

УДК 564.53

И. А. МИХАЙЛОВА

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ НЕКОТОРЫХ ПАРАГОПЛИТИД

На основании новых данных установлена пятилопастная примасутира как для парагоплитид, так и для деезитид и дувиллейцератид. С середины первого до середины или конца третьего оборота наблюдается редукция первой пупковой лопасти и превращение линии в четырехлопастную. Появляющаяся в дальнейшем пятая лопасть возникает у парагоплитид за счет деления седла, расположенного между внутренней боковой и пупковой лопастями, т. е. вновь образуется первая пупковая лопасть. Сделана попытка объяснить такой своеобразный ход изменения лопастной линии у парагоплитид, связав их происхождение с гетероморфами.

Семейство Parahoplitidae представляет собой одну из важнейших групп аммонитов аптского яруса. Биостратиграфическое значение парагоплитид не нуждается в особых комментариях, ибо именно они положены в основу зонального подразделения средне- и верхнеаптских отложений. Не менее интересны парагоплиты и с чисто палеонтологической точки зрения: сравнительно небольшое по объему семейство характеризуется широким диапазоном признаков, что особенно выявилось при изучении и сравнении онтогенезов представителей различных родов. 20 лет назад мною было начато изучение систематики парагоплитид, основанное на использовании онтогенетического метода. Были получены весьма интересные данные (Михайлова, 1957, 1958, 1960, 1962, 1963), касающиеся комплекса признаков, среди которых ведущим является изменение в онтогенезе лопастной линии.

Я позволю себе напомнить основные положения, касающиеся парагоплитид и изложенные в упомянутых работах. Семейство Parahoplitidae охватывает формы, имеющие четырехлопастную примасутиру (вторую лопастную линию) — VU : ID. Новые элементы (лопасти) возникают в результате деления седла, расположенного между пупковой и внутренней боковой лопастями (U/I). Появление новых элементов начинается не ранее середины или конца второго оборота. Строение спинной лопасти позволяет разделить семейство Parahoplitidae на два подсемейства: Parahoplitinae (спинная лопасть одноконечная) и Acanthohoplitinae (спинная лопасть двураздельная). Роды *Colombiceras* и *Diadochoceras*, нередко исключавшиеся из семейства Parahoplitidae, обладают всеми перечисленными особенностями, в силу чего принадлежность их к парагоплитидам бесспорна. Семейство *Deshayesitidae* характеризуется четырехлопастной примасутирой; новые лопасти возникают в результате деления седла, расположенного между внутренней боковой и спинной лопастями (I/D); внутренняя боковая лопасть в ходе развития перемещается на наружную сторону оборота.

Перечисленные выводы основаны на строении лопастной линии, которая имеет главенствующее значение при рассмотрении высших таксонов. Для таксонов видового, а нередко и родового ранга лопастная линия имеет подчиненное значение. Из сказанного не следует делать вывод, что можно пренебрегать формой раковины и скульптурой, но основное внимание при рассмотрении высших таксонов необходимо в первую очередь уделять изучению лопастной линии. Однако это не так просто, как кажется

ся на первый взгляд. Сложна не только техническая сторона вопроса, но и возможность правильной интерпретации как собственных, так и литературных данных. С этим связано то, что некоторые из приведенных выше положений оказались несколько трудно воспринимаемы, что и послужило в свою очередь причиной недооценки и непонимания возможности применения онтогенетического метода для целей филогении и систематики (Сазонова, 1958).

За прошедшие годы появились работы, в которых в той или иной степени затрагиваются вопросы филогении и систематики парагоплитид. Не касаясь тех из них, которые не базируются на онтофилогенетических исследованиях, следует остановиться на результатах, изложенных О. Шиндевольфом, И. Видманном и С. З. Товбиной.

Шиндевольф (Schindewolf, 1966) считает, что разделение семейства Parahoplitidae на подсемейства недостаточно обоснованно, так как различия в скульптуре не являются решающими, а окончательность и двураздельность спинной лопасти выдерживаются не во всех случаях. Возражение Шиндевольфа, касающееся строения спинной лопасти, основано на изменении лопастной линии *Colombiceras* sp., характеризующемся одноконечной спинной лопастью (Schindewolf, 1966, рис. 428). Приведенный пример скорее всего является исключением, а поэтому подчеркивает этот признак, а не отменяет его. Это подтверждают и рисунки для акантогоплитин с двураздельной спинной лопастью (Schindewolf, 1966, рис. 424—427).

Более существенными являются замечания Видманна (Wiedmann, 1966, 1968) и Товбиной (1970). По мнению этих авторов, новые элементы у парагоплитид не представляют собой результат деления седла U/I, а возникают «на внешней боковой стороне внутренней лопасти, совершенно аналогично тому, как это происходит у дувиллейцератацев» (Товбина, 1970, стр. 56). Это наблюдение заслуживает самого пристального внимания в свете новейших эволюционных построений Шиндевольфа, о чем будет сказано ниже.

