

УДК 564.53

В. В. ДРУЩИЦ, М. Ф. БОГОСЛОВСКАЯ и Л. А. ДОГУЖАЕВА

ЭВОЛЮЦИЯ СЕПТАЛЬНЫХ ТРУБОК У АММОНОИДЕЙ

Рассмотрены онто- и филогенетические изменения септалных трубок, а также положение сифона у аммоноидей. Установлено, что сифон сравнительно редко в палеозое и у многих форм в мезозое на первых двух-трех оборотах занимал нестабильное положение, которое в онтогенезе сменялось постоянным, преимущественно ветрально-краевым. Почти все аммоноидеи имели ретрохоанитовые септалные трубки, которые или сохранялись в течение всего онто- и филогенеза или сменялись относительно прохоанитовыми. Впервые прохоанитовые трубки появляются у намюрских гониатитид на пятом-седьмом оборотах, у позднетриасовых цератитид — на втором и у позднемеловых литоцератид — на первом; у юрско-меловых аммонитид, за исключением некоторых раннеюрских, были развиты только прохоанитовые септалные трубки.

Современные представления о филогении аммоноидей, появившихся в раннем девоне и вымерших в конце мелового периода, связываются с филогенетическим изменением просутуры от аселлатной до ангустиселлатной и усложнением лопастной линии от агониатитовой через гониатитовую и цератитовую до аммонитовой. В филогенезе происходило также изменение септалных трубок от ретрохоанитовых к прохоанитовым, изменение направления выпуклости септ, появление различных форм раковины в связи с адаптациями аммоноидей к разным экологическим нишам. Общая картина филогении аммоноидей создавалась трудами многих палеонтологов в течение более чем столетней истории изучения этой группы.

В последние годы в связи с применением электронного сканирующего микроскопа появилось много работ, освещающих внутреннее строение раковин аммоноидей. В. В. Друщиц и Л. А. Догужаева (1974 а — в), учитывая особенности строения протоконха, цекума, просифона, септалных трубок и положение сифона на разных стадиях онтогенеза, по-новому подошли к систематике филлоцератид и литоцератид. Эти исследования явились толчком к постановке новой темы — изучению изменения септалных трубок в онтогенезе и филогенезе у всех групп аммоноидей, начиная с раннедевонских, с целью выяснения возможностей использования этих данных для систематики.

Материалом для статьи послужили коллекции аммонитов, собранные авторами и полученные от многих лиц (Б. И. Богословского, М. С. Месежниковой, И. А. Михайловой, А. А. Шевырева и др.), которым мы выражаем глубокую благодарность; кроме того, были использованы литературные данные, в первую очередь статьи Л. Спэта (Spath, 1933, 1950), И. Х. Бёмерса (Böhmers 1936), И. Фортуйзена (Voorthuysen, 1940), А. Миллера и А. Анклесбея (Miller and Unclesbay, 1943), Ю. Д. Захарова (1971, 1974).

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ

В. Бранко (Branco, 1879—1880) посвятил специальную работу ранним стадиям онтогенеза и особенностям строения септалных трубок аммоноидей. Он обратил внимание на отличия в строении септалных трубок у палеозойских и мезозойских аммоноидей: у первых наблюдались обра-

щенные назад септальные трубки, получившие позднее название ретрохоанитовых, у вторых направленные вперед — прохоанитовые. Переход от ретрохоанитовых к прохоанитовым трубкам у триасовых и юрских форм, по мнению Бранко, происходил на втором-пятом оборотах. Этот переход осуществлялся постепенно за счет появления у ретрохоанитовой трубки небольшого отростка, направленного вперед; он постепенно увеличивался в размерах при одновременном сокращении части трубки, направленной назад. Переходные трубки имели молотовидную форму и позднее были названы амфихоанитовыми, т. е. направленными в обе стороны (Друщиц и Хнами, 1970). В течение онтогенеза задний конец трубки укорачивался, и септальная трубка приобретала вид прохоанитовой. Бранко связывал изменение направления септальных трубок с возникновением небольшой складки мантии, направленной внутрь тела, причем переход от ретрохоанитовой трубки на вентральной стороне протекал быстрее, чем на дорсальной. Описанная схема изменения направления септальных трубок в онто- и филогенезе получила широкое распространение.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1950), выясняя пути эволюции аммоноидей, проследил изменение направления септальных трубок и вогнутости септ. По его данным, у девонских и каменноугольных форм на всех стадиях онтогенеза сохранялись ретрохоанитовые трубки. У пермских аммоноидей на 3–6-м оборотах ретрохоанитовые трубки сменялись прохоанитовыми, проходя стадию амфихоанитовых (этот термин Шиндевольф не применял). У триасовых форм развитие ускорялось, и подобный переход происходил на 2–3-м оборотах. У юрских и меловых аммоноидей ретрохоанитовые трубки отсутствовали, а на первых оборотах шло образование амфихоанитовых трубок, которые сменялись прохоанитовыми.

М. Ф. Богословская (1959) установила, что в ранней перми одновременно существовали аммоноидеи, обладавшие только ретрохоанитовыми септальными трубками (отряд агониатитов, семейства *Daraelitidae*, *Pronotitidae* и *Medlicottiidae*), и те, у которых на 3–5-м оборотах появлялись прохоанитовые трубки (отряд гониатитов, семейства *Paragastrioceratidae*, *Vidrioceratidae* и *Thalassoceratidae*).

Ю. Д. Захаров (1971), подтверждая выводы Шиндевольфа, отметил, что на смену гониатитам с ретрохоанитовыми септальными трубками пришли пермские и триасовые аммоноидеи с амфихоанитовыми трубками. Позднее Захаров (1974) привел данные о строении септальных трубок у многих триасовых, некоторых каменноугольных и меловых родов.

В. В. Друщиц и Л. А. Догужаева (1974 а–в) рассмотрели развитие септальных трубок у меловых и юрских филлоцератид и литоцератид и пришли к выводу, что у них существовала стадия ретрохоанитовых септальных трубок, заканчивавшаяся на 1-м или в начале 2-го оборота, а на последующих оборотах наряду с прохоанитовыми трубками имелись образования, гомологичные ретрохоанитовым трубкам и названные манжетами. Эти же авторы поставили под сомнение существование у аммоноидей амфихоанитовых трубок.

СТРОЕНИЕ СЕПТАЛЬНЫХ ТРУБОК

Отряд Agoniatitida. Агониатиты, по данным О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1950), Г. Эрбена (Erben, 1964) и Б. И. Богословского (1969), возникли в раннем девоне от бактриитоидей и образовали основной ствол позднепалеозойских (метазойских) аммоноидей, от которых, по мнению многих исследователей, произошли цератитиды. В девоне агониатиты довольно сильно дивергировали и дали пять подотрядов, распространенных только в девоне: *Agoniatitina*, *Anarcestina*, *Gephuroceratina*, *Auguritina*, *Timanoceratina* (рис. 1). На рубеже девона и карбона от анарцестин возник подотряд *Prolesanitina*, просуществовавший до позднего триаса. Строение септальных трубок у *Auguritina* и *Timanoceratina* пока неизвестно, у других девонских агониатитов оно изучено у немногих форм.

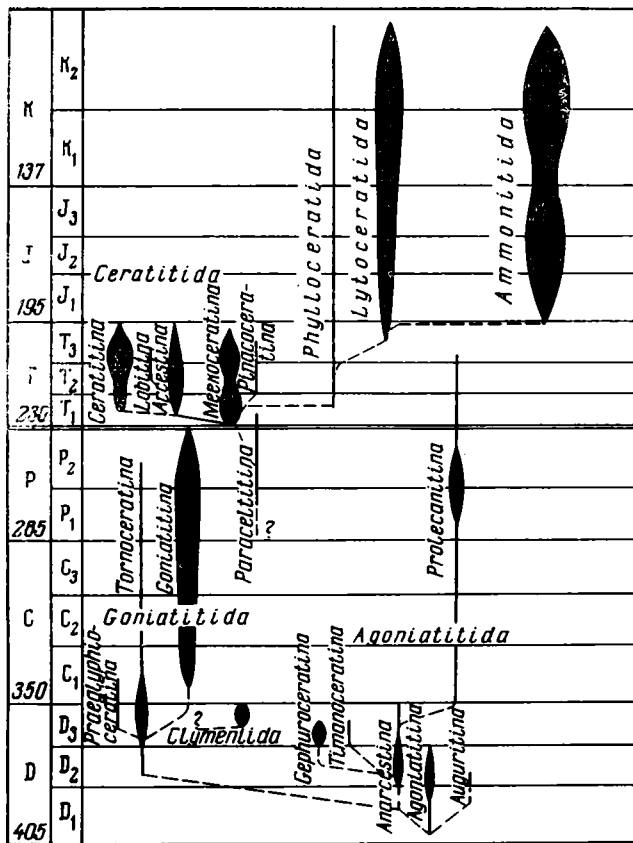


Рис. 1. Развитие аммоидей во времени

В подотряде Agoniatitina раннеэйфельские представители *Mimagoniatites* имели короткие ретрохоанитовые трубки (они наблюдались на 3-м обороте) и вентральное положение сифона с самого начала (Schindewolf, 1934; Богословский, 1964, рис. 30). У *Agoniatites* из среднего девона сифон также с самого начала занимал вентрально-краевое положение (Spath, 1933).

