

Н. Г. ХИМШИАШВИЛИ

## К ВОПРОСУ О ПРОГРЕССИВНОМ РАЗВИТИИ АММОНОИДЕЙ

Под прогрессом понимается исторический процесс развития от низшего к высшему. Это-эволюционный процесс, обусловленный борьбой за существование и ведущий к повышению организации, приобретению биологических преимуществ общего значения, способствующих более широкому расселению более высоко организованных форм и вытеснению ими менее высоко организованных. Таким образом, эволюционному прогрессу каждой группы животных сопутствуют: а) более или менее богатая радиация прогрессирующих групп—образование большого числа новых видов, родов и других таксономических единиц более высокого ранга; б) вымирание предковых родственных форм, вытесняемых прогрессирующей группой; г) повышение организации; д) расширение ареала обитания или экогенетическая экспансия прогрессирующей группы.

Проблема прогресса в эволюции рассматривалась в ряде трудов отечественных и зарубежных исследователей (Бойрлен, 1937; Давиташвили 1948, 1956; Дакке 1935; Дарвин 1937, 1939; Северцов 1939; Шмальгаузен 1939; Шмидт 1946 и др.).

Головоногие прошли длинный и многосложный путь прогрессивного развития. На их прогрессивное развитие, прежде всего, указывает широкая экогенетическая экспансия большинства представителей этого класса. В то время, как все головоногие раннего палеозоя были обитателями лишь прибрежной мелководной зоны, среди современных головоногих различаются обитатели как прибрежной зоны, так и всех

других зон моря, вплоть до абиссали и среди них бентонные бати-пелагические обитатели континентального шельфа (от 200 до 2000 м глубины), пелагические, эпипелагические и бати-пелагические океанические формы, обитающие ниже границы распространения света (около 700 м).

Рассмотрение истории развития аммоноидей показывает, что они прошли путь ярко выраженного прогрессивного развития. Прежде всего следует отметить чрезвычайно быстрый темп эволюции аммонитов. Появление и быстрое вымирание отдельных видов, родов и семейств происходило неоднократно, причем предковые формы каждый раз вытеснялись их несколько более совершенно организованными потомками. Рассмотрение каждого из рядов форм аммонитов является подтверждением высказанного Дарвиным положения, что: „Теория естественного отбора основывается на том положении, что каждая новая разновидность и, в конце концов, каждый новый вид возникает и держится благодаря тому, что имеет какое-нибудь преимущество над тем, с которым ему приходится конкурировать; из этого почти неизбежно следует вымирание форм менее благоприятствуемых“. При этом „... измененные и усовершенствованные потомки какого-нибудь вида обыкновенно вызывают уничтожение родоначального вида, а если несколько новых форм. развилось из какого-нибудь одного вида, тогда виды к нему ближайшие, т. е. относящиеся к одному с ним роду, будут подвергаться истреблению в наибольшей степени. Именно таким образом, как я думаю, группа новых видов, происшедших от одного вида, т. е. новый род, может вытеснить прежний род, принадлежащий к тому же семейству“ (Дарвин, 1939, Сочинения, т. III, стр. 544—545).

Как видно, незначительные изменения отдельных признаков строения аммонитов, наблюдающиеся в различных филогенетических рядах, давали потомкам столь явные преимущества над их предками, что последние вскоре вымирали. Таким образом, темпы вымирания отдельных видов являются как бы отражением темпа прогрессивного развития данной группы. В этом отношении хорошим показателем прогресса аммонитов является сокращение длительности существования

руководящих видов с верхнего девона до верхнего мела (маастрихта), выражающееся, в среднем, между 1,8 и 0,25 миллионов лет (Мюллер, 1957, стр. 163—164).

