

**МОСКОВСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени М. В. ЛОМОНОСОВА**

На правах рукописи

В. А. ГУСТОМЕСОВ

**Верхнеюрские белемниты
Русской платформы**

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва — 1956

Введение

Знания о верхнеюрских белемнитах Русской платформы в настоящее время основываются главным образом на двух работах: «Belemnites de Speeton» А. П. Павлова, написанную еще в 1892 г., и «Верхнеюрские *Cylindroteuthinae* Тимана, басс. р. Сысолы и Оренбургской губернии» Г. Я. Крымгольца (1929 г.).

Замечательный труд А. П. Павлова, однако, не является специальным исследованием верхнеюрских белемнитов русской юры, хотя и содержит многочисленные данные о них. Кроме того, внимание в нем было сосредоточено преимущественно на тех представителях, которые находятся только в верхах верхней юры и в нижем мелу.

Небольшое, но ценное исследование Г. Я. Крымгольца — единственная специальная работа на русском языке, посвященная верхнеюрским белемнитам с Русской платформы.

Работы А. Орбиньи, Э. Эйхвальда, С. Н. Никитина, И. Ф. Синцова содержат устаревшие сведения и мало могут дать в отношении стратиграфического применения белемнитов.

Использованию белемнитов в качестве показателей возраста не может не мешать недостаточная изученность, особенно ошутимая в условиях высоких требований детальной стратиграфии.

Белемниты являются одними из важных руководящих ископаемых, пригодных к широкому использованию для целей стратиграфии и корреляции в практике геолога.

Для повышения их стратиграфической роли необходим полный пересмотр фауны белемнитов, детальное изучение ее, уточнение понятий видов, их распространения и т. д. С этой целью и предпринята настоящая работа.

Работа является результатом изучения большого количества ископаемого материала и многочисленной литературы.

Основой для нее послужила коллекция верхнеюрских белемнитов, собранная автором строго послойно в различных местах распространения верхней юры на Русской платформе: Московской, Рязанской, Ульяновской, Ивановской, Арзамаской, Куйбышевской, Брянской, Сталинградской областях, в Коми АССР, Татарской АССР, Чувашской АССР.

Кроме лично собранного материала в работе был использован ряд других коллекций, находящихся в Москве и Ленинграде.

В данную работу вошли также результаты изучения верхнеюрских и нижнемеловых белемнитов с восточного склона Северного Урала, коллекция которых была передана диссертанту для обработки сотрудником Института геологии Акад. наук СССР Н. П. Михайловым.

Кроме описания фауны в работе разбираются вопросы стратиграфического значения, систематики, филогении, распространения, образа жизни, морфологии белемнитов; излагается использованная методика, история изучения.

Глава I

История изучения верхнеюрских белемнитов

В хронологическом порядке излагается история накопления сведений о верхнеюрских представителях белемнитов. Отдельно характеризуются отечественные и заграничные работы. Приводятся списки ископаемых, описываемых разными исследователями, данные об их распространении, представления о систематике белемнитов.

Верхнеюрские белемниты с территории Советского Союза изучали Фишер (1837, 1842), Орбиньи (1845), Эйхвальд (1868), Никитин (1881 а, 1881 в, 1884, 1885 а, 1885 в, 1916), Синцов (1870, 1872, 1876, 1888, 1890, 1899), Павлов (1892, 1914), Крымгольц (1929, 1932). Отдельные сведения содержатся у ряда других авторов.

Из заграничных исследований отмечены работы Блэнвиля (1827), Орбиньи (1842, 1850, 1855), Квеншtedта (1846—49), Филлипса (1865—70), Ваагена (1875), Павлова (1892), Бёма (1906, 1907, 1909), Спэта (1927, 1934).

Упоминаются также другие авторы и другие работы, содержащие отдельные сведения о верхнеюрских белемнитах Европы, Азии, Америки, Африки, Австралии и Арктики.

Рассмотрены работы Павлова (1914), Штолля (1911, 1919, 1927), Нефа (1922) и др., в которых разрабатываются вопросы систематики.

Глава II

Морфология и терминология раковины белемнитов

На основании последних литературных данных и собственных наблюдений даны основные понятия о строении раковины. Одновременно указана терминология.

Описано строение основных частей раковины: 1) роста, 2) фрагмокона, 3) конотеки с проостракумом. Подчеркивается, что конотека и проостракум представляют единое целое, состоящее из трех слоев.

Отмечается, что на фрагмоконе имеется изогнутость перегородочной линии не только на сифональной стороне, но и на латеральных сторонах, там, где проходят боковые борозды на ростре.

Подробно рассмотрено строение роста.

Разобрана его общая форма, элементы внешнего строения и особенности внутренней структуры. Замечено наличие у всех представителей как *Cylindroteuthis*, так и *Pachyteuthis* небольших, малозаметных привершинных борозд. Латеральные борозды у них достигают вершины. У обоих этих родов имеется довольно ровная «плоскость спая», находящаяся книзу от апикальной линии, благодаря которой ростры продольно раскалываются.

Апикальная линия, или нить, наблюдается иногда в виде тонкого стерженька. Стерженек не является органогенным образованием, а возникает от диагенеза.