В подотряде Anarcestina у *Latanarcestes* из эйфеля на 1–4-м оборотах развиты ретрохоанитовые трубки и вогнутые септы, положение сифона — вентрально-краевое (рис. 2, а). Для рода *Anarcestes* из среднего девона указывается с начала 1-го оборота вентрально-краевое положение сифона и длинные ретрохоанитовые септальные трубки (Spath, 1933). У *Prolobites* из фамена короткие ретрохоанитовые трубки видны на 4–6-м оборотах (рис. 2, б).

В подотряде Gephuroceratina короткие ретрохоанитовые трубки и вентральное положение сифона на всех стадиях роста установлены у трех франских родов: *Manticoceras* (Богословский, 1969, рис. 78, н), *Koenenites* (Miller and Unklesbay, 1943, рис. 4, В; Богословский, 1969, рис. 85, н), *Timanites* (рис. 2, в). У всех перечисленных форм выпуклость септ появляется на 1-м обороте и сохраняется на последующих.

Значительно полнее сведения о септальных трубках более поздних агониатитов из подотряда Prolecanitina. У турнейского *Protocanites* довольно короткие ретрохоанитовые септальные трубки и вентральное положение сифона отмечены для крупной раковины (Miller and Unklesbay, 1943, рис. 4, F). Практически неотличим от *Protocanites* в этом отношении

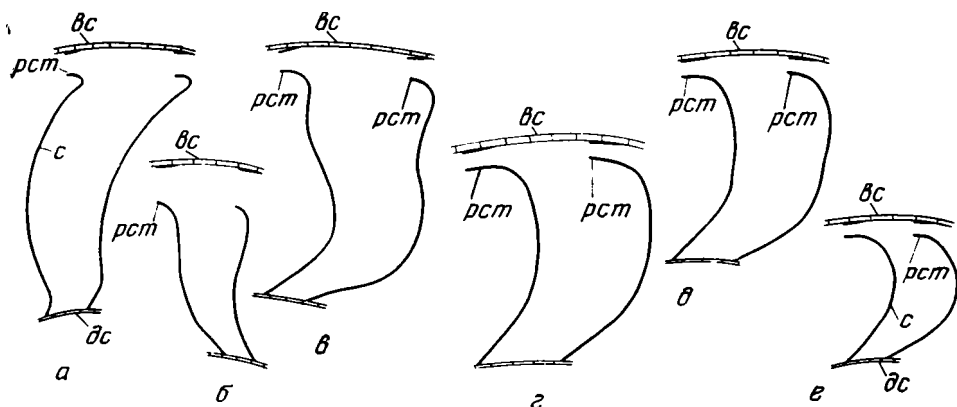


Рис. 2. Строение септальных трубок у Agoniatitida ($\times 6$): а – *Latanarcestes kakvensis* Bogoslovsky; экз. № 1869/30, Д=17 мм, 4-й оборот; Средний Урал; верхний эмс; б – *Prolobites delphinus* (Sandberger et Sandberger); экз. № 1447/1616, Д=17 мм, 5-й оборот; Южный Урал; фамен; в – *Timanites keyserlingi* Miller; экз. № 1268/873, Д=16 мм, 4-й оборот; Тиман; фран; г – *Prolecanites librovitchi* (Ruzhencev); экз. № 455/526, Д=20 мм, 5-й оборот; Южный Урал; нижний намюр; д – *Daraelites elegans* Tchernov; экз. № 1349/31, Д=14 мм, 4-й оборот; Средний Урал; артинский ярус; е – *Sakmarites vulgaris* (Karpinsky); экз. № 1349/1490, Д=9 мм, 5-й оборот; там же. Обозначения: вс – вентральная стенка, дс – дорсальная стенка, рст – ретрохоанитовая септальная трубка, с – септа

намюрский *Prolecanites* (рис. 2, г). Умеренно длинные ретрохоанитовые септальные трубки и вентральное положение сифона описаны у позднекаменноугольных *Prouddenites* и *Uddenites* (Miller and Unklesbay, 1943, рис. 3, H). Хорошо известно внутреннее строение многих артинских пролеканитин. Результаты их изучения в прошлые годы (Шульга-Нестеренко, 1926; Böhmers, 1936; Miller and Unklesbay, 1943; Богословская, 1959) и дополнительно проведенные наблюдения в настоящее время (рис. 2, д, е) позволяют считать, что все пролеканитины имеют очень сходное строение септальных трубок. Выпуклые септы плавно переходят в ретрохоанитовые трубки средней длины. Узкий сифон всегда занимает вентрально-краевое положение. Подобное строение наблюдается у артинских родов *Neopronorites*, *Parapronorites*, *Sakmarites* (*Pronoritidae*), *Propinacoceras*, *Artinskia*, *Medlicottia*, *Eumedlicottia* (*Medlicottiidae*), у позднепермского *Episageceras* (*Episageceratidae*). У триасового *Sageceras* Бёмерс (Böhmers, 1936, фиг. 10) отмечает короткие ретрохоанитовые трубки на 4-м обороте.

У рассмотренных агониатитид, таким образом, на всех стадиях онтогенеза и филогенеза наблюдаются вентрально-краевое положение сифона и ретрохоанитовые септальные трубки разной длины. Особенно консервативными были пролеканитины, просуществовавшие от карбона до позднего триаса с однотишными септальными трубками.

Отряд Goniatitida. Гонياتиты, по данным В. Е. Руженцева (1962), появляются в живетском веке от рода *Anarcestes* (*Agoniatitida*). Они подразделяются на три подотряда. Первым возник подотряд *Tornoceratina*, от которого в фамене произошел небольшой подотряд *Praeglyphioceratina*, вымерший в визе. Сведений о строении септальных трубок у представителей этого подотряда нет. В начале турне от торноцератин ответвился крупный подотряд *Goniatitina*.

Подотряд *Tornoceratina* известен от среднего девона почти до конца перми. У позднедевонского *Tornoceras* (рис. 3, а), раннекаменноугольного *Imitoceras*, представленного маленькой раковиной (Miller and Unklesbay, 1943, рис. 5с), и *Iginoceras* септальные трубки на всех оборотах направлены назад, сифон занимает вентрально-краевое положение. У среднекаменноугольных торноцератин (*Maximitidae* и *Pseudohaloritidae*) септальные трубки короткие ретрохоанитовые, а сифон в ходе филогенетического раз-