Длительность аммонитовых зон между верхним девонem и верхним мелом в миллионах лет (по Мюллеру)

| №№<br>пп | Отрезки времени   | Длительность отрезка | Число аммон. зон | Средняя длительность зон (длительность существования зональных видов аммонитов) |
|----------|-------------------|----------------------|------------------|---------------------------------------------------------------------------------|
| 5        | Мел де маастрихта | 65                   | 120              | 0,5—0,6                                                                         |
| 4        | Юра               | 30                   | 120              | 0,25                                                                            |
| 3        | Триас             | 30                   | 40               | 0,7                                                                             |
| 2        | Карбон            | 55                   | 30               | 1,8                                                                             |
| 1        | Верхний девон     | 15                   | 12               | 1                                                                               |

Как видно из этой таблицы, средняя длительность существования зональных видов аммонитов начиная с карбона и до юры сокращается. Однако, после юры, в мелу вновь возрастает. Это обстоятельство косвенно указывает на то, что в юре аммониты закончили прогрессивный этап развития и в мелу уже стали на путь регресса.

Средняя длительность существования руководящих родов аммонитов 1—3 миллиона лет.

Отмечая быстрый темп эволюции аммонитов, мы приведем данные таблицы Мюллера.

Для того, что бы показать, что действительная длительность образования видов аммонитов не выходит за пределы приведенных цифр, подробнее коснемся вопроса быстроты эволюции аммонитов выраженной в единицах физического, или, как принято говорить, абсолютного времени.

В связи с успехами в разработке вопросов абсолютной геологической хронологии, возникает возможность и необходимость использования этих данных для решения ряда вопросов эволюционного учения. Цейнер Ф. (1955) касается вопроса темпов образования видов и более высоких таксономических единиц и на основании рассмотрения ряда фактов из истории развития органического мира приходит к следующим

результатам: максимальная скорость образования вида или так называемая видовая ступень для различных представителей животного царства определяется примерно в  $1/2$  миллиона лет. Однако некоторые виды существуют после этого длительное время, приблизительно 30 миллионов лет. Длительность образования рода определяется, примерно в 5 миллионов лет, хотя некоторые роды, например триасовых аммонитов существовали на протяжении 20 миллионов лет.

Не вдаваясь в оценку тех или иных методов определения абсолютного возраста слоев, рассмотрим вопрос скорости видообразования у юрских аммонитов, исходя из следующих данных: хотя данные определения длительности юрского периода различными методами расходятся и разница порой колоссальная (от 25 до 150 миллионов лет!), но наиболее надежные данные сводятся в среднем к 25—30, реже к 40 миллионам лет (Эти же данные принимает и Цейнер). Лейас по длительности превосходит и среднюю и верхнюю юру в отдельности, а верхняя юра, по—видимому, превосходила среднюю. Длительность верхней юры можно грубо исчислять равной примерно никак не более одной трети всего периода, или менее этого, то есть от 8 до 12 миллионов лет. Разделив эту цифру на число общепризнанных ярусов (4), мы получаем длительность яруса 2—3 миллиона лет в среднем. Теперь, если мы возьмем, например, титонский ярус в России, подразделяющийся на ниже-и верхневолжский ярусы и на 7 аммонитовых зон, в свою очередь, частично подразделяющихся на подзоны, то длительность каждой зоны, или иными словами, время необходимое на образование нового вида аммонитов исчисляется около  $1/4$  миллиона лет (порядка 250 000 лет!).

Что это цифра не является преуменьшенной—мы попытаемся косвенно обосновать следующими соображениями. Каждому, кто занимался изучением аммонитов, не мог не встретиться факт наличия в одной зоне большого числа близких видов, безусловно связанных между собою генетически. И если в настоящее время мы не имеем достаточных оснований расположить их в один ряд, так как не исключена возможность их расположения в несколько (но ограниченное число)

рядов, все же этот факт указывает на то, что в течение времени, соответствующего одной зоне, в некоторых филогенетических рядах юрских аммонитов успевало образоваться несколько новых видов, что еще более сокращает длительность их образования.

Таких примеров можно привести много, но органичимся несколькими из них:

В зоне *Reineckeia anceps* известно 7 видов *Reineckeia*: *R. anceps*—*R. substeinmanni*—*R. brancoi*—*R. antipodum*—*R. kiliani*—*R. arthritica*—*R. indosaubata*.

В зоне *Streblites tenuilobatus* известно 4 вида *Ochetoceras*: *O. canaliferum*—*O. pallisianum*—*O. semimutatum*—*O. hipsidiforme* и 6 видов *Idoceras*: *I. planula*—*I. balderum*—*I. roemeri*—*I. dedalus*—*I. zacatecanum*—*I. humboldti*.

