме филогенетических связей [7, рис. 41]. Вероятно, суть в каких-то морфологических различиях. Но каких?

Рассмотрим *L. pavlowi*. Различия между ним и наиболее сходным *L. volgensis*, по В. Н. Саксу и Т. И. Нальняевой, заключается в том, что первый «меньше, сильнее удлиннен (Па<sup>2</sup> 800 до 1000), имеет больший вершинный угол 28—37° и более округлое поперечное сечение» [7, с. 114]. Во-первых, слово «меньше» можно употребить, если сравнивать *L. pavlowi* только с формами *L. volgensis* из Печорской синеклизы (р. Ижма), которые имелись в распоряжении авторов, и отдельными довольно редкими крупными экземплярами некоторых других мест основной площади распространения *L. volgensis*. Они действительно достигают больших размеров. Но если сравнивать *L. pavlowi* с обычными с территории Восточно-Европейской платформы *L. volgensis*, то окажется, что размеры их равны.

Во-вторых, вершинный угол — величина, довольно непостоянная и у ростров взрослых и старческих особей *L. volgensis* этот угол может достигать той величины, которая указана для *L. pavlowi*. Далее, большая округлость сечения *L. pavlowi* едва ли относится к голотипу этого вида. А изменчивость в сторону повышения высоты поперечного сечения (ББ от 103 до 114) у него заставляет настороженно относиться к этому параметру. Что касается большей относительной удлиненности послееальвеолярной части (Па=800—1000), то она не столь уж значительна — у *L. volgensis* она равна 715—825 [3], а измерения на изображенных экземплярах *L. pavlowi* показывают, что перебега в удлиненности у него вообще нет. Отличия между *L. volgensis* и *L. pavlowi*, по-видимому, заключаются в других признаках, не указанных авторами. На изображении типа вида *L. pavlowi* можно заметить следующие особенности: вентральная борозда, ее ширина и глубина, не связана с отшелушиванием слоев, как часто наблюдается у *L. volgensis* (у которого оно вызвано свойством наслаения), а обусловлена только особенностями первичного отложения слоев. На средних и поздних стадиях онтогенеза мантия в области борозды, по крайней мере на большей ее части, вероятно, не отлагала слои, поэтому края слоев, обращенных к борозде, не являются резкими, обломленными, а утоняются, сходят на нет, оканчиваются сглаженными краями, между которыми возникает разрыв. В ходе онтогенеза он-то и образует вентральную борозду. Это видно и на поперечном сечении, на котором к тому же заметно еще более важное отличие — на ранних стадиях поперечный профиль ростра круглый, не несет борозды. Авторы, правда, не отметили на каком расстоянии находится сечение от вершины альвеолы. Во всяком случае оно отражает местоположение, где на средних и поздних стадиях онтогенеза вентральная борозда присутствует, а на ранней ее нет, по крайней мере в передней части ростра. Остается все же не совсем ясным, имеется ли вентральная борозда у *L. pavlowi* на той стадии развития, когда послееальвеолярная часть имеет всего лишь 3—4 см в длину. Именно присутствие или отсутствие, степень развития, длина вентральной борозды на этой ранней стадии особенно важны. По приведенному изображению сечения можно полагать, что

у *L. pavlowi* ее на этой стадии не было или она была слабо выражена. У *L. volgensis*, как и у *L. gosanovi*, вентральная борозда присутствует на очень ранних стадиях онтогенеза (у *L. gosanovi*, вероятно, несколько позднее, чем у *L. volgensis*), причем она развита на них в той же степени, что и у взрослых экземпляров, в той же пропорции. Какое-то

Ростры юных стадий развития с вентральной стороны, в натуральную величину: а — *Eulagonibelus gosanovi* (Gust.); экз. № VI—126/36; Ульяновская обл. у д. Городище, волжский ярус, зона *Dorsoplanites panderi*; б — *Eulagonibelus volgensis* (Orb.); экз. № VI—126/22; Москва, Фили, волжский ярус, зона *Virgatites virgatus*; в — *Lagonibelus temerabilis* Gust.; экз. № VI—126/72; р. Ижма у с. Порожское, зона *Dorsoplanites panderi*. Изображенные ростры хранятся в Геолого-палеонтологическом музее им. А. П. и М. В. Павловых Московского Геологоразведочного института



представление об этом дают ростры и не самых ранних стадий онтогенеза (рисунок).