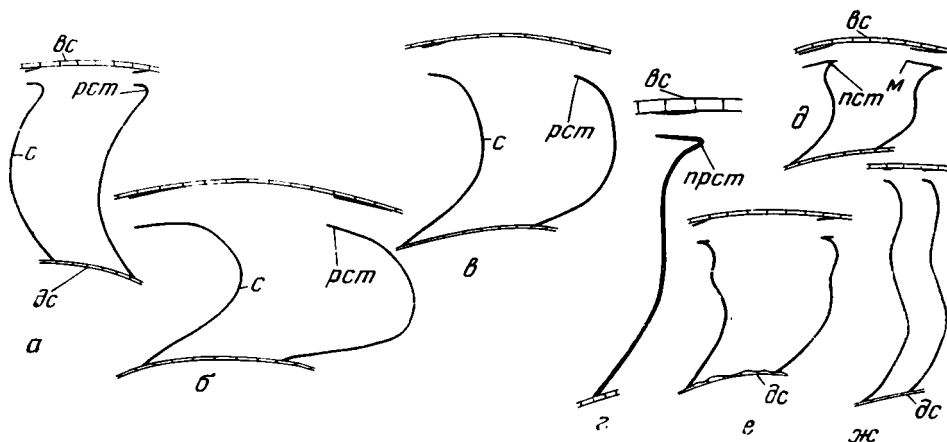


Рис. 3. Строение септальных трубок у раннекаменноугольных Goniatitida (а-е) и пермских Ceratitida (ж) ($\times 6$): а - *Tornoceras* sp.; экз. № 2688/1271, Д=21 мм, 4-й оборот; Южный Урал; фамен; б - *Muensteroceras frequens* Kusina; экз. № 2775/237, Д=14 мм, 8-й оборот; Приполярный Урал; саурский ярус; в - *Beurichoceras tardum* Ruzhencev; экз. № 1721/29, Д=20 мм, 8-й оборот; Южный Урал; визе; г - *Dombarites tectus* Librovitch; экз. № 455/19558, Д=28 мм, 7-й оборот; Южный Урал; нижний намюр; д - *Proshumardites karpinskii* Rauser-Tschernoussowa; экз. № 455/28790, Д=12 мм, 7-й оборот; Южный Урал; верхний намюр; е - *Arcanites relictus* (Quinn, McCaleb et Webb); экз. № 2965/14, Д=17 мм, 6-й оборот; США; верхний намюр; ж - *Paracelites elegans* Girty; экз. № 2965/16, Д=15 мм, 6-й оборот; США; нижняя пермь. Обозначения: м - манжета, прст - переходная септальная трубка, пст - прохоанитовая септальная трубка; остальные обозначения те же, что на рис. 2

вития смещался к дорсальной стороне (Основы палеонтологии, 1962, рис. 130). У раннепермского *Pseudohalorites*, относимого А. Миллером и В. Фёршишем (Miller and Furnish, 1957) к цератитам, сифон на взрослой стадии субцентральный, несколько приближен к дорсальной стенке. У рода *Neoaganides* из верхней перми Сицилии сифон на 4-м обороте также занимал субцентрально положение.

Подотряд Goniatitina появился в турне и просуществовал до конца перми. Строение септальных трубок и положение сифона наблюдалось у большого числа родов этого таксономически богатого подотряда, но проследить их изменение в ходе филогенетического развития в рамках крупного таксона удалось только в одном случае — в семействе Agathiceratidae (*Dombarites* → *Proshumardites* → *Agathiceratidae*). Остальной достаточно богатый материал одного из авторов — М. Ф. Богословской и литературные сведения (Böhmers, 1936; Miller and Unklesbay, 1943) позволяют сегодня лишь отметить момент перехода в онтогенезе ретрохоанитовых септальных трубок в прохоанитовые в разные отрезки геологического времени.

У визейских *Muensteroceras* (рис. 3, б), *Beurichoceras* (рис. 3, в) и *Goniatites* на первых восьми изученных оборотах наблюдаются только ретрохоанитовые трубки. Такие же трубки имеются на первых пяти оборотах у ранненамюрского *Dombarites*, но на следующих двух оборотах (6-м и 7-м) перегородки образуют у этого рода характерный изгиб, предшествующий появлению прохоанитовых трубок (рис. 3, г). Поздненамюрский *Homoceras* сохраняет ретрохоанитовые трубки до 7-го оборота, а поздненамюрские *Proshumardites* (рис. 3, д) и *Arcanites* (рис. 3, е) приобретают прохоанитовые трубки соответственно на 5-м и 6-м оборотах, причем переход происходит очень быстро. У всех перечисленных родов, кроме *Proshumardites*, сифон на всех стадиях онтогенеза вентрально-краевой, у последнего же на 1-м обороте сифон занимает субцентрально положение и только в конце 2-го оборота становится вентрально-краевым.

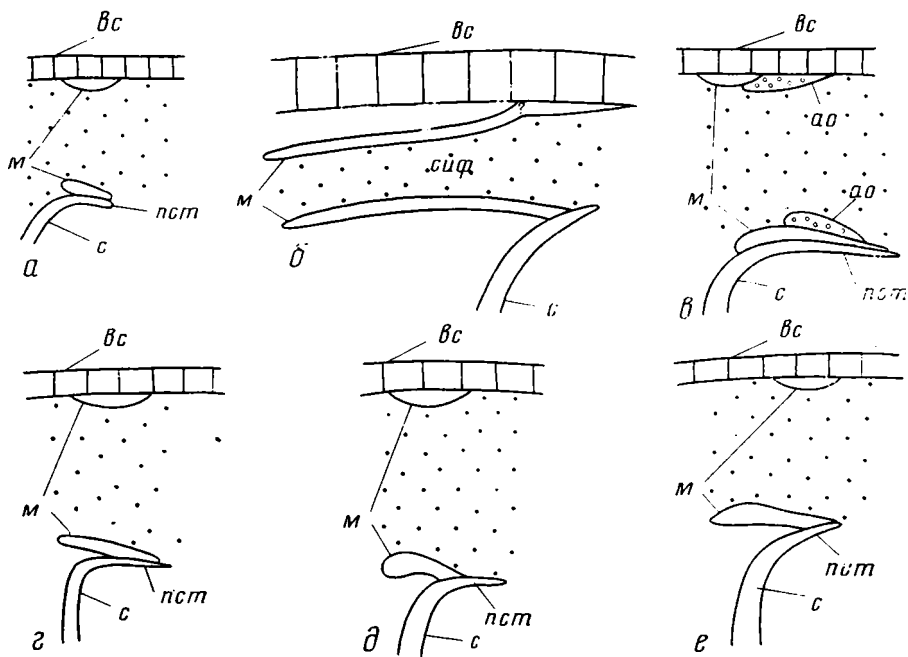


Рис. 4. Строение септальных трубок у пермских Goniatitida ($\times 40$): а - *Thalassoceras gemellaroï* Karpinsky; экз. № 1349/285, Д=9 мм, 5-й оборот; Средний Урал; артинский ярус; б - *Gaetanoceras martini* (Haniel); экз. № 2993/103, Д=22 мм, 5-й оборот; Памир; нижняя пермь; в - *Uraloceras fedorowï* (Karpinsky); экз. № 1349/871, Д=15 мм, 5-й оборот; Северный Урал; артинский ярус; г - *Eothisites usvensis* Bogoslovskaya; экз. № 1349/252, Д=14 мм, 8-й оборот; Средний Урал; артинский ярус; д - *Crimites krotowï* (Karpinsky); экз. № 1349/202, Д=9 мм, 6-й оборот; там же; е - *Waagenina subinterrupta* (Krotow); экз. № 1349/2427, Д=16 мм, 8-й оборот; там же. Обозначения: ао - аннулярные отложения, сиф - сифон; остальные - те же, что на рис. 2 и 3

У среднекаменноугольных *Glaphyrites*, *Gordonites*, *Gonioloboceras*, *Politiceras* (Miller and Unklesbay, 1943) переход от ретро- к прохоанитовым септальным трубкам происходит на 5—6-м оборотах. У позднекаменноугольного *Eothisites* прохоанитовые трубки наблюдаются уже на 4-м обороте, причем сопровождаются манжетами. Ретрохоанитовые трубки первых оборотов короткие или средней длины. Сифон, как правило, вентрально-краевой.

У многих раннепермских форм (*Thalassoceras*, *Paragastrioceras*, *Uraloceras*, *Metalegoceras*, *Kargalites*, *Waagenina*, *Crimites*, *Perrinites* и др.) прохоанитовые трубки обычно появляются на 5—6-м оборотах. Они бывают короткие и средней длины, всегда сопровождаются манжетами, длина и строение которых, по-видимому, остаются постоянными в пределах рода (рис. 4). Сифон на всех стадиях занимает вентрально-краевое положение. В отличие от перечисленных родов у *Agathiceras* сифон на первых трех оборотах занимает центральное положение, затем на 4-м обороте у аселльских представителей и на 5-м в конце ранней перми смещается к вентральному краю. Интересно изменяются в онтогенезе и септальные трубки, которые от 1-го до 4-го оборота постепенно удлиняются, на 4-м обороте становятся очень длинными, составляя $\frac{3}{4}$ общей длины камеры, а с 5-го оборота постепенно укорачиваются. На 7-м обороте происходит образование прохоанитовой септальной трубки, снабженной длинной манжетой; ее строение напоминает филлоцератид, на что в свое время обратили внимание Бёмерс (Böhmers, 1936, стр. 39—41), Друиц и Догужаева (1974б). Такое же строение септальных трубок наблюдается у *Gaetanoceras* из верхов нижней перми.