Эмбриональный ростр не имеет ничего общего с эмбриональной стадией. Под этим названием понимают довольно длинные, отнюдь не первичные ростры, которые соответствуют одной из наиболее ранних, юных стадий развития.

Кратко характеризуется эпиростр, который по предположению Мюллер-Штолла развит у всех белемнитов, но который никогда не наблюдался у верхнеюрских бореальных белемнитов.

В индивидуальном развитии ростры *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* испытывают значительные изменения. «Эмбриональный», или юный, ростр и ростры последующих юных стадий развития имеют зачастую совершенно иную форму, нежели чем ростр взрослой особи.

Общие очертания и отдельные элементы роста в ходе онтогенеза изменяются в течение всей жизни организма.

Рост роста происходит далеко не равномерно, в связи с чем альвеола и апикальная линия оказываются более или менее изогнутыми, толщина слоев сильно отличной в разных частях роста.

В ходе возрастных перемен «эмбриональный» ростр, имеющий почти центральную апикальную линию, начинает занимать все более и более наклонное положение, апикальная линия изгибается, приближается к вентральной стороне в разной степени, альвеола также изгибается и становится расположенной эксцентрично.

Обращается внимание на то, что изгибание альвеолы (равно и фрагмокона) и апикальной линии происходит коррелятивно. Формы с наиболее изогнутой альвеолой имеют наиболее изогнутую апикальную линию; менее изогнутой альвеоле соответствует слабо изгибающаяся линия; альвеоле, наиболее загнутой лишь у вершины, соответствует резкий изгиб апикальной линии близ вершины альвеолы. Изгибание апикальной линии происходит таким образом, что касательная к ней в любой точке дуги — параллельна биссектрисе угла альвеолы в соответствующей ее части.

Глава III

Методика изучения

Используемые признаки и их систематическое значение. Одной из основных черт данной работы является широкое использование внутренних признаков наряду с внешними.

Перечисляются все используемые признаки, а затем дается оценка их для систематики.

Первостепенное значение имеют внутренние признаки, которые обычно еще далеко недостаточно используются. Вся внутренняя структура ростра и ее элементы: апикальная линия и альвеола (их форма и положение) служат в определении как крупных, так и мелких систематических единиц и являются одними из наиболее важных признаков. Нередко, когда отличия во внешней форме могут быть чрезвычайно малыми, трудно уловимыми, специфический характер той или другой формы может быть легко уловлен по внутренней структуре. Один из примеров — особенности строения *Spanioteuthis subgen. nov.* (см. ниже). Несомненно важным является юный, или «эмбриональный», ростр. Нельзя строить систему лишь на одном этом признаке, как это сделал Абель, однако, несомненно, что отдельные крупные группы резко отличаются по форме своего первого видимого ростра.

Онтогенетический метод. Литературные данные об индивидуальном развитии верхнеюрских бореальных белемитов (*Pachyteuthis* и *Cylindroteuthis*) ограничиваются весьма краткими замечаниями о некоторых отличиях ростров молодых особей от ростров взрослых организмов.

Приводившиеся данные основывались главным образом на наблюдении молодежи. Этот путь, однако, не дает полного представления об изменениях в онтогенезе и не вполне надежен.

Он обязательно должен сопровождаться изучением внутренней структуры. При использовании сечений взрослых ростров достигается большое преимущество — 1) исключается путаница ростров разных видов, 2) создается полное представление как внешней формы, так и внутренних особенностей на любой стадии развития.

Способы изучения внутренней структуры и онтогенеза. Внутренняя структура, изменения роста в онтогенезе изучались на продольных и поперечных прозрачных шлифах, пришлифовках и расколах. Брались одно продольное и обычно три определенно заданных поперечных сечения.

Для просматривания шлифов употреблялась проекционная установка. Чаще брались расколы, т. к. приготовление их значительно проще. Линии нарастания довольно хорошо наблюдались в этом случае при смачивании водой поверхности сечения.

Измерения. Линейные измерения производились штангенциркулем, а измерение углов — накладным гониометром. Применялась система измерений и их отношений по методу, введенному Филлипсом и утвержденному в нашей литературе Павловым.

Сбор материала. В основу работы ставились многочисленные стратиграфические наблюдения. Сбор фауны проводился тщательно послойно в сопровождении раскопок.

Белемниты — организмы, определение видов и родов которых очень затруднено простотой формы ростров, сильной изменчивостью отдельных признаков, частыми явлениями конвергенции. При всех этих качествах белемнитов, чтобы уточнить объем видов и пределы их изменчивости, особенно необходимо иметь массовый материал с точными данными о последовательности расположения форм в геологических разрезах на большой площади. Только в этом случае можно учесть разные стороны понятия вида — не только его морфологическую особенность, но и историчность, многообразие, устойчивость, численность, целостность, нишу жизни, которые так стройно определил К. М. Завадский (1954).

Обязательным условием изучения был сбор как крупных, так и мелких экземпляров.