Упомянутые исследователи подтвердили четырехлопастный исходный тип линии парогоплитид, что легло в основу отнесения этих форм к подотряду *Ancyloceratina* (Wiedmann, 1968; Schindewolf, 1968), причем первый из этих авторов включил их в надсемейство *Douvilleicerataceae* на основании однотипного возникновения новых элементов в области шва (Wiedmann, 1966, рис. 28, 29).

Чтобы согласиться или не согласиться с замечаниями о систематике и эволюции парагоплитид, мне казалось недостаточным ограничиться ревизией всего имеющегося материала. Возникла необходимость провести новые морфогенетические исследования, и не только парагоплитид, но для сравнения также деезитид и дувиллейцератид. За последние годы мною были изучены *Parahoplites* (4 экз.), *Colombiceras* (2 экз.), *Acanthohoplites* (1 экз.), *Diadochoceras* (4 экз.), *Deshayesites* (2 экз.), *Dufrenoya* (1 экз.), *Cheloniceras* (3 экз.), *Epicheloniceras* (5 экз.), *Eodouvilleiceras* (1 экз.), *Douvilleiceras* (1 экз.) и др. Общее число исследованных раковин около 60. Все изученные образцы происходят из аптских отложений. В большинстве своем они собраны в Дагестане и на Северном Кавказе лично мною, некоторые формы из Туаркыра переданы В. А. Коротковым и с р. Хокодз (Северный Кавказ) — Л. А. Догужаевой. Исключение составляет *Douvilleiceras mammillatum* из нижнего альба Мангышлака. При дальнейшем изложении *Douvilleiceratidae* и *Deshayesitidae* затрагиваются лишь попутно. Оба семейства заслуживают специального рассмотрения.

Итак, каковы результаты, к которым удалось прийти сейчас? Где в действительности закладываются новые элементы? На что следует обратить особое внимание? Можно ли считать, что основные положения, изложенные в ранних работах, справедливы? На последний из поставленных вопросов ответ может быть дан однозначный и только положительный. Все последующее изложение должно явиться подтверждением этого.

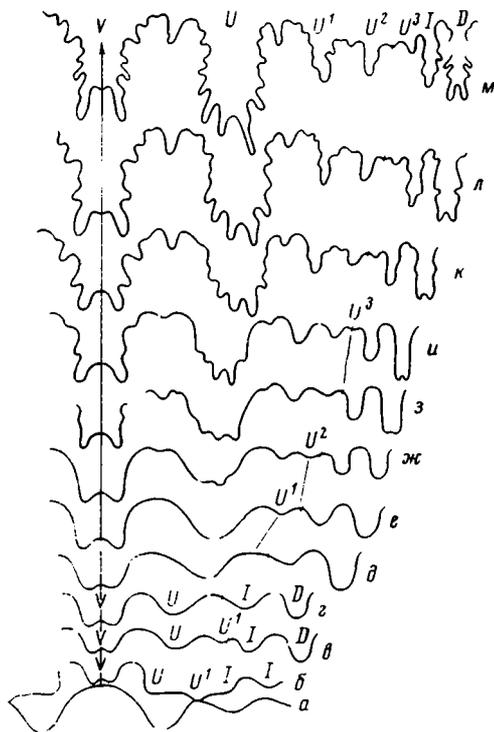


Рис. 1

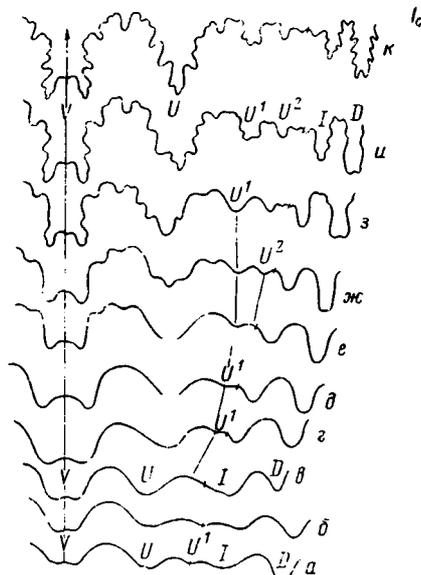


Рис. 2

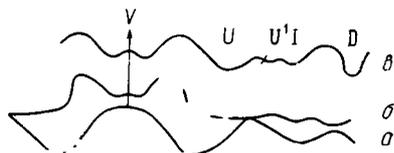


Рис. 3

Рис. 1. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Acanthohoplites nolani* Seun.; экз. № 7/11609: а, б, е — первая, вторая и пятая линии ($\times 33$), з — девятая линия, 0,7 оборота ($\times 33$), д — 15-я линия, 1,2 оборота ($\times 33$), е — 26 линия, 1,7 оборота ($\times 23$), ж — 35-я линия, 2,2 оборота ($\times 16$), з — 44-я линия, 2,5 оборота ($\times 12$), и — 50-я линия, 2,8 оборота ($\times 10$), к — 56-я линия, 3,2 оборота ($\times 8$), л — 63-я линия, 3,5 оборота ($\times 7$), м — 73-я линия, начало 5-го оборота ($\times 5$); Северный Кавказ, р. Хокодзь; верхний апт

