

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ВЕРХНЕЮРСКИХ АММОНИТОВ

А. А. Шевырев

**Содержание.** Исходя из убеждения, что подлинно научная классификация аммонитов должна быть филогенетической, опирающейся на онтогенетические исследования, автор описывает индивидуальные изменения раковины у верхнеюрских представителей родов *Elatmites* Shevyrev gen. nov., *Kepplerites*, *Kostmoceras*, *Craspedites*, *Kachpurites*, *Garniericeras*, *Cadoceras*, причем особое вниманиеделено развитию перегородочной линии. Обсуждаются терминологии О. Шиндевольфа и В. Е. Руженцева. Дано онтогенетическое обоснование надсемейств *Stephanocerataceae*, *Perisphinctaceae*, *Macrocephalitaceae*. Доказывается таксономическое значение перегородочной линии на разных систематических уровнях.

В настоящее время в палеонтологической литературе получила широкое распространение классификация юрских аммонитов, предложенная В. Аркеллом [7, 8]. Основанная только на внешних морфологических признаках, она носит искусственный характер и нуждается в существенном изменении. Эта классификация и методологически несостоятельна, так как опирается на философский pragmatism Джемса и Дьюи: «Лишь практическая цель, которой должна служить каждая классификация, дает ей право на существование. Палеонтологическая классификация, подобно любой классификации, должна быть прежде всего полезной» [10, стр. 395]. Ошибочная методология привела Аркелла к неверным систематическим построениям и расплывчатым диагнозам высших таксономических категорий.

Подлинно научная классификация аммонитов должна быть филогенетической, опирающейся на тщательные онтогенетические исследования. К сожалению, работа в этом направлении почти не ведется, и можно по пальцам пересчитать палеонтологов, которые занимались или занимаются сейчас всесторонним изучением индивидуального развития раковины аммонитов. К настоящему времени из 600 юрских родов, относящихся к подотряду Ammonitina, онтогенетически изучено лишь 40, т. е. менее 7%, причем многие исследования страдают отрывочностью, которой небрежностью, что сильно снижает их ценность для систематики.

В данной статье описаны онтогенетические изменения раковины у представителей 6 верхнеюрских родов: *Elatmites* Shevyrev gen. nov.<sup>1</sup>,

<sup>1</sup> Диагноз. Раковина дискоидальная, эволютивная. Длинные саблевидные ушки. Ребра на вентральной стороне ослаблены. Имеются параболические образования.

*Kepplerites* Neumayr et Uhlig, *Kosmoceras* (*Gulielmites*) Buckman, *Craspedites* Pavlow, *Kachpurites* Spath и *Garniericeras* Spath, причем особое внимание уделено развитию перегородочной линии, как наиболее яркому и удобному в наглядном выражении показателю онтогенеза; кроме того, дана краткая характеристика индивидуальных изменений перегородочной линии у *Cadoceras elatmae* Nikitin. Первая линия у всех изученных видов относится к ангустиселлятному типу и имеет формулу:

$$U\ U^1 : I.$$

Материалом для исследования послужили сборы аммонитов, проведенные летом 1956 г. в районах Елатьмы, Марьевки и Кашира.

### Генетическая терминология элементов и формулы перегородочных линий

До настоящего времени генетическая терминология элементов перегородочной линии для мезозойских аммоноидей еще не разработана. И поныне большинство специалистов по цератитам и аммонитам пользуется формальной терминологией, введенной в палеонтологию еще в прошлом столетии Л. Бухом, А. Орбины и Э. Мойсисовичем, различая первую и вторую боковые, адVENTивные, супенсивные, оксилярные лопасти. Попытки подвести под эти формальные названия генетическое обоснование ведут к путанице понятий. По-видимому, необходимо отказаться от терминологии XIX в., не учитывавшей развития лопастей, и ввести новые, генетические названия элементов. Наиболее полно эта проблема разработана для палеозойских аммоноидей О. Шиндевольфом [18, 19, 21] и В. Е. Руженцевым [4, 5]. Названия лопастей, предложенные О. Шиндевольфом (внешняя Е, адVENTивная А, боковая Л, умбональные У и внутренняя І), не обладают достаточной точностью и не позволяют выразить всей сложности онтогенетического развития перегородочной линии. Этим требованиям вполне отвечает терминология элементов, разработанная В. Е. Руженцевым. Очень ценным в ней является введение нижних и верхних цифровых индексов, позволяющих показать развитие элементов из лопастей и седел, что бессильна выразить терминология О. Шиндевольфа. Рационально также отделение от умбональных лопастей внутренних боковых, получивших свои условные обозначения.

Индексы лопастных элементов, предложенные В. Е. Руженцевым для перегородочных линий палеозойских аммоноидей и принятые мной для юрских аммонитов, следующие:

V — вентральная лопасть, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения или образующиеся из вторичных вентральных седел;

D — дорсальная лопасть, зарождающаяся из вершины первичного дорсального седла, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения или образующиеся из вторичного дорсального седла;

U — первичная умбональная лопасть, зарождающаяся на внешней стороне раковины, около умбонального шва, и разделяющая первичное наружное и внутреннее седла, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения или образующиеся повторно и независимо от нее.

Перегородочная линия слабо расчленена; ее формула: (V<sub>1</sub> V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>U<sup>3</sup><sub>1</sub>U<sup>4</sup> : U<sup>3</sup><sub>2</sub> I<sub>1</sub> I<sub>2</sub> D. Среднекелловейский подъярус; Елатьма. Тип рода — *Perisphinctes submutatus* Nikitin, 1881, стр. 25, табл. I, фиг. 4—5.