Ход изменения в онтогенезе, время заложения и особенности вентральной борозды — вот что, вероятно, различает виды *L. pavlowi* и *L. volgensis*. Следует добавить, что и на взрослых стадиях *L. pavlowi* «у отдельных ростров брюшная борозда переходит в уплощение, не достигая альвеолярной части роста» [7, с. 117] чего не бывает у *L. volgensis* и *L. gosanovi*. Из сказанного видно, что различия важны и они (так же как и отсутствие переходных форм) не позволяют видеть в *L. pavlowi* прямого предка волжских *L. volgensis* и *L. gosanovi*. И хотя названные различия не указаны В. Н. Саксом и Т. И. Нальняевой, нужно поддержать их точку зрения, согласно которой сибирский *L. pavlowi* представляет особую ветвь. В нее входят и другие виды (на схеме Сакса и Нальняевой [7]), которые нужно также рассмотреть: *L. urdjukhalensis* Sachs et Naln., *L. pseudoporrectus* Sachs et Naln., *L. sitnikovi* Sachs et Naln.

*L. urdjukhalensis* указывается только из нижнего кимериджа Сибири (п-ов Пахса). Этот вид представляется несколько разнородным. В его описании подчеркнута уплощенность боковых сторон, высокое поперечное сечение (ББ=98—108), большая удлиненность ростра (Па от 1200 до 1400) и наличие длинной и узкой вентральной борозды, тянущейся до альвеолярной части. На изображении голотипа действительно видна узкая борозда, высокое сечение ростра. Эти черты напоминают признаки *Cylindroteuthis* s. str., а не *Lagonibelus*. Однако у другого изображенного экземпляра вентральная борозда широкая [7, табл. XXVI, фиг. 3а, б], можно сказать, очень широкая, и есть основания полагать, что он принадлежит к другому виду; общее у них заключается только в большой удлиненности и высоте сечения. Почему-то не эту форму, а промежуточную, авторы выделили особо как *L. aff. urdjukhalensis* [7, табл. XXVI, фиг. 1]. В проблеме происхождения волжских *L. volgensis* и *L. gosanovi* рассматриваемый вид ничего не может прояснить. Хотя экземпляр *L. urdjukhalensis* с широкой вентральной бороздой внешне похож на сильно удлиненный *L. volgensis*, вероятно, он мало имеет к нему отношения и не только из-за высокого поперечного сечения ростра. Что касается голотипа, то он еще более далек от *L. volgensis* и *L. gosanovi*.

<sup>2</sup> Здесь и далее употребляются обозначения: Па — длина послееальвеолярной части ростра в отношении к СБ; СБ — спинно-брюшной диаметр у начала альвеолы, принятый за 100; ББ — боковой диаметр у начала альвеолы в отношении к СБ.

*L. pseudoporrectus*. Вид под этим названием значится только в филогенетической схеме в монографии В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой [7]. В тексте он нигде не упоминается. Вероятно, он равнозначен виду *L. memogabilis* Gust. и остался в схеме по недосмотру. Авторы, наверно, хотели описать этот новый вид, но после выхода работы В. А. Густомесова [3], где он был уже выделен, им пришлось изменить текст, а на рисунке название осталось. Такая версия напрашивается по ряду причин, в том числе в связи с отсутствием на рисунке-схеме *L. memogabilis* Gust., а также потому что, как пишут сами авторы, «монография В. А. Густомесова опубликована в 1964 г. после сдачи настоящей работы в печать и поэтому могла быть использована нами лишь частично» [7, с. 11].

Вид *L. memogabilis* Gust. распространен в среднем подъярусе волжского яруса в зоне *D. panderi*. В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева указывают его также из кимериджа Англии, что неверно и происходит из ошибочного отождествления ими *S. porrectus*, в понимании А. П. Павлова [6, табл. 4, (1), фиг. 3, 4], с *L. memogabilis*. Эту ошибку допустили автор [1]. У экземпляров А. П. Павлова апикальная линия занимает центральное положение, что свойственно роду *Cylindrotenthis*, а вентральная борозда, рассекая ростр, подходит к ней. У рода *Lagonibelus* наоборот — апикальная линия значительно смещена к вентральной стороне, независимо несет ли она борозду или нет.