Рис. 2. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Diadochoceras hokodsense* I. Mich.; экз. № 85/7813: а, б — третья и пятая линии ($\times 40$), е — девятая линия, 0,7 оборота ($\times 40$), з — 20-я линия, 1,3 оборота ($\times 25$), д — 22-я линия, 1,5 оборота ($\times 24$), е — 2,3 оборота ($\times 18$), ж — 2,8 оборота ($\times 9$), з — 3,3 оборота ($\times 7$), и — 3,8 оборота ($\times 5$), к — 4,3 оборота ($\times 4$); Туаркыр, уроч. Бабаши; верхний апт

Рис. 3. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Deshayesites consobrinoides* Sinz.; экз. № 150/10352: а, б, в — первая, вторая и третья линии ($\times 33$); Ульяновск; нижний апт

Уточнения и дополнения, предложенные Шиндевольфом, Видманном и Товбиной, не затрагивали числа лопастей примасутуры. Четырехлопастный исходный тип (VUID) признан всеми авторами. Все формы с такой примасутурой рассматриваются Шиндевольфом и Видманном в составе подотряда *Ancyloceratina*. Остальные подотряды, принимаемые этими авторами среди юрских и меловых аммонитов, обладают пятилопастной примасутурой, а предложенный Шиндевольфом (Schindewolf, 1968) подотряд *Tetragonitina* — шестилопастной примасутурой¹.

¹ Наличие шестилопастной примасутуры у раннемеловых *Tetragonitaceae* не подтвердилось (Друщиц и Михайлова, 1973, 1974).

Однако совершенно неожиданно выяснилось, что у некоторых изученных видов примасура состоит не из четырех, а из пяти лопастей. После просмотра новых морфогенезов появилась твердая уверенность, что пятилопастная примасура свойственна всем трем семействам — Parahoplitiidae, Deshayesitidae и Douvilleiceratidae.

Для примера обратимся к изменению лопастной линии в онтогенезе *Acanthohoplites polani* Seup. (рис. 1). У этого вида просура имеет две

лопасти, а примасура состоит из пяти лопастей (рис. 1, а, б). Из-за того что просура и примасура у шва соприкасаются, всегда очень сложно отобразить на плоскости обе линии совместно. Далее показана пятая лопастная линия, безусловно состоящая из пяти лопастей: VUU¹:ID (рис. 1, в). Затем наблюдается любопыт-

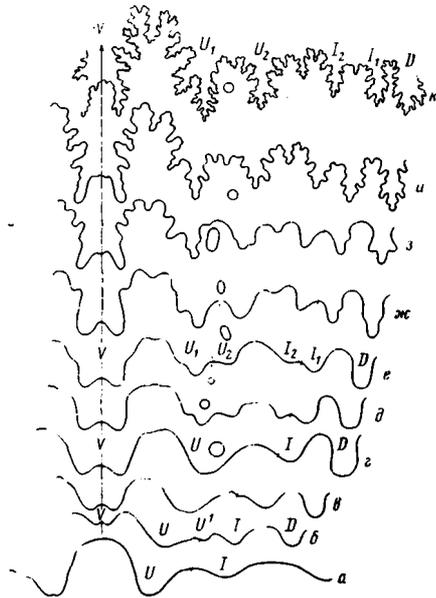


Рис. 4

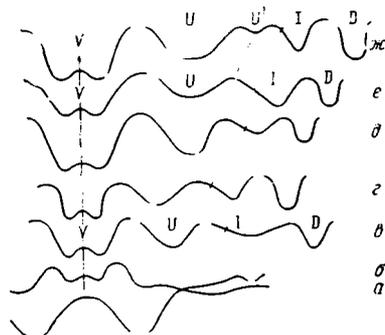


Рис. 5

Рис. 4. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Eodouvilleicerias clansayense* Jac.; экз. № 85/7212: а, б — первая и вторая линии ($\times 36$), в — девятая линия, 0,7 оборота ($\times 36$), г — 17-я линия, 1,3 оборота ($\times 36$), д — 23-я линия, 1,8 оборота ($\times 26$), е — 27-я линия, 2,3 оборота ($\times 20$), ж — 38-я линия, 3,1 оборота ($\times 12$), з — 44-я линия, 3,5 оборота ($\times 9$), и — 56-я линия, 4,3 оборота ($\times 5$), к — 74-я линия, 5,6 оборота ($\times 2$); Туаркыр, уроч. Бабаши; верхний апт

Рис. 5. Изменения лопастной линии в онтогенезе *Parahoplites melchioris* Anth.; экз. № 7/4299: а, б, в — первая, вторая и пятая линии ($\times 30$), г — 10-я линия, конец 1-го оборота ($\times 30$), д — 18-я линия, 1,5 оборота ($\times 28$), е — 21-я линия, 1,7 оборота ($\times 22$), ж — 23-я линия, 2 оборота ($\times 22$); Дагестан, сел. Акуша; средний апт

нейшая картина: первая пупковая лопасть редуцируется, и на протяжении почти целого оборота лопастная линия состоит из четырех лопастей: брюшной, пупковой, внутренней боковой и спинной (VU:ID). Идентичная картина отражена для *Diadochoceras hokodsense* I. Mich. (рис. 2). Третья и пятая линии имеют пять лопастей (рис. 2, а, б), а следующая изображенная линия (девятая) насчитывает только четыре лопасти — VU:ID (рис. 2, в). Такой характер лопастная линия сохраняет до середины второго оборота.