Сбор и изучение мелких ростров позволил не только проследивать изменения ростров в индивидуальном развитии крупных форм, но и обнаружить самостоятельные мелкие виды — хорошие руководящие ископаемые, как, например, *P. grimholzi* sp. nov. и др., которые ранее ускользали от внимания.

Описание фауны

Описано 48 видов и несколько вариантов, относящихся к пяти родам. Доминирующими родами в верхнеюрских отложениях Русской платформы являются *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis*. Кроме них встречаются: *Hibolites*, *Megateuthis*, *Spanioteuthis*.

Megateuthis, ранее не указывавшийся из верхней юры, представлен небольшими видами нового подрода *Paramegateuthis* — реликтами большой ветви, пережившей расцвет в лейасе — доггере. Они найдены в нижнем келловее, в зоне с *Arg. ischmae* (Keyserl.). *Spanioteuthis* является новым родом. Установлено 15 новых видов и один род.

Рода *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* разделены на три подрода каждый.

Род *Cylindroteuthis* Bayle 1878 em. Stolley 1919.

Подрод *Cylindroteuthis* subgen. nov.

C. puzosi (Orb.), *C. spicularis* (Phill.), *C. obeliscoides* (Pavl.), *C. subextensa* (Nik.).

Подрод *Lagonibelus* subgen. nov.

C. volgensis (Orb.), *C. rosanovi* sp. nov., *C. magnifica* (Orb.), *C. submagnifica* sp. nov., *C. lutugini* (Khud.), *C. michailovi* sp. nov., *C. porrecta* (Phill.) em., *C. nitida* (Dollf.), *C. ingens* (Krimh.), *C. notabilis* sp. nov., *C. necopinus* sp. nov.

Подрод *Holcobeloides* subgen. nov.

C. beaumonti (Orb.), *C. okensis* (Nik.), *C. altdorfensis* (Blv.).

Род *Pachyteuthis* Bayle 1878 em. Stolley 1919.

Подрод *Pachyteuthis* subgen. nov.

P. panderi (Orb.), *P. excentrica* (Young et Bird), *P. tschernyschewi* (Krimh.), *P. cuneata* sp. nov., *P. explanata* (Phill.), *P. oxyrhyncha* (Phill.), *P. productus* sp. nov., *P. troslayana* (Orb.), *P. subquadrata* (Roem.).

Подрод *Simobelus* subgen. nov.

P. breviaxis (Pavl.), *P. curtus* (Logan), *P. rouillieri* (Pavl.),
P. lateralis (Phill.), *P. anabarensis* (Pavl.), *P. poroschsky* sp. nov.

Подрод *Microbelus* subgen. nov.

P. krimholzi sp. nov., *P. pseudolateralis* sp. nov., *P. miatschkoviensis* (Ilov.), *P. parvulus* sp. nov., *P. gorodischiensis* sp. nov.,
P. russiensis (Orb.), *P. mosquensis* (Pavl.), *P. kirghisensis* (Orb.).

Род *Spanioteuthis* gen. nov.

S. okschovi sp. nov., *Spanioteuthis* sp. nov.?

Род *Megateuthis* Bayle 1878 em. Stolley 1919.

Подрод *Paramegateuthis* subgen. nov.

M. timanensis sp. nov., *M. ischmensis* sp. nov.

Род *Hibolites* Montford 1808 em. Stolley 1911.

H. hastatus (Blv.), *H. zitteli* (Sinz.) em., *H. gillieronii*
(Mayer).

Тип нового рода *Spanioteuthis* — *S. okschovi* sp. nov.

Диагноз рода *Spanioteuthis*

Ростр короткий и толстый, субцилиндрический в передней половине, с более или менее тупым задним концом. Вентральная борозда короткая, но глубокая. По общему облику *Spanioteuthis* похож на *Rachyteuthis*, однако, резко отличается от него по внутренним признакам. У *Spanioteuthis* характерно: 1) Положение альвеолы — ее вершина или центральна или очень слабо эксцентрична, может быть приближенной к дорсальной стороне; вентральная стенка альвеолы обычно толще спинной. 2) Резкая смена способа нарастания роstra. На первом этапе ростр мало увеличивается в толщине и быстро растет в длину, образуется тонкий длинный юный ростр. Далее рост в длину в задней части резко замедляется, но быстро увеличивается длина альвеолярной части и толщина роstra, путем наложения почти параллельных слоев. 3) Апикальная линия — прямая.

S. okschovi sp. nov. встречен в среднем келловее района Елатьмы.

Глава V

Стратиграфическое значение белемнитов верхнеюрских отложений Русской платформы

Кратко охарактеризованы верхнеюрские отложения Русской платформы. Прилагаются детальные стратиграфические колонки следующих основных районов сбора фауны: д. Городище — д. Долиновка (р. Волга, Ульяновская обл. — Татарская АССР); с. Порожское — пос. Разливной (р. Ижма, Коми АССР); с. Елатьма, д. Новоселки (р. Ока, Рязанской обл.); с. Кашпур (р. Волга, Куйбышевская обл.); ст. Фокино (карьер, Брянская обл.); с. Борятино (р. Сура, Арзамасская обл.); с. Дьяковское, карьер «Камушки» (Москва и ее окрестности). Слои в отдельных разрезах фаунистически охарактеризованы белемнитами и аммонитами.