Вид *L. memogabilis* имеет для выяснения эволюции вентрально-бороздчатых белемнитов важную роль, поскольку встречается совместно с *L. magnificus* (Orb.) и предшествует появлению *L. gosanovi* и *L. volgensis*. Может возникнуть вопрос о появлении *L. gosanovi* — *L. volgensis* от этого вида, а не от *L. magnificus*, как считает автор [1, 3].

Против непосредственной связи *L. memogabilis* и *L. gosanovi* свидетельствует отсутствие форм, хотя бы как-нибудь напоминающих переходные формы в единственном районе, откуда известен *L. memogabilis* (Печорская синеклиза) и где оба вида довольно часто встречаются. О том же свидетельствует морфологическое различие, и не только у взрослых форм, но и у юных — ростры *L. memogabilis* на ранних стадиях развития имеют лишь слабо заметную борозду, не достигающую до альвеолы (рисунок, в). По-видимому, *L. memogabilis* характерен для арктической области и родствен другим видам этой области, имеющим такие общие признаки, как большая относительная длина ростра в сочетании с хорошо выраженной его субцилиндричностью и высоким поперечным сечением, распространенными от нижнего кимериджа до нижнего готерива.

*L. sitnikovi* Sachs et Naln. Этот вид вместе с тремя вышерассмотренными помещен авторами вида в одну ветвь [7], очевидно, на основании наличия длинной, протягивающейся на 2/3 ростра вентральной борозды. Вид своеобразен — его тонкие, сильно вытянутые ростры субконичны, с плавным сужением. Вид встречается в Северной Сибири от зоны *Subplanites sokolovi* (нижний подъярус волжского яруса) до верхнего подъяруса волжского яруса. Ни с одним из вышерассмотренных видов он не имеет сходства, позволявшего бы говорить о прямой связи с ними. Зато, нам кажется, он близок *Cyl. lepida* Sachs et Naln., о чем пишут и сами авторы [7, с. 60]. Особенно близок к *L. sitnikovi* экземпляр *S. lepida*, изображенный В. Н. Саксом и Т. И. Нальняевой на табл. VI, фиг. 3а, б [7]. Близки ростры этих двух видов субтрапецидальностью (субчетырехугольностью) поперечного сечения, а апикальная линия у обоих видов сходна по не очень сильному эксцентриситету вдоль всей длины, что видно на фотоизображениях поперечных

сечений (но не на рисунках). Из различий особенно важно указание на более удлиненный ростр начальной стадии у *S. lepida*. В целом систематическое положение *L. sitnikovi* остается неясным. Не исключено, что он принадлежит к роду *Cylindroteuthis*. Во всяком случае его едва ли можно выводить от *L. memogabilis* (= *L. pseudoporrectus* на рисунке В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой [7]). Для *L. sitnikovi* характерно то, что длинная, более длинная, чем у *S. lepida*, вентральная борозда не доходит до альвеолярной части.

Особую группу в схеме Сакса и Нальняевой занимают виды *L. superelongatus* (Blüthg.), *L. sibiricus* Sachs et Naln. и *L. pecorinus* Gust. Они находятся в ветви, подроде *Lagonibelus*, в противоположность другим рассмотренным выше видам, отнесенным к подроде *Holcobeloides*. Такое положение они получили по чертам отличия, свойственным видам, близко стоящим к типу подрода *Lagonibelus* — высокое поперечное сечение субцилиндрического ростра сочетается с коротким ростром начальной стадии развития и слабее развитой вентральной бороздой. Все же борозда эта у всех трех рассматриваемых видов развита четко, она довольно длинная и выведение группы от *L. kostromensis* (Geras.) на основе большей высоты поперечного сечения ростра [1, 7] вызывает сомнения. Было бы более естественным связывать ветвь сибирских видов *L. superelongatus* (Blüthg.), *L. sibiricus* Sachs et Naln. и *L. pecorinus* Gust. с сибирскими же или арктическими *L. urdjukhalensis*, *L. memogabilis*, которые также имеют субцилиндрические ростры с высоким поперечным сечением.