из вершины седел между элементами L и I у гониатитов, между U и I у аммонитов<sup>1</sup>;

I — внутренняя боковая лопасть, зарождающаяся из вершины внутреннего бокового седла, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения или образующиеся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами I и D;

L — наружная боковая лопасть, зарождающаяся из вершины наружного бокового седла, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения или образующиеся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами V и L;

V<sub>1-2</sub>, U<sub>1</sub> — нижние индексы говорят о том, что данная лопасть возникла путем расчленения первичной лопасти соответствующего знака. Количество знаков в нижнем индексе указывает на повторность действия;

U<sup>1</sup>, U<sup>2</sup>, I<sup>1</sup>... — верхние индексы показывают порядок независимого (из седла) возникновения новых лопастей;

— двоеточием обозначается положение умбонального шва;

( ) — в скобки берутся индексы тех лопастей, которые не вполне обособились, т. е. разделяющие их седла ниже соседних.

Условные знаки дают возможность показать состав и происхождение элементов перегородочной линии в виде формул. Первые формулы лопастных линий, громоздкие и неудобные, были составлены для цератитов и псевдоцератитов в начале нашего века Ф. Нетлингом [13, 14]. Они включали в себя не только обозначения лопастей (заглавные буквы E, L, I), но и седел (строчные буквы e, l, i) с верхними цифровыми индексами, показывающими порядок появления элементов. Вскоре Р. Ведекиннд [22] значительно упростил формулы перегородочных линий, оставив в них лишь индексы лопастей. Обозначения Ведекиннда были приняты с небольшими изменениями О. Шиндевольфом [16, 18]. Некоторые авторы [2, 11, 15, 23] использовали терминологию Шиндевольфа при изучении онтогенеза перегородочных линий юрских аммонитов. Следует при этом отметить, что немецкие палеонтологи не доводят онтогенетические исследования до взрослых стадий, на которых отчетливо выступают родовые и видовые отличия. Терминология Шиндевольфа ограничивает возможности исследователя: она слишком обща для отражения тех тонких изменений, которые происходят в перегородочной линии от средних стадий развития до дефинитивного состояния.

Условные обозначения, предложенные В. Е. Руженцевым, позволяют составить формулы, которые не только показывают общий тип развития перегородочной линии, но и дают возможность подчеркнуть его своеобразие. Например, пользуясь условными индексами О. Шиндевольфа, мы должны написать для перегородочных линий *Craspedites* и *Garniericeras* одну и ту же формулу: IU<sup>1</sup>U<sup>3</sup>(=S)U<sup>2</sup>LE. Применяя же условные обозначения Руженцева, мы получаем для *Craspedites* формулу: (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)UU<sup>1</sup>U<sub>1</sub><sup>2</sup>U<sub>1</sub><sup>3</sup>U<sub>1</sub><sup>4</sup>U<sub>1</sub><sup>5</sup>:U<sub>1</sub><sup>5</sup>U<sub>1</sub><sup>4</sup>U<sub>1</sub><sup>3</sup>U<sub>1</sub><sup>2</sup>ID, а для *Garniericeras* (V<sub>1-2</sub>V<sub>1</sub> V<sub>1</sub><sup>1</sup>V<sub>1-1</sub>V<sub>1-2</sub>)UU<sup>1</sup>U<sub>1</sub><sup>2</sup>U<sub>1</sub><sup>3</sup>U<sub>1</sub><sup>4</sup>U<sub>1</sub><sup>5</sup>:U<sub>1</sub><sup>5</sup>U<sub>1</sub><sup>4</sup>U<sub>1</sub><sup>3</sup>U<sub>1</sub><sup>2</sup>ID. Сравнивая эти формулы, отчетливо видим не только общий тип развития перегородочных линий обоих родов, но и различия между ними.

Условное обозначение каждого элемента перегородочной линии определяется его происхождением. Поэтому при онтогенетических исследованиях очень важно уловить момент зарождения нового элемента.

<sup>1</sup> Боковая лопасть L как первый элемент образуется только у гониатитов; у цератитов и аммонитов, развивавшихся соответственно по типам (V<sub>1</sub>-V<sub>1</sub>) U и (V<sub>1</sub>-V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>, рядом с центральной лопастью на ранних стадиях располагается умбональная лопасть.

## Онтогенетическое развитие *Elatmites submutatus* (Nikitin)

Начальная камера веретеновидная. Неглубокий и слабо выраженный пережим, совпадающий с первой перегородкой, отделяет ее от остальных оборотов. Первые три оборота эволюционные, с широкой, слегка выпуклой вентральной стороной и округлой боковой. Поперечное сечение эллипсоидальное, причем ширина его вдвое превосходит высоту. В конце третьего оборота боковая сторона становится менее выпуклой, яснее выступает вентральный перегиб. В конце пятого — начале шестого оборота ( $D = 10,4$  мм;  $D_u = 4,1$  мм) поперечное сечение почти круглое ( $B = 7,2$  мм;  $W = 7,4$  мм), с постепенным переходом выпуклой вентральной стороны к уплощенной боковой; умбоанальный перегиб выражен яснее вентрального.

В первом обороте центр сифона удален от поверхности на  $\frac{1}{3}$  высоты оборота. В конце третьего оборота он становится вентральным.

Начальная камера и первые два оборота гладкие. В конце второго — начале третьего оборота появляются крупные параболические бугорки на вентральном перегибе в количестве 10—11 на оборот. В конце четвертого оборота наблюдаются слабые широкие складки на боковой стороне, расщепляющиеся на тонкие струйки. На пятом обороте от умбоанального перегиба начинаются широкие ребра, несколько наклоненные вперед. В верхней трети они раздваиваются. Внешние ребра, подходя к вентральной стороне, изгибаются вперед. Они не пересекают вентральную сторону, оставляя широкую гладкую полосу. Наряду с ребрами наблюдаются параболические бугорки и серповидно изгибающиеся параболические линии, образующие широкий вентральный выступ, направленный вперед и имеющий почти прямоугольную форму.

