

М. В. КАКАБАДЗЕ

К ВОПРОСУ О ФИЛОГЕНЕЗИ СЕМЕЙСТВА *HETEROCERATIDAE*

(Представлено академиком А. Л. Цагарели 7.6.1971)

Онтогенетические исследования и, следовательно, установление степени морфологического схождения между отдельными группами аммонитов вместе с прослеживанием эволюционных изменений признаков во времени и пространстве имеют решающее значение для изучения филогенетических связей. По общей форме раковины, скульптуре и форме поперечного сечения оборотов в гетероцератидах (*Heteroceras* d' Orb., *Argvethites* Rouch., *Hemibaculites* Hyatt) можно выделить следующие онтогенетические стадии: 1) геликоидальная стадия с подстадиями гладкой раковины, зачатия ребер и полного формирования ребер; 2) развернутая стадия с подстадиями стебля и крючка. В отличие от этих родов в колхидитинах (*Imerites* Rouch., *Eristavia* Kakab., *Colchidites* Djan., *Paraimerites* Kakab.) между этими стадиями выделяется дискоидальная стадия [1, 2].

В недавно опубликованной работе Н. Димитровой [3], касающейся вопросов филогенеза нижнемеловых *Heteromorpha*, рассмотрен и вопрос филогенеза семейства *Heteroceratidae* Spath, 1922. Автором в это семейство кроме геликоидальных форм (*Heteroceras*, *Argvethites*, *Imerites*, *Colchidites*), включены плоскоспиральные формы *Aegocrioceras* Spath, *Matheronites* Renng.), перегородочная линия которых приближается к гетероцератидной. Установлены две основные филогенетические линии:

*Distoloceras*—*Aegocrioceras*—*Matheronites* и 2) *Aegocrioceras*—*Heteroceras*, *Imerites*—*Colchidites*, *Argvethites* (см. рис. 1). Высказанное мнение о связи родов *Aegocrioceras* и *Heteroceras* весьма примечательно и на эту новую идею обязательно следует обратить внимание при исследовании вопросов происхождения гетероцератид. Однако если и удастся установить филогенетическую связь гетероцератид с родом *Aegocrioceras*, то это, по нашему мнению, вовсе не явится основанием для отнесения плоскоспиральных *Aegocrioceras* и *Matheronites* к *Heteroceratidae*. Что касается схемы филогенеза собственно „геликоидальных гетероцератид“, то она также требует некоторых поправок. Во-первых, на схеме отсутствуют входящие в *Heteroceratidae* роды *Hemibaculites* Hyatt, *Eristavia* Kakab. и *Paraimerites* Kakab. Во-вторых, на схеме не соответствуют действительности данные стратиграфического распространения *Heteroceras*, *Argvethites*, *Colchidites*, *Imerites*. Нельзя согласиться также с мнением автора о происхождении *Argvethites* от *Colchidites*; как увидим ниже, нет оснований для подобного заключения.

В роде *Heteroceras* d'Orbigny различаются две группы; 1) *Het. asti* d'Orb. и 2) *Het. heliceroides* Karst. И. М. Рухадзе [4], выделив бугорчатых гетероцерасов (*Argvethites*), указал на их близкую связь с *Heteroceras*. Впоследствии М. С. Эристави [5] отметил, что аргветиты „обнаруживают большое сходство с группой *Het. heliceroides* Karst

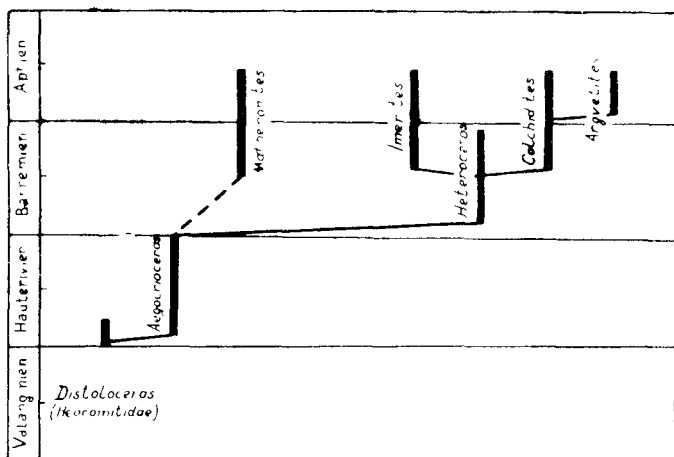


Рис. 1. Филогенетическая схема семейства *Heteroceratidae* по [3]