Особо следует остановиться на развитии вентральной борозды на ранних стадиях онтогенеза рассмотренных сибирских видов. Сведения о ее наличии на этих стадиях недостаточны. Для части видов прямых данных просто нет. Поперечные срезы на изображениях сибирских видов показаны главным образом у вершины альвеолы или в привершинной части ростра. Сами по себе они дают важную информацию, особенно сделанные у вершины альвеолы. Но по ним нельзя определить, была ли вентральная борозда на ранних стадиях, а если была, то каковы были ее длина и степень выраженности. Наиболее информативны сечения на расстоянии 1,5—2 см от вершины альвеолы — по ним видно наличие вентральной борозды в середине послеальвеолярной части ростра, когда она достигала длины 3—4 см.

Если рассматривать поперечные сечения сибирских видов, приведенные В. Н. Саксом и Т. И. Нальняевой, можно заметить отсутствие или слабое развитие вентральной борозды по крайней мере у альвеолы, при диаметре ростра 0,5 см — таковы *L. sibiricus*, *L. superelongatus*, *L. urdjukhalensis* и даже *L. pavlowi*. Это как-то объединяет сибирские виды и наводит на мысль о их близком родстве, о принадлежности к одной, хотя и разнообразной, ветви. Вероятность родства подкрепляется сведениями о *L. memogabilis* (уже не сибирском, а печорском виде). В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева пишут, что у его «молодых ростров (№ 83—180) слабее, чем у взрослых, развита брюшная борозда, заканчивающаяся не доходя до альвеолярной части ростра» [7, с. 121]. На нашем экземпляре длиной 9 см такая борозда почти не выражена; ее можно заметить только в задней части ростра [1] (рисунок, в).

Возможно, отмечаемая особенность — характерный признак ряда арктических видов, образующих единую филогенетическую группу. Но в то же время нужно отметить, что если это и так, то по другому признаку, а именно по положению апикальной линии, эта группа весьма разнородна. У одних видов ее эксцентриситет невелик, как, например у *L. sibiricus* и *L. superelongatus* [7, табл. XXIV, фиг. 4, 6], у дру-

гих большой: *L. pesorinus*. В схеме генетических связей В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой виды с очень разнящимся эксцентриситетом оказываются в одной и той же ветви — *L. pesorinus* помещен в одной ветви с *L. sibiricus*, а *L. pavlowi* вместе с *L. sitnikovi* — в другой. Думается, что это объясняется как изменением признака в пределах единой группы, так и принадлежностью к разным родам.

В результате всего сказанного можно считать конкретные связи следующими. Сибирские вентральнороздчатые виды, описанные В. Н. Саксом и Т. И. Нальняевой, следует считать принадлежащими к одной, а не двум филогенетическим ветвям (за вычетом, вероятно, относящихся к *Cylindroteuthis L. sitnikovi* и части *L. urdjukhalensis*). Более или менее реальные связи начинаются с кимериджского *L. urdjukhalensis*, от которого (или его потомков) ведет начало встречающийся в зоне *D. panderi* в Печорской синеклизе *L. memogabilis*. Последний вид дал начало *L. superelongatus* и *L. sibiricus*, распространенным от верхов среднего подъяруса нижнего волжского яруса до нижнего валанжина (*L. superelongatus* в несколько более узком интервале). От одного из этих видов, скорее всего от *L. superelongatus*, произошел *L. pesorinus*. Особняком стоит *L. pavlowi*, который трудно связать с каким-нибудь предковым видом или видом потомком.

В особой филогенетической линии помещаются виды *L. gosanovi* и *L. volgensis* [3, 7]. Эту линию едва ли следует связывать с видами рода *Holcobeloides* — они отделены большим временным интервалом. Кроме того, хотя виды *Holcobeloides s. str.* и имеют протяженную вентральную борозду уже на очень ранних стадиях онтогенеза, как и названные виды, они отличаются рядом признаков, указанных в работе [3], а также далее в этой статье.