Частая встречаемость и хорошая сохранность верхнеюрских белемнитов Русской платформы благоприятствует их использованию в целях стратиграфии. Для дробной стратиграфии они не нашли еще широкого применения из-за недостаточно подробной изученности, из-за незначительности отличительных признаков; однако, несомненно они могут быть применены в этом направлении. Еще со времени С. Н. Никитина и А. П. Павлова известны *S. okensis* (Nik.), *S. subextensa* (Nik.), *P. rouillieri* (Pavl.) — виды с узким стратиграфическим распространением на одну-две зоны.

Г. Я. Крымголец добавляет к числу хороших руководящих форм *S. ingens* (Krimh.), *S. sarygulensis* Krimh. В результате настоящего исследования установлен ряд новых хороших руководящих видов.

Проведенное изучение белемнитов позволяет констатировать, что вместе с изменениями в аммонитовой фауне на границах дробных подразделений отложений происходило некоторое обновление и в фауне белемнитов; наряду с формами, переходящими из других ярусов и подъярусов, появляются новые, специфичные.

При достаточном материале при помощи комплексов, ассоциаций видов белемнитов в большинстве случаев возможно определять не только ярусы, но и подъярусы унифицированной шкалы (см. прилагаемую схему).

Глава VI

Филогения и систематика

Среди верхнеюрских белемнитов Русской платформы самыми распространенными являются рода *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis*. Они должны относиться к разным подсемействам,

как правильно считает Роже (1952). Это подтверждается их развитием. Изучение эволюции показывает, что *Cylindroteuthis* произошел от *Holcobelus* Stolley, как показано в схеме Г. Я. Крымгольца (1948); *Pachyteuthis* же имеет другое начало — он возник, как полагают некоторые другие авторы, от *Pachyteuthis*-образного *Nomaloteuthis*.

При рассмотрении последовательности рядов форм *Pachyteuthis* и *Cylindroteuthis* обнаруживается, что у наиболее древних представителей того и другого рода наблюдается больше отличий, чем между их представителями из более молодых горизонтов. Таким образом наблюдается тенденция к расхождению ветвей *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* в их основании.

За непосредственную генетическую связь между *Pachyteuthis* и *Nomaloteuthis* говорит определенное сходство формы их ростров и то, что это сходство увеличивается у наиболее древних видов *Pachyteuthis*: 1. при переходе к все более древним видам «эмбриональный» ростр у *Pachyteuthis*, как выяснено по шлифам, меняется от веретенообразного и вытянутого к более короткому, без сужения в альвеолярной части, даже слегка конусовидному [*P. tschernyschewi* (Krimh.)]; 2. вентральная борозда у наиболее древних представителей *Pachyteuthis* наименее развита.

Естественно считать, что *Pachyteuthis* возник от форм типа *Nom. breviformis* (Voltz).

Виды с длинной хорошо развитой вентральной бороздой, относимые к *Cylindroteuthis*, т. н. «*Absoluti*» Неймайра, группа *V. absolutus* Штолля, группа *C. absoluta* Крымгольца, *Aulacoteuthis* Лиссажу, не представляют единой ветви развития.

Постепенная смена форм в линии *C. nitida* (Dollf.) — *C. magnifica* (Orb.) — *C. volgensis* (Orb.) не оставляет никакого сомнения в том, что нижневолжские белемниты с широким вентральным каналом произошли независимо от сходных келловейских видов, возникли в нижневолжское время, как это показал Павлов (1892).

Келловейские же «*Absoluti*», не вошедшие в схему генетических связей Павлова, существовали задолго до возникновения нижневолжских форм и имели свои корни еще в средней юре; их прародителем был *Holcobelus*.

Дается схема генетических связей между видами изученных белемнитов, которая значительно отличается от схемы А. П. Павлова.

Развитие *Cylindroteuthis* представляется в виде трех ветвей — подродов.

Еще в догрее возникли два подрода *Cylindroteuthis* — *Holcobeloides* subgen. nov. и *Cylindroteuthis* subgen. nov. Позже появляется *Lagonibelus* subgen. nov.

Схема стратиграфического распространения верхнеюрских
Северного

ВОЗРАСТ	Келловейский ярус		
	нижний подъярус	средний подъярус	верхний подъярус
НАЗВАНИЕ ВИДОВ			
<i>C. necopinus</i> sp. nov.			
<i>C. notabilis</i> sp. nov.			
<i>P. anabarensis</i> [Pavl.]			
<i>P. subquadrata</i> [Roemer]			
<i>P. lateralis</i> [Phill.]			
<i>P. lateralis</i> [Phill.] var. 5			
<i>P. lateralis</i> [Phill.] var. 1			
<i>P. lateralis</i> [Phill.] var. 4			
<i>P. lateralis</i> [Phill.] var. 2, 3			
<i>P. russiensis</i> [Orb.]			
<i>P. mosquensis</i> [Pavl.]			
<i>P. poroschsky</i> sp. nov.			
<i>P. rouillieri</i> [Pavl.]			
<i>C. volgensis</i> [Orb.] var. <i>efflorescens</i> [Eichw.]			
<i>C. volgensis</i> [Orb.]			
<i>C. rosanovi</i> sp. nov.			
<i>C. submagnifica</i> sp. nov.			
<i>C. magnifica</i> [Orb.]			
<i>P. parvulus</i> sp. nov.			
<i>P. nikitini</i> [Sok.]			
<i>C. lutugini</i> [Khud.]			
<i>C. michailovi</i> sp. nov.			
<i>C. porrecta</i> [Phill.] em.			
<i>P. gorodischiensis</i> sp. nov.			
<i>C. obeliscoides</i> [Pavl.]			
<i>C. ingens</i> [Krimh.]			
<i>C. sarygulensis</i> Krimh.			
<i>P. troslayana</i> [Orb.]			
<i>C. productus</i> sp. nov.			
<i>P. breviaxis</i> [Pavl.]			