по-видимому, произошли от нее“. Детальные исследования гетероцератитов в частности сравнительный анализ отдельных групп, показали, что представители рода *Argvethites* действительно проявляют сходство с представителями группы *Het. heliceroides* Karst., но, в отличие от последних характеризуются наличием сифональных бугорков преимущественно на стебле и, вместе с этим, на этом отрезке наличием (помимо одиночных) своеобразных двуветвистых ребер: ветви исходят от сифональных бугорков и переходят на дорсальную сторону. Кроме того, имеющийся в нашем распоряжении материал позволил установить следующее: у первых представителей *Argvethites*, появившихся в зоне *Imerites giraudi*, сифональная борозда отсутствует, но на соответствующем отрезке (переход стебля в крючок) ребра на вентральной стороне ослаблены; в следующей зоне *Colchidites securiformis*, где аргветиты достигают расцвета, виды этого рода характеризуются более или менее хорошо выраженной бороздой. Учитывая большую близость остальных морфологических признаков этого рода с группой *Het. heliceroides* Karst. (общая форма и размеры раковин, онтогенетическое развитие поперечного сечения оборотов, скульптура начальных оборотов геликса и на выпрямленной части крючка), можно заключить, что развитие рода *Argvethites*, являвшегося ветвью группы *Het. heliceroides* Karst., было направлено к образованию сифональных бугорков и сифональной борозды на отрезке перехода стебля в крючок.

О роде *Hemibaculites* данные весьма скудны. Виды этого рода появляются в верхнем барреме и продолжают существование в апте. Они обнаруживают большое сходство с родом *Heteroceras* в начал

чий геликоидальной и развернутой стадий и гетероцератидном типе перегородочной линии, но отличаются от него наличием V-образно изогнутых ребер на вентральной стороне развернутой части. Отмеченные сходства и различия дают основание допустить филогенетическую связь между *Hemibaculites* и *Heteroceras*.

В нашей предыдущей работе [2] разработана филогенетическая схема колхидитов, выяснена филогенетическая связь между родами *Colchidites* и *Paraimerites* и выявлены параллельно развивающиеся ветви *Eristavia* и *Imerites*. Что касается вопроса о происхождении колхидитов, то в общих чертах подчеркнута их связь с родом *Heteroceras*. Эта идея впервые была высказана А. И. Джанелидзе [6] и была разделена всеми последующими исследователями. Прослеживание эволюционных изменений морфологических признаков позволило нам выяснить, что род *Colchidites* берет свое начало от группы *Het. astieri* d'Orb. Тип скульптуры, изменение формы поперечного сечения оборотов, перегородочная линия у представителей групп *Het. astieri* d'Orb. и *Colch. intermedius* Djan. настолько сходны, что провести четкую границу