Происхождение линии *L. gosanovi* — *L. volgensis* от *L. memogabilis*, существовавшего непосредственно ранее, маловероятно (хотя на первый взгляд и заманчиво признать такую версию). Слабое развитие вентральной борозды на ранней стадии существенно отличает его от *L. gosanovi*, но не запрещает усматривать в нем непосредственного предка, так как вполне естественно последовательное развитие борозды от малого ее размера у ранних форм ко все более и более значительному у поздних. Важнее другое — в регионе, где этот вид встречается, нет ни малейшего намека на присутствие переходных форм к *L. gosanovi*, виду, который тоже в нем распространен. Впрочем, В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева приводят *L. memogabilis* с длинносубконической формой [7, табл. XXVII, фиг. 4], несколько сближающей его с *L. gosanovi*. Все же разрыв между этими видами значителен и для взрослых и для юных стадий.

Наиболее реально происхождение рассматриваемой ветви от *L. magnificus*, хотя у этого вида и не развита длинная вентральная борозда, включая и ростры юных стадий. Эволюционные изменения и изменчивость у форм *L. magnificus* сближают его с *L. gosanovi* и более соответствуют такому предположению, чем какому-либо другому. В разрезах волжского яруса Среднего Поволжья наблюдается последовательная градация трех видов: *L. magnificus* → *L. gosanovi* → *L. volgensis*. (Представление о том, что *L. volgensis* появляется ранее *L. gosanovi* [1, 7], следует считать ошибочным.)

В районе с. Городище названные виды последовательно сменяют в разрезе друг друга, тогда как в других районах Восточно-Европейской платформы, в том числе и близлежащих, смена более резкая, а морфологический разрыв значительнее. Поэтому представляется, что линия *L. gosanovi* — *L. volgensis* возникла где-то в районе Среднего

Поволжья. Такая трактовка правдоподобна, и если она верна, то происхождение *L. gosanovi*, а затем и *L. volgensis* в средневолжское время — пример итеративной эволюции: эти виды происходят независимо от келловейских видов *Holcobeloides*, а сходные с ними черты строения возникают как результат конвергенции. Следует добавить, что оба рассматриваемых вида — одни из самых распространенных на Восточно-Европейской платформе. За ее пределами — в Сибири — они не встречаются, вернее крайне редки и не там находится их родина. В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева писали: «Все имеющиеся указания на нахождение *Lagonibelus (Lagonibelus) magnificus* (Orb.), *L. (Holcobeloides) volgensis* (Orb.) и *L. (H.) memogabilis* Gust. в северных районах Сибири внушают большие сомнения и нашими исследованиями пока не подтверждаются» [7, с. 148]. В приведенной цитате нет *L. gosanovi*, вероятно потому, что В. А. Густомесов определял этот вид в материалах из Северного Зауралья, в коллекциях Н. П. Михайлова [1, 2]. Таким образом, и специфика морфологии, выявляемая в онтогенезе, и географическое распространение *L. gosanovi* и *L. volgensis* обособляют их от вентральнороздчатых сибирских видов и от *L. memogabilis*. Это две разные группы, которые следует выделить в отдельные роды.

Восточно-Европейские *L. gosanovi* Gust. и *L. volgensis* (Orb.) раньше объединялись с *L. magnificus* (Orb.) и близким ему *L. nikitini* (Sok.) и другими на основе общности внутренней структуры. Однако различия между ними по степени развитости вентральной борозды, включая ранние стадии развития в онтогенезе, требуют разделения их на группы родового ранга, сужения объема рода *Lagonibelus* и выделения видов с развитой длинной и широкой вентральной бороздой в новый род. Назовем его *Eulagonibelus* (в переводе — настоящий канавчатый белемнит).

Виды *L. memogabilis* Gust. и, вероятно, сибирские тоже с развитой вентральной длинной и широкой бороздой, но не обладающие ею на ранних стадиях онтогенеза выделим в род *Boreiolagonibelus* (т. е. северный лагонибелус). Далее дается описание новых родов.

#### Род *Eulagonibelus* Gustomesov, gen. nov.

Типовой вид *Lagonibelus volgensis* (Orb.); верхняя часть среднего подъяруса волжского яруса от верхов зоны *Dorsoplanites panderi*; Восточно-Европейская платформа.