НАЗВАНИЕ ВИДОВ	ВОЗРАСТ		
	Келловейский ярус		
	нижний подъярус	средний подъярус	верхний подъярус
<i>P. oxyrhyncha</i> [Phill.]			
<i>P. breviaxis</i> [Pavl.] var. <i>longa</i> var. nov.			
<i>P. explanata</i> [Phill.] var. <i>absoluta</i> [Fisch.]			
<i>P. kirghisensis</i> [Orb.]			
<i>P. panderi</i> [Orb.]			
<i>P. explanata</i> [Phill.]			
<i>P. excentrica</i> [Young et Bird]			
<i>H. gillieron</i> [Mayer]			+
<i>P. miatschkoviensis</i> [Ilov.]			+
<i>P. curtus</i> [Logan]	+	+	+
<i>H. zitteli</i> [Sinz.] em.		+	
<i>C. subextensa</i> [Nik.]		+	+
<i>H. hastatus</i> [Blv.]		+	+
<i>C. beaumonti</i> [Orb.] var. <i>longa</i> var. nov.		+	+
<i>P. krimholzi</i> sp. nov.		+	+
<i>S. okschovi</i> sp. nov.		+	
<i>S. sp. nov.?</i>		+	
<i>C. altdorfensis</i> [Blv.]		+	
<i>C. okensis</i> [Nik.]		+	
<i>P. tschernyschewi</i> [Krimh.]	+	+	
<i>P. pseudolateralis</i> sp. nov.		+	
<i>M. ischmensis</i> sp. nov.	+		
<i>M. timanensis</i> sp. nov.	+		
<i>P. cuneata</i> sp. nov.	+	+	+
<i>C. nitida</i> [Dollf.]		+	+
<i>C. puzosi</i> [Orb.]	+	+	+
<i>C. spicularis</i> [Phill.]	+	+	+
<i>C. beaumonti</i> [Orb.]	+	+	+

Примечание: + — вид встречается часто
+ — вид встречается редко.

(продолжение таблицы)

Оксфордский ярус		Кимериджский ярус		Нижневолжский ярус			Верхневолжский ярус			Валажкин	Готерив-баррем
нижний подъярус	верхний подъярус	нижний подъярус	верхний подъярус	нижний подъярус	средний подъярус	верхний подъярус	нижний подъярус	средний подъярус	верхний подъярус		
	+										
	(+)?										
	+										
	+										
+	+										
+	+										
+	+										
+	+										
+	+										
+	+			+							
+	+			+							
+	+			+	(+)						
+	+			+	+	(+)?					
+											
+	+			+							

Holcobeloides subgen. nov. *C. beaumonti* (Orb.) — родоначальный вид. От его типичных форм возникли два ответвления: с одной стороны появилась тонкая длинная форма — *C. beaumonti* (Orb.) var. *longa* var. nov., с другой развитие пошло по пути приобретения конической формы — *C. altdorfensis* (Blv.), *C. okensis* (Nik.).

Cylindroteuthis subgen. nov. В нижнем келловее существуют *C. spicularis* (Phill.) и *C. puzosi* (Orb.). Более длительно существовал *C. puzosi* (Orb.), имеющий ту особенность, что ростр его, при рассматривании сбоку, по всей длине обнаруживает постепенное сужение. От него в келловее — оксфорде — кимеридже последовательно отходят *C. tornatilis* (Phill.), *C. obeliscus* (Phill.), *C. obeliscoides* (Pavl.), также отличающиеся постепенным сужением ростра. Два последних вида выделяются своей тонкой длинной формой.

Lagonibelus subgen. nov. Сюда следует отнести *C. nitida* (Dollf.), *C. magnifica* (Orb.), *C. volgensis* (Orb.) и другие близкие формы. *C. nitida* (Dollf.) напоминает по общему облику представителей *Cylindroteuthis subgen. nov.*, но отличается угловатостью сечения и большим эксцентриситетом апикальной линии. Последним он близок к подроду *Lagonibelus subgen. nov.*, которому он, повидимому, дал начало.

Эволюцию в этой ветви можно хорошо наблюдать на последовательной смене форм.

Развитие здесь шло в основном по пути уменьшения высоты сечения, удлинения и углубления вентральной борозды. В других отпрысках изменение пошло несколько иначе.