У позднепермских *Waagenoceras*, *Timorites* и *Cyclolobus* переход к прохоанитовым септальным трубкам, довольно длинным, происходит на 5-м

обороте, у существовавших одновременно с ними *Stacheoceras*, *Adrianites* и *Huattoceras* — на 3-м или 4-м оборотах.

Для гониатитин, таким образом, характерно неодинаковое положение сифона на первых оборотах (редко субцентрального, и даже придорсального, обычно же вентрально-краевого) и вентрально-краевого на последующих стадиях. У ранних представителей гониатитин были развиты только ретрохоанитовые трубки разной длины, а начиная с намюра в онтогенезе наблюдается переход от ретро- к прохоанитовым септальным трубкам. У намюрских гониатитин этот переход совершался на 5–7-м и, возможно, даже 4-м оборотах, у среднекаменноугольных-раннепермских — в основном на 5–6-м, редко на 7-м (*Agathiceras*), у позднепермских — на 3–4-м, у некоторых на 5-м. Направление септальных трубок у живших в одно время гониатитов изменялось неодновременно, но в филогенезе в целом переход ретрохоанитовых септальных трубок в прохоанитовые смещался на более ранние стадии онтогенеза: от 7-го на 3–4-й обороты. Исключение представляет *Agathiceras*, у которого подобная гетерохрония не наблюдается.

Отряд Clymeniida. Климении образуют слабо изученную короткую слепую ветвь аммоноидей, у которых дорсальное положение сифона было закреплено естественным отбором. Появились климении в фаменском веке, в хронозоне *Platyclumena*, и вымерли на рубеже девона и карбона, в хронозоне *Woclumera*, включаемой нами в девон. Относительно происхождения этой группы аммоноидей имеется несколько точек зрения, но в последние годы в литературе обсуждаются только две: происхождение их от гониатитов, подотряда *Tornoceratina* (House, 1970), и от агониатитов, подотряда *Anarcestina* (Schindewolf, 1971). Авторы статьи (Друщиц и Догужаева), анализируя положение сифона и строение септальных трубок у климений, пришли к выводу о вероятности происхождения их от торноцератин, одной из особенностей которых является утрата вентрально-краевого положения сифона в ходе филогенетического развития. Вполне вероятно, что от древних торноцератин ответвились с одной стороны климении с дорсальным сифоном, с другой — поздние (каменноугольные и пермские) торноцератины с неустойчивым положением сифона. Связь климений с агониатитами менее вероятна, так как последние на всех стадиях развития имели устойчивый вентрально-краевой сифон.

Из коллекции Б. И. Богословского нами изучено строение септальных трубок у многих родов, в том числе у *Platyclumena*, *Clymenia*, *Protoxylumena*, *Cyrtoclymenia* и *Pachyclumena* (рис. 5). У первых четырех родов ретрохоанитовые трубки изменяются от очень коротких и коротких (*Platyclumena*, *Cyrtoclymenia*) до средних и длинных, составляющих от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ общей длины сифона (*Clymenia*, *Protoxylumena*). У *Pachyclumena* они очень длинные, почти доходящие до предыдущей перегородки. По данным Шиндевольфа (Schindewolf, 1972), подобные трубки имеются и у других климений, причем они не только достигают предшествующих перегородок, но иногда входят внутрь предшествующих септальных трубок. Сифон с 1-го оборота занимает краевое дорсальное положение.

Для климений, таким образом, характерны ретрохоанитовые септальные трубки разной длины и ширины, а также постоянное дорсальное положение сифона.

Отряд Ceratitida. Цератитиды, по данным Шиндевольфа (Schindewolf, 1961–1968) и А. А. Шевырева (1968), произошли от агониатитид в конце ранней перми. Шиндевольф считал, что цератитиды вместе с филлоцератитами представляют единый отряд *Phylloceratida* с основным стволом *Phylloceratina*, возникшим в конце ранней перми от пролеканитид и дожившим до маастрихта. В начале триаса от него возникли четыре подотряда — *Ceratitina*, *Pinacoseratina*, *Arcestina* и *Lobitina*. Шевырев (1968) разделил цератитид только на два подотряда — *Paracelatitina* и *Ceratitina*, выделив во втором подотряде три филогенетические ветви.

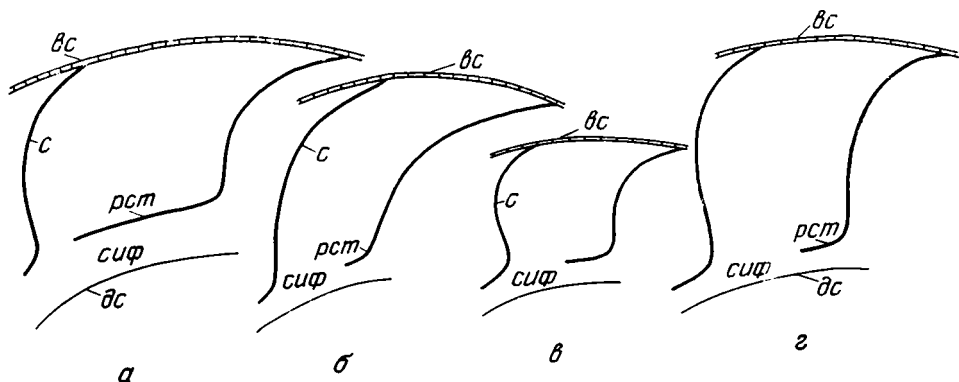


Рис. 5. Строение септальных трубок у Clymeniida ($\times 6$): а — *Pachyclymenia intermedia* Bogoslovsky; экз. № 1447/9402, Д=19 мм. ?5-й оборот; Южный Урал; фамен; б — *Cyrtoclymenia frechi* (Токренко); экз. № 1442/11002, Д=10 мм, 4-й оборот; там же; в — *Clymenia laevigata* Münster; экз. № 1442/9836, Д=12 мм, 5-й оборот; там же; г — *Protochlymenia dubia* (Loewinson-Lessing); экз. № 1610/42, Д=19 мм, 5-й оборот (конец); Северный Урал; фамен. Обозначения те же, что на рис. 2 и 3

Авторы (Друщиц и Догужаева) рассматривают цератитид в ранге отряда в составе шести подотрядов — *Paraceltitina*, *Lobitina*, *Pinacosceratina*, *Ceratitina*, *Meekoceratina*, *Arcestina* (рис. 1). Филлоцератиды до новых исследований сохранены в качестве самостоятельного отряда и будут рассмотрены ниже.

Подотряд *Paraceltitina* включает древних цератитов и рассматривается в составе надсемейств *Xenodiscoidea* и *Otoceratoidea*. У самых древних пермских парацелтитин — родов *Paraceltites* (рис. 3, ж) и *Cibolites* (Miller and Unklesbay, 1943, рис. 4, G, H) ретрохоанитовые трубки, по-видимому, сохраняются в течение всей жизни, а у *Xenaspis* при больших размерах (оборот неизвестен) появляются прохоанитовые трубки (Miller and Unklesbay, 1943, рис. 4, I). У *Xenodiscus* из раннего триаса на первых трех оборотах септальные трубки ретрохоанитовые, сифон занимает с самого начала вентральное положение; прохоанитовые трубки появляются на 4-м обороте. У *Orphiceras* из второго надсемейства сифон также вентральный; прохоанитовые трубки появляются на 5–6-м оборотах (Захаров, 1974).

Два триасовых подотряда *Lobitina* и *Pinacosceratina* монотипические. Внутреннее строение раковины известно у позднетриасового *Placites* из второго подотряда. По данным Фортуйзена (Voorthuysen, 1940, фиг. 15–17), у этого рода сифон с самого начала занимает вентрально-краевое положение, на 1-м обороте развиты ретрохоанитовые септальные трубки, в начале 2-го оборота происходит переход к коротким прохоанитовым трубкам. Септы вначале выпуклые, затем уплощаются.