Вторая перегородочная линия «сидит верхом», по выражению В. Бранко, на первой: около умбоанального шва они сливаются. У нее двураздельная вентральная и две широкие умбоанальные лопасти. Третья линия (рис. 1, б) состоит из пяти лопастей: вентральной, двух умбоанальных, внутренней боковой, дорсальной и имеет формулу:  $(V_1 V_1) UU^1 : ID$ . При  $B = 0,7$  мм и  $W = 1$  мм из седла  $U^1/I$  образуется новая умбоанальная лопасть  $U^2$  (рис. 1, в). На этой же стадии намечается раздвоение вершины бокового седла  $V/U$ . В конце третьего оборота ( $B = 0,8$  мм,  $W = 1,4$  мм) наблюдается косое уплощение основания лопасти  $I$  (рис. 1, г) и вскоре происходит ее деление (рис. 1, д) на две лопасти ( $I_1 I_2$ ). Формула перегородочной линии становится:

$$(V_1 V_1) UU^1 U^2 : (I_1 I_2) D.$$

Дальнейшее образование элементов ограничено областью умбоанального шва. В вершине лежащего здесь седла (рис. 1, е, ж) закладывается лопасть  $U^3$ , которая затем (рис. 1, з) раздваивается седлом, вырастающим из ее основания. Лопасти  $I_1$  и  $I_2$  становятся самостоятельными. Формула перегородочной линии на взрослой стадии:

$$(V_1 V_1) UU^1 U^2 U_1^3 U^4 U^5 : U_1^3 I_1 I_2 D.$$

Своеобразным моментом в онтогенезе перегородочной линии этого вида является асимметричное деление первичной внутренней боковой лопасти на два самостоятельных элемента  $I_1$  и  $I_2$ . Такой путь развития свойствен представителям семейства Pseudoperisphinctidae [16, 17, 20]. У настоящих же перисфинктид внутренняя боковая лопасть в процессе онтогенеза не делится.

## Онтогенетическое развитие двух представителей семейства *Kostmoceratidae*

Онтогенетическому изучению были подвергнуты два вида из среднекелловейских отложений Елатмы: *Kepplerites enodatus* (Sowerby) и *Kostmoceras (Gulielmites) jason* (Reinecke). Поскольку изменения в развитии скульптуры и формы оборотов кеплеритов и космоцерасов подробно исследованы А. Н. Ивановым [2], нет необходимости еще раз останавливаться на этом вопросе. Я ограничусь описанием онтогенетического развития только перегородочных линий.

Первая и вторая линии *Kepplerites enodatus* сливаются около умбонального шва (рис. 2, а, б). Третья линия (рис. 2, в) состоит из пяти лопастей:  $(V_1 V_1) UU^1 : ID$ . При  $B=0,55$  мм в вершине внутреннего бокового седла закладывается новая лопасть  $I^1$  (рис. 2, г). Она быстро растет, а лопасть  $I$  смещается на умбональный шов (рис. 2, д) и затем делится пополам поднимающимся седлом (рис. 2, е). Формула перегородочной линии становится  $(V_1 V_1) UU^1 (I_1 : I_1) I^1 D$ . В вершине седла, лежащего на шве (между лопастями  $I_1$  и  $I_1$ ), образуется новая лопасть  $I^2$  (рис. 2, ж), которая затем смещается наружу (рис. 2, з), а из седла  $I^2 / I_1$  возникает лопасть  $I^3$  (рис. 2, и). Формула перегородочной линии на взрослой стадии:

$$(V_1 V_1) UU^1 I_1 I^2 I^3 : I_1 I^1 D.$$

Аналогичным путем идет развитие перегородочных линий у *Kostmoceras (Gulielmites) jason* (рис. 3, а—л). Ясные отличия между этими видами выражаются лишь на взрослых стадиях. У *Kostmoceras jason* последняя перегородочная линия (рис. 3, л) имеет на одну лопасть больше:

$$(V_1 V_1) UU^1 I_1 I^2 I^3 : I^4 I_1 I^1 D.$$

Первичная умбональная лопасть этого вида длиннее вентральной, у кеплеритов же основания обеих лопастей расположены на одном уровне. Следует отметить и общую растянутость внутренних боковых элементов *Kepplerites*, располагающихся по прямой линии, в то время как у *Kostmoceras jason* эти элементы провисают, образуя так называемую «супенсивную лопасть».

## Онтогенетическое развитие перегородочной линии *Cadoceras elatmae Nikitin*<sup>1</sup>

Третья линия у этого вида, как и в предыдущих случаях, пятилопастная:  $(V_1 V_1) UU^1 : ID$ . Очень рано в онтогенезе ( $B=0,45$  мм и  $W=0,7$  мм) на вершине внутреннего бокового седла закладывается лопасть  $I^1$ . Вскоре на внутренней боковой стороне седла  $U^1 / I$ , около его вершины, начинается образование новой лопасти  $U^2$ , которая быстро растет и располагается на одном уровне с лопастью  $I$ . В вершине лежащего между ними седла образуется лопасть  $U^3$  ( $B=1,2$  мм;  $W=1,6$  мм). При  $B=2,0$  мм и  $W=2,2$  мм она делится растущим седлом на две равные части  $U_1^3$  и  $U_2^3$ . Наконец, на разделяющем их седле закладывается лопасть  $U^4$ , и на этом процесс новообразования элементов прекращается. Формула перегородочной линии на взрослой стадии:

$$(V_1 V_1) UU^1 U^2 U_1^3 U_2^3 : U_1^3 I^1 D.$$

<sup>1</sup> По личным наблюдениям.

## Онтогенетическое развитие трех представителей семейства Craspeditidae

Из данного семейства были изучены *Craspedites subditus* (Trautschold), *Kachpurites subfulgens* (Nikitin) и *Garniericeras catenulatum* (Fischer de Waldheim), найденные в отложениях верхневолжского яруса около Марьевки и Кашири.

У *Craspedites subditus* начальная камера веретеновидная, отчетливо отделенная от последующих оборотов. Первые три оборота эволютивные ( $D_u : D = 0,43$ ), с эллипсоидальным поперечным сечением, широкой выпуклой вентральной стороной и резко выраженным вентральным перегибом. При  $D = 9,5 - 10,0$  мм сечение оборота становится почти круглым ( $B : W = 0,85 - 0,90$ ). Вентральная сторона остается по-прежнему широкой и слабо выпуклой; боковые стороны — узко округлые. Постепенно вентральная сторона сужается, боковые стороны уплощаются и сечение оборота становится округло-треугольным.

