

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

**РАЗВИТИЕ СЕПТАЛЬНЫХ ТРУБОК И СИФОНА
В ФИЛОГЕНИИ АММОНОИДЕЙ**

(Представлено академиком В. В. Меннером 30 IX 1975)

Строение гидростатического аппарата аммоноидей издавна привлекало внимание исследователей, но если строение септ и лопастных линий всегда было в поле зрения палеонтологов, то анализу систематического значения онтогенетических изменений положения сифона и направления септалльных трубок уделялось меньшее внимание. Было установлено, что в филогенезе аммоноидей ретрохоанитовые трубки сменялись прохоанитовыми (¹), однако оставалось неясным, как протекал этот процесс в разных филогенетических ветвях и насколько эти данные пригодны для систематики.

Материалом для статьи, помимо коллекций авторов, послужили аммониты, полученные от Б. И. Богословского, М. С. Месежникова, И. А. Михайловой, А. А. Шевырева и других исследователей, а также литературные данные (²⁻⁸). Авторы статьи предприняли попытку проследить изменение положения сифона и строения септалльных трубок в онтогенезе и филогенезе у представителей разных отрядов в соответствии с принятой в настоящее время систематикой (⁹).

Отряд *Agoniatitida*. Изученные представители агониатитид (21 род) на всех стадиях онто- и филогенеза обладали устойчивым вентрально-краевым положением сифона и короткими или средними ретрохоанитовыми септалльными трубками. Особенно наглядно постоянство этих признаков выражено у пролеканитин, развитых от карбона до позднего триаса.

Отряд *Goniatitida*. Гонииатитиды на первых оборотах имели сифон с неустойчивым положением — субцентральный, дорсальный, вентрально-краевым, которое позднее сменялось вентрально-краевым. Прохоанитовые трубки появились у намюрских форм (*Proshumardites*, *Arcanites*) на шестом — седьмом оборотах, у среднекаменноугольных (*Glaphyrites*, *Gordonites*) на пятом — шестом, у некоторых позднекаменноугольных (*Eothalassoceras*) на четвертом, у раннепермских (*Kargalites*, *Crimites*) на пятом — шестом, у позднепермских (*Waagenoceras*, *Stacheoceras*) на третьем или четвертом. В филогенезе гонииатитов, таким образом, изменения ретрохоанитовых трубок на прохоанитовые смещалось на более ранние стадии онтогенеза. У одновозрастных форм, принадлежавших разным филогенетическим ветвям гонииатитид, это изменение происходило обычно неодновременно.

Отряд *Cluveniiida*. У климениид сифон занимал, в отличие от остальных аммоноидей, дорсально-краевое положение на всех стадиях онтогенеза; у некоторых форм в начале первого оборота он располагался у вентральной стейки и затем смещался к дорсальной. На всех стадиях онто- и филогенеза клименииды обладали ретрохоанитовыми трубками от коротких до очень длинных, доходивших до предшествующей перегородки.

Отряд *Ceratitida*. Среди цератитид имеются формы со стабильным вентрально-краевым и изменчивым положением сифона. У первых (*Xenodiscus*, *Ophiceras*, *Placites*, *Arctoceras*, *Arctohungarites* и др.) сифон на всех оборотах прилегал к вентральной стенке раковины. Во второй

группе сифон на первом обороте занимал различное положение: вентральное (*Meekoceras*, *Tropites*), субцентрально (*Xenoceltites*, *Anasibirites*), центральное (*Owenites*, *Dieneroceras*, *Sibirites* и др.) и даже дорсальное (*Neocolumbites*, *Columbites*, *Halorites*); после третьего оборота сифон, как правило, у всех форм становился вентрально-краевым. У отдельных родов (*Owenites*) он достигал этого положения после шестого оборота.

Пермские цератитиды, объединенные в подотряд *Paraceltitina*, имели в течение онтогенеза в основном ретроанитовые трубки.

У раннетриасовых цератитид проанитовые трубки появлялись на четвертом — шестом оборотах (*Xenodiscus*, *Ophiceras*, *Owenites*, *Meekoceras*), реже на третьем, у среднетриасовых на третьем — четвертом, у поздне-триасовых этот переход происходил на втором обороте (*Placites*, *Halorites*). На стадии проанитовых септальных трубок у некоторых цератитид (*Megaphyllites*, *Cladiscites*) развивались длинные, направленные назад манжеты, что придает септальным трубкам «филлоцератидный» облик.

Отряд *Phylloceratida*. У триасовых филлоцератид (*Diphyllites*, *Leiophyllites*) сифон в начале первого оборота (три первые камеры) занимал вентрально-краевое положение, затем центральное; у *Diphyllites* он смещался к вентральной стенке на втором, у *Leiophyllites* — к концу третьего оборота. Переход от ретро- к проанитовым трубкам (сем. *Ussuritidae*) происходил на втором — третьем оборотах.

У юрских и меловых форм сифон занимал центральное положение на первом обороте, субцентрально на втором и третьем, а далее — вентрально-краевое⁽¹⁰⁾. На первом обороте были развиты короткие ретроанитовые септальные трубки; в начале второго оборота на протяжении двух — пяти септ происходил переход к коротким проанитовым трубкам. Одновременно с последними возникали направленные назад манжеты; у позднемеловых форм этот переход происходил в начале первого оборота.