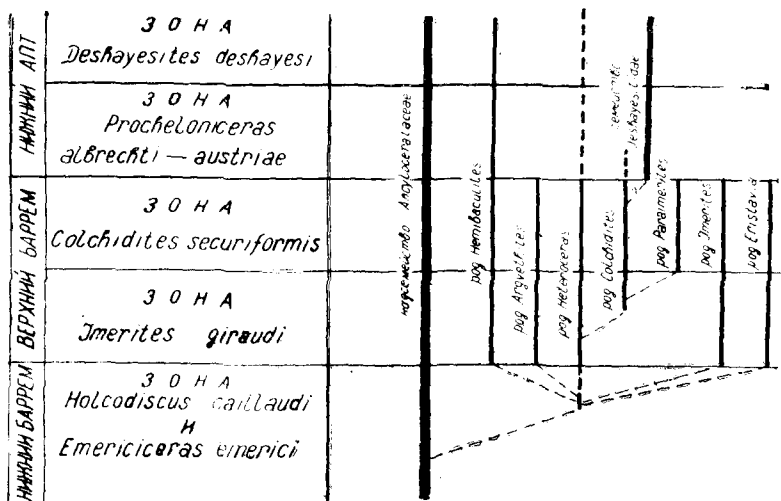


Рис. 2. Филогенетическая схема семейства *Heteroceratidae*

между ними невозможно [2]. В отличие от *Heteroceras*, у рода *Colchidites* после геликоидальной развита дискоидальная стадия. Последняя у представителей группы *Colch. intermedius* Djan. слабо выражена, а в следующих группах—*Colch. colchicus* Djan. и *Colch. shaoriensis* Djan. она постепенно занимает доминирующее положение. С учетом этих данных нам вполне логичным кажется высказанное С. В. Товбиной [7] мнение о связи группы *Colch. shaoriensis* Djan. с родом *Turkmeniceras* Tovb. семейства *Deshayesitidae*.

Не менее интересен вопрос о предках семейства *Heteroceratidae*, который не совсем ясен. По мнению большинства исследователей, гетероцератиды происходят от семейства *Ancyloceratidae*. Перего-

родочная линия и форма развернутой части у них сходны. Стратиграфически появление ацилоцератид предшествует появлению гетероцератид. Перечисленные данные не противоречат допущению о происхождении гетероцератид от семейства *Ancyloceratidae*. Однако к такому заключению следует относиться с большой осторожностью. По данным Н. Димитровой [3], род *Heteroceras* приближается к роду *Aegocrioceras* и, во всей вероятности, происходит от него. По моему мнению, как было отмечено выше, вопрос этот не может считаться решенным, так как перегородочная линия (основной признак, на который опирается Н. Димитрова) сближает гетероцератид не только с родом *Aegocrioceras*, но и с другими родами. Вопрос этот безусловно будет выяснен лишь при детальном и всестороннем изучении представителей *Ancyloceratidae*, *Crioceratidae* и других семейств надсемейства *Ancylocerataceae*.

Таким образом, учитывая все вышесказанное, мы разработали схему филогенетического развития семейства *Heteroceratidae* (рис. 2), которая в основном довольно четко отличается от таковой, предложенной Н. Димитровой [3].

Академия наук Грузинской ССР

Геологический институт

(Поступило 4.6.1971)

პალეონტოლოგია

მ. კაკაბაძე

*HETERO CERATIDAE*-ს ოჯახის ფილოგენიის საკითხისათვის

რეზიუმე

განხილულია *Heteroceratidae*-ს ოჯახში შემავალი გვარების ონტოგენიისა და ფილოგენიის საკითხები, შემუშავებულია ამ ოჯახის ფილოგენიური სქემა.

PALAEONTOLOGY

M. V. KAKABADZE

ON THE PHYLOGENY OF THE FAMILY *HETERO CERATIDAE*

Summary

Questions of the ontogeny and phylogenetic relations of the genera of the family *Heteroceratidae* are discussed and a phylogenetic scheme of this family is given.

ლიტერატურა — ЛИТЕРАТУРА — REFERENCES

1. М. В. Какабадзе. Труды ТГУ, 122, № 4, 1967.
2. М. В. Какабадзе. Колхидиты и их стратиграфическое значение. Тбилиси, 1971.
3. N. Dimitrova. Изв. на геол. ин-т, сер. палеонтология, кн. XIX, 1970.
4. J. Rouchadze. Bull. de l'inst. Géol. de Géorgie, v. 1. fasc. 3, 1933.
5. М. С. Эристави. Нижнемеловая фауна Грузии. Тбилиси, 1955.
6. А. И. Джанелидзе. Вестн. ТГУ, VI, 1926.
7. С. З. Товбина. Палеонт. ж., № 3, 1965.