В подотряде *Ceratitina* внутреннее строение раковины известно, по данным Захарова (1971, 1974), у четырех родов. На первых двух оборотах развиты короткие и средней длины ретрохоанитовые трубки. На 3-м обороте у одних родов (*Arctoceras*, *Arctohungarites*, *Keyserlingites*) появляются прохоанитовые трубки, у других (*Hemiprionites*) сохраняются ретрохоанитовые. Сифон на всех стадиях онтогенеза у перечисленных родов занимал краевое положение.

Значительно разнообразнее онтогенетические изменения септальных трубок и положение сифона у представителей подотрядов *Meekoceratina* и *Arcestina*.

Подотряд *Meekoceratina* *Druschits et Doguzhaeva, subordo nov.* предлагается в объеме четырех надсемейств — *Meekoceratoidea*, *Dinaritoidea*, *Tropitoidea* и *Noritoidea*. Строение септальных трубок и положение сифона

известно по данным Спэта (Spath, 1933) Бёмерса (Böhmers, 1936), Фортуйзена (Voorthuysen, 1940), Захарова (1974) и авторов. У раннетриасовых родов на 1—4-м оборотах развиты ретрохоанитовые трубки, короткие или средние у *Owenites*, *Meekoceras*, *Anasibirites*, *Olenekites*, *Parasibirites*, *Sibirites* и длинные у *Columbites*, *Subcolumbites*, *Neocolumbites*, *Paragoceras*. Прохоанитовые трубки появляются на 4-м обороте у *Subolenekites* и *Anasibirites*, на 5-м у *Meekoceras*, *Dieneroceras* и *Sibirites*, а у *Palaeokazakhstanites* на поздних оборотах продолжают развиваться ретрохоанитовые трубки. Сифон на 1-м обороте занимает различное положение: вентральное (*Meekoceras*), субцентрального (*Xenoceltites*, *Anasibirites*), центрального (*Owenites*, *Dieneroceras*, *Sibirites*) и дорсального (*Neocolumbites*, *Columbites*, *Subcolumbites*, *Paragoceras*), но после 3-го оборота у всех перечисленных форм сифон вентрально-краевой. У позднетриасовых *Halorites*, *Gonionotites*, *Indonesites*, *Didymites* и др. (*Tropidoidea*) сифон занимает дорсальное положение на первых оборотах, центральное и субцентрального на 2-м и вентрально-краевое с конца 3-го или начала 4-го оборота. У них на 1-м обороте развиты короткие ретрохоанитовые трубки, а с конца 2-го — прохоанитовые. Спэт (Spath, 1933) отметил у *Tropites* вентрально-краевое положение сифона в начале 1-го оборота, а затем его смещение к дорсальной стенке. У *Didymites* короткие прохоанитовые септальные трубки отмечены на 3-м обороте. Сифон у раковин этого рода вентральный, но не прилегает плотно к стенке: на 7-м обороте он удален от стенки на $\frac{1}{7}$ высоты оборота.

Подобное разнообразие в строении септальных трубок и положении сифона наблюдается в подотряде *Arcestina*, объединяющем четыре надсемейства — *Proptychitoidea*, *Hedenstroemia*, *Arcestoidea* и *Ptychitoidea*. На первых двух-трех оборотах у ранне- и среднетриасовых родов и только на 1-м обороте у позднетриасовых форм развиты короткие (*Stenarcestes*, *Pararopanoceras*, *Hedenstroemia*), средние (*Phyllocladiscites*, *Cladiscites*, *Pseudosageceras*) и длинные (*Megaphyllites*) ретрохоанитовые трубки. На 3—4-м оборотах у ранне- и среднетриасовых родов и в начале 2-го у позднетриасовых арцестин наблюдается переход к прохоанитовым трубкам. Он детально прослежен у *Megaphyllites prometheus* (Догужаева, 1973; Друщиц и Догужаева, 1974в) и осуществляется за счет появления в области перегиба септы в ретрохоанитовую трубку вначале едва заметного, затем ясно выраженного изгиба вперед. Из нижней части изгиба формируется прохоанитовая септальная трубка, из верхней части изгиба и ретрохоанитовой трубки возникает манжета (рис. 6). Подобным строением прохоанитовой трубки с длинной манжетой, которая сохраняет направление ретрохоанитовой трубки, обладают *Phyllocladiscites*, *Arcestes* и *Cladiscites* (Böhmers, 1936; Voorthuysen, 1940). Сифон у арцестин занимает различное положение: вентральное на всех стадиях развития (*Cladiscites*, *Pseudosageceras*, *Megaphyllites*, *Hedenstroemia*, *Kingites*), субвентральное, а затем вентральное (*Prosphingites*), субцентрального на 1-м обороте, вентральное на 2-м и последующих оборотах (*Parahedenstroemia*), субвентральное на 1-м, субцентрального на 2—6-м и далее вентральное положение (*Owenites*), дорсальное положение на первых трех оборотах, центральное на 4-м, затем вентральное (*Arcestes*), дорсальное и субдорсальное положение в начале 1-го оборота, субцентрального в конце 1-го оборота и вентральное на 3-м (*Pararopanoceras*).

Пермские цератитиды, таким образом, обладали в основном ретрохоанитовыми септальными трубками, у некоторых пермских и триасовых они сменялись прохоанитовыми. У раннетриасовых цератитид смена направления септальных трубок происходила, как правило, на 4—6-м, реже 3-м, оборотах, у среднетриасовых — на 3-м и 4-м, а у позднетриасовых — на 2-м обороте. У триасовых цератитид имело место, следовательно, ускорение развития септальных трубок. Рассматриваемые аммоноидеи обладали короткими, средними или длинными ретрохоанитовыми и корот-

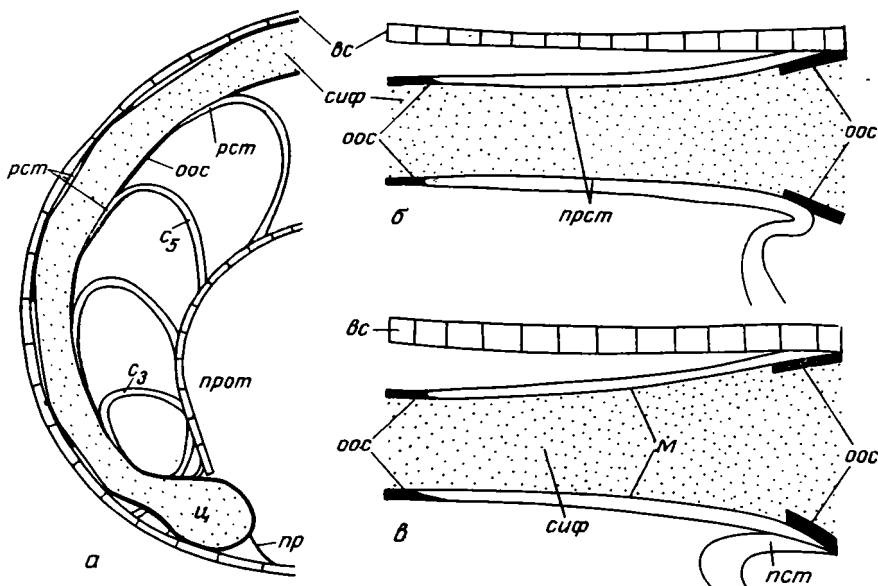


Рис. 6. Схема перехода ретрохоанитовых септальных трубок в прохоанитовые у *Megaphyllites prometheus* Shevurev ($\times 130$): а — ретрохоанитовая трубка (начало 1-го оборота), б — септальная трубка переходного типа (4-й оборот), в — прохоанитовая трубка и манжета на 5-м обороте; Северо-Западный Кавказ, гора Тхач; среднеазиатский подъярус. Обозначения: оос — органическая оболочка сифона, пр — просифон, прот — протоконх, с₁, с₂... с_n — первая, вторая и последующие септы, ц — цекум; остальные обозначения те же, что на рис. 2 и 3

кими или средними прохоанитовыми трубками. На стадии прохоанитовых трубок у некоторых цератитид наблюдаются длинные (*Megaphyllites*, *Cladiscites*, *Hypocladiscites*) и короткие (*Sibirites*, *Tirolites*, *Olenikites*) манжеты, выступающие позади септальных трубок. Сифон занимал вентральное, центральное и дорсальное положение на первых трех оборотах, далее, как правило, вентральное. Среди цератитид встречаются некоторые формы арпестин и микоцератин, имевшие на ранних стадиях развития дорсальное положение сифона. Сейчас трудно ответить, чем это вызвано — наследственными факторами или новообразованием.