Сифон в первом обороте очень крупный (его диаметр составляет  $\frac{1}{4}$  высоты оборота) и удален от поверхности на  $\frac{1}{3}$  высоты. В конце третьего оборота он принимает вентральное положение и становится относительно уже.

Начальная камера и первые три оборота гладкие. В конце третьего оборота появляется первый слабый пережим. При  $D = 6 - 6,5$  мм образуются плохо выраженные ребра в виде широких приумбоанальных складок. Постепенно они становятся заметнее и разделяются периодическими радиальными пережимами, число которых достигает 5 на оборот. При  $D = 20$  мм пережимы исчезают и сохраняются лишь ребра.

Первая и вторая перегородочные линии сливаются вместе в области шва (рис. 4, а, б). Третья линия пятилопастная (рис. 4, в); ее формула:  $(V_1 V_1) UU^1 : ID$ . При  $B = 0,5$  мм и  $W = 0,9$  мм в вершине седла  $U^1/U$  закладывается новая лопасть  $U^2$  (рис. 4, д). Она углубляется и при  $B = 0,8$  мм и  $W = 1,1$  мм делится седлом на две лопасти  $U_1^2$  и  $U_2^2$  (рис. 4, ж). Позднее на вершине разделяющего их седла (рис. 4, и) образуется лопасть  $U^3$ , которая затем раздваивается (рис. 4, к). Этот процесс образования новых элементов путем раздваивания старых продолжается до взрослой стадии (рис. 4, л—о), где перегородочная линия приобретает формулу:  $(V_1 V_1) UU^1 U_1^2 U_2^2 U^4 U_1^3 : U_1^2 U_2^2 U_3^2 ID$ .

Одновременно с заложением третьей умбоанальной лопасти  $U^3$  намечается деление первичной умбоанальной лопасти  $U$  на три равные части и образование в седле  $V/U$  двух зачаточных лопастей (рис. 4, и). Трехчленное деление лопастей и усложнение седел распространяются постепенно от элемента к элементу в сторону шва. Своеобразным моментом в развитии перегородочной линии *Craspedites* является бурное образование парных умбоанальных лопастей с последующим смещением каждого члена пары к вентральной и дорсальной сторонам.

У *Kachpurites subfulgens* начальная камера веретеновидная, широкая и низкая. Первые два оборота образуют вздутоую шаровидную раковину с широким умбо ( $D_u : D = 0,45$ ). Поперечное сечение их эллипсоидальное, причем ширина в два раза превосходит высоту оборота. Вентральная сторона широкая, слабо выпуклая, отчетливо выступает узкоокруглый вентральный перегиб. При  $D = 10$  мм поперечное сечение оборота становится круглым, а затем быстро растет в высоту, приобретая при  $D = 15$  мм овальную форму.

В первом обороте сифон занимает почти центральное положение; его диаметр составляет  $\frac{1}{3}$  высоты оборота. От начального утолщения сифона отходит к задней стенке начальной камеры хорошо видимое при-

сильном освещении образование в виде тонкой пленки («просифон»). В конце третьего оборота сифон приобретает дефинитивное положение.

Первые пять оборотов гладкие, без всяких следов скульптуры. На следующем обороте появляются тонкие, едва заметные серповидные линии, собранные в широкие пучки.

Вторая перегородка «сидит верхом» на первой (рис. 5, а, б). Третья линия пятилопастная:  $(V_1 V_1) UU^1 : ID$  (рис. 5, в). Дальнейшее ее развитие (рис. 5, г) идет по типу онтогенеза перегородочной линии *Craspedites*. Однако умбональные лопасти образуют, в отличие от краснедитов, обширную «сuspensivную лопасть». Формула перегородочной линии на взрослой стадии:  $(V_1 V_1) UU^1 U_1^2 U_1^3 U_1^4 : U_1^4 U_1^3 U_1^2 ID$ .

У *Garniericeras catenulatum* начальная камера веретеновидная ( $B = 0,35$ ;  $Ш = 0,6$  мм). Первые два оборота образуют шаровидную, эволюционную, слегка уплощенную с боков раковину. Поперечное сечение их эллипсоидальное, с очень широкой вентральной стороной, отчетливо выраженным, узкоокруглым вентральным перегибом и низкой, слабо выпуклой боковой стороной. Сечение четвертого оборота становится круглым, у пятого оно высоко овальное ( $B = 5,4$  мм;  $Ш = 3,7$  мм).

В начале первого оборота сифон занимает почти центральное положение. Диаметр его составляет  $\frac{1}{3}$  высоты оборота. В конце второго оборота он становится вентральным.

Следы скульптуры появляются лишь на пятом обороте ( $D = 12,3$  мм) в виде пучков тонких серповидных струек, видимых только на раковинном слое. Взрослые обороты гладкие.

Третья перегородочная линия обычная (рис. 6, б); ее формула:  $(V_1 V_1) UU^1 : D$ . Последующее развитие (рис. 6, г—к) идет по типу краснедитов и кашпуритов, но с некоторыми своеобразными модификациями. Вырез, закладывающийся на середине боковой стенки вентральной лопасти (рис. 6, е) и не получающий дальнейшего развития у первых двух представителей краснедитид, у *Garniericeras* сильно разрастается и образует вполне обособленную лопасть  $V_{1.2}$ . Широкое медианное седло также испытывает деление в той же форме, в какой идет развитие умбональных лопастей: сначала в вершине седла образуется лопасть (рис. 6, з), которая затем делится поднимающимся из ее основания седлом на две части (рис. 6, и). Все эти вентральные элементы сильно растягиваются, что функционально связано с образованием острой и высокой вентральной стороны. Формула перегородочной линии на взрослой стадии:  $(V_{1.2} V_{1.1} V_1^1 V_1^2 V_{1.1} V_{1.2}) UU^1 U_1^2 U_1^3 U_1^4 U_1^5 : U_1^5 U_1^4 U_1^3 U_1^2 ID$ .