Отряд *Lytoceratida*. У литоцератид сифон занимал центральное положение только в первых двух-трех камерах, а затем быстро смещался к вентральной стенке, обычно прилегая к ней вплотную⁽¹⁰⁾. На первом обороте у раннемеловых и первом полуобороте у позднемеловых были развиты короткие ретроанитовые трубки; переход к проанитовым происходил быстро, как у филлоцератид. Септальные трубки в онтогенезе постепенно удлинялись и достигали на третьем — четвертом оборотах $\frac{2}{5}$ — $\frac{1}{2}$ длины сифона в камере, после чего длина трубок постепенно сокращалась. Одновременно с проанитовыми трубками появлялись манжеты, расположенные своей большей частью внутри септальных трубок. Длина манжет изменялась синхронно с изменением размеров септальных трубок.

Отряд *Ammonitida*. У юрских и меловых аммонитид в начале спирали сифон занимал различное положение: у одних он был центральным или субцентральным только на первом обороте, у других сохранял такое положение до пятого — шестого и только затем смещался к вентральной стенке, у третьих (*Asteroceras*, *Oxynticeras*) с первого оборота занимал вентрально-краевое положение; наконец, у одного среднеюрского рода (*Strigoceras*) отмечено дорсальное положение сифона на первом обороте, центральное на втором и начиная с третьего — вентрально-краевое.

Ретроанитовые септальные трубки обнаружены на первом обороте только у некоторых раннеюрских родов (*Promicroceras*, *Arietites*); в конце первого или начале второго оборота они сменились проанитовыми. У изученных юрских и меловых родов (более 20) с начала первого оборота развиты только проанитовые трубки с короткими манжетами.

Аммоноидеи, таким образом, имели либо стабильное вентрально-краевое или дорсально-краевое положение сифона на всех стадиях онтогенеза, либо нестабильное на ранних оборотах. Сифон аммоноидей и современного наутилуса⁽¹¹⁾ служил не только для регуляции газа, но и для поглощения и выделения целомической жидкости в камерах фрагмокона.

Все палеозойские и триасовые аммоноидеи проходили стадию ретро-

хоанитовых трубок. У одних они сохранялись в течение всего онто- и филогенеза (агониатитиды, клименииды, часть гониатитид и цератитид), у других ретрохоанитовые трубки по единому плану, ранее описанному⁽¹⁰⁾, сменялись прохоанитовыми; впервые эта смена произошла у намюрских гониатитид. В филогенезе наблюдается постепенное смещение времени появления прохоанитовых трубок на более ранние стадии онтогенеза: от шестого — седьмого оборота у намюрских форм до второго у позднетриасовых. У филлоцератид и литоцератид, обладающих многими общими признаками, ретрохоанитовые трубки сохранялись до конца первого или начала второго оборотов у юрских и раннемеловых форм, у позднемеловых — только в начале первого. Все аммонитиды, кроме некоторых раннеюрских, имели только прохоанитовые септальные трубки.

Возникновение прохоанитовых трубок было коррелятивно связано с эволюционными преобразованиями мягкого тела, которые нашли свое отражение в появлении органической оболочки сифона, глубоко вдающейся внутрь тела. Доказательством этого являются три экземпляра филлоцератид, у которых сохранилась органическая оболочка сифона внутри жилой камеры, превышающая по длине две последние гидростатические камеры⁽¹⁰⁾.

Строение септальных трубок и сифона следует учитывать при разработке систематики. Предками цератитид и климениид, возможно, были гониатитиды, а не консервативный ствол агониатитид. Необходимо обратить внимание на «филлоцератидный» тип септальных трубок, установленный у некоторых гониатитид и цератитид и всех филлоцератид. Аммонитиды изучены еще недостаточно, чтобы говорить о их систематике и развитии отдельных филогенетических ветвей.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
30 IX 1975

Палеонтологический институт
Академии наук СССР
Москва

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ O. H. Schindewolf, Grundfragen der Paläontologie, Stuttgart, 1950. ² L. F. Spath, Biol. Rev., v. 8, № 4 (1933). ³ J. C. Böhmers, Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoiten, Apeldorn, 1936. ⁴ J. H. Voorthuysen, Beitrag zur Kenntnis des inneren Baus von Schale und Siphon bei triadischen Ammoniten (Diss.), Amsterdam, 1940. ⁵ A. K. Miller, A. G. Unklesbay, Paleontology, v. 17, № 1 (1943). ⁶ L. F. Spath, Geol. Mag., v. 87, № 2 (1950). ⁷ Ю. Д. Захаров, Палеонтол. журн., № 1 (1971). ⁸ Ю. Д. Захаров, Палеонтол. журн., № 1 (1974). ⁹ Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, т. 1, В. Е. Руженцев ред., 1962. ¹⁰ В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Палеонтол. журн., № 1 (1974). ¹¹ E. J. Denton, J. B. Gilpin-Brown, J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 46 (1966).