В среднем кимеридже 6 видов *Taramelliceras*: *T. trachinotum*—*T. compsum*—*T. holbeini*—*T. franciscanum*—*T. pseudoflexuosum*—*T. kachense*.

В нижнем кимеридже 5 видов *Pictonia*: *P. orbignyi*—*P. normandiana*—*P. latecostata*—*P. densecostata*—*P. costigera*.

Приводимые нами данные не проверены специальным исследованием и не претендуют даже на приблизительную точность. Эти данные мы позволили себе привести лишь только в порядке постановки вопроса. Перечисленные виды после специального исследования их филогенеза с большей или меньшей вероятностью удастся расположить в филогенетические ряды и тогда с большей уверенностью можно будет говорить о темпах видообразования.

Однако грубо предварительно, если допустить образование 4-х видов в течение такой зоны как зона с *Streblites tenuilobatus* или как *Reineckeia anceps*, которые сами не могли по длительности превышать 1 млн. лет, а вероятно даже исчислялись более коротким промежутком абсолютного времени—видовая ступень снижается еще больше (от 150 до 200.000 лет), что значительно отличается от представлений Цейнера.

Конечно, в настоящее время подобные упражнения в арифметике могут вызвать лишь недоверчивую улыбку, но постановку подобного вопроса мы считаем уже своевременной.

Что же касается точности расчетов—мы полагаем, что этот вопрос, в связи с совершенствованием методов абсолютного летоисчисления, в скором будущем достигнет вполне приемлемой для наших целей точности.

Интересно отметить, что развитие аммонитов протекает не равномерно, а фазообразно (см. Руженцев, 1957) причем, интенсивность их развития увеличивается к концу отдельных фаз. При этом, наиболее недолговечные роды появляются к концу отдельных фаз, а наиболее долго существовавшие роды приурочены к началу фаз, что так же характерно для прогрессивного типа развития.

Первая, относительно слабая фаза, отмечается между средним и верхним девоном. Она достигает максимума в верхнем девоне (климении) и после слабо выраженного минимума в нижнем карбоне переходит во вторую, более длительную фазу.

Вторая фаза длилась с верхнего карбона до верхов перми. Эта фаза выражена более ярко и здесь максимум развития аммонитов приходится на конец фазы. После явного упадка, третья фаза развития достигает максимума развития (расцвета) в верхнем триасе (цератиты) и затем нового упадка на границе триаса и юры, когда вымирает почти вся группа. Лишь немногие формы выживают и четвертая фаза расцвета длится до конца мезозоя, достигая максимума в портланде и заканчиваясь внезапно (Мюллер, 1957, стр. 169—170).

Одним из показателей прогрессивного развития является усложнение организации, хотя само по себе усложнение еще не прогресс. Об усложнении строения мягкого тела аммоноидей судить довольно трудно, но некоторые признаки изменения строения их раковин безусловно указывают на усложнение их организации. В первую очередь следует отметить прогрессивное усложнение перегородок и перегородочных линий. Эта черта характерна как для всего ствола аммоноидей в целом, так и для отдельных филогенетических рядов. Независимо от того, как мы будем истолковывать функцию перегородок и значение их усложнения, сам этот процесс коррелятивно связан с ус-

ложением строения не только раковины, но и мягкого тела аммонитов.

Как считает в настоящее время большинство исследователей, усложнение перегородок аммонитов было направлено к совершенствованию функции гидростатического аппарата этих животных, следовательно, являлось изменением прогрессивным, дававшим аммонитам возможность расширить и ускорить вертикальные перемещения в водной среде.

Не менее значительно прогрессивное усложнение общей формы раковины в подавляющем большинстве филогенетических рядов аммонитов. Как известно, непосредственные предки аммонитов—спирально свернутые наутилоидеи—сами произошли от форм, обладавших прямой раковиной. Прогрессивное изменение строения раковин от прямых к согнутым и, наконец, к наиболее совершенным—спирально свернутым—был осуществлен еще предками аммонитов—силурийскими наутилидами. Однако, дальнейшее совершенствование в этом направлении, выражавшееся в повышении инволютности раковин выпало на долю аммоноидей. Во многих филогенетических рядах аммонитов эта черта проявляется вполне наглядно.