Таким образом, в целом онтогенез перегородочной линии краснедитид характеризуется усиленным образованием парных умбональных элементов при наличии лишь одной внутренней боковой лопасти.

### Значение онтогенетических исследований для систематики юрских аммонитов

По отношению к вопросу о значении онтогенетических исследований для построения филогенетической системы аммонитов палеонтологи разделились на две диаметрально противоположные группы. Часть из них полностью отрицает филогенетическую ценность онтогенетического метода, считая его просто бесполезным и даже вредным. Ортодоксальным выразителем этого мнения является В. Аркелл, крупнейший современный специалист по юрским аммонитам. Он полагает, что онтогенетические исследования могут привести лишь к гибели музейных коллекций [9, стр. 240]. Однако большинство исследователей признает

путь онтогенетического изучения в качестве важнейшего метода установления филогенетических связей и критерия их правильности.

Особенно большое значение в исследованиях филогении аммонитов приобретает перегородочная линия. По вопросу о ее таксономической ценности до сих пор в литературе идут горячие споры. Б. Л. Личков [3, стр. 22] пришел к выводу, что «сугутурная линия... принадлежит к числу признаков, имеющих применение лишь на низших ступенях классификации». О. Шиндевольф [18] признал перегородочную линию в качестве важнейшего критерия в систематике и филогении аммоидей. А. Н. Иванов [1] подчеркнул, что каждый вид имеет свою лопастную линию, сохраняя в общем характере ее особенности рода и семейства. Е. А. Троицкая [6], напротив, решительно заявила, что в качестве критерия родов и видов лопастная линия не может быть рекомендована. В. Аркелл [9, стр. 246] пришел к заключению, что перегородочная линия является важным признаком в классификации мезозойских аммоидей лишь на высшем таксономическом уровне (в ранге подотрядов).

Такое разнообразие мнений не случайно. Оно связано с тем, что многие исследователи подходят к оценке перегородочной линии, опираясь лишь на ее взрослую стадию. Однако еще А. Дитцу [11, стр. 383] было известно, что «взрослая лопастная линия не дает ясной картины, что она основывается на ряде стадий развития». Интересно отметить, что на позициях отрицания или недооценки таксономического значения перегородочной линии стоят те палеонтологи, которые не изучили серьезно ни одного онтогенеза (Спэт, Аркелл, Троицкая).

Только в процессе онтогенетического исследования можно обнаружить своеобразие развития перегородочной линии и выяснить ее систематическое значение. Для рассмотрения этого вопроса приведем формулы перегородочных линий некоторых юрских аммонитов.

Надсемейство Stephanocerataceae Neumayr, 1875

Семейство Otoitidae Mascke, 1907

*Normannites* Munier-Chalmas, 1892

(V<sub>1</sub> V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>I<sub>2</sub>I<sub>1</sub><sup>2</sup>I<sub>1</sub><sup>3</sup> : I<sub>1</sub><sup>3</sup>I<sub>1</sub><sup>2</sup>I<sub>1</sub><sup>1</sup>D

Семейство Stephanoceratidae Neumayr, 1875

*Polyplectites* Mascke, 1907

(V<sub>1</sub> V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>I<sub>2</sub>...I<sub>1</sub><sup>1</sup>D

Семейство Kosmoceratidae Haug, 1887

*Kepplerites* Neumayr et Uhlig, 1892

(V<sub>1</sub> V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>I<sub>1</sub>I<sup>2</sup>I<sup>3</sup> : I<sub>1</sub>I<sup>1</sup>D

*Kosmoceras* Waagen, 1869

(V<sub>1</sub> V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>I<sub>1</sub>I<sup>2</sup>I<sup>3</sup> : I<sub>1</sub>I<sup>1</sup>D

Семейство Macrocephalitidae Buckman, 1922

*Macrocephalites* Zittel, 1884

(V<sub>1</sub> V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>...II<sup>1</sup>D

Семейство Cardioceratidae Siemiradzki, 1891

*Cadoceras* Fischer, 1882

(V<sub>1</sub>, V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>I<sub>1</sub><sup>3</sup>U<sup>4</sup> : U<sub>1</sub><sup>3</sup>II<sup>1</sup>D

*Cardioceras* Neumayr et Uhlig, 1881

(V<sub>1</sub> V<sub>1</sub>) UU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>U<sub>1</sub><sup>3</sup> : U<sub>1</sub><sup>3</sup> II<sup>1</sup>D