В конце нижневолжского века представители *Cylindroteuthis* исчезают на Русской платформе. Однако *Cylindroteuthis* не заканчивает своего существования в верхнеюрскую эпоху, как это считалось до последнего времени. Н. П. Михайловым в нижнемеловых (валанжин — готерив-барремских) отложениях Зауралья найдены ростры, которые без сомнения должны быть отнесены к *Cylindroteuthis* (*C. potabilis* sp. nov., *C. песо- pinus* sp. nov.).

Развитие рода *Pachyteuthis* представляется также в виде трех ветвей — подродов: *Pachyteuthis subgen. nov.*, *Simobelus subgen. nov.* и *Microbelus subgen. nov.*

Pachyteuthis subgen. nov. Сюда относятся остроконечные конические или субконические формы. Исходным видом послужил *P. cuneata* sp. nov. В одной из линий: *P. excentrica* (Young) — *P. panderi* (Orb.) — *P. productus* sp. nov. развитие шло в сторону удлинения, утонения ростра. В другой линии: *P. explanata* (Phill.) — *P. explanatoides* (Pavl.) — с увеличением уплощения на вентральной стороне и уменьшением высоты поперечного сечения.

Simobelus subgen. nov. — включает короткие, толстые формы со сравнительно тупым концом. В последовательном ряде видов этой ветви возрастало уплощение на вентральной стороне, уменьшалась высота сечения, увеличивалась кривизна и эксцентриситет апикальной линии.

Microbelus subgen. nov. — включает главным образом небольшие субцилиндрические ростры с дорсовентральной сдавленностью или с округлым сечением.

В ходе развития верхнеюрской белемнитовой фауны Русской платформы в целом, в ее распространении хорошо заметна связь комплексов форм с седиментационными циклами, зависимость процесса видообразования от перемен в отложениях и соответственно в режиме бассейна.

Устанавливается определенная закономерность в распространении ростров: ростры с высоким сечением, без широкой вентральной борозды, преобладают в отложениях, которым соответствовало широкое распространение и углубление моря; ростры со сравнительно невысоким поперечным сечением, с широкой бороздой встречаются главным образом в осадках сравнительно неглубокого моря; ростры коренастые дорсовентрально сдавленные или уплощенные снизу — преобладают в наиболее мелководных отложениях.

Общая эволюция белемнитов рассматривается на фоне развития всего верхнеюрского бассейна Русской платформы.

Замечается, что с прогрессирующим обмелением, параллельно в разных ветвях, происходит понижение сечения. С установлением сходных по глубокководности условий бассейна возникают конвергентные формы.

Примером может служить определенная однотипность строения некоторых ростров келловейского *Holcobeloides subgen. nov.* и нижеволжского *Lagonibelus subgen. nov.* Приводятся другие примеры конвергенции.

Глава VII

К экологии белемнитов

Климатическая зональность в распространении белемнитов верхней юры. Хотя выводы Неймайра о климатической зональности в распространении белемнитов в верхней юре претерпели к настоящему времени некоторые изменения, основная мысль его находит себе дальнейшее подтверждение.

Прилагается карта мира, на которой сведены многочисленные данные, известные к настоящему времени, о находениях

различных представителей белемнитов. Из нее видна приуроченность *Pachyteuthis* и *Cylindroteuthis* исключительно к северной, бореальной зоне. Никогда представители этих родов не проникают в тропический и субтропический пояса, где господствуют *Hibolites* и *Belemnopsis*. Наоборот, представители последних не находились в верхнеюрских отложениях северных полярных районов. Отмечаемая правильность в распространении хорошо увязывается только с температурным фактором.

Очевидно, в лице *Hibolites* и *Belemnopsis* мы имеем теплолюбивые организмы, а в лице *Pachyteuthis* и *Cylindroteuthis* — обитателей более холодных вод.

Хорошим подтверждением этому является распространение *Hibolites*, *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* в Европейской части Союза. Можно условно выделить несколько зон.

1. Северная полоса (полярные о-ва, Тиман). Представлены исключительно *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis*; подрод *Holcobeloides* имеет незначительную роль; хиболиты отсутствуют.

2. Средняя полоса (Московская, Рязанская, Ивановская и др. области). В очень большом количестве встречаются *Pachyteuthis* и *Cylindroteuthis*, в том числе *Holcobeloides subgen. nov.*; хиболитов немного.

3. Южная полоса (Брянская область, Сталинградская область, Донбасс). Преобладают мелкие хиболиты; часты *Cylindroteuthis* (*Holcobeloides*); другие *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* играют меньшую роль.

4. Крым, Кавказ. Отсутствуют *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis*; господствуют хиболиты.

Хиболиты на платформе в противоположность Крыму, Кавказу и другим южным районам представлены лишь мелкими формами, что ставится в связь с воздействием температурного фактора.

Относительная мелкорослость фауны хиболитов Русской платформы в сравнении с белемнитами этой группы тех же широт Западной Европы может говорить за существование более холодного бассейна на Русской платформе.

Отмечается следующая закономерность.