Помимо повышения инволютности, весьма существенны и прогрессивные изменения общей формы раковин, выражавшиеся во многих филогенетических рядах аммонитов в сужении и повышении поперечного сечения оборотов, что рассматривается как один из основных признаков, указывающих на приспособление аммонитов к активному плаванию.

Эти черты прогрессивного развития аммоноидей, способствовавшие совершенствованию локомоции и гидростатического аппарата, особенно ярко выражены в некоторых рядах мезозойских аммонитов.

Если принять положение, что виды с широким и открытым устьем были способны к более гибкому и быстрому движению, так как часть их тела и главным образом органы движения находились вне раковины, следовательно они были более активными хищниками, то переход от форм с суженными устьями к формам с открытым устьем и далее к формам

с различными приустьевыми образованиями—следует рассматривать как черту прогресса.

Проявление полового диморфизма тоже является показателем прогресса в организации этих животных. Помимо повышения жизнеспособности аммонитов вследствие этого изменения возникновение полового диморфизма косвенно указывает и на развитие и усложнение нервной системы аммоноидей и форм их поведения.

Еще Пенвин (стр. 17) отметил, что у климений и гониатитов устье всегда простое, а у аммонитов оно уже может быть осложнено: 1) капюшоном, 2) ушками, 3) срединной апофизой. Еще интересней с точки зрения прогрессивного развития аммоноидей, закономерность в развитии приустьевых образований, подмеченная Э. Огом (1890). Сравнение околоустий различных представителей рода филлоцерас привело этого исследователя к заключению, что древние виды одной и той же серии (ряда форм, ветви) данного рода имеют более развитую вентральную лангетку, чем более молодые, а в отношении развития боковых ушек соотношение диаметрально противоположное—они почти совершенно отсутствуют у древних форм и прогрессивно развиваются у более молодых. Закономерность, отмеченная для филлоцерас, подтверждается изучением приустьевых образований и других родов аммонитов. Древнейшие формы родов *Psiloceras*, *Arietites*, *Aegoceras*, *Agassiceras* имеют сильно развитую вентральную лангетку и лишены боковых выступов. У групп, характерных для средней юры, вентральная лангетка утоняется, а боковые ушки все более и более сильно развиваются, причем ножка бокового ушка все более и более суживается (1890, стр. 333).

То обстоятельство, что формы с боковыми ушками, вторичнополовое значение которых подтверждается новейшими исследованиями (Г. Маковский 1962, Ю. Калломон 1963), появляются сравнительно поздно и в общем ходе исторического развития аммоноидей и в филогенезе отдельных групп, может служить косвенным указанием на достижение этими юрскими и меловыми формами относительно высокого уровня организации.



Помимо того, что проявление перигамических признаков само по себе указывает на прогрессивное развитие перечисленных родов, развитие боковых ушек и вентрального выступа указывает в то же время на утрату раковиной защитной функции: эти структуры указывают на то, что определенная часть мягкого тела животного не была покрыта раковиной. Смена защитной функции раковины на функцию гидростатического аппарата, безусловно, была связана с дальнейшим совершенствованием аммонитов в направлении активно-плавающего образа жизни, повышением их жизнеспособности, т. е. с прогрессом.

Захват новых областей обитания является одним из показателей прогресса аммоноидей. Палеозойские аммониты были обитателями в основном прибрежной полосы мелкого моря а юрские и меловые—уже широко распространены не только в эпиконтинентальных, но и в более глубоководных геосинклинальных морях. Помимо этой общей закономерности расширения ареала обитания, отмечаемой в ходе развития всего ствола аммоноидей, и рассмотрение конкретного хода филогенетического развития отдельных групп аммонитов позволяет говорить о многочисленных примерах экогенетической экспансии.