Надсемейство Perisphinctaceae Steinmann, 1890

Семейство Pseudoperisphinctidae Schindewolf, 1923

3. Личков Б. Л. К вопросу о значении сутурной линии у аммонитов. Зап. Киевск. о-ва естествоиспыт., т. XXVII, вып. 1, 1926.
4. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. Тр. Палеонтол. ин-та, т. XX, 1949.
5. Руженцев В. Е. Филогенетическая система палеозойских аммоидей. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. XXXII, вып. 2, 1957.
6. Троицкая Е. А. Систематическое значение перегородочной линии верхнепалеозойских аммонитов. Уч. зап. Саратовск. ун-та, т. 45, 1955.
7. Arkell W. J. A classification of the Jurassic ammonites. Journ. Paleontol., vol. 24, No. 3, 1950.
8. Arkell W. J. In: Mesozoic Ammonoidea. Treatise on invertebrate Paleontology, edit. R. C. Moore, pt. L, 1957.
9. Arkell W. J. Sutures and septa in Jurassic ammonite systematics. Geol. Mag., vol. XCIV, No. 3, 1957.
10. Arkell W. J. and Moy-Thomas J. A. Palaeontology and the taxonomic problem. In: Julian Huxley «The new systematics», 1949.
11. Dietz A. Untersuchungen über die Lobenlinien der Ammoniten des Lias α—γ. N. Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 47, 1923.
12. Nikitin S. Der Jura der Umgegend von Elatma. Nouv. Mem. Soc. Imp. Natur. Moscou, t. XIV, 1881.
13. Noetling F. Untersuchungen der Lobenlinie von *Pseudosageceras multilobatum* Noetling. Palaeontographica, Bd. LI, Lief. 5—6, 1905.
14. Noetling F. Die Entwicklung von *Indoceras baluchistanense* Noetling. Geol. u. Paläontol. Abhandl., N. F., Bd. VIII, 1, 1906.
15. Prieser T. Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der europäischen Peltoceraten. Palaeontographica, Bd. LXXXVI, Abt. A, Lief. 1—4, 1937.
16. Schindewolf O. H. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea Wdkd. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., 1923.
17. Schindewolf O. H. Entwurf einer Systematik der Perisphincten. N. Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. LIII, Abt. B, H. 2, 1925.
18. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphologie und Terminologie der Ammoneenlobenlinien. Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., H. 115, 1929.
19. Schindewolf O. H. Zur Morphogenie der Ammoneen-Lobenlinie. Paläontol. Ztschr., Bd. 25, Nr. 1/2, 1951.
20. Schindewolf O. H. Über *Strenoceras* und andere Dogger-Ammoniten. N. Jahrb. Geol. u. Paläontol. Monatsh., 3, 1953.
21. Schindewolf O. H. On development, evolution and terminology of Ammonoid suture line. Bull. Mus. compar. Zool., Harvard Coll., vol. 112, No. 3, 1954.
22. Wedekind R. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Nr. 8, 1916.
23. Westermann G. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. N. Jahrb. Geol. u. Paläontol., Bd. 103, H. 1/2, 1956.

## ONTogenetic DEVELOPMENT IN SOME UPPER JURASSIC AMMONITES

A. A. Shevyrev

The author describes individual development of the shells related to the Upper Jurassic period (*Elatmites* Shevyrev gen. nov., *Kepplerites*, *Kosmoceras*, *Craspedites*, *Kachpurites*, *Garnierceras*, *Cadoceras*) on the basis that a valid scientific classification of ammonites should be a truly phylogenetic one grounded upon ontogenetic investigations. Special attention is devoted to the study of the suture line development. The terminology used in the works of Schindewolf and Ruzhencev is discussed. The super-family classification of Stephanoceratacea, Perisphinctacea, Macrocephalitacea has deserved an ontogenetic substantiation. The taxonomic significance of the suture line throughout various levels of systematics is being proven.

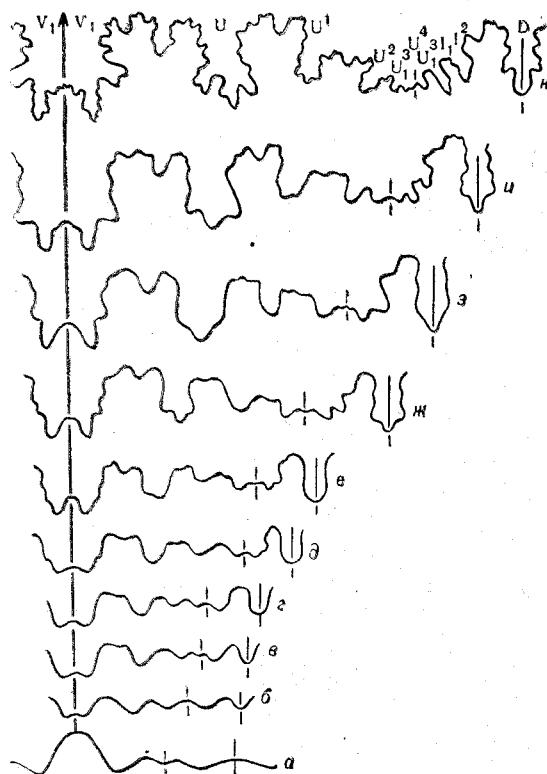


Рис. 1. Онтогенетическое развитие перегородочной линии *Elatmites submutatus* (Nikitin): а — № 1250/891 при  $D = 0,5$  мм ( $\times 22$ ); б — то же при  $B = 0,4$  мм и  $Ш = 0,7$  ( $\times 22$ ); в — то же при  $B = 0,6$  мм и  $Ш = 1,2$  мм ( $\times 18$ ); г — то же при  $B = 0,8$  мм и  $Ш = 1,4$  мм ( $\times 15$ ); д — то же при  $B = 1,3$  мм и  $Ш = 2,0$  мм ( $\times 8,5$ ); е — то же при  $B = 1,8$  мм и  $Ш = 2,7$  мм ( $\times 7,5$ ); ж — то же при  $B = 2,3$  мм и  $Ш = 3,3$  мм ( $\times 7,5$ ); з — № 1250/646 при  $B = 2,8$  мм и  $Ш = 3,6$  мм ( $\times 7,5$ ); и — то же при  $B = 4,9$  мм и  $Ш = 5,9$  мм ( $\times 7$ ); к — то же при  $B = 10,6$  мм и  $Ш = 9,4$  мм ( $\times 4$ ); Елатмая, среднекелловейский подъярус.