Отряд *Phylloceratida*. Филлоцератиды появились в конце раннего триаса, ответвившись от подотряда *Meekoceratina*, и вымерли в конце мелового периода, сохраняя в течение филогенеза без существенных изменений строение раковины, септальных трубок и положение сифона.

Древние филлоцератиды, относящиеся к семейству *Ussuritidae*, имели на первых двух-трех оборотах ретрохоанитовые трубки: длинные у *Leio-phyllites* (Spath, 1933) и короткие у *Diphyllites* (Spath, 1933) и *Discophyllites* (Voorthuysen, 1940). У последнего рода переход к прохоанитовым трубкам происходил на 3-м обороте. У *Diphyllites* и *Discophyllites* на последующих оборотах развиты короткие прохоанитовые трубки и прикрепленные к ним направленные назад длинные манжеты, сходные с теми, которые были описаны выше у цератитид *Megaphyllites*, *Cladiscites* и *Phyllocladiscites*.

Положение сифона на первых оборотах известно у *Leio-phyllites* и *Diphyllites*. У этих родов сифон в первых трех камерах вентрально-краевой, затем центральный и вновь вентрально-краевой, у *Leio-phyllites* с конца 3-го оборота (после 45-й септы), а у *Diphyllites* с середины 2-го оборота (по Спэту после 20-й септы). На последующих оборотах у *Leio-phyllites*, *Palaeophyllites*, *Mojsvarites*, *Diphyllites*, *Discophyllites* сифон занимает

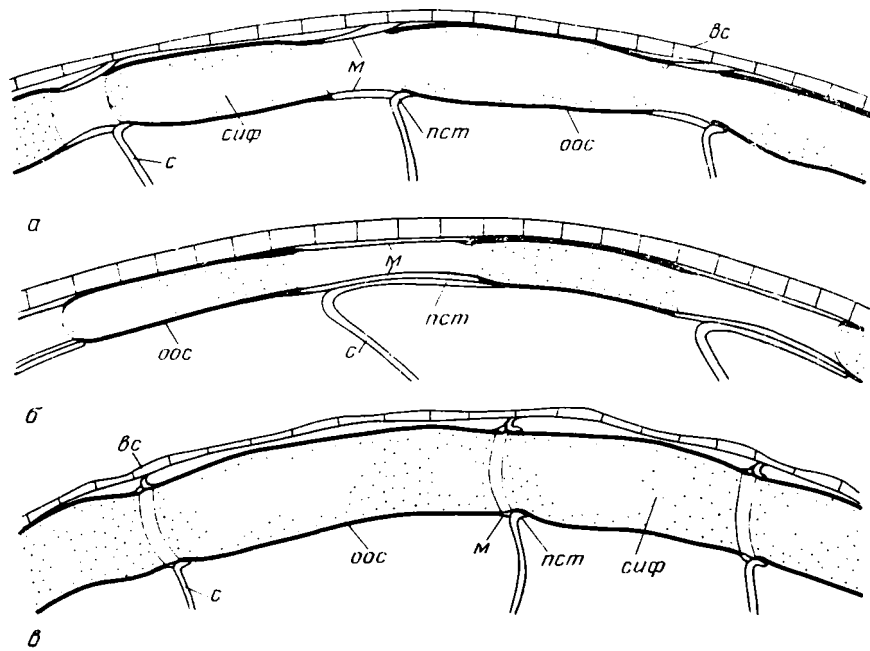


Рис. 7. Схема строения сифона в середине 3-го оборота у отрядов Phylloceratina (а), Lytoceratina (б) и Ammonitida (в) (×80): а — *Phyllopachyceras* sp., б — *Jauberticeras latericarinatum* Anthula, в — *Acanthohoplites nolani* Seunes; Северный Кавказ; верхний апт (клансей). Обозначения те же, что на рис. 2, 3 и 6

вентрально-краевое положение. Филлоцератиды средней юры (*Partschiceras*, *Holcophylloceras*) и раннего мела (*Ptychophylloceras*, *Phyllopachyceras*, *Euphylloceras*, *Salfeldiella*) обладают общими признаками: септальные трубки на 1-м обороте короткие ретрохоанитовые; в начале 2-го оборота на протяжении трех-пяти септ происходит изменение направления септальных трубок, и возникают короткие прохоанитовые трубки, к которым прикреплены манжеты, направленные назад; в онтогенезе манжеты удлиняются, достигая максимальной длины на 2–4-м оборотах (до $\frac{1}{2}$ длины сифона в камере), затем относительно укорачиваются (на 6-м обороте до $\frac{1}{10}$ длины сифона в камере). Сходные короткие прохоанитовые трубки и длинные направленные назад манжеты известны у раннеюрского *Phylloceras* и поздне меловых *Phyllopachyceras* и *Hypophylloceras* (Birke-lund and Hansen, 1968, 1974). Сифон у юрских и меловых филлоцератид занимал центральное положение на 1-м обороте, субцентральное на 2-м и 3-м и далее вентрально-краевое положение на всех последующих.

Итак, все филлоцератиды, у которых изучено внутреннее строение, характеризуются короткими прохоанитовыми трубками и длинными, направленными назад манжетами (рис. 7, а). У триасовых филлоцератид прохоанитовые трубки появляются, по-видимому, на 3-м обороте, у юрских и раннемеловых — с начала 2-го оборота, у поздне меловых, возможно, на 1-м обороте, т. е. в филогении филлоцератид изменение направления септальных трубок смещается на более ранние стадии онтогенеза.

Отряд Lytoceratina. Литоцератиды возникли в поздне триасе от филлоцератид (семейство *Ussuritidae*). Первые литоцератиды, составляющие семейство *Trachyphyllytidae*, характеризовались небольшим числом элементов лопастной линии, расщеплением дорсальной лопасти и примыкающих к ней седел, отсутствием умбиликальных лопастей. В меловой период литоцератиды, приспособляясь к разным условиям обитания, получили

особенно широкое распространение; в это время возникли многочисленные формы с гетероморфными раковинами.

В данной статье рассматриваются представители отряда *Lytocera*tida, обладавшие только планоспиральной раковиной. Внутреннее строение раковины изучено у родов *Eurystomiceras* из средней юры, *Tetragonites*, *Jauberticeras*, *Eogaudryceras* из раннего мела, *Gaudryceras* из позднего мела, а также у *Saghalinites* из позднего мела (Birkelund and Hansen, 1968, 1974). У перечисленных выше юрских и раннемеловых родов на всем 1-м обороте, а у позднемеловых — на 1-м полуобороте развиты короткие ретрохоанитовые септальные трубки. Затем на протяжении двух-четырех септ ретрохоанитовые трубки сменяются прохоанитовыми. В онтогенезе последние постепенно удлиняются: в конце 1-го оборота они составляют $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{6}$ общей длины сифона в камере, в конце 2-го — $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$, в конце 3-го — $\frac{2}{5}$ — $\frac{1}{2}$, 4-го — $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$; на последующих оборотах относительная длина септальных трубок сокращается до $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$. У всех литоцератид на стадии прохоанитовых трубок имеются манжеты, расположенные внутри септальных трубок (рис. 7, б). У *Jauberticeras*, например, в начале 2-го оборота манжета направлена назад, в конце 2-го оборота она выступает позади септальной трубки на $\frac{1}{4}$ своей длины, в конце 3-го — на $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$, 4-го на $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{5}$, т. е. происходит перемещение манжеты внутрь септальной трубки. В онтогенезе длина манжет вместе с септальными трубками достигает $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ общей длины сифона в камере на 3—4-м оборотах, а затем относительно уменьшается до $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$.

В первых двух-трех камерах сифон у всех изученных литоцератид занимает центральное положение, затем смещается к вентральной стенке. С начала или середины 2-го оборота он так плотно прилегает к вентральной стенке, что септальные трубки охватывают сифон только с трех сторон, а с вентральной стороны он был окружен манжетой. Подобное строение септальной трубки отражается в появлении разрыва в срединном седле вентральной лопасти.