Касаясь вопроса прогрессивного развития в эволюции еще Дарвин (см. т. III, 1939 г., стр. 360) отметил, что „...имея в виду стремление всех органических существ захватить каждое свободное или плохо занятое место в экономике природы, мы легко поймем, что естественный отбор может постепенно приспосабливать организмы и к таким положениям, где некоторые органы оказались бы излишними или бесполезными, и в таком случае его действие обнаружится регрессивным движением на низшие ступени организации“. Интересно с этой точки зрения рассмотреть отмечаемые в литературе случаи регрессивного развития некоторых групп аммонитов. При этом, во избежание ошибочных заключений все время надо иметь в виду то обстоятельство, что прогрессивное развитие одних частей или органов в той или иной мере связано с редукцией других, поэтому сам по себе факт редукции нельзя приравнивать к регрессу.

Редукцию отдельных органов нельзя противопоставлять прогрессу. Более того, при коренных изменениях строения, обычных в случае прогрессивного развития различных групп животного мира, как правило, развитие одной системы органов ведет к редукции другой. Подобные примеры были отмечены для китообразных (редукция обоняния), лошадиных (редукция пальцев конечностей) и др.

В связи с затронутым вопросом нельзя не рассмотреть те довольно часто упоминающиеся в литературе случаи, когда речь идет о регрессе, дегенерации, понижении уровня организации и других аналогичных явлениях, противопоставляемых представлению о прогрессивном развитии отдельных групп амmonoидей.

У некоторых групп аммонитов наблюдаются явления редукции скульптуры и упрощения перегородочной линии в процессе роста, наряду с непостоянством и изменчивостью внешнего вида, скульптуры и перегородочной линии. Изучению подобных явлений среди кимериджских перисфинктид Гавра посвящена статья А. Торнквиста (1896). Этот автор рассматривает отмеченные явления как признаки дегенерации. Например, род *Pictonia* автор считает дегенерировавшими олкостефанидами и перисфинктидами, очень близкими к группе *Olcostephanus involutus*, которая является переходной от *Olcostephanus* к *Perisphinctes* и от которой род *Pictonia* отличается упрощенной перегородочной линией и скульптурой.

По мнению А. Торнквиста явления дегенерации нельзя связывать со старением филогенетических ветвей. Признавая появление старческих признаков, например, аномальной жилой камеры у отдельных особей, автор выступает против переноса понятия старения на целые ряды и группы животных. Представление о том, что как особи, так и филогенетические ряды и группы животных могут стареть и вымирать, автор считает ошибочным. По его мнению, к дегенерации привели внешние влияния ко времени отложения кимериджа на данном участке. Каковы были эти внешние причины, автор сказать не может. Но проводя параллель с краспедитами русской юры, являющимися также дегенерировавшими формами, с про-

планулитами и с пиктониями, автор подчеркивает сходство в условиях обитания. Все эти фауны приурочены каждая к одному относительно локальному горизонту и возникли путем развития различных групп *Olcostephanidae*. Аналогия между московскими краспедитами и пиктониями Гавра наводит этого автора на мысль об одинаковых условиях и одинаковых причинах их образования. В обоих случаях мы имеем мергельные фации. В разновозрастных известняковых фациях таких изменившихся форм нет. Как в кимеридже восточной Франции, Швейцарии и Германии пока не найдено пиктоний, так и в России в нижнем берриасе, с которым А. П. Павлов параллелизует „верхние слои“ К. Ф. Рулье, не встречены краспедиты.

Закономерность, подмеченная Торквистом, весьма существенна с точки зрения оценки факторов, способствовавших развитию таких признаков, как упрощение скульптуры, понижение и сглаживание элементов перегородочной линии и уплощение оборотов. Мы полагаем, что в рассматриваемом случае, так же как и в некоторых других случаях, эволюции аммонитов, в частности, верхнеюрского *Idoceras* и некоторых меловых форм, основной причиной упрощения строения раковины в том или другом отношении было приспособление к обитанию в относительно ограниченном по размерам мелководном морском бассейне, где отложения мергелистого ила создавало неблагоприятные условия для бентонной жизни; Для аммонитов, плававших на незначительной глубине вблизи дна эти условия были особо благоприятны.