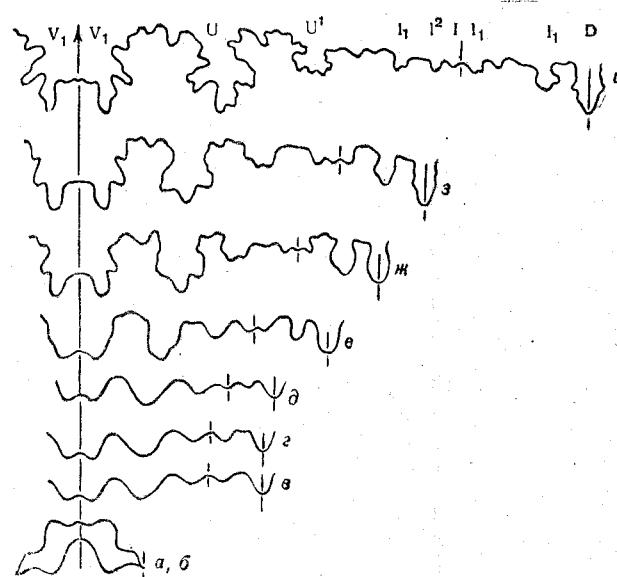


Рис. 2. Онтогенетическое развитие перегородчатой линии *Kepplerites enodatum* (Sowerby):  
 а, б — № 1250/633 при  $D = 0,5$  мм ( $\times 18$ ); в — тоже при  $B = 0,5$  мм и  $Ш = 0,7$  мм ( $\times 18$ ); г — тоже при  $B = 0,55$  мм и  $Ш = 0,75$  мм ( $\times 18$ ); д — тоже при  $Ш = 0,9$  мм ( $\times 18$ ); е — тоже при  $B = 1,4$  мм и  $Ш = 2,1$  мм ( $\times 9,5$ ); ж — № 1250/223 при  $B = 3,1$  мм и  $Ш = 4,8$  мм ( $\times 6$ ); з — тоже при  $B = 4,0$  мм и  $Ш = 5,3$  мм ( $\times 5$ ); и — тоже при  $B = 17,7$  мм и  $Ш = 12,3$  мм ( $\times 2$ ); Елатыма, среднекелловейский подъярус

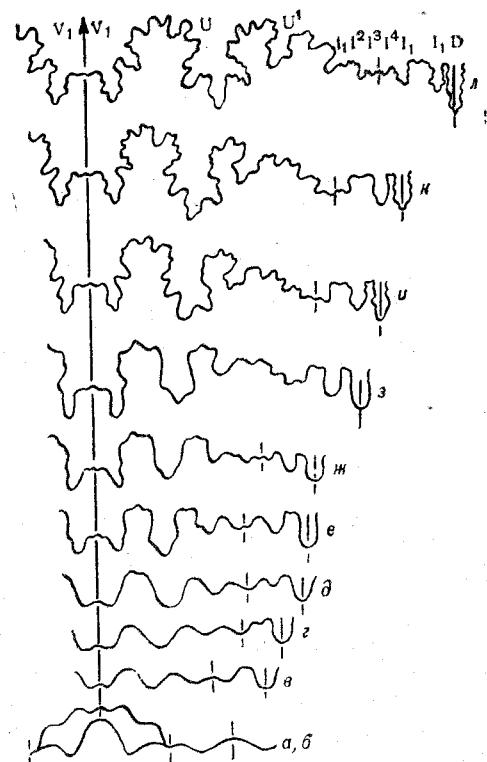


Рис. 3. Онтогенетическое развитие перегородочной линии *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Reinecke):  
 $a, b$  — № 1250/411 при  $B = 0,6$  мм и  
 $Ш = 0,4$  ( $\times 20,5$ );  $c$  — то же при  
 $Ш = 0,76$  мм ( $\times 20,5$ );  $d$  — то же при  
 $B = 0,5$  мм и  $Ш = 0,9$  мм ( $\times 20,5$ );  
 $e$  — то же при  $B = 1,0$  мм и  
 $Ш = 1,7$  мм ( $\times 16,5$ );  $f$  — то же при  
 $B = 1,5$  мм и  $Ш = 2,4$  мм ( $\times 9$ );  
 $g$  — № 1250/292 при  $B = 1,9$  мм и  
 $Ш = 2,5$  мм ( $\times 8,5$ );  $h$  — то же при  
 $B = 2,8$  мм и  $Ш = 3,1$  мм ( $\times 9$ );  
 $i$  — то же при  $B = 7,6$  мм и  $Ш = 6,0$  мм  
( $\times 2,5$ );  $k$  — то же при  $B = 10,6$  мм  
и  $Ш = 8,3$  мм ( $\times 2,5$ );  $l$  — то же при  
 $B = 12,3$  мм и  $Ш = 8,5$  мм ( $\times 2,5$ ).  
Ельтъма, среднекелловейский подъярус

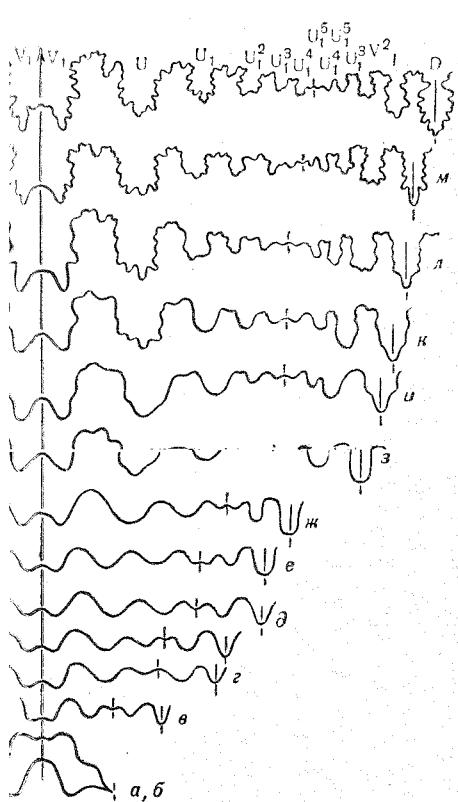


Рис. 4. Онтогенетическое развитие перегородочной линии *Craspedites subtus* (Trautschold):  
 $a, b$  — №1251/992 при  $Ш = 0,6$  мм ( $\times 21,5$ );  $c$  — то же при  $Ш = 0,6$  мм ( $\times 21,5$ );  $e$  — №1253/321 при  $B = 0,4$  мм и  $Ш = 0,8$  мм ( $\times 21,5$ ),  $d$  — №1251/788 при  $B = 0,5$  мм и  $Ш = 0,9$  мм ( $\times 21,5$ );  $e$  — то же при  $B = 0,7$  мм и  $Ш = 1,0$  мм ( $\times 21,5$ );  $ж$  — то же при  $B = 0,8$  мм и  $Ш = 1,1$  мм ( $\times 16$ );  $з$  — то же при  $B = 0,9$  мм и  $Ш = 1,5$  мм ( $\times 16$ );  $и$  — то же при  $B = 1,4$  мм и  $Ш = 2,1$  мм ( $\times 13$ );  $к$  — №1251/972 при  $B = 1,5$  мм и  $Ш = 2,4$  мм ( $\times 13$ );  $л$  — №1251/517 при  $B = 2,1$  мм и  $Ш = 3,2$  мм ( $\times 10$ );  $м$  — то же при  $B = 3,7$  мм и  $Ш = 4,8$  мм ( $\times 7$ );  $н$  — то же при  $B = 6,1$  мм и  $Ш = 7,8$  мм ( $\times 3,5$ );  $о$  — №1251/732 при  $B = 13,3$  мм и  $Ш = 12,3$  мм ( $\times 2$ ); Марьевка, верхний волжский ярус