Пятилопастная примасура свойственна также деезитидам и дувилейцератидам. На рис. 3 показаны начальные лопастные линии *Deshayesites consobrinoides* Sinz., а на рис. 4 полный морфогенез *Eodouvilleicerias clansayense* Jac., в котором выделяются стадии с пятилопастной (рис. 4, а—в) и четырехлопастной линией (рис. 4, г). Четырехлопастная стадия сохраняется у *E. clansayense* примерно до $\frac{2}{3}$ первого оборота, т. е. несколько дольше, чем у парагоплитид и деезитид, у которых она прослежена до третьей — пятой линии. Так как пятилопастная линия присутствует у па-

рагоплитид очень недолго, то часто при зарисовке она оказывается практически пропущенной (рис. 5).

Таким образом, пятилопастная примасура у изученных форм не вызывает теперь сомнений. Вероятно, неожиданность этого факта привела к тому, что у некоторых представителей я упустила этот момент. Менее вероятной представляется возможность варьирования примасуры. Итак, следует отвергнуть высказанное ранее мнение о четырехлопастной примасуре парагоплитид, деезитид и дувиллейцератид. А признав пятилопастную примасуру указанных семейств, неизбежно приходится коснуться и некоторых связанных с этим проблем.

Наблюдается ли вообще четырехлопастная примасура у меловых аммонитов? Для решения этого вопроса необходимо исследование гетероморф, которое находится в зачаточной стадии. Не могу не упомянуть о том, что изучение особенностей рода *Ammonitoceras* (Богданова и Михайлова, 1975) показало пятилопастные вторую и третью линии и далее редукцию первой пупковой лопасти до 31-й линии включительно. Для этой же цели мною предпринято пока еще не законченное изучение рода *Scaphites*. Следует сказать также, что четырехлопастный исходный тип для рода *Ptychoceras* (Михайлова, 1974) представляется теперь спорным. Наиболее вероятно, что все гетероморфы имели спирально свернутую эмбриональную раковину, такую же, как у нормально свернутых форм, и унаследованную от литоцератид или аммонитид примасуру. Такие формы, как деезитиды, происхождение которых от гетероморф находит в настоящее время все больше сторонников (Товбина, 1965; Kemper, 1967; Wiedmann, 1969; Михайлова, 1970; Богданова, 1971), сохранили и пятилопастную примасуру. Таким образом, нет оснований ожидать различия в примасуре плоскоспиральных свернутых аммонитов и гетероморф, так как и те и другие имели одинаковую эмбриональную раковину. Однако все сказанное о гетероморфах является в настоящее время не более чем гипотезой.

Другой момент, на котором следует остановиться. Изменение второй лопастной линии в филогении аммонитов, по мнению В. Е. Руженцева (1962), шло по формуле: $VU : D \rightarrow VU : ID \rightarrow VUU^1 : ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 : ID$. Однако «известно, что у многих меловых аммонитов вторая лопастная линия отвечала формуле $(V_1 V_1)U : ID$, т. е. имела только шесть лопастей вокруг оборота при двураздельной вентральной лопасти. Происхождение второй линии этого типа неясно; возможно, она возникла в результате упрощения более сложной линии, имевшей восемь лопастей» (Руженцев, 1962, стр. 274).

Все приведенные примеры наглядно подтверждают, что хотя четырехлопастная примасура для рассмотренных групп, видимо, должна быть отвергнута, но на первом обороте действительно наблюдается редукция и именно первой пупковой лопасти (U^1), а не какой-либо другой, т. е. происходит упрощение более сложной линии и возврат к формуле $(V_1 V_1)U : ID$.

В связи с этим находит свое объяснение и другой факт. Шиндевольф (Schindewolf, 1966), индексируя лопастные линии деезитид и парагоплитид, давал различные формулы их примасур: для семейства *Deshayesitidae* — $VUU^1 D$ ($=ELU_2 I$), а для семейства *Parahoplitidae* — $VUID$ ($=ELU_1 I$). Исходя из этого, позднее появляющаяся лопасть у семейства *Deshayesitidae* Шиндевольф обозначает как I ($=U_1$), т. е. трактует ее появление как результат замедленного развития, находя некоторое сходство с подобным явлением у *Stephanocerataceae*. В результате такой индексации конечная формула, данная Шиндевольфом для деезитид, не имеет принципиальных отличий от таковой у парагоплитид. Мне и раньше были не ясны причины, побудившие Шиндевольфа говорить об отсутствии в примасуре деезитид внутренней боковой лопасти и прибегать в связи с этим к гипотезе о замедленном появлении этой лопасти. Как было показано выше, исчезает именно первая пупковая лопасть, и поэтому у этих форм будут различаться не примасура и последующая четырехлопаст-

ная стадия, а ход изменения лопастной линии, который и отражается на конечном результате.