Спокойные условия обитания, обилие пищи и отсутствие сильных конкурентов среди донных животных, большинство которых не приспособлено для обитания в мергелистом илу, благоприятствовало расцвету фауны аммонитов. В то же время, ввиду отсутствия надобности в значительных вертикальных перемещениях в водной среде, для аммонитов, обитавших в подобных мелководных бассейнах, уже не представляла жизненной необходимости особо прочная скульптивированная раковина с сильно рассеченными перегородками. Наоборот, раковина с упрощенной, сглаженной скульптурой и менее рассеченными перегородками представляла ряд преимуществ—она значительно

легче, лучше приспособлена для разрезания воды при плавании и на ее построение, при равных размерах, требовалось значительно меньше карбоната кальция. В таких условиях естественный отбор накапливал изменения в отмеченном выше направлении и быстрой эволюции аммонитов в сторону упрощения скульптуры и перегородочной линии способствовала по нашему мнению, еще одна оригинальная особенность, заключающаяся в том, что для получения преимуществ организму не требовалось вырабатывать какие-то новые качества, а достаточно было лишь сохранять в зрелой стадии черты строения ранних стадий. Как известно, именно в этом направлении индивидуальная изменчивость аммонитов имеет наиболее широкие пределы варьирования. Здесь свойство дна (наряду с незначительной глубиной бассейна) явилось основным фактором, обусловившим пышный расцвет и развитие своеобразных „дегенерировавших“ групп аммонитов. Для оценки значения этого фактора уместно будет вспомнить В. О. Ковалевского (1950, стр. 178), который, касаясь вопроса распространения пластинчатожаберных, гастропод и плеченогих, вполне определенно высказал мнение, что „глубина не есть главный фактор распространения организмов—главное—свойства дна и присутствие или отсутствие течений“

Конечно, применение к перечисленным выше признакам упрощения строения раковины термина „дегенерация“ нельзя признать удачным, тем более, что Торнквист применяет этот термин в ином значении, чем большинство, биологов, подразумевающих под термином „дегенерация“ вырождение, упадок определенной группы животных.

Трудно согласиться с В. Е. Руженцевым, который пишет: „В ходе филогенетического развития климении в целом не только не повысили уровень своей организации, но даже снизили его по сравнению с тем состоянием, в котором находились их непосредственные предки“ (1962, стр. 311).

Здесь, по—видимому, прежде всего имеется в виду упрощение перегородок в некоторых филогенетических рядах климений. Упрощение перегородок, явление, довольно часто отмечающееся в различных рядах аммонитов. Относительно

климений же достаточно отметить, что их необычайное разнообразие и пышное развитие в фаменское время безусловно говорит за то, что каждый новый вид и новый род климений имел какие-то явные преимущества перед предыдущими. Быстрый темп эволюции климений тоже говорит в пользу представления об их прогрессивном развитии. Эти прогрессивные изменения в строении климений отразились прежде всего на перемещении у них сифона с вентральной стороны на дорсальную. По-видимому, изменения в строении тела, связанные со смещением сифона с вентральной стороны на дорсальную, давало вновь образующимся формам столь явные преимущества над их ближайшими родичами, что весь процесс завершился в геологически весьма короткое время. Поэтому, в оценке общего характера эволюционного развития климений было бы неправильно придавать большее значение строению перегородок, чем какому-либо другому признаку, в частности строению сифона.

Цератиты в начале раннего триаса представленные одним лишь надсемейством *Otocerataceae*, уже к концу раннего триаса образуют шесть надсемейств. В среднем триасе появляются новые формы с более сложно рассеченной перегородочной линией (надсемейства *Pinacocerataceae*, *Ptychitaceae*, *Clydonitaceae*) и в это время цератиты достигают наибольшего расцвета.

Из цератитов заслуживает особого внимания род *Pinacoceras* Mojs. 1873, обладающий чрезвычайно сложно рассеченной перегородочной линией и раковиной с сильно заостренной вентральной стороной (норийский ярус альп), представляющий собой яркий пример приспособления к активно-плавающему образу жизни. Этот род хорошо иллюстрирует прогрессивное усложнение строения цератитов.

С поздне триасовой эпохи начинается постепенное вымирание цератитов и появляются первые представители нового отряда аммоноидей—*Ammonitida*.

В заключение надо отметить что возможности прогресса аммоноидей были ограничены в виду своеобразия типа строения их раковины. Дальнейшее их совершенствование в направлении активного плавания затруднялось наличием наруж-

ной раковины, несшей функцию гидростатического аппарата. Такое совершенствование было бы возможно путем утраты наружной раковины, хотя бы в зрелой стадии индивидуального развития. Те формы, которым так или иначе „удалось“ бы утратить наружную раковину, получили бы огромное преимущество перед своими менее подвижными предками.