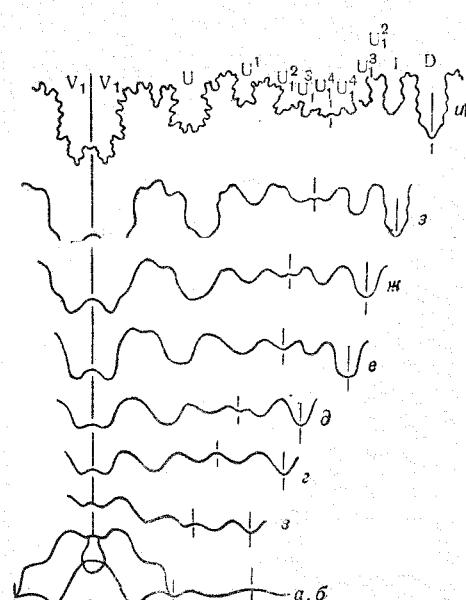


Рис. 5. Онтогенетическое развитие перегородочной линии *Kachpurites subfulgens* (Nikitin):  
 а, б — № 1253/289 при Ш = 0,6 мм ( $\times 18,5$ ); в — то же при В = 0,5 мм и Ш = 0,65 мм ( $\times 18,5$ ); г — то же при Ш = 0,7 мм ( $\times 18,5$ ); д — то же при В = 0,5 мм и Ш = 1,0 мм ( $\times 18,5$ ); е — то же при В = 0,9 мм и Ш = 1,3 мм ( $\times 14$ ); ж — то же при В = 1,1 мм и Ш = 1,7 мм ( $\times 15$ ); з — № 1253/295 при В = 2,6 мм и Ш = 2,5 мм ( $\times 8$ ); и — № 1253/291 при В = 16,0 мм и Ш = 10,7 мм ( $\times 2$ ); Кашпир,  
 верхний волжский ярус

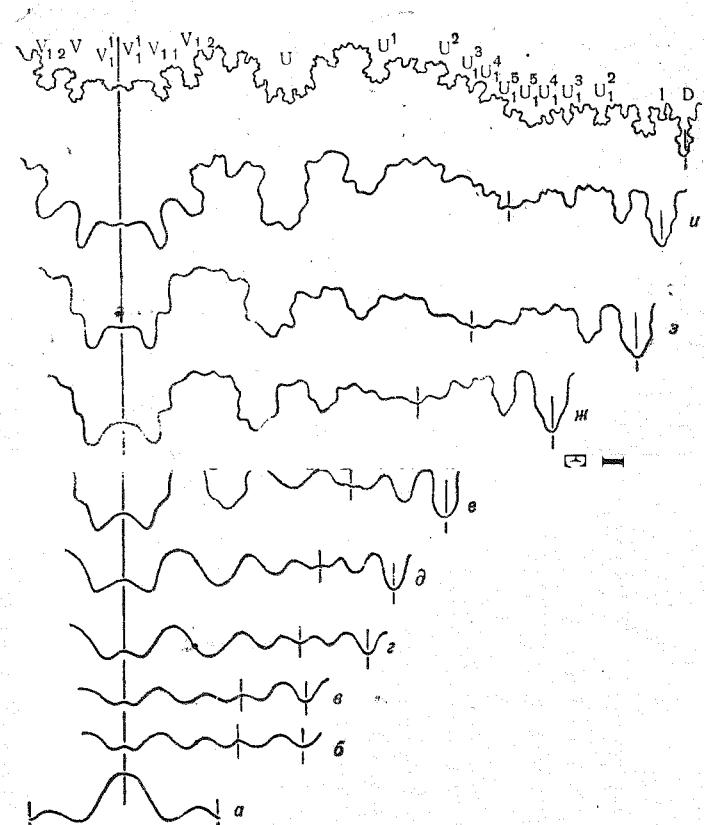


Рис. 6. Онтогенетическое развитие перегородочной линии *Garniericeras catenulatum* (Fischer de Waldheim): а — № 1253/532 при  $B = 0,35$  мм и  $Ш = 0,6$  мм ( $\times 26$ ); б — то же при  $B = 0,4$  мм и  $Ш = 0,7$  мм ( $\times 26$ ); в — то же при  $B = 0,5$  мм и  $Ш = 0,85$  мм ( $\times 26$ ); г — № 1253/533 при  $B = 0,8$  мм и  $Ш = 1,1$  мм ( $\times 21$ ); д — № 1253/267 при  $B = 1,0$  мм и  $Ш = 1,3$  мм ( $\times 19$ ); е — то же при  $B = 1,5$  мм и  $Ш = 1,7$  мм ( $\times 17,5$ ); ж — то же при  $B = 3,9$  мм и  $Ш = 3,4$  мм ( $\times 8$ ); з — то же при  $B = 4,4$  мм и  $Ш = 3,6$  мм ( $\times 8$ ); и — то же при  $B = 9,6$  мм и  $Ш = 5,0$  мм ( $\times 4$ ); к — № 1251/603 при  $B = 41,2$  мм и  $Ш = 18,3$  мм ( $\times 1$ ); Каш-пир, верхний волжский ярус