1. Все без исключения южные формы (*Hibolites*, *Belemnopsis* и др.) имеют центральную или лишь очень слабо эксцентричную апикальную линию.

2. Сильный эксцентриситет линии появляется у бореальных белемнитов.

3. Виды бореальных белемнитов с наибольшим изгибом и эксцентриситетом апикальной линии в большинстве попадают среди наиболее северных форм.

Можно предполагать, что положение апикальной линии как-то связано с климатической обстановкой. Однако, существуют значительные отступления:

1. В р-не Тимана и на полярных островах найдены представители *Megateuthis*, у которых апикальная линия — центральная.

2. В средних широтах встречены варианты *P. lateralis* (Phill.) с исключительно большим эксцентриситетом линии.

3. Наиболее северные формы *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* (из Гренландии, Земли Франца-Иосифа и др.) не обязательно имеют наибольший эксцентриситет линии.

Происхождение эксцентриситета линии и ее резкого изгибания возможно связано с температурным режимом, но еще более чем от температуры оно, повидимому, зависит от образа жизни в мелководных условиях, от придонного образа жизни (см. ниже).

Об образе жизни. Разобраны последние представления об образе жизни белемнитов (Абель 1916, Неф 1922).

На основании: 1) установленного закономерного распространения разных типов ростров в отложениях (выделяется 4-е основных типа), 2) различной обтекаемости ростров, 3) сравнения с современными двужаберными головоногими, делаются следующие выводы.

Ростры с высоким поперечным сечением, тип 1-й и 2-й [*C. obeliscoides* (Pavl.), *P. panderi* (Orb.)] принадлежали хорошим пловцам, жившим в открытых частях морей и получившим наибольшее развитие в условиях обширного бассейна. Белемниты с длинным, дорсовентрально сдавленным растром, имеющим широкую вентральную борозду, 3-й тип [*C. volgensis* (Orb.), *C. beaumonti* (Orb.)], жили в более мелководных условиях. были худшими пловцами, возможно вели придонный образ жизни. Наконец, коренастые, дорсовентрально сдавленные ростры, 4-й тип [*P. russiensis* (Orb.), *P. lateralis* (Phill.)], принадлежали организмам, которые в значительной мере были связаны со дном, населяли мелководное море, жили в прибрежных условиях.

Сомнение Абея в том, что белемниты жили в мелководной прибрежной полосе, не может разделяться. Утверждению Абея о том, что белемниты в песчаных отложениях встречаются редко, противоречит обильное содержание ростров белемнитов *P. russiensis* (Orb.), *P. lateralis* (Phill.) в песках и песчаниках верхневолжского яруса и *C. volgensis* (Orb.) в песчаных отложениях нижневолжского яруса. В качестве другого подтверждения тому, что белемниты населяли прибрежную зону, приводится находка ростров белемнитов в прибрежной зоне нижекелловейского моря на Тимане.

Как правило, ростры длинные, с уплощением или длинной широкой бороздой на вентральной стороне, так же как и короткие, дорсовентрально сдвоенные, с вентральным уплощением, т. е. те, которые встречаются в массе в мелководных осадках, имеют сильный эксцентриситет вершины альвеолы и апикальной линии.

У форм хорошо заостренных, сдвоенных с боков, без уплощения на вентральной стороне, которые выше определены как хорошие пловцы, эксцентриситет этот всегда меньше.

Предполагается, что происхождение сильного эксцентриситета апикальной линии и ее изгиба связано с переменной образа жизни.

Молодь постоянно находилась в толще воды и ростры ее в связи с этим имели осевую линию с почти центральным положением.

Затем организмы переходили к придонному существованию, нарастание ростра при этом несколько меняло свое направление, а апикальная линия получала изгиб. Хорошо плавающие формы, мало связанные со дном в течение всей жизни, естественно, такого изгиба и эксцентриситета линии не получают.

Изучение роствов многочисленных видов приводит к выводу о том, что строение их связано прежде всего со способностью к передвижению. Ростр был важен главным образом для плавания белемнитов и ввиду этого нужно рассматривать все особенности строения у разных видов. Нельзя согласиться с Абелем в том, что копанье на дне — одна из наиболее важных функций роства. Как раз те белемниты, которые явно жили в мелком море, вели придонный образ жизни и у которых естественно ожидать наиболее развитой функцию копания, не несут черт приспособления к копанью грунта: их ростры — толстые, с тупым концом.

В качестве одного из доказательств тому, что белемниты копали грунт ростром, Абель приводит наблюдающиеся якобы на конце роствов следы прижизненного стирания.

Детальные наблюдения большого числа роствов снаружи и на продольных сечениях, на которых видны все особенности нарастания, показывают, что стирания такого не было. Внутренняя структура, линии нарастания говорят о равномерном росте роства на конце или о замедлении нарастания у взрослых особей, но ни в коем случае не о стирании.

Трудно представить, как могло бы происходить стирание роства, все тело которого было облечено мантией, до самой вершины проходили плавники, а на остром конце имелись весьма тонкие образования, оставлявшие на ростре следы в виде узких и коротких привершинных бороздок.

