

И.А. МИХАЙЛОВА

## ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ОТРЯДА PHYLLOCERATIDA

(Представлено академиком В.В. Меннером 10 III 1979)

Филлоцератиды представляют собой наиболее консервативную группу мезозойских аммонитов, характеризующихся на протяжении всего развития от триаса до мела стабильными признаками, что в первую очередь относится к типу морфогенеза лопастной линии. Это легко показать, используя для сравнения весь имеющийся материал.

В 1953 г. В.В. Друшиц (<sup>(1)</sup>, стр. 141) писал: "Филлоцератиды характеризуются объемлющей раковиной и очень сложной лопастной линией, изучить которые очень трудно. Поэтому вопросами индивидуального развития представителей этого семейства практически никто, кроме Смита, не занимался". За прошедшие 25 лет наши знания об этой ветви аммоноидей значительно пополнились, преимущественно за счет изучения юрских представителей.

Мною прослежен морфогенез лопастной линии *Euphylloceras velledae* Mich. (рис. 1) из верхнеаптских отложений Дагестана, который был изучен с просутуры до начала четвертого оборота. Первая лопастная линия двухлопастная с высоким брюшным седлом, вторая лопастная линия пятилопастная:  $VUU^1ID$ . Появление новых элементов приурочено к области шва. Осень рано, на 7-й лопастной линии, в вершине седла  $U^1/I$  закладывается новая лопасть и к середине второго оборота формула лопастной линии становится  $VUU^1U^2ID$ , а лопасть  $U^2$  перемещается на шов. Дальнейшие преобразования связаны с делением лопасти  $U^2$ , некоторым опусканием линии у шва и образованием в результате этого сутуральной лопасти. В начале четвертого оборота сутуральная лопасть образована системой из 9–10 постепенно увеличивающихся от шва элементов, которые по мере укрупнения становятся трехраздельными.

Расщеченность седел является ложной. Четко подтверждается наблюдение Н.В. Безносова (<sup>(2)</sup>), что истинного разделения седел не происходит. Наблюдающаяся конечная двураздельность седел возникает в результате смещения вверх вторичных боковых зубцов.

Спинная лопасть в начале третьего оборота становится двураздельной, сохраняя гладкие параллельные боковые стороны. Усложнение лопастной линии начинается с середины второго оборота, затрагивая внутреннюю сторону в начале третьего оборота. Последняя изобразженная линия относится к началу четвертого оборота (рис. 1): пупковая и первая пупковая лопасти трехраздельные, седла на внутренней стороне оборота остаются цельными, вторичное седло брюшной лопасти прерывается у сифона.

Н.В. Безносов (<sup>(2)</sup>) при рассмотрении юрских филлоцератид дал серию морфогенезов лопастной линии *Calliphylloceras disputabile* Zitt. — *Tatrophylloceras xeinoulcatum* Besn. — *Ptychophylloceras hommairei* Orb. — *Partschiceras aff. subobtusum* Kud., *P. abichi* Uhl. — *Holcophylloceras zignodianum* Orb. — *Pseudophylloceras kuderhatschi* Hauer. К сожалению, автор не показал полностью просутуру и примасутуру. В остальном приведенные им рисунки в основном соответствуют тому, что пока-

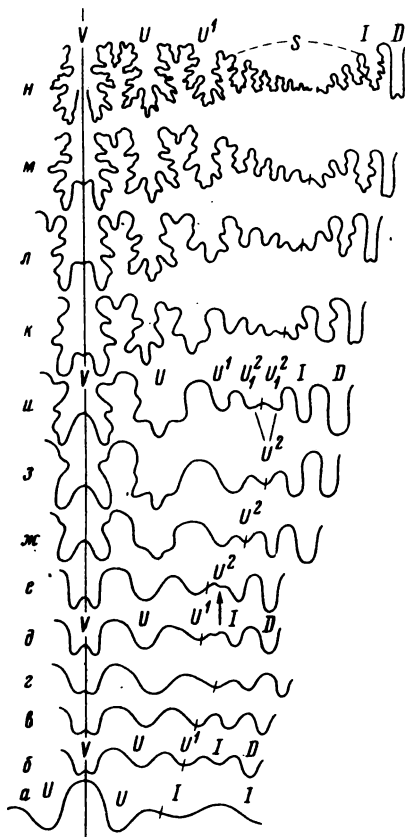


Рис. 1. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Euphylloceras velledae* Mich. Экз. № 7/2656: а – ж – 1-я, 3-я, 4-я, 6-я, 7-я, 9-я, 16-я линии (58 х); з – 18-я линия, 1,7 оборота (58 х); и – 22-я линия, 2 оборота (53 х); к – 27-я линия, 2,2 оборота (53 х); л – 30-я линия, 2,5 оборота (27 х); м – 36-я линия, 3 оборота (19 х); н – 3,2 оборота (11 х). Дагестан, сел. Акуша; поздний апт