Диагноз. Ростры достигают крупной величины, до 25 см, в среднем 15—17 см в длину. Субцилиндрические или длинносубконические. На вентральной стороне протягивается то более, то менее глубокая борозда, заходящая в альвеолярную часть ростра. Вентральная борозда, и это весьма важно для диагноза, развита уже на очень ранних стадиях онтогенеза, когда, например, толщина ростра составляет 3 мм, она широкая и длинная, а у *E. volgensis* обычно и глубокая. Внутренняя структура — характер нарастания, наклон апикальной линии и ее резкий изгиб вблизи от вершины альвеолы — типична для подсемейства *Lagonibelinae*.

Видовой состав. *E. volgensis* (Orb.), *E. gosanovi* (Gust.).

Сравнение. От *Lagonibelus Eulagonibelus* отличается наличием длинной, часто глубокой вентральной борозды, протягивающейся по всему ростру, заходящей на альвеолярную его часть. Из-за изменения объема *Lagonibelus*, изъятия из него *L. volgensis* и *L. gosanovi* его диагноз, естественно, меняется. От наиболее близкого по форме келловейского *Holcobeloides* отличается следующим: 1) на взрослых ста-

дних ростры достигают более крупных размеров (длина 15—17 до 25 см вместо 10—12, редко 15 см, толщина ростра относится к длине как 1:8—1:10 против 1:6—1:7, очень редко 1:11 — у немногих *H. okensis* (Nik.), 2) альвеола относительно к длине ростра менее глубокая (занимает 1/3—1/4 вместо 1/3—1/2, редко меньше), 3) ростры в общем более субцилиндричны, субконичность у них не бывает столь резко выражена, как у части видов *Holcobeloides*, 4) иногда спинная сторона в передней, но не крайней передней, части менее выпуклая, как и боковые, из-за чего поперечное сечение становится угловатым (у *E. volgensis* (Orb.), тогда как у *Holcobeloides* оно всегда плавно округлое), 5) апикальная линия имеет более четкий перегиб близ вершины альвеолы, 6) рост в процессе индивидуального развития происходит пропорционально, тогда как у *Holcobeloides* ярко выражено обычно удлинение ростра сначала, а во второй половине жизни утолщение его (см. [3]). Наложение признаков *Eulagonibelus* и *Holcobeloides* имеется, но только частичное.

Распространение. Встречается от верхов зоны *D. panderi* до зоны *E. nikitini* включительно, Восточная Европа, Западный Казахстан, северное Зауралье.

#### Род *Boreiolagonibelus* Gustomesov, gen. nov.

Типовой вид *Lagonibelus memorabilis* Gust.; нижняя часть среднего подъяруса волжского яруса, зона *Dorsoplanites panderi*; Тимано-Печорская синеклиза.

Диагноз. Ростры средней величины, до 20 см в длину при толщине почти 2 см. Характерны субцилиндрическая, реже длинносубконическая форма ростров и их высокое поперечное сечение. На поздних стадиях индивидуального развития свойственно наличие длинной и широкой вентральной борозды, на ранних она отсутствует или слабо развита и короче. Внутренняя структура типична для подсемейства *Lagonibelinae*.

Видовой состав. *B. memorabilis* (Gust.) предположительно сибирские виды: *B. pavlowi* (Sachs et Naln.), *B. urdjukhalensis* (Sachs et Naln.), *B. superelongatus* (Blüthg.), *B. sibiricus* (Sachs et Naln.), *B. scorpinus* (Gust.).

Сравнение. От *Eulagonibelus* отличается прежде всего характером изменения ростра в онтогенезе. Если у *Eulagonibelus* заложение вентральной борозды происходит очень рано и ростр растет почти не изменяя соотношения параметров, то *Boreiolagonibelus* претерпевает большие перемены — вентральная борозда закладывается значительно позже, и в полной мере она развивается уже во второй половине онтогенеза; причем даже и на поздних его стадиях она зачастую не заходит так далеко вперед, в альвеолярную часть, как у *Eulagonibelus*; у части сибирских видов она развита только на 1/3—1/2 длины ростра. Кроме того, сибирские виды характеризуются в общем более высоким поперечным сечением ростра в сочетании с постоянно хорошо выраженной субцилиндричностью, хотя высота сечения у одного и того же вида значительно колеблется и может быть небольшой (ББ > СБ у некоторых форм).