Основными функциями роста следует считать:

Функцию плавания	1. Компенсация подъемной силы фрагмокона для придания устойчивого горизонтального положения, необходимого при активном плавании (функция балансира).
Функцию защиты	2. Рассекание толщи воды при движении (у придонных форм эта функция ослаблялась). 3. Защита фрагмокона.

Массовые прижизненные повреждения. Среди изученных верхнеюрских белемнитов обнаружено большое количество ростров с повреждениями. Из 3000 просмотренных экземпляров их оказалось 103, что составляет 3,4%.

Процент ростров с повреждениями в действительности должен быть еще выше, так как на части ростров повреждения не могут быть заметны из-за плохой сохранности ростров, из-за нерезкой выраженности ранения.

Приводятся многочисленные изображения.

Подавляющее большинство повреждений (90%) имеет характер различных шрамов, царапин — следов нападения хищников.

На одном из ростров наблюдается округлый вдавленный участок, нанесенный тупым орудием. Небольшая часть ростров имеет искривления. Шрамы и царапины бывают одиночные и групповые. И те и другие преимущественно выражены на дорсальной стороне, реже как на дорсальной, так и на вентральной сторонах.

Наиболее часты единичные шрамы и царапины, проходящие посередине дорсальной стороны.

Иногда царапины захватывают и боковые стороны. Они могут находиться и на передней и на задней части ростра. По направлению скоса и по положению ранения можно судить, что нападение совершалось хищниками как спереди, так и сзади.

Одними из главных врагов белемнитов были различные рыбы (особенно акулы) и ихтиозавры. Групповые царапины наносились, повидимому, ими.

Интересными и пока загадочными являются повреждения в виде единичных шрамов и царапин в плоскости симметрии.

Возможно, что такие ранения наносились какими-то акулами, хватательные зубы которых были расположены соответствующим образом. Не исключено, что они — следы нападения сородичей.

Нападению хищников подвергались различные виды, как мелкие [*P. russiensis* (Orb.)], так и крупные [*C. ruzosi* (Orb.)] и даже мощные *C. ingens* (Krimh).

Судя по этому, предполагаемые хищники должны были достигать большой величины и обладать мощными зубами.

Повреждения обнаружены у 16 видов. Интересно, что наибольший процент повреждений ростров встречен у *P. russiensis* (Orb.) — 7,5%; в то же время у *P. panderi* (Orb.), по которому имеется так же как и по *P. russiensis* (Orb.) массовый материал (220 ростров), обнаружен всего один поврежденный ростр (0,5%).

Естественно, что менее подвижные формы чаще становились жертвой хищников, чем более активные поэтому и имеется такое отношение.

Некоторые шрамы на ростре бывают довольно глубокими. Происхождение их нельзя объяснить тем, что после укуса на уцелевшем организме в месте повреждения не откладывалась известь.

Вероятно, что хищники могли повреждать на ту или иную глубину сам ростр.

Ростр, хотя и был твердым (мог ломаться), однако не обладал той твердостью, какую он имеет теперь, по крайней мере в поверхностных его слоях.

Выводы

1. Изучение верхнеюрских белемнитов Русской платформы показывает, что как видовой, так и родовой их состав значительно богаче, чем он представлялся ранее.

2. Белемниты не являются такими точными индикаторами возраста отложений, как аммониты, но безусловно могут применяться для определения дробных подразделений отложений.

При достаточном материале, при помощи комплексов видов в большинстве случаев возможно определение подъярусов.

3. Уточнение систематики и стратиграфического значения белемнитов невозможно в настоящее время без дальнейшего выяснения развития этой группы.

4. *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* произошли от разных родов. Развитие каждого из них представляется в виде трех ветвей.

5. Эволюция верхнеюрских белемнитов Русской платформы происходила в тесной зависимости от истории морского бассейна, отчего наблюдается закономерное распространение определенных типов ростров в отложениях. С обмелением бассейна идет понижение поперечного сечения, возникновение уплощения и широкой борозды на вентральной стороне.

6. Виды с вытянутым ростром, сдавленным с боков, были хорошими пловцами; ростры с широкой бороздой и уплощенные снизу, принадлежали менее подвижным организмам, более связанным со дном.

7. Белемниты жили в различных по удаленности от берега областях моря, в том числе непосредственно у берегов.

8. Ростр был важен прежде всего для плавания организма и являлся также защитным приспособлением. Он не имел функции копания, как это принято считать. Прижизненного стирания ростров не происходило.

9. Существует климатическая зональность в распространении белемнитов на Русской платформе.

10. Различное положение апикальной линии, которое встречается у верхнеюрских белемнитов, возможно зависит от температурного фактора, но еще более, повидимому, связано с образом жизни животных.

Сильный эксцентриситет апикальной линии, повидимому, имеется у форм наиболее связанных со дном, менее подвижных.

11. Белемниты имели многочисленных врагов, о чем свидетельствуют массовые прижизненные повреждения на рострах.

Работа сделана по плану Института геологии
и полезных ископаемых Академии наук
Латвийской ССР и выполнена на кафедре
палеонтологии Геологического факультета МГУ

Научный руководитель
член-корреспондент Академии наук СССР
Ю. А. Орлов