Ниже попытаемся рассмотреть вопрос о том, где и когда закладываются новые элементы. К сожалению, большинство авторов, изображая морфогенез лопастной линии, указывают высоту или ширину оборота, а не последовательность оборотов или лопастных линий. Естественно, что измерить высоту или ширину оборота несравненно проще, чем задаться целью точно указать обороты. Но ведь это наиболее достоверный способ для сравнения различных стадий. На современном этапе изучения необходимо указывать последовательность оборотов, не говоря уже о том, что непременно должны быть названы первые лопастные линии, а не скрыты под указанием высоты и ширины оборота, ибо расшифровать их в таком случае оказывается практически невозможно. Поэтому имеющийся опубликованный материал зачастую трудно использовать для сравнения.

Сначала постараемся уточнить, где закладываются новые элементы. Просмотрев сейчас опубликованные мною ранее онтогенезы парагоплитид, я вновь прихожу к выводу, что лопасти возникают в результате разделения седла, расположенного между пупковой и внутренней боковой лопастями. Правда, если у *Parahoplites melchioris* Anth. (Михайлова, 1962, рис. 4) и *Huracanthoplites jacobii* Coll. (Михайлова, 1958, рис. 4) это седло является симметричным и первая пупковая лопасть закладывается в его вершине, то у *Acanthoplites abichi* Anth. (там же, рис. 1), *A. subangulicostatus* Kasan. (там же, рис. 2) и *Colombiceras sinzowi* Kasan. (Михайлова, 1960, рис. 2) это седло асимметрично, и лопасть закладывается ближе к внутренней, нежели к наружной стороне седла. Однако даже при большом желании трудно говорить о том, что новая лопасть возникает на склоне лопасти.

Рисунки, приведенные Шиндевольфом (Schindewolf, 1966, рис. 425—428), показывают, что седло U/I более понижено с внутренней стороны, и в какой-то мере последний из этих рисунков может наводить на мысль, что новая лопасть закладывается на внутреннем склоне седла. Видманн (Wiedmann, 1966, рис. 28) для *Huracanthoplites clavatus* (Fritel) показал появление новой пятой лопасти в вершине седла, а для *Gargasiceras gargasense* Orb.— на склоне лопасти, ближе к ее основанию (там же, рис. 29). На рисунках, приведенных Товбиной (1970) для *Protacanthoplites*, *Acanthoplites* и *Colombiceras*, встречаются различные варианты, но преобладает появление новой лопасти на склоне седла, а иногда почти в основании лопасти.

Просмотр нового материала позволяет достаточно уверенно говорить, что новые элементы появляются в результате деления седла, а не лопасти. Правда, в некоторых случаях первая пупковая лопасть действительно закладывается не на вершине седла, причем наибольшее смещение наблюдается у *Colombiceras* и *Gargasiceras*.

Вероятно, следует подчеркнуть и то, что если у парагоплитид редуцированная в середине первого оборота первая пупковая лопасть в дальнейшем восстанавливается, то у деезитид и дувиллейцератид этого не наблюдается. Однако следует согласиться с тем, что в случае краевого, а не центрального заложения первой пупковой лопасти возникает в этой, и только в этой части лопастной линии кажущееся сходство с дувиллейцератидами. Это сходство показалось Видманну достаточным для того, чтобы сделать заключение о близком типе развития сутур парагоплитид и дувиллейцератид, и повлекло за собой сближение этих групп, что нашло свое отражение и на последней филогенетической схеме мезозойских аммонитов, предложенной Видманном (Wiedmann, 1968). На этой схеме семейства *Parahoplitidae* включено в состав надсемейства *Douvilleicerataceae* и противопоставлено надсемейству *Deshayesitaceae*. Не собираясь подробно рассматривать в настоящей статье дувиллейцератид, я бы хотела тем не менее еще раз подчеркнуть принципиальное различие этих групп. Если мес-

та возникновения новых лопастей у некоторых парагоплитид и дувиллейцератид действительно близки друг к другу, хотя и в этих единичных случаях можно увидеть различие, то сравнение следует продолжить.

У всех парагоплитид выдерживается такая последовательность: сначала появляется вторичная первая пупковая лопасть, затем усложняется наружное седло, вслед за этим, а иногда почти одновременно усложняется и пупковая лопасть. Усложнение пупковой лопасти никогда не приводит к возникновению новых самостоятельных элементов, а в то же самое время в области шва за счет разделения седла появляются вторая и третья пупковые лопасти. Наружное седло на всем протяжении незначительно выше остальных.

У дувиллейцератид пупковая и внутренняя боковая лопасти подвергаются делению одновременно, причем в пупковой лопасти сначала появляется внутренний, а уже затем наружный зубец. Быстрое воздымание седла в этих лопастях приводит к распадению каждой из них на две самостоятельные лопасти. Разделение седла U/I сильно запаздывает. На рис. 4 видно, что лишь в начале четвертого оборота оно усложняется вторичной лопастью, увеличение которой не приводит к формированию самостоятельной лопасти, т. е. не происходит образование первой пупковой лопасти. Наконец, наружное седло господствует над всеми остальными.

Эти различия находят свое отражение в формулах лопастной линии: $VUU^1 : ID \rightarrow VU : ID \rightarrow VUU^1U^2U^3 : ID$ (для семейства Parahoplitidae) и $VUU^1 : ID \rightarrow VU : ID \rightarrow V(U_1U_2) (I_2 : I_1) D$ (для семейства Douvilleiceratidae).

Нижние индексы показывают, что делятся соответственно пупковая и внутренняя боковая лопасти. Можно, конечно, использовать индексы v и d , принятые мною для обозначения дополнительных лопастей в надсемействе Hoplitaceae (Михайлова, 1973). Но так как лопастная линия дувиллейцератид несравненно проще, чем линия гопплитид, то цифровые индексы в данном случае вполне отражают суть дела, ибо показывают, что воздымание седла, ведущее к образованию новых лопастей, происходило на склонах лопастей, а не в ее основании.

Все сказанное заставляет не согласиться с Видманном и поддержать тем самым систематику парагоплитид и дувиллейцератид (совместно с хелоницератидами), изложенную в «Основах палеонтологии» (1958).

Рассмотрев место появления новых элементов лопастной линии парагоплитид, целесообразно уточнить и время их заложения, а также момент усложнения уже имеющихся элементов. Появление первой пупковой лопасти чаще всего приурочено ко второй половине второго оборота, реже сдвигается на начало третьего оборота. Возникновение второй пупковой лопасти отделено от возникновения первой интервалом примерно в один оборот, т. е. обычно колеблется в пределах от середины третьего до начала четвертого оборота. Третья пупковая лопасть появляется у различных видов начиная с конца третьего и кончая серединой пятого оборота.

Наиболее крупное из всех наружное седло первым становится двураздельным. Этот момент следует непосредственно за появлением первой пупковой лопасти, реже наблюдается одновременно. Внутренняя часть лопастной линии усложняется после наружной; чаще всего на четвертом, реже на третьем обороте парусается цельность спинной лопасти: она становится двураздельной или остается одноконечной, приобретая при этом боковые зубцы. Повторный просмотр как собственного, так и литературного материала укрепил меня в мысли, что строение спинной лопасти является четким признаком при разделении парагоплитид на подсемейства Parahoplitinae и Acanthohoplitinae. Пока известны три исключения из этого правила. Первые два составляют Parahoplites multicostatus Sinz. и P. maximus Sinz., у которых уплощается основание спинной лопасти. Однако даже при возникновении вторичного седла оно слишком незначительно в сравнении с таковым у представителей подсемейства Acanthohoplitinae. Третье исключение, уже упомянутое, отмечено для Colombiceras sp.

(Schindewolf, 1966, рис. 428), хотя не исключено, что на более поздней стадии онтогенеза спиная лопасть этого вида могла стать двураздельной.

Обращаясь к филогенетической схеме парагоплитид и деезитид, предложенной мною ранее (Друщиц и Михайлова, 1963), следует внести в нее одну существенную поправку. Родственная связь этих двух семейств кажется сейчас столь мало вероятной, что даже пунктирную линию между ними следует убрать. Но, к сожалению, пока нет возможности говорить достаточно уверенно о предках парагоплитид. Что касается деезитид, то их происхождение от гетероморф, видимо, в дальнейшем будет все более подтверждаться. Уже и сейчас филогенетический ряд *Colchidites* → *Turkmeniceras* → *Deshayesites* → *Dufrenoya*, несмотря на свою необычность, приобрел много сторонников. Таким образом, эволюция деезитид в настоящее время представляется достаточно ясной, так что филогенетическая схема обязательно должна быть дополнена в этой части.

Что касается схемы парагоплитид, то пока не имеется оснований для ее существенной переработки. Правда, появился ряд новых родов парагоплитид, но скорее всего далеко не все из них выдержат проверку временем. Видимо, большинство этих родов войдет в синонимику рода *Acanthohoplites*. Следует сказать, что полная или частичная ревизия рода *Acanthohoplites* предпринималась неоднократно, но чаще всего попытки в этом направлении не достигали успеха. Это связано с тем, что зачастую на основании какого-либо одного признака отделяется группа видов без анализа всех акантогоплитов, что и приводит к неудаче. Таким образом, у обширного рода *Acanthohoplites* наблюдается обособление каких-то не всегда к тому же достаточно четких групп, а не разделение рода как такового. Именно поэтому переработка схемы взаимоотношения родов парагоплитид кажется преждевременной.

Как уже было сказано, при рассмотрении таксонов родового, а тем более семейственного ранга ведущим признаком является способ изменения лопастной линии в онтогенезе раковины, на который и было обращено основное внимание. Естественно, что в онтогенезе должна изучаться не только лопастная линия, но также скульптура и форма раковины. Что касается последнего признака, то поскольку он фиксируется графически, то легко воспринимается и оценивается от юных до взрослых стадий, давая обычно один и тот же итог, как признак дополнительный, но ни в коей мере не ведущий. Конкретно у парагоплитид характеристика формы раковины никакой сколько-нибудь существенной информации не несет, хотя была изучена у всех видов, перечисленных в начале статьи.

Скульптура, безусловно, весьма важна, однако, рассматриваемая в онтогенезе, она с трудом поддается оценке в систематическом плане. И хотя наблюдения над появлением и становлением скульптуры неизменно проводились, но обработка этих данных представляет дело будущего.

Так как все формы изучались начиная с протоконха, то подобрался материал, позволяющий судить о форме и размерах начальной камеры парагоплитид (рис. 6). Протоконх валикообразный, с высоким срединным седлом; его диаметр колеблется от 0,39 до 0,65 мм, а длина — от 0,51 до 0,74 мм. Складывается впечатление, что протоконх у парагоплитин несколько крупнее, чем у акантогоплитин. Любопытно, что у большинства экземпляров сечение цекума имеет не круглую, а овальную форму. У *Parahoplites schmidti* наблюдался асимметрично расположенный просифон в виде ленты, слегка сужающейся к заднему краю (рис. 6, а). Подобная форма протоконха у *P. melchioris* описана ранее (Михайлова, 1962).

В заключение хотелось бы попытаться представить себе причины, которые привели к такому своеобразному изменению лопастной линии у парагоплитид, деезитид и дувиллейцератид. Видимо, наиболее правдоподобным является предположение, что упомянутые семейства происходят от гетероморф (Wiedmann, 1969). В настоящее время известно, что гетероморфы обладали четырехлопастной примасатурой, однако кажется, что это не

совсем верно. Пока существует единственное подтверждение того, что меловые гетероморфы могли иметь пятилопастную примасутуру, с последующей редукцией первой пупковой лопасти (изучение рода *Ammonitoceras*, о чем говорилось выше). Как можно объяснить этот факт? Ведь обычно в онтогенезе число лопастей возрастает, а не сокращается. Логично предположить, что развитие аммоидей на эмбриональной стадии протекало однотипно, независимо от формы, которую имеет раковина взрослого животного, и как следствие этого все мезозойские гетероморфы должны обладать эмбриональной раковиной такого же типа, как у нормальных плоскоспиральных аммонитов.

К моменту выхода из яйца, видимо, уже существовали две перегородки, края которых отражали первую и вторую лопастные линии. Естественно, что после выхода из яйца наступал период «акклиматизации» юного животного, когда временно приостанавливался рост раковины. Общеизвестно, что это приводило к образованию первичного валика, фиксирующего положение первичного устья постэмбриональной стадии. Я не берусь ответить на вопрос, возникали ли за это время одна-две перегородки, но, по-моему, это не исключено. Существенно то, что именно на этом рубеже происходили важнейшие преобразования организма, суть которых можно лишь предполагать. Следует помнить, что гетероморфы отклоняются от остальных нормальных форм чаще всего именно после первого оборота. От эмбриональной раковины начинает отходить трубка, которая может ориентироваться самым различным образом. Обычно она отделяется от эмбриональной раковины, не соприкасаясь с ней. Значит, у подавляющего числа гетероморф сечение будет варьировать от овального до округлого, реже округленно-четырёхугольного. Конструкция перегородки при отсутствии инволютных частей оборота оказывается вполне эффективной при меньшем числе лопастей. Значит, потеря одной лопасти оказывается вполне оправданной. Таким образом, постэмбриональные перегородки гетероморф строились аммонитом, уже имеющим ипую устьевую часть, нежели у всех остальных групп, иными словами, они уже являются отражением гетероморфности юного аммонита. Именно поэтому произошла редукция одной лопасти, которая наблюдается на первом обороте, но по времени формирования соответствует тому моменту, когда большая часть эмбриональной раковины представляла собой непосредственно после выхода из яйца жилую камеру.

В процессе роста сечение гетероморф изменяется весьма несущественно, оставаясь чаще всего на всем протяжении округлым или овальным. Это значит, что упрочение раковины обычно достигалось за счет относительно равномерного увеличения гофрировки перегородки, сохраняющей в основном первоначальный план строения.