зано на рис. 1 для *Euphylloceras velledae* Mich. Это распространяется на: 1) разрыв вторичного седла брюшной лопасти, 2) трехраздельность лопастей на наружной стороне, 3) ложную двураздельность седел, 4) литигидное строение спинной лопасти и 5) наличие одноконечных округлых (цератитовых) седел на внутренней стороне оборота. Только у вида *Holcophylloceras zignodianum* Orb. строение внутренних седел нарушается и второе седло, считая от спинной лопасти, является двураздельным (<sup>2</sup>). Однако появление новых элементов Н.В. Безносов связывает с делением седла  $U^1/I$  (<sup>2</sup>, стр. 15), тогда как внимательный просмотр рисунков, приведенных в его работе, не дает оснований для такого вывода, а морфогенез *Holcophylloceras zignodianum* Orb., скорее, свидетельствует о том, что наблюдается деление внутренней лопасти  $I$  (<sup>2</sup>, рис. 23, д–з).

Блестяще выполненная О. Шиндевольфом серия морфогенезов лопастной линии филлоцератид: *Sowerbyceras transiens* Pomp. – *S. tortisulcoides* Quenst. – *S. protortisulcatum* Pomp. – *S. sp. juv.* – *Ptychophylloceras semisulcatum* Orb. – *Tragophylloceras ibex* Quenst. – *T. wechsleri* Opp. – почти полностью согласуется с тем, что наблюдалось при рассмотрении *Euphylloceras velledae* Mich. Особое внимание О. Шиндевольф уделил образованию сутуральной лопасти. Как показано на рис. 30 и 33 его работы (<sup>12</sup>), сутуральная лопасть возникает в результате преобразования лопасти  $U^2$  ( $= U^3$  по Шиндевольфу), т.е. иначе, чем это трактовали Н.В. Безносов (<sup>2</sup>) и В.В. Друшиц (<sup>3</sup>). Подобную картину для *Sowerbyceras* (*Holcophylloceras*) *calypso* Orb. дал И. Видманн (<sup>4</sup>), ограничив, однако, сутуральную лопасть производными лопастями  $U^3$  ( $= U^4$  по Шиндевольфу).

Мнение о консервативности ствола *Phylloceratida* следует признать несомненным. В меловое время невозможно назвать промежуточные формы между филлоцератидами и собственно аммонитидами.

Признаки, характерные для юрских филлоцератид, с удивительным постоянством сохраняются у меловых форм, как было рассмотрено выше при описании морфогенеза *Euphylloceras velledae* Mich. Можно говорить о том, что строение спинной лопасти и целостность внутренних седел, а также ложная двураздельность наружных седел являются четкими и стабильными признаками, не присущими ни *Lytocera*-тида, ни *Ammonitida*. Делая такое заключение, необходимо оговорить два момента:

1. В работе Н.В. Безносова для вида *Holcophylloceras zignodianum* Orb. (<sup>2</sup>, рис. 23), как уже отмечалось, одно из внутренних седел является двураздельным.

2. Более существенными являются указания на отклонения в строении спинной лопасти. Следует отметить три случая, нашедших отражение в литературе. Первый и наиболее резко отличающийся вариант в строении спинной лопасти мы находим в работе Дж. Смита (<sup>6</sup>). Морфогенез изученного им *Hypophylloceras opoense* Stant. из аптских отложений Калифорнии неоднократно воспроизводился в последующих работах, поражая строением спинной лопасти. В резком несоответствии со всем сказанным выше, спинная лопасть этого вида становится *р а с с е ч е н н о й*. Внимание на это несовпадение было обращено достаточно давно Г. Зальфельдом (<sup>7</sup>, <sup>8</sup>), когда он предложил для своеобразной спинной лопасти филоцератид употреблять термин "литуидная" и отметил наличие переходных форм, имея в виду данные Дж. Смита.

И. Видманн (<sup>9</sup>) доказал, что в наблюдения Дж. Смита вкралась ошибка. Это было основано на: 1) пересмотре оригинального материала для *Hypophylloceras opoense* Stant., 2) анализе морфогенеза лопастной линии *Hypophylloceras japonicum* Mat. и 3) пересмотре вида *Euphylloceras ponticuli* (Rouss).

*Hypophylloceras japonicum* Mat. (<sup>10</sup>), рис. 10) имеет филоцератидную двураздельную спинную лопасть с гладкими почти параллельными сторонами (отметим кстати, что у него хорошо выдерживается и другой из названных мною признаков — целостность всех внутренних седел). Можно добавить также, что просмотр мною нескольких экземпляров *Hypophylloceras ramosum* Meek. из поздне меловых отложения Сахалина подтвердил литуидное строение спинной лопасти.

Морфогенез *Euphylloceras ponticuli* (Rouss) был изучен В.В. Друшцем (<sup>1</sup>, <sup>3</sup>)\*. На боковых сторонах спинной лопасти показано по одному зубцу, нарушающему линейность боковых сторон. И. Видманн пришел к заключению (<sup>11</sup>), что это может быть объяснено локальными утолщениями спинной лопасти в тех случаях, когда соседние перегородки частично заходят друг в друга. Такