

А. А. ШЕВЫРЕВ

**РАЗВИТИЕ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ И ТЕРМИНОЛОГИЯ  
ЕЕ ЭЛЕМЕНТОВ У МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ**

В современной сравнительной анатомии прочно укоренилась терминология, основанная на гомологии органов, на их происхождении. К сожалению, генетический принцип до сих пор не нашел еще полного отражения в той терминологии, которой широко пользуются современные палеонтологи при описании лопастных линий мезозойских аммоноидей.

**Формальная терминология**

Основы этой терминологии, опирающейся на строение взрослой лопастной линии без учета ее морфогенеза, были заложены в первой половине прошлого столетия работами Л. Буха и А. Орбиньи.

Бух (Buch, 1829a, б, 1832, 1849) разделил все лопасти аммоноидей на главные, т. е. дорсальную (D), вентральную (V), верхнюю боковую (L) и нижнюю боковую (I), и вспомогательные, или ауксиллярные (a<sup>1</sup>, a<sup>2</sup> и т. д.), расположенные между нижней боковой лопастью и умбо-нальным швом.

Орбиньи (Orbigny, 1840—1842) расширил терминологию Буха, введя понятие вентролатеральных<sup>1</sup>, или внутренних боковых лопастей. Вскоре было подмечено, что у некоторых аммоноидей между вентральной (в современном понимании) и верхней боковой лопастями имеются дополнительные, менее развитые элементы, которые братья Г. и Ф. Зандбергеры (Sandberger u. Sandberger, 1850—1856, стр. 55, 79) назвали «спинными ауксиллярными», а Э. Мойсисович (Mojsisovics, 1873, стр. 41, 42) предложил называть адвентивными.

Таким образом, к 70-м годам прошлого столетия сложился тот основной круг понятий и терминов, которыми пользуется большинство современных исследователей при описании лопастных линий. В последних справочниках и руководствах на русском языке (Луппов, Кипарисова. Крымгольц, 1958; Камышева-Елпатьевская, Николаева, Троицкая, 1959; Крымгольц, 1960; Кипарисова, 1961) различаются наружная, или вентральная, и внутренняя, или дорсальная, лопасти, первая и вторая боковые у юрских аммоноидей, от одной до трех боковых лопастей у триасовых аммоноидей, вспомогательные и внутренние боковые, или внутренние вспомогательные, элементы. В некоторых случаях вспомогательные элементы образуют единую сложную шовную лопасть. Иногда они морфологически сливаются со второй боковой лопастью и образуют с ней провисающую суспенсивную лопасть. Особо выделяются адвентивные, или дополнительные, элементы, занимающие место между вентральной и первой боковой лопастями. Седло, разделяющее вентральную лопасть, называется срединным, или сифональным; седло, примыкающее к вентральной лопасти,— наружным, или внешним. Названия остальных седел соответствуют названиям соседних с ними лопастей (боковые, вспомогательные, внутренние боковые). Зарубежные палеонтологи придерживаются в общем такой же терминологии элементов, только средин-

<sup>1</sup> Бух и Орбиньи называли вентральной стороной ту, которую сейчас принято считать дорсальной.

ное седло они называют вентральным (Arkell, 1957a, рис. 141) или вторичным вентральным (Miller, Furnish, Schindewolf, 1957, рис. I D), и седло, примыкающее к вентральной лопасти,— первым боковым, а не наружным.

Вся эта терминология строилась на расположении и форме элементов взрослой лопастной линии. И не удивительно, что первые же онтогенетические исследования вскрыли ее научную несостоятельность. Оказалось, что так называемые адвентивные элементы образуются различными путями: а) из срединного (вентрального) седла, б) из вентральной лопасти, в) из первичного наружного бокового седла и г) из первой боковой лопасти (Branco, 1879—1880; Noetling, 1905, 1906; Diener, 1917; Руженцев, 1960б; Шевырев, 1960). Вспомогательные элементы тоже неоднородны с точки зрения их происхождения; они образуются либо за счет умбональных (Wedekind, 1910; Шевырев, 1960), либо за счет внутренних боковых лопастей (Noetling, 1906). Наконец, у подавляющего большинства мезозойских аммоноидей вообще не оказалось генетической боковой лопасти (Руженцев, 1960а, б).

### Генетическая терминология немецких палеонтологов

Исследования морфогенеза лопастной линии, проведенные учеными разных стран, показали большое разнообразие способов возникновения и развития отдельных ее элементов. Поэтому неверно строить научную терминологию лопастей только на их положении и форме во взрослой лопастной линии.

Первым, кто понял необходимость генетической терминологии и сделал попытку ее построения на основе морфогенеза лопастной линии, был Ф. Нётлинг (Noetling, 1905, 1906). Он взял в качестве исходного пункта строение первой лопастной линии *Pseudosagaceras* и *Indoceras*, которая по его наблюдениям состояла из трех элементов: наружного седла ( $e^1$ ), боковой лопасти ( $L^1$ ) и внутреннего седла ( $i^1$ ). Предложенные им символы элементов позволяли написать ее формулу<sup>2</sup>:  $e^1L^1i^1$ . Дальнейшее развитие лопастной линии идет за счет расщепления наружного и внутреннего седел. Элементы единого происхождения получали одинаковые буквенные обозначения с цифровыми индексами, соответствующими порядку их появления. К сожалению, предложенная Нётлингом система условных обозначений лопастных элементов была чрезвычайно сложной, а формулы, которые составлялись из символов лопастей и седел, были очень громоздкими. Поэтому, отразившись в работах А. Кнаппа (Knapp, 1908), Р. Ведыкинда (Wedekind, 1910) и К. Динера (Diener, 1916а, б, 1917), которые безуспешно пытались ее улучшить, терминология Нётлинга не получила дальнейшего развития и вскоре была оставлена.

Но поиски способов построения генетической терминологии продолжались, и скоро Ведыкинду удалось найти более правильный путь (Wedekind, 1913, 1914, 1916а, б, 1918). В основу предложенной им терминологии было положено строение второй лопастной линии простейших девонских аммоноидей, которую он считал первой настоящей аммонитовой линией. По наблюдениям Ведыкинда, она состоит из внешней (E), боковой (L) и внутренней (I) лопастей<sup>3</sup>. Поскольку боковая лопасть у различных родов аммоноидей занимает разное положение — боковое, субумбональное и умбональное, Ведыкинд (Wedekind, 1913) вводит для нее дополни-

<sup>2</sup> Первая попытка построения формул для лопастных линий аммоноидей принадлежит Ф. А. Квенштедту (Quenstedt, 1846), которому генетическая точка зрения была, однако, чужда. Формулы Квенштедта отражали не происхождение лопастей, а просто фиксировали их количество во взрослой лопастной линии.

<sup>3</sup> Ведыкинд предложил упрощенный способ составления формул из одних лишь символов лопастей, справедливо полагая, что их порядок определяет и положение седел в лопастной линии.

тельные обозначения маленькими буквами, отмечающими ее положение либо посредине боковой стороны (Ll), либо около умбонального шва (Ls), либо на умбональном шве (Lu). Указанные лопасти являются первичными. Дальнейшее развитие лопастной линии происходит или путем расщепления внутреннего бокового седла L/I, что приводит к образованию оборотных лопастей (Umschlagloben)<sup>4</sup> U<sub>1</sub>, U<sub>2</sub> и т. д., или путем расщепления наружного бокового седла E/L, сопровождающегося образованием адвентивных лопастей A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> и т. д. Лопасти, возникающие из медиального (срединного) седла, обозначаются им M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub> и т. д. Особое название (сутуральная лопасть) и специальный символ (S) предложены Ведекиндом для той оборотной лопасти мезозойских амmonoидей, которая лежит на умбональном шве и претерпевает в процессе развития симметричное деление.

Терминология Ведекинда и предложенный им простой метод составления формул лопастной линии нашли отражение в работах А. Дитца (Dietz, 1916, 1923), Г. Зальфельда (Salfeld, 1915, 1919), Л. Ф. Спэта (Spath, 1934), Э. Басс (Basse, 1952), Г. Вестерманна (Westermann, 1956, 1958), А. Н. Иванова (1960) и особенно О. Г. Шиндевольфа (Schindewolf, 1923, 1928, 1929, 1933, 1951, 1953, 1954а, б, 1957, 1960).

Некоторые изменения в терминологию Ведекинда внес Г. Шмидт (Schmidt, 1921, 1925, 1934, 1952), предложивший для внутренней боковой лопасти гониатитов, которая образуется из первичного внутреннего бокового седла и соответствует первой оборотной лопасти U<sub>1</sub> Ведекинда, название выемочной (Kehllobus) с символом K; лопасть, возникающую из первичного наружного бокового седла и отвечающую адвентивной лопасти Ведекинда, он назвал боковой (L). Но в целом терминология Шмидта не отличается последовательностью, генетический принцип в ней не выдержан. В одних случаях он называет боковой лопастью первичный элемент второй лопастной линии, соответствующий Ll Ведекинда, в других — лопасть, возникающую на последующих стадиях онтогенеза из первичного наружного бокового седла и отвечающую адвентивной лопасти A Ведекинда. Терминология Шмидта была недавно подвергнута во многом справедливой критике со стороны его соотечественника Шиндевольфа (Schindewolf, 1954б).

На работах последнего следует остановиться подробнее. На протяжении 40 лет Шиндевольф интенсивно развивает идеи и терминологию своего учителя Ведекинда. Он изучил онтогенетическое развитие лопастной линии многих палеозойских и мезозойских амmonoидей. На основе своих многолетних исследований Шиндевольф пришел к убеждению о важнейшем таксономическом и филогенетическом значении лопастной линии, рассматриваемой в онтогенезе, и разрешил ряд серьезных проблем в эволюции амmonoидей. Основные идеи Шиндевольфа, касающиеся рассматриваемой темы и созвучные с представлениями Ведекинда, могут быть сформулированы следующим образом.

Генетическая терминология элементов лопастной линии должна исходить из простейшей стадии развития древних амmonoидей. У этих форм вторая лопастная линия<sup>5</sup> состоит из трех лопастей: внешней (E), внутренней (I) и боковой (L). В то время как внешняя и внутренняя лопасти фиксированы в плане симметрии раковины, боковая лопасть во второй линии может занимать различные положения. У немногих девонских родов она расположена посредине боковой стороны. Но в большинстве случаев боковая лопасть лежит на умбональном шве или около него, будучи отделенной от внешней лопасти широким седлом на боковой стороне. На последующих стадиях развития девонских амmonoидей боковая лопасть

<sup>4</sup> Оборотные лопасти, расположенные на изгибе оборота между L и I, делятся на внешние и внутренние.

<sup>5</sup> Как и Ведекинд, Шиндевольф считает вторую лопастную линию амmonoидей первой настоящей аммонитовой линией.

может либо сохранить свое первичное умбональное или субумбональное положение, либо сместиться на середину боковой стороны. Указанные три лопасти имеются в лопастных линиях всех аммоноидей и поэтому могут быть названы первичными, или протолопастями. Лопастные линии остальных аммоноидей развиваются из этой трехлопастной линии путем образования вторичных лопастей, или металопастей. Новые лопасти возникают путем расщепления первичного внутреннего (L/I) или первичного внешнего (E/L) седла. Из внутреннего седла образуются умбиликальные лопасти<sup>6</sup> (U, Umbilikalloben), из внешнего — адвентивные (A). В случае образования адвентивных элементов боковая лопасть на последующих стадиях развития сохраняет свое первичное приумбональное положение. Наоборот, когда образуются умбиликальные лопасти, боковая лопасть смещается из своего первичного положения на середину боковой стороны и даже дальше к вентральному краю. Эти два пути развития могут быть названы адвентивнолопастным и умбиликальнолопастным типами, или коротко А — тип и U — тип.

### Критические замечания к немецкой терминологии

К сожалению, терминологию и символы лопастных элементов, принятые в немецкой литературе, нельзя признать удачными и до конца отвечающими генетическому принципу. Названия «внешняя» (E) и «внутренняя» (I) для вентрально и дорсально расположенных непарных лопастей не точны, поскольку внешних и внутренних лопастей может быть много. Поэтому для этих лопастей в силу исторического приоритета удобнее сохранить традиционные названия — вентральная и дорсальная. Нельзя признать удачным и предложенное Шиндевольфом название «умбиликальная» (U<sub>1</sub>) для лопасти, которая у большинства аммоноидей возникает и располагается на внутренней стороне оборота. Как я уже указывал, эту лопасть Ведекинд в свое время назвал оборотной (Umschlaglobus), но Шиндевольф позже неудачно переименовал ее в умбиликальную, хотя она возникает на внутренней стороне оборота и генетически не связана с умбо. Термин «адвентивная» (A), заимствованный Нётлингом, Ведекиндом и Шиндевольфом из арсенала формальной терминологии и использованный ими для лопасти, возникающей из первичного наружного седла, как показал уже Динер (Diener, 1917), в генетическом смысле непригоден, так как охватывает элементы разного происхождения.

Особо следует рассмотреть вопрос о боковой лопасти в терминологии немецких исследователей. Я уже указывал, что Ведекинд (Wedekind, 1913) отметил три положения этой лопасти в первичной лопастной линии у девонских аммоноидей: боковое, субумбональное и умбональное. Как показал Руженцев (1960б), широкая боковая лопасть древних агониатитов (L1 Ведекинда), занимающая у них всю поверхность боковой стороны, генетически не связана с узкой и неглубокой лопастью (Ls и Lu Ведекинда), расположенной на умбональном шве или около него у остальных агониатитов. Поэтому он правильно разделил эти лопасти, назвав первую омнилатеральной (O), а вторую умбональной (U). Сам Шиндевольф неоднократно отмечал, что боковая лопасть (по его терминологии) у большинства палеозойских аммоноидей и у многих триасовых цератитов занимает во второй лопастной линии умбональное или субумбональное положение. «В большинстве случаев, однако, — пишет он, — боковая лопасть (у девонских аммоноидей. — А. Ш.) расположена в первичной суре на умбиликальном шве или около него. Обычно узкая и неглубокая, она отделена от внешней лопасти широким седлом на боковой стороне.

<sup>6</sup> Название этих лопастей Шиндевольф (Schindewolf, 1954б, примечание на стр. 126) производит от латинского слова umbilicus (пупок), считая термин «умбональный» неверным. Последний термин, однако, настолько прочно вошел в русскую литературу, что я не решаюсь от него отказаться.

Затем, в поздних онтогенетических стадиях, эта лопасть расширяется и смещается к середине боковой стороны (*Wernerocegas*). У немногих родов (*Anarcestes*, *Subanarcestes*, *Raymondiceras*, *Archoceras*) она может сохранить свое первичное положение около шва до взрослой сутуры. Это положение, строго говоря, не боковое» (*Schindewolf*, 1954а, стр. 223). И дальше: «У большинства верхнепалеозойских гониатитов боковая лопасть расположена в первичной сутуре непосредственно около шва; она сохраняет это положение в течение онтогенеза, когда образуется адвентивная лопасть. При образовании умбиликальных элементов она смещается к середине боковой стороны» (там же, стр. 225). У триасовых аммоноидей боковая лопасть тоже занимает во второй лопастной линии субумбональное положение, а позже в онтогенезе сдвигается на середину боковой стороны (*Schindewolf*, 1929, 1951). По мнению Шиндевольфа (*Schindewolf*, 1954б, стр. 139), «боковая лопасть цератитов и аммонитов гомологична расположенной на шве первичной боковой лопасти гониатитов».

Поскольку в генетическом термине должно быть отражено место первичного возникновения элемента, то нелогично называть генетически боковой лопастью, образующуюся на умбональном шве или около него; это настоящая умбональная лопасть.

Таким образом, верно подмеченное Ведекиндом явление различного происхождения так называемой боковой лопасти было затушевано Шиндевольфом, в результате чего генетическая умбональная лопасть подавляющего числа аммоноидей стала именоваться боковой.

Совершенно неоправдано и неверно деление Шиндевольфом основных лопастей на прото- и металопасти. Как показал Руженцев (1960б), самыми древними элементами лопастной линии аммоноидей являются не E, L и I, а V и O, унаследованные ими от лобобактриид. Затем в историческом развитии последовательно появляются лопасти D, U, I, L. Эти шесть лопастей и являются основными элементами лопастной линии. Кроме того, употребление Шиндевольфом цифровых индексов для металопастей сильно затрудняет составление формул сложных лопастных линий.

### Генетическая терминология В. Е. Руженцева

Большое внимание вопросам генетической терминологии элементов лопастной линии уделил Руженцев (1949а, б, 1957, 1960а, б). Предложенные им названия лопастных элементов и система их условных обозначений существенно отличаются от терминологии Ведекинда и Шиндевольфа. Как и его предшественники, Руженцев берет за основу строение начальных лопастных линий древних аммоноидей и рассматривает в качестве основных, или первичных, элементов следующие шесть лопастей:

V — вентральная, или брюшная, лопасть, расположенная на вентральной стороне по обе стороны от срединной линии. Она является самым древним элементом лопастной линии, так как развита уже у бактриоидей, и соответствует внешней лопасти (E) немецких палеонтологов.

O — омнилатеральная, или всебоковая, лопасть, развитая у древнейших аммоноидей (подотряд *Agoniatitina*), расположенная на боковой стороне и первично занимающая все пространство между узким наружным и дорсальным или внутренним боковым седлами (рис. 1, а). Это второй по времени возникновения элемент, соответствующий боковой лопасти L1 Ведекинда и известный уже у бактриоидей.

D — дорсальная, или спинная, лопасть, образующаяся на месте первичного дорсального седла. Это третий по времени возникновения элемент, отвечающий внутренней лопасти (I) Ведекинда.

U — умбональная, или пупковая, лопасть, зарождающаяся на внешней стороне раковины, вблизи умбонального шва, и разделяющая первичное наружное и внутреннее седла (рис. 1, б). Умбональная лопасть замещает омнилатеральную. В процессе индивидуального развития лопастной линии она либо остается на своем первичном месте, либо смещается на боковую сторону и становится морфологической боковой лопастью. Это четвертый по времени возникновения элемент, соответствующий боковым лопастям Ls и Lu Ведекинда.

I — внутренняя боковая лопасть, зарождающаяся из вершины первичного внутреннего седла между лопастями D и U. Это пятый по времени возникновения элемент лопастной линии, соответствующий лопастям U<sub>1</sub> Ведекинда и K. Шмидта.

L — наружная боковая лопасть, первично зарождающаяся у древних гониатитов в виде боковых выступов вентральной лопасти, но затем в ходе онтогенеза смещающаяся на вершину наружного седла (Богословский, 1958). У остальных гониатитов она сразу же образуется на вершине первичного наружного седла. Это шестой по времени возникновения и последний (из первичных) элемент лопастной линии, соответствующий адвентивной лопасти  $A_1$  Ведекинда и Шиндевольфа.

Остальные лопасти образуются из первичных элементов лопастной линии либо расчленением лопастей, либо расщеплением седел.

Все лопасти, возникающие в результате расчленения первичной вентральной, а также образующиеся из вторичных вентральных седел, обозначаются индексом V. Все лопасти, образующиеся в результате расчленения

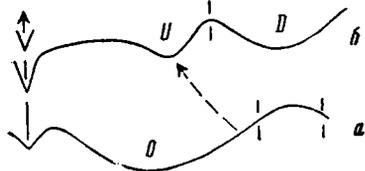


Рис. 1. Простейшие лопастные линии агониатитов: а — *Gyrocera* *gracilis* Bronn; б — *Anarcestes* *lateseptatus* (Beyrich); эйфельский ярус (по Шиндевольфу, 1933; индексы Руженцева)

первичной дорсальной, а также возникающие из вторичного дорсального седла, обозначаются индексом D. Все лопасти, возникающие в результате расчленения первичной умбональной, а также образующиеся повторно и независимо от нее на вершинах седел между элементами U и I или L и I, обозначаются индексом U. Лопасти, возникающие в результате расчленения первичной внутренней боковой, а также образующиеся повторно и независимо от нее на вершинах седел

между элементами I и D, обозначаются индексом I. Все лопасти, возникающие в результате расчленения первичной наружной боковой, а также образующиеся повторно и независимо от нее на вершинах седел между элементами V и L, обозначаются индексом L.

Символы лопастей, образующихся путем расчленения первичной лопасти и последующих, связанных с ней, сопровождаются нижними цифровыми индексами, а символы лопастей, возникающих из седел, сопровождаются верхними цифровыми индексами<sup>7</sup>.

Терминология элементов лопастной линии, разработанная Руженцевым, выгодно отличается от терминологии немецких палеонтологов. Она широко используется в кругу советских исследователей. Предложенные в нашей стране символы лопастных элементов и способ написания формул получили недавно первое признание в американской литературе (Glenister and Furnish, 1961, стр. 674). Генетическая терминология, построенная на морфогенезе лопастной линии, должна, и с этим, вероятно, согласятся все, точно отражать в своих понятиях происхождение каждого лопастного элемента, т. е. его положение в момент зарождения. Формулы же должны фиксировать кратким языком символов весь ход онтогенетического развития. Терминология Руженцева полностью отвечает этим требованиям, так как в названиях элементов она точно отражает, где первично образуется лопасть (на вентральной, боковой, умбональной, внутренней боковой или дорсальной сторонах), а предложенная им система цифровых индексов позволяет показать, как происходит ее образование, т. е. из лопасти или седла.

Кроме того, легко заметить, что предложенные Руженцевым термины и символы, полностью отражая генетический смысл лопастей, почти не отступают от давно сложившихся традиционных названий, которые употребляли виднейшие палеонтологи прошлого и текущего столетий. Необычным является только один факт, вытекающий из рассматриваемой терминологии, — отсутствие у мезозойских амmonoидей генетических на-

<sup>7</sup> Первым разграничил оба процесса А. Кнапп (Кнарр, 1908), предложивший в лопастных формулах писать латинским шрифтом символы элементов, возникших путем расщепления седел, а готическим — символы элементов, образовавшихся путем расчленения лопастей. Но его метод не получил развития в немецкой литературе.

ружных боковых лопастей. Этот вопрос, неоднократно поднимавшийся специалистами, привыкшими к формальной терминологии, лучше рассмотреть на фоне исторического развития амmonoидей.

### Основные типы онтогенетического развития лопастной линии в истории амmonoидей

Проведенные разными авторами исследования по онтогенетическому развитию лопастных линий у палеозойских и мезозойских амmonoидей дают возможность представить в следующем свете эволюцию их онтогенезов.

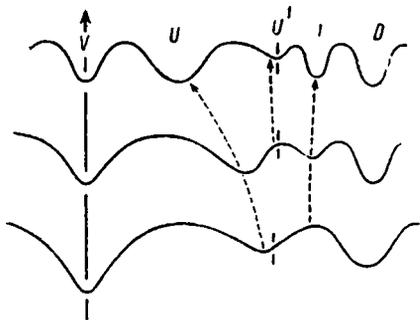


Рис. 2. Схема начального онтогенетического развития лопастной линии у агониатитов (тип VU) (по Руженцеву, 1960б)

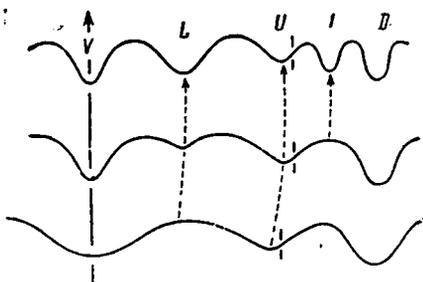


Рис. 3. Схема начального онтогенетического развития лопастной линии у гониатитов (тип VLU) (по Руженцеву, 1960б)

У самых древних амmonoидей — девонских агониатитов — наблюдаются два основных типа строения второй лопастной линии:  $VO : D$  и  $VU : D$ . Первый из них не получил дальнейшего развития, а второй явился исходным для лопастных линий всех остальных амmonoидей. Их дальнейшая эволюция в палеозое шла двумя параллельными путями (рис. 2, 3). В одной группе амmonoидей (агониатиты) происходит вначале расщепление первичного внутреннего бокового седла с возникновением лопасти I, а дальнейшее усложнение лопастной линии осуществляется путем новообразования умбональных элементов; первичная умбональная лопасть смещается из своего изначального положения около умбонального шва на середину боковой стороны (U — тип Шиндевольфа, VU — тип Руженцева). У остальных позднепалеозойских амmonoидей (гониатиты) в процессе онтогенетического развития происходит расщепление первичного наружного седла, в результате чего образуется наружная боковая лопасть L; умбональная лопасть сохраняет свое первичное положение около умбонального шва (A — тип Шиндевольфа, VLU — тип Руженцева). Последний тип лопастного развития исчезает вместе с гониатитами на рубеже палеозоя и мезозоя. Все мезозойские амmonoидей развиваются по VU-типу, беря начало от подотряда пролеканитин.

В отличие от палеозойских амmonoидей, обладавших во второй лопастной линии только тремя лопастью (V, U, D), у цератитов вторая (или третья) линия на одну лопасть богаче: в результате ускорения в развитии и выпадения ранних стадий в ней возник четвертый элемент — внутренняя боковая лопасть I (рис. 4), которая у палеозойских пролеканитов образуется сравнительно поздно (рис. 5). Последующее развитие лопастной линии цератитов идет за счет образования дополнительных умбональных элементов, которые вытесняют первичную умбональную лопасть (U) из ее первоначального приумбонального положения

на середину боковой стороны, причем лопасти с четными цифровыми индексами смещаются на внутреннюю сторону, с нечетными — на внешнюю (Шевырев, 1961).

У юрских аммоноидей мы снова сталкиваемся с пропуском ранних стадий развития: их вторая (или третья) лопастная линия состоит уже из пяти лопастей (V, U, U<sup>1</sup>, I, D)<sup>8</sup> и соответствует поздним стадиям развития цератитов (рис. 6, 7). Если рассматривать эту вторую лопастную линию, не принимая во внимание ее эволюцию в истории аммо-

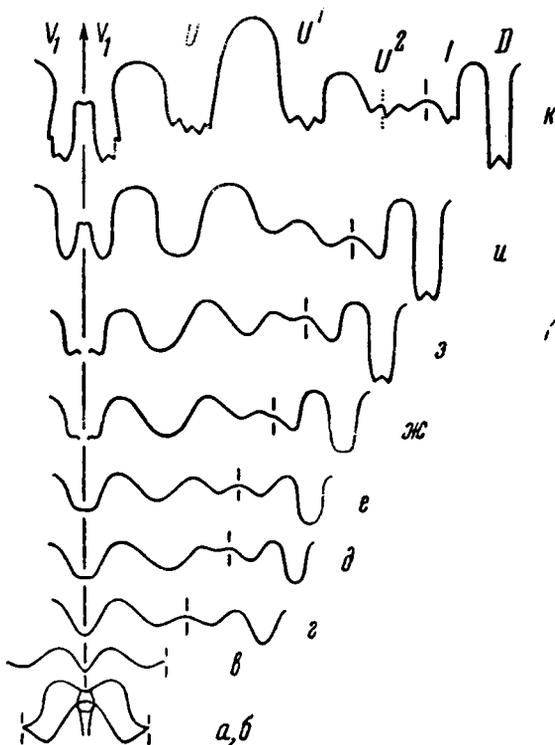


Рис. 4

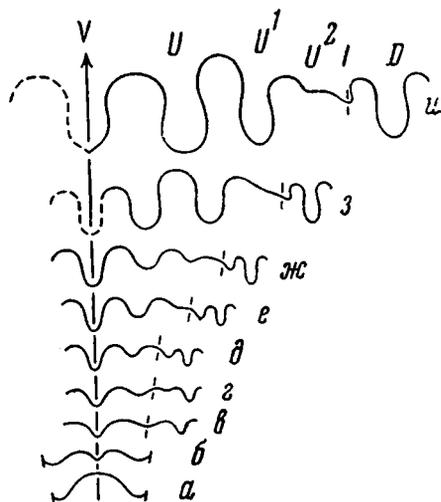


Рис. 5

Рис. 4. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Anasibirites gracilis* Kiparisova (увеличение от 29 до 4,5); Мангышлак; нижний триас; а—г — первая, вторая, третья и четвертая линии; д—к — более поздние стадии развития

Рис. 5. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Merocanites asiaticus* (Karpinsky) (увеличение от 20 до 9); визейский ярус (по Карпинскому, 1896); а, б — первая и вторая линии; в—и — более поздние стадии развития

ноидей, то лопасть, расположенную рядом с вентральной, легко принять за настоящую боковую, что часто и делают некоторые авторы.

В этом отношении весьма характерны взгляды Л. Д. Кипарисовой, получившие отражение в ее последней работе (1961). Отмечая несоответствие в генетических терминах, используемых В. В. Друщицом (1956) и Н. В. Безносковым (1958) при характеристике лопастной линии у мезозойских аммоноидей, она пишет (стр. 11): «Первично боковую лопасть В. В. Друщиц (стр. 28, рис. 14) находит у всех мезозойских аммоноидей, кроме некоторых триасовых». Безносков же, как отмечает Кипарисова

<sup>8</sup> В работе Камышевой-Елпатьевской, Николаевой и Троицкой (1959) на рис. 56, е показана для юной раковины *Cadoceras modiolare* (Luidius) диаметром в 1 мм четырехлопастная линия с неразделенной вентральной лопастью. Исследования других авторов (Бодылевский, 1926; Иванов, 1960; Шевырев, 1960) опровергают такое представление как ошибочное.

далее (стр. 12), «среди элементов лопастной линии совсем не указывает боковой лопасти; ее заменила первая умбональная (U), возникающая в первой линии на боковой стороне. Таким образом Н. В. Безносков все лопасти, называвшиеся ранее у мезозойских аммонитов боковыми и вспомогательными, обозначает как умбональные. Непонятно также, почему лопасть, возникающая в первой линии на боковой стороне, должна называться умбональной, а не боковой. В. Е. Руженцев (1957), полемизируя с Шиндевольфом (1929) по поводу генетических названий лопастей, пишет, что у большинства аммоноидей генетической боковой лопасти нет. Значит, у меньшинства она все же есть и, конечно, в нее (? — А. Ш.) входит большая часть мезозойских аммоноидей».

Приведенная цитата показывает, что поднятый Кипарисовой вопрос нуждается в разъяснении. Друшин (1956) был неправ, когда называл среди генетических элементов лопастной линии у мезозойских аммоноидей боковую лопасть. С формальной точки зрения боковая лопасть у них есть, поскольку она расположена на боковой стороне. Но достаточно беглого знакомства с эволюцией онтогенезов в истории аммоноидей, чтобы вскрыть генетический смысл этой так называемой боковой

лопасти. У пролеканитов и цератитов она занимает во второй (или третьей) линии умбональное положение. У юрских и некоторых более поздних аммоноидей в результате ускорения в развитии происходит ее смещение на середину боковой стороны. Для генетической терминологии важен момент первичного появления этой лопасти в истории аммоноидей на умбональном шве или около него. Следовательно, нельзя говорить о генетической боковой лопасти у мезозойских аммоноидей. Правда, в виде исключения у некоторых, очень немногих, меловых аммонитов (например, *Metaplastenticeras* и *Indoceras*) появляется генетическая боковая лопасть, возникающая в процессе онтогенеза из наружного бокового седла (об этом и писал Руженцев). Но в целом для мезозойских аммоноидей это явление не характерно. У них есть «боковая» лопасть в смысле Шиндевольфа, но, как уже говорилось выше, немецкий палеонтолог неверно называет боковой лопастью ту, которая образуется первично около умбонального шва и является в строгом генетическом понимании умбональной.

Отсюда можно сделать только один вывод: в отрядах цератитов и аммонитов рядом с центральной лопастью находится первичная умбональная. В отношении цератитов и не-

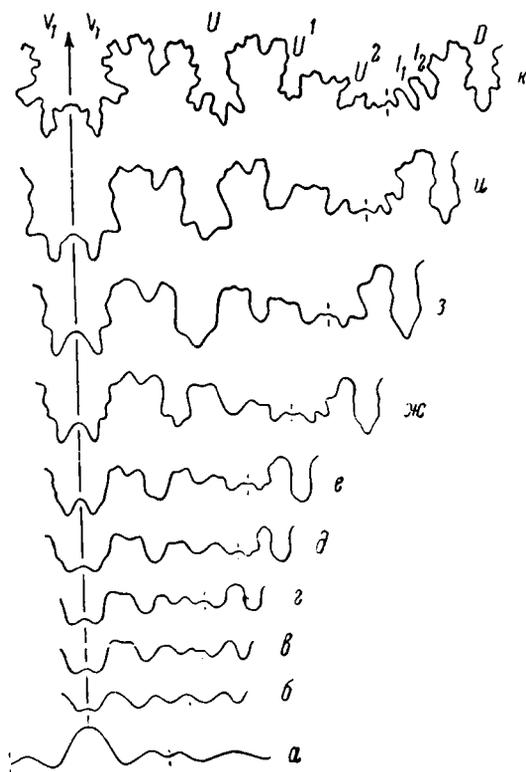


Рис. 6. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Flatmites submutatus* Nikitin (увеличение от 22 до 4); Елатъя; келловейский ярус; а, б — первая и третья линии; в—к — более поздние стадии развития

которых поздних аммонитов это доказывается непосредственными онтогенетическими наблюдениями. Развитие лопастной линии исходных и конечных групп определенно указывает на то, что все мезозойские аммониты эволюционировали по этому пути.

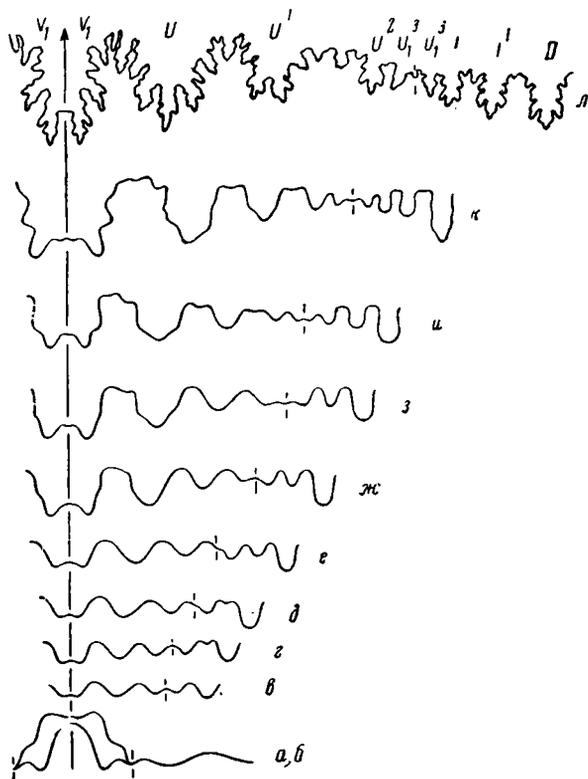


Рис. 7. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Cadoceras elatmae* Nikitin (увеличение от 20 до 1); Елаътма; келловейский ярус; а—в — первая, вторая и третья линии; г—л — более поздние стадии развития

### Значение онтогенетических исследований для систематики и филогении аммоноидей

Как показывают имеющиеся на сегодня данные по морфогенезу лопастной линии у мезозойских аммоноидей, онтогенетический метод исследования открывает перед палеонтологами большие возможности в познании филогенетических отношений этой группы животных. С сожалением приходится отмечать, что это убеждение не разделяется многими исследователями. Например, Л. Ф. Спэт (Spath, 1934) и У. Дж. Аркелл (Arkell, 1957а,б) отрицали таксономическое значение различных путей онтогенетического развития лопастной линии аммоноидей, видя в них лишь проявления большой пластичности юных организмов. Онтогенетические исследования говорят, напротив, скорее о большом консерватизме ранних стадий развития аммоноидей, что делает их ценными для выделения больших таксономических групп. Способы развития лопастной линии на последующих стадиях позволяют выделять надсемейства, семейства и более мелкие категории. Попытки опровергнуть таксономическую ценность лопастной линии ссылками на вариации в форме, размерах и степени рассеченности отдельных ее элементов у представителей одного вида или на ее асимметрию у одного экземпляра (Троицкая, 1955, 1959; Arkell,

19576) бьют мимо цели: в таксономических построениях главную роль играет не форма отдельных элементов, хотя она тоже имеет известное значение, но способ их возникновения, о чем по взрослой лопастной линии судить, разумеется, трудно.

Способы усложнения лопастной линии у мезозойских аммоноидей чрезвычайно разнообразны, что хорошо показано в последней работе Руженцева (1960б, стр. 157, 158).

Наряду с ошибочным убеждением некоторых авторов в таксономической бесполезности онтогенетических исследований лопастной линии в палеонтологическую литературу проникло странное представление, что они сопряжены с массовым разрушением материала. Так, Аркелл (Arkell, 19576) уверял, что изучение начальных стадий развития аммоноидей может привести к гибели музейных коллекций. В упоминавшейся уже монографии Кипарисова (1961, стр. 6) пишет, что «большой процент бесплодного разрушения материала при онтогенетических исследованиях» заставил ее воздержаться от попыток «разворачивания» раковин. Имеющийся у меня опыт по изучению ранних стадий развития триасовых и верхнеюрских аммоноидей опровергает это «теоретическое» представление: достаточно одного-двух экземпляров, чтобы обнаружить способ развития лопастной линии у данного вида и рода, и нет необходимости разрушать все образцы подряд. Замечу кстати, что анатомы никогда бы не познали внутреннее строение организмов, если бы не решались их вскрывать.

Нет сомнения, так как имеющиеся данные убеждают нас в этом, что метод онтогенетических исследований— это тот верный путь, который ведет к раскрытию многих тайн как в истории всего надотряда аммоноидей, так и в эволюции его отдельных групп.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Безносков Н. В. 1958. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма *Phylloceratina* и *Lycoceratina*. Гостоптехиздат, стр. 3—118.
- Богословский Б. И. 1958. К вопросу о происхождении отряда *Coniaticida*. Докл. АН СССР, т. 123, № 5, стр. 921—924.
- Бодылевский В. И. 1926. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 5, ч. 1, стр. 61—94.
- Друщиц В. В. 1956. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа (литоцератиды, тетрагонитиды и филлоцератиды). Изд-во МГУ, стр. 3—150.
- Иванов А. Н. 1960. О неогеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras*. Сб. тр. по геол. и палеонтол. Коми фил. АН СССР, стр. 378—394.
- Камышева-Елпатьевская В. Г., Николаева В. П., Троицкая Е. А. 1959. Стратиграфия юрских отложений Саратовского Правобережья по аммонитам. Тр. Всес. нефт. и-и. геол.-развед. ин-та, вып. 137, стр. 5—227.
- Карпинский А. П. 1896. О нахождении в Азии *Prolecanites* и о развитии этого рода. Изв. Имп. акад. наук, т. 4, № 2, стр. 179—194.
- Кипарисова Л. Д. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края. Ч. 1. Головоногие моллюски. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 48, стр. 3—278.
- Крымгольц Г. Я. 1960. Методика определения мезозойских головоногих. Аммониты и белемниты. В помощь геологу-стратиграфу. Л., стр. 3—89.
- Луппов Н. П., Кипарисова Л. Д., Крымгольц Г. Я. 1958. Подкласс *Ectosochlia*. Наружнораковинные. Надотряд *Ammonoidea*. Аммоноидеи. (Мезозойские аммоноидеи). В кн. Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. 2. М., стр. 15—20.
- Руженцев В. Е. 1949а. Систематика и эволюция семейств *Pronoritidae* Frech и *Medicottidae* Karpinsky. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 19, стр. 1—206.
- Руженцев В. Е. 1949б. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммоноидей. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 20, стр. 183—198.
- Руженцев В. Е. 1957. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. Бюл. Мсск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 32, № 2, стр. 49—64.
- Руженцев В. Е. 1960а. Некоторые вопросы классификации аммоноидей. Палеонтол. ж., № 1, стр. 19—28.
- Руженцев В. Е. 1960б. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 83, стр. 3—331.
- Троицкая Е. А. 1955. Систематическое значение перегородочной линии верхнеюрских аммонитов. Уч. зап. Саратовск. ун-та, т. 45, стр. 59—62.

- Шевырев А. А. 1960. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 35, № 1, стр. 69—78.
- Шевырев А. А. 1961. Онтогенетическое развитие некоторых аннзйских цератитов Кавказа. Палеонтол. ж., № 4, стр. 71—85.
- Arkell W. J. 1957a. Introduction to Mesozoic Ammonoidea. In «Treatise on Invertebrate Paleontology», Pt. L, p. 81—129.
- Arkell W. J. 1957b. Sutures and septa in jurassic ammonite systematics. Geol. Mag., vol. 94, No. 3, p. 235—248.
- Basse E. 1952. Sous-classe des Ammonoidea. Caractère généraux. In «Traité de Paléontologie», t. 2, p. 522—555.
- Branco W. 1879—1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Teil I: Die Ammoniten. Palaeontographica, Bd. 26, S. 15—51.
- Buch L. 1829a. Note sur les Ammonites. Ann. sci. nat., vol. 18, p. 267—276.
- Buch L. 1829b. Sur la distribution des Ammonites en familles. Ann. sci. nat., vol. 18, p. 417—433.
- Buch L. 1832. Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den älteren Gebirgsschichten vorkommen, und über Goniatiten insbesondere. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, S. 3—56.
- Buch L. 1849. Über Ceratiten. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, S. 1—33.
- Diener C. 1916a. Bemerkungen über die Inzisionen der Suturlinie als Grundlage einer natürlichen Klassifikation der Ammoniten. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., S. 374—381.
- Diener C. 1916b. Einiges über Terminologie und Entwicklung der Lobenelemente in der Ammonitensutur. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., S. 553—568, 578—592.
- Diener C. 1917. Über Ammoniten mit Adventivloben. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 93, S. 139—199.
- Dietz A. 1916. Über bipolare Lobenzerschließung einiger Liasammoniten. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., S. 195—199.
- Dietz A. 1923. Untersuchungen über die Lobenlinien der Ammoniten des Lias  $\alpha$ — $\gamma$ . Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol., S. 381—494.
- Glenister B. F. and Furnish W. M. 1961. The Permian ammonoids of Australia. J. Paleontol., vol. 35, No. 4, p. 673—736.
- Knapp A. 1908. Über die Entwicklung von Oxynoticeras oxynotum Qu. Geol. und Paläontol. Abhandl., n. F., Bd. 8, H. 4, S. 217—248.
- Miller A. K., Furnish W. M., Schindewolf O. H. 1957. Paleozoic Ammonoidea. In Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. L, p. 11—79.
- Mojzisovics E. 1873. Das Gebirge um Hallstatt. Teil I. Die Mollusken-Faunen der Zlambach— und Hallstätter—Schichten. Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, Bd 6, H. 1, S. VII+1—82.
- Noetting F. 1905. Untersuchungen über den Bau der Lobenlinie von Pseudosageceras multilobatum Noetting. Palaeontographica, Bd. 51, S. 155—260.
- Noetting F. 1906. Die Entwicklung von Indoceras baluchistanense Noetl. Geol. und Paläontol. Abhandl., n. F., Bd. 8, H. 1, S. 3—96.
- Orbigny A. 1840—1842. Paleontologie Francaise. Terrains cretaces. T. 1. Cephalopodes, p. 1—662.
- Salfeld H. 1915. Monographie der Gattung Cardioceras Neumayr et Uhlig. Zeitschr. Dtsch. geol. Ges., Abhandl. A., Bd. 67, H. 3, S. 149—204.
- Salfeld H. 1919. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura und Kreide—Ammonoideen. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., S. 449—467.
- Sandberger G. und Sandberger F. 1850—1856. Die Versteinerungen des rheinischen Schichtensystems in Nassau. Wiesbaden, S. 1—564.
- Schindewolf O. H. 1923. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea Wdkd. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., S. 337—350, 359—370.
- Schindewolf O. H. 1928. Zur Terminologie der Lobenlinie. Paläontol. Z., Bd. 9, H. 1/3, S. 181—186.
- Schindewolf O. H. 1929. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlobenlinie. Abhandl. preuss. geol. Landesanst., n. F., H. 115, S. 1—102.
- Schindewolf O. H. 1933. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. Abhandl. preuss. geol. Landesanst., n. F., H. 148, S. 1—122.
- Schindewolf O. H. 1951. Zur Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlobenlinie. Paläontol. Z., Bd. 25, H. 1/2, S. 11—34.
- Schindewolf O. H. 1953. Über Strenoceras und andere Dogger—Ammoniten. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh., H. 3, S. 119—130.
- Schindewolf O. H. 1954a. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. Bull. Museum Compar. Zool., vol. 112, No. 3, p. 217—237.
- Schindewolf O. H. 1954b. Über die Lobenlinie der Ammonoidea. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh., H. 3, S. 123—140.
- Schindewolf O. H. 1957. Die Lobenlinie im System der Ammonoidea. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh., H. 10, S. 433—443.

- Schindewolf O. H. 1960. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. I. Abhandl. Akad. Wiss. und Literatur Mainz, math-naturwiss. Kl., Nr. 10, S. 637—743.
- Schmidt H. 1921. Über Goniatiten — eine Revision ihrer Systematik mit Beifügung neuer Beobachtungen. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., Nr. 17, S. 538—544.
- Schmidt H. 1925. Die carbonischen Goniatiten Deutschlands. Jahrb. preuss. geol. Landesanst., Bd. 45, S. 489—609.
- Schmidt H. 1934. Cephalopodenfaunen des älteren Namur aus der Umgegend von Arnsberg in Westfalen. Jahrb. preuss. geol. Landesanst., Bd. 54, S. 440—461.
- Schmidt H. 1952. Prolobites und die Lobenentwicklung bei Goniatiten. Paläontol. Z., Bd. 26, S. 205—217.
- Spath L. F. 1934. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt. 4. The Ammonoidea of the Trias. London, p. XVI + 1—521.
- Wedekind R. 1910. Ueber die Lobenentwicklung der Simberskiten. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin, Nr. 3, S. 93—105.
- Wedekind R. 1913. Die Goniatitenkalke des Unteren Oberdevon von Martenberg bei Adorf. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin, Nr. 1, S. 23—77.
- Wedekind R. 1914. Beiträge zur Kenntnis der oberkarbonischen Goniatiten. Mitt. Museum Stadt Essen, H. 1, S. 1—23.
- Wedekind R. 1916a. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., Nr. 8, S. 185—195.
- Wedekind R. 1916b. Zur Systematik der Ammonoidea. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., Nr. 22, S. 529—538.
- Wedekind R. 1918. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatite:). Palaeontographica, Bd. 62, S. 85—184.
- Westermann G. 1956. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Abhandl., Bd. 103, H. 1/2, S. 233—279.
- Westermann G. 1958. The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. Geol. Mag., vol. 95, No. 6, p. 441—455.

Палеонтологический институт  
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию  
11 IX 1961