Изменение лопастной линии парагоплитид, если они действительно яв-

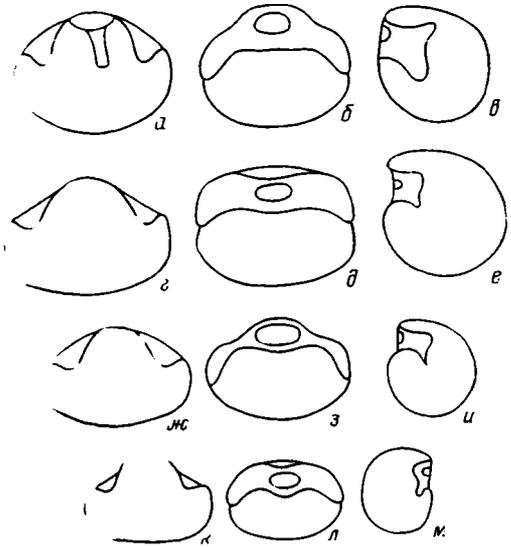


Рис. 6. Начальные камеры парагоплитид ($\times 28$): а-в — *Parahoplites schmidti* Jac.; экз. № 7/3828; Северный Кавказ, р. Хокодзь; средний апт; г-е — *Parahoplites melchioris* Anth.; экз. № 7/4299; Дагестан, сел. Акуша; средний апт; ж-и — *Hurasanthoplites* sp.; экз. № 7/1740; Дагестан, сел. Акуша; верхний апт; к-м — *Diadochoceras* sp.; экз. № 7/7190; Туаркыр, уроч. Бабаши; верхний апт

ляются потомками гетероморф, можно объяснить достаточно просто. В этом случае редукция первой пупковой лопасти несомненно унаследована парагоплитами от гетероморф. Однако линия с четырьмя лопастями сохраняется у них не дольше, чем до начала третьего оборота. Иное строение раковины и иная форма поперечного сечения с возрастающей инволютной частью привели к необходимости возникновения новых элементов, ибо простое увеличение размеров седел и лопастей, видимо, являлось менее эффективным. Поэтому у парагоплитид в ходе онтогенеза появляются первая, вторая, а иногда и третья пупковые лопасти.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданова Т. Н. 1971. Новые барремские аммониты Западной Туркмении. Палеонтол. ж., № 3, стр. 60–71.
- Богданова Т. Н. и Михайлова И. А. 1975. Об онтогенезе *Ammonitoceras vassiliewskyi* Renng. Докл. АН СССР, т. 225, № 1, стр. 197–200.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1963. О границе между аптом и альбом. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 38, вып. 2, стр. 84–93.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1973. О систематическом положении тетрагонитид (*Lytocerotida*, *Ammonoidea*). Докл. АН СССР, т. 209, № 4, стр. 953–955.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1974. О систематике раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., № 4, стр. 32–44.
- Михайлова И. А. 1957. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 3, стр. 173–182.
- Михайлова И. А. 1958. Некоторые данные о роде *Acanthohoplites* Sinzow и *Hypacanthohoplites* Spath. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 1, стр. 101–108.
- Михайлова И. А. 1960. Онтогенез и систематическое положение рода *Colombiceras* Spath. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 35, вып. 2, стр. 116–122.
- Михайлова И. А. 1962. Верхнеаптские парагоплитины Дагестана и Центрального Предкавказья. Материалы по геол. и металлогении Центрального и Западного Кавказа. М., стр. 132–140.
- Михайлова И. А. 1963. О систематическом положении и объеме рода *Diadochoceras* Huatt. Палеонтол. ж., № 2, стр. 65–77.
- Михайлова И. А. 1970. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* (к границе баррема и апта). Изв. АН СССР, сер. геол., № 6, стр. 107–113.
- Михайлова И. А. 1973. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumayr (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*). Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 48, вып. 3, стр. 91–101.
- Михайлова И. А. 1974. О систематическом положении рода *Ptychoceras* Orbigny. Докл. АН СССР, т. 214, № 1, стр. 193–195.
- Основы палеонтологии. 1958. Моллюски – головоногие. II. М., Госгеолтехиздат, стр. 1–359.
- Руженцев В. Е. 1962. Надотряд *Ammonoidea*. Общая часть. В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. I. М., Изд-во АН СССР, стр. 243–334.
- Сазонова И. Г. 1958. Нижнемеловые отложения центральных областей Русской платформы. В сб.: Мезозойские и третичные отложения центральных областей Русской платформы. Гостехиздат, стр. 13–81.
- Товбина С. З. 1965. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*. Палеонтол. ж., № 3, стр. 40–48.
- Товбина С. З. 1970. Новый род семейства *Parahoplitidae*. Палеонтол. ж., № 3, стр. 56–65.
- Kemper E. 1967. Die älteste Ammoniten-Fauna in Aptium Nordwest-Deutschlands. Paläontol. Z., Bd. 41, № 3, 4, S. 119–131.
- Schindewolf O. H. 1966. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 6. Abhandl. Akad. Wiss. und Liter. Mainz, S. 643–730.
- Schindewolf O. H. 1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 7. Abhandl. Akad. Wiss. und Liter. Mainz, S. 731–901.
- Wiedmann J. 1966. Stammesgeschichte und system der posttriadischen Ammonoideen. Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Abhandl., Bd. 127, H. 1, S. 13–81.
- Wiedmann J. 1968. Evolución y clasificación de los ammonites del cretácico. Bol. Geol. Bucaramanga, № 24, p. 23–49.
- Wiedmann J. 1969. The heteromorphs and ammonoid extinction. Biol. Rev., vol. 44, № 4, p. 563–602.