В этом отношении внутреннераковинные головоногие имели более широкие перспективы совершенствования активного плавания. Поэтому они могли выжить, несмотря на прогрессивную эволюцию и широкое распространение в позднем мезозое рыб—сначала цельнокостных, а затем костных. Эти более подвижные формы головоногих, вероятно, были в числе опасных конкурентов и врагов аммонитов, а появление новых, безраковинных форм головоногих, возможно, явилось одной из существенных причин их вымирания в конце мелового периода.

В результате существенно изменившейся биотической обстановки, несмотря на некоторые достижения прогрессивной эволюции, аммониты окончательно вымерли к концу мезозоя.

## ბ. სიმუიამვილი

### ამონიტების პროგრესული განვითარების შესახებ

#### რეზიუმე

ამონიტების ისტორია გვაძლევს პროგრესული ევოლუციის კარგ მაგალითს. ამას მოწმობს მათი ფართო რადიაცია, ინტენსიური სპეციალიზაცია, წინაპარ ფორმათა გადაშენება, ორგანიზაციის სრულყოფა და პროგრესული ჯგუფების ეკოგენური ექსპანსია.

სტატიაში განხილულია ამონიტების ევოლუციის მაღალი ტემპი, ნიჟარის სკულპტურის პროგრესული ცვალებადობა, მათი ეკოგენური ექსპანსია და რეგრესული განვითარების რამდენიმე შემთხვევა.

# ON PROGRESSIVE DEVELOPMENT OF AMMONITES

## Abstract

The history of ammonite stocks shows good examples of progressive evolution, which, as in other groups of animals is manifested by: a wide radiation, intense speciation, extinction of ancestral forms, improvement of organisation and ecogenetic expansion of progressive groups.

High tempos of evolution, progressive changes in shell structure of ammonites, their ecogenetic expansion and some cases of their regressive development, or simplification, are discussed.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бойрлен К. Beurlen K. 1937. Die Stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena.
- Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.-Л.
- Давиташвили Л. Ш. 1956. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М.
- Даке Е. Dacque E. 1935. Organische morphologie und Paläontologie. Berlin.
- Дарвин Ч. 1937. Происхождение видов. Перевод К. А. Тимирязева. М.-Л.
- Дарвин Ч. 1939. Сочинения. Т. III. М.
- Калломон Ю. Callomon J. H. 1963, Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. Leicester.
- Ковалевский В. О. 1950. Собрание научных трудов. Т. I М.
- Маковский Г. Makowski H. 1962. Problem of sexual dimorphism in ammonites. Palaeontologia polonica № 12.
- Мюллер А. Г. Müller A. H. 1957. Lehrbuch der Paläozoologie Bd. I Jena.
- Мюллер А. Г. Müller A. H. 1960. Lehrbuch der Paläozoologie Bd. II Jena.
- ОГ Э. Haug E. 1890. Note sur le peristome de *Phylloceras mediterraneum* Bull. Soc. Geol. France, 3-es. t. XVII № 5.
- Пенвин Г. Painvin G. J. (год издания в книге не указан!) Embranchement de mollusques Cephalopodes. Paris.

- Руженцев В. Е. 1957. Процветание и кризисы в истории аммоноидей.  
Докл. АН СССР, 115, № 4.
- Руженцев В. Е. 1962. Надотряд *Ammonoidea*—Аммоноидеи. Общая часть  
(в Основах палеонтологии, моллюски—головоногие, I).
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции.
- Торнквист А, Tornquist A. 1896. Die degenerierten Perisphinctiden  
des Kimmeridge von Le Havre. Adh. d. Schw. paläont. Ges  
vol. XXIII.
- Шмальгаузен И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного  
процесса.
- Шмидт Г. А. 1946. О явлении прогрессивного развития в эволюции.  
„Природа“, № 6, стр. 17—28.
- Цейнер Ф. Zeuner F. E. 1955. The time rates of organic evolution.  
Bull. Nat. Inst. India, № 7. 276—289.
-