Литоцератиды, таким образом, обладают ретрохоанитовыми трубками на первой части или на всем 1-м обороте. Переход от ретрохоанитовых трубок к прохоанитовым происходил на протяжении двух-четырех септ. С конца 1-го или начала 2-го оборота появляются прохоанитовые трубки и манжеты. Манжеты располагаются внутри септальных трубок. Прохоанитовые трубки и манжеты достигают максимальной длины — $\frac{1}{2}$ общей длины сифона в камере — на 3—4-м оборотах. Сифон занимает центральное и субцентральное положение только в самом начале спирали; с середины 1-го оборота он становится вентрально-краевым.

Отряд *Ammonitida* объединяет больше половины (около 800 родов) всех известных аммоноидей. Первые аммонитиды, появившиеся в начале юры, объединены в надсемейство *Psiloceratoidea*, возникшее от литоцератид. В настоящее время нет общепринятой систематики аммонитид, и поэтому развитие септальных трубок будет рассмотрено по стратиграфическим уровням у родов, часто принадлежащих к разным семействам. Из-за отсутствия материала не могут быть проанализированы аммонитиды с гетероморфной раковиной.

У раннеюрских родов *Promicroceras* (Erben, Flajs und Siehl, 1969, табл. 1) и *Arietites* (Grandjean, 1910, фиг. 7) на 1-м обороте развиты короткие ретрохоанитовые септальные трубки, которые позднее сменяются прохоанитовыми. У *Schlothemia* (геттанг) и *Charmassiceras* (синемюр), по данным Спэта (Spath, 1933), сифон остается центральным или субцентральным до 60-й септы (примерно до 5—6-го оборота). У *Arnioceras* и *Copoceras*, по данным того же автора, сифон вначале занимал также центральное положение и позднее смещался к вентральной стороне. В то же время у синемюрских родов *Asteroceras* и *Oxynoticeras* сифон занимал вентрально-краевое положение на всех стадиях онтогенеза. У раннеюрских *Oxynoticeras*, *Grammoceras*, *Dactylioceras*, среднеюрских *Androgynoceras*,

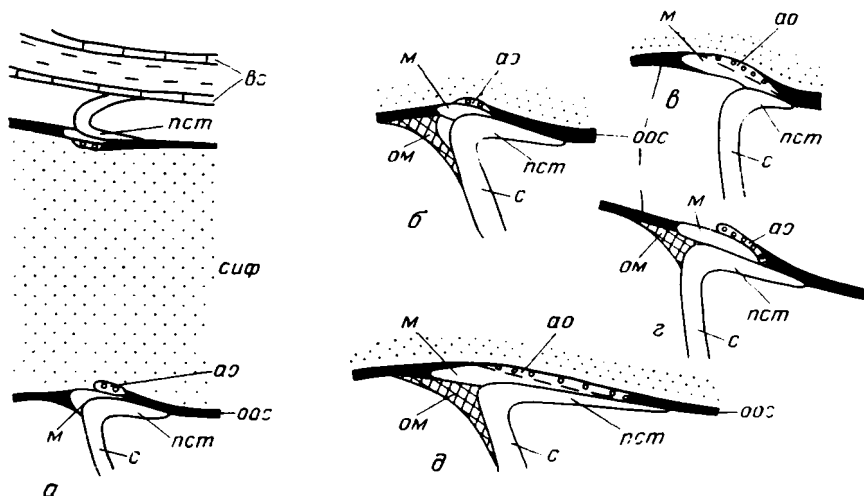


Рис. 8. Схема строения септальных трубок в отряде Ammonitida: а — *Nodosohoplites sinuosocostatus* Egojan, 4-й оборот ($\times 150$); б-г — *Deshayesites deshayesi* Leymerie, конец 4-го оборота ($\times 100$); д — *Melchiorites* sp., 4-й оборот ($\times 120$); Северный Кавказ; верхний апт (клапсей). Обозначения: ом — органическая мембрана; остальные — те же, что на рис. 2, 3 и 6

Ludwigia, позднеюрских *Craspedites*, *Elatmites*, *Provacenia*, *Taimyrosphinctes*, *Shajevskya*, *Virgatosphinctes*, *Epilaugetis*, *Rasenia*, *Laugetis*, *Dorsoplinites* на всех наблюдавшихся стадиях онтогенеза развиты короткие прохоанитовые септальные трубки. У всех выше перечисленных родов сифон в начале 1-го оборота занимал центральное положение, затем, постепенно смещаясь, на 2-м обороте становился вентрально-краевым. У среднеюрского *Strigoceras* (Haploceratoidea) сифон вначале дорсальный, на 2-м обороте центральный и на 3-м — вентрально-краевой (Spath, 1933).

Данные о внутреннем строении раковины раннемеловых аммонитид более полные (рис. 7, в; 8). Онтогенез септальных трубок и сифона изучен у *Deshayesites*, *Parahoplites*, *Acanthohoplites*, *Hypacanthoplites*, *Colombiceras*, *Nodosohoplites*, *Diadochoceras* (Parahoplitoidea), *Sonneratia*, *Cleoniceras*, *Anahoplites*, *Vnigrigeras* (Hoplitoidea), *Melchiorites*, *Zurcherella*, *Anadesmoceras*, *Pseudosilesites* (Desmoceratoidea), *Aconeceras* (Haploceratoidea), *Simbirskites* (Perisphinctoidea). У перечисленных родов, начиная с первых септ, развиты прохоанитовые трубки (стадия ретрохоанитовых трубок у них отсутствует). Изученные раннемеловые аммонитиды, за исключением представителей надсемейства *Desmoceratoidea*, обладают на всех оборотах короткими септальными трубками, составляющими в среднем $1/10$ — $1/5$ общей длины сифона в камере. У десмоцератоидей до 3-го оборота септальные трубки короткие (в среднем $1/10$), с конца 4-го оборота они удлиняются, достигая $1/6$ — $1/4$ общей длины сифона в камере.

У позднемелового рода *Scaphites* прохоанитовые трубки наблюдаются на всех стадиях онтогенетического развития (Birkelund, 1967; Birkelund and Hansen, 1968, 1974).

У аммонитид, таким образом, момент поворота септальных трубок смещается на ранние стадии эмбриогенеза. Стадия ретрохоанитовых трубок сохраняется только у некоторых раннеюрских форм и ограничивается несколькими септами 1-го оборота. У меловых аммонитид с первых септ получают развитие прохоанитовые трубки. Септальные трубки аммонитид, как правило, короткие; их длина составляет $1/10$ — $1/5$ часть в каждой камере. Исключение составляют, как было выше отмечено, десмоцератоидеи. У всех аммонитид, по-видимому, были также развиты манжеты, которые они унаследовали от своих предков, но строение манжет изучено у них еще недостаточно. Сифон аммонитид в первых трех-шести камерах зани-

мал центральное положение, затем субцентральное и с середины или конца 2-го оборота — вентрально-краевое; у одного рода обнаружено дорсальное положение сифона.

* * *

По положению сифона среди аммоноидей выделяются формы с вентрально-краевым сифоном на всех стадиях онтогенеза (агоннатитиды, большая часть гониатитид и др.) и те, у которых положение сифона в онтогенезе изменяется: на первых двух-трех оборотах центральное, субцентральное и дорсальное, на последующих — у большинства аммоноидей вентрально-краевое, у климений — дорсально-краевое. Функциональное значение положения сифона остается неясным.

Аммоноидеи обладали септальными трубками различной длины: короткими, средними, длинными и очень длинными, доходившими в отдельных случаях до предыдущей септы. Функциональное и систематическое значение их длины неясно.

Аммоноидеи, за исключением большинства юрских и всех меловых аммонитид, проходили стадию ретрохоанитовых трубок. У одних она продолжалась в течение всего онтогенеза и филогенеза, у других ретрохоанитовые септальные трубки сменялись прохоанитовыми. В разных филогенетических ветвях переход от ретро- к прохоанитовым трубкам происходил неодновременно. Смена направления трубок совершалась однотипно: у перегиба септы в ретрохоанитовую трубку появлялся вначале едва заметный, а затем ясно выраженный изгиб вперед, образующий прохоанитовую трубку. Вместе с прохоанитовой трубкой обособлялся новый морфологический элемент, манжета, — гомолог ретрохоанитовой трубки. У палеозойских аммоноидей стадия перехода занимала от двух оборотов до нескольких септ, у юрских и меловых — две-четыре септы.

У представителей отряда *Agoniatitida* на всех стадиях онто- и филогенеза развиты только ретрохоанитовые септальные трубки.