Распространение. От верхнего оксфорда (*B. pavlowi* (Sachs et Naln.)), до валанжина в северных регионах Евразии. В европейской части известен только в Тимано-Печорской синеклизе.

В итоге следует констатировать, что стратиграфическое значение вентральнороздчатых *Cylindroteuthidae* значительно. Не нужно думать, что из-за сходства в наличии вентральной борозды их страти-

графическое значение обесценивается. Доскональное изучение их морфологии и изменения в онтогенезе даст возможность надежно распознавать виды и определять возраст пород. Как европейские, так и сибирские виды довольно индивидуальны.

Даже такой проведенный анализ (по сибирским белемнитам анализировался только литературный материал) вентральнороздчатых белемнитов показал, что сибирские виды чужды европейским. Есть основания полагать, что рассмотренные сибирские вентральнороздчатые белемниты на ранних стадиях онтогенеза имеют только короткую и мелкую вентральную борозду, подобно борозде вида *B. memorabilis* (Gust.), распространенного в Печорской синеклизе.

Стало ясно также большое значение изучения ростров ранних стадий онтогенеза для познания эволюционных связей между видами и родами, а также для определительной работы. Их мелкие ростры, в частности, могут в полной сохранности встречаться в кернах скважин при буровых работах, все более расширяющихся в северных районах, включая шельфы морей. И чтобы использовать, их нужно знать. Следует, однако, еще много сделать по изучению изменчивости, а также в области анализа изменения ростров в онтогенезе. Необходимо также построить ряды форм, подобные тем, которые реконструированы для аммонитов, чтобы полнее судить о филогенетических связях и систематике.

В заключение выражаю искреннюю благодарность Т. И. Нальняевой, сделавшей ряд замечаний при ознакомлении со статьей, которые были учтены при ее доработке.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Густомесов В. А. Верхнеюрские белемниты Русской платформы: Автореф. канд. дис. М., 1956. 21 с. 2. Густомесов В. А. Новые позднеюрские и валанжинские белемниты европейской части СССР и Сев. Зауралья // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М., 1960. Ч. 2. С. 195—209. 3. Густомесов В. А. Позднеюрские бореальные белемниты (*Cylindroteuthinae*) Русской платформы // Тр. ГИН АН СССР. 1964. Вып. 107. С. 91—216. 4. Густомесов В. А. Основные направления развития и систематика юрских и меловых белемнитов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52, вып. 5. С. 138—153. 5. Крымгольц Г. Я. Верхнеюрские *Cylindroteuthinae* Тимана, бассейна р. Сысолы и Оренбургской губернии // Изв. Геол. Ком. 1929. Т. 48, № 7. С. 1021—1060. 6. Павлов А. П. Белемниты Спитона и их отношения к белемнитам других стран // Академик А. П. Павлов. Сравнительная стратиграфия бореального мезозоя Европы. М., 1965. С. 7—48 / Пер. с франц. части совместной с Г. Лэмплю работы: A. Pavlow et G. Lamplugh. Argiles de Speeton et leurs equivalents // Bull. Soc. Natur. Moscou, 1892. Т. 5. P. 214—276. 7. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР. Роды *Cylindroteuthis* *Lagonibelus*. Л., 1964. 164 с. 8. Anderson F. Knoxville series in the California Mesozoic // Bull. Geol. Soc. Amer. 1945. Vol. 56, N 10. P. 909—998. 9. Malecki J. Belemnity z utworów dolnego i środkowego oksfordu okolic Krakowa // Zesz. nauk AGH Geol. 1985. T. 11, N 1. S. 25—48.

Московский  
геологоразведочный ин-т

Поступила в редакцию  
02.06.87

#### PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS AND STRATIGRAPHIC SIGNIFICANCE OF CYLINDROTEUTHIDAE (BELEMNITIDA) WITH ROSTRA POSSESSING VENTRAL FURROWS

V. A. Gustomesov

Possible phylogenetic relationships between species of the *Cylindroteuthidae* mainly *Lagonibelinae* with long ventral furrows on the rostrum are considered. The new genera *Eulagonibelus* with *E. rosanovi* and *E. volgensis* species and *Boreiolagonibelus* with *B. memorabilis* are established.