В отряде *Goniatitida*, у торноцератин и ранних (турнейских — визейских) гониатитин наблюдается аналогичная картина. В намюре у гониатитин впервые в филогенезе аммоноидей появляются прохоанитовые септальные трубки. В это время переход в онтогенезе от ретро- к прохоанитовым трубкам происходил на 7—5-м оборотах, в дальнейшем он смещался на более ранние обороты, до 4—3-го у позднелозойских форм; исключение составляет семейство *Agathiceratidae*, у которого подобная гетерохрония не наблюдается.

Представители отряда *Cluveniida* имели ретрохоанитовые трубки и на всех стадиях онтогенеза дорсально-краевой сифон. Возможно, они произошли от торноцератин с неустойчивым положением сифона, а не от агониатитид с вентрально-краевым сифоном.

В отряд *Ceratitida* включены подотряды, обладавшие стабильным вентрально-краевым положением сифона (*Paracelatitina*, *Ceratitina*, *Pinacosceratitina*) и нестабильным (*Meekoceratitina*, *Arcestina*). У пермских парасельтитин, вероятно, были развиты только ретрохоанитовые септальные трубки; на этом основании их, быть может, следовало бы отнести к пролеканитинам. У раннетриасовых цератитид смена направления септальных трубок происходила на 6—4-м, у среднетриасовых — на 4—3-м, у позднетриасовых — 3—2-м оборотах. Подобное ускорение развития протекало, по-видимому, в разных филогенетических ветвях несинхронно, но проследить этот процесс пока не удалось. Изучение внутреннего строения цератитид вызывает сомнение в его происхождении от агониатитид.

Отряд *Phylloceratitida* образует консервативную ветвь аммоноидей с центральным и субцентральным положением сифона на первых двух-трех оборотах. Появление коротких прохоанитовых трубок, снабженных длинными манжетами, направленными назад (так называемый филлоце-

ратидный тип строения септальных трубок), отмечается на 3-м обороте у поздне триасовых, в начале 2-го или в конце 1-го у юрских и меловых форм.

В отряде *Lytocerotida*, имевшем планоспиральную раковину, сифон с первой половины начального оборота занимал вентрально-краевое положение. Прохоанитовые септальные трубки у юрских форм возникали в конце 1-го или начале 2-го, у поздне меловых — в середине 1-го оборота. Одновременно с ними появлялись манжеты, расположенные преимущественно внутри септальных трубок.

Все представители отряда *Ammonitida* с планоспиральной раковиной (гетероморфные аммонитиды не рассматриваются) на первых одном-двух оборотах обладали центральным, субцентральный или очень редко дорсальным сифоном. Изученные аммонитиды, кроме некоторых раннеюрских, имели только прохоанитовые трубки и манжеты.

В филогенезе аммоноидей в целом, за немногими исключениями, наблюдается ускорение развития септальных трубок, смещение перехода от ретро- к прохоанитовым от 7—5-го оборота у намюрских гониатитид до середины 1-го оборота у поздне меловых литоцератид, и, наконец, у большинства юрских и меловых аммонитид этот переход смещается на эмбриональный период. У одновозрастных аммоноидей, принадлежавших к различным филогенетическим ветвям, переход от ретро- к прохоанитовым трубкам происходил в онтогенезе неодновременно.

Онто- и филогенетические изменения септальных трубок и положения сифона наряду с другими признаками должны учитываться при разработке филогении и систематики аммоноидей.

ЛИТЕРАТУРА

- Богословская М. Ф.* 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей. Палеонтол. ж. № 1, стр. 50—57.
- Богословский Б. И.* 1969. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 124, стр. 1—328.
- Догужаева Л. А.* 1973. Внутреннее строение раковин рода *Megaphyllites*. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 48, вып. 6, стр. 161.
- Друщиц В. В. и Догужаева Л. А.* 1974а. Внутреннее строение раковин филлоцератид (*Cephalopoda*, *Ammonoidea*, *Phylloceratida*). Докл. АН СССР, т. 214, № 2, стр. 439—441.
- Друщиц В. В. и Догужаева Л. А.* 1974б. Внутреннее строение раковин литоцератид (*Cephalopoda*, *Ammonoidea*, *Lytocerotida*). Докл. АН СССР, т. 217, № 3, стр. 700—702.
- Друщиц В. В. и Догужаева Л. А.* 1974в. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (*Ammonoidea*). Палеонтол. ж., № 1, стр. 42—53.
- Друщиц В. В. и Хиами Н.* 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., № 1, стр. 35—47.
- Захаров Ю. Д.* 1971. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя. Палеонтол. ж., № 1, стр. 27—36.
- Захаров Ю. Д.* 1974. Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей. Палеонтол. ж., № 1, стр. 30—41.
- Основы палеонтологии. 1958. Моллюски-головоногие. II. М., Госгеолтехиздат, стр. 13—144.
- Основы палеонтологии. 1962. Моллюски-головоногие. I. Изд-во АН СССР, стр. 243—429.
- Руженцев В. Е.* 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 83, стр. 1—331.
- Руженцев В. Е.* 1962. Надотряд *Ammonoidea*. Аммоноидеи. Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. I. Изд-во АН СССР, стр. 243—333.
- Шевырев А. А.* 1968. Триасовые аммоноидеи юга СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 119, стр. 1—272.
- Шульга-Нестеренко М. И.* 1926. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., нов. сер., т. 4, № 1—2, стр. 81—100.
- Birkelund T.* 1967. Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (*Saghalinites* and *Scaphites*). Medd. Dansk. Geol. Foren., Bd. 17, H. 1, p. 95—101.
- Birkelund T. and Hansen H. J.* 1968. Early shell growth and structure of septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. Medd. Dansk Geol. Foren., Bd. 18, H. 1, p. 71—78.

- Birkelund T. and Hansen H. J.* 1974. Shell ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implication. *Biol. Scr. Dan. Vid. Selsk.*, Bd. 20, № 6, p. 1—34.
- Böhmers J. C. A.* 1936. Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea. Apeldoorn, S. 1—125.
- Branco W.* 1879—1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. *Palaeontographica*, Bd. 26, S. 15—50; Bd. 27, S. 12—81.
- Erben H. K.* 1964. Die Evolution der ältesten Ammonoidea. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl.*, Bd. 120, H. 2, S. 107—212.
- Erben H. K., Flajs G. and Siehl A.* 1969. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. *Paläontographica*, Abt. A, Bd. 132, S. 1—54.
- Grandjean F.* 1910. Le siphon des ammonites et des bélemnites. *Bull. Soc. géol. France*, sér. 4, t. 10, p. 496—519.
- House M. R.* 1970. On the origin of the clymenid ammonoids. *Palaeontology*, vol. 13, pt. 4, p. 664—676.
- Miller A. K. and Furnish W. N.* 1957. Permian ammonoids from southern Arabia. *J. Paleontol.*, vol. 31, № 6, p. 1043—1951.
- Miller A. K. and Unklesbay A. G.* 1943. The siphuncle of Late Paleozoic ammonoids. *J. Paleontol.*, vol. 17, № 1, p. 1—25.
- Schindewolf O. H.* 1934. Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. *Jahrb. der Preuss. Geol. Landesanst.*, Bd. 55, S. 258—283.
- Schindewolf O. H.* 1950. Die Gesetzmässigkeiten der Stammesentwicklung. *Grundfragen der Paläontologie*. Stuttgart, S. 134—175.
- Schindewolf O. H.* 1961—1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 1—7. *Abhandl. Akad. Wiss., Mainz. Math. naturwiss. Kl.*, S. 1—901.
- Schindewolf O. H.* 1971. Über Clymenien und andere Cephalopoden. *Abhandl. Akad. Wiss. Mainz, Math. naturwiss. Kl.*, № 3, S. 55—141.
- Spath L. F.* 1933. The evolution of the Cephalopoda. *Biol. Rev. and Proc. Cambridge Philos. Soc. London*, vol. 8, № 4, p. 419—462.
- Spath L. F.* 1950. The study of ammonites in thin median sections. *Geol. Mag.*, vol. 87, № 2, p. 77—84.
- Voorthuysen J. H.* 1940. Beitrag zur Kenntnis des inneren Baus von Schale und Siphon bei triadischen Ammoniten. Assen, Van Gorcum und Co., S. 1—143.

Московский государственный
университет

Статья поступила в редакцию
26 V 1975

Палеонтологический институт
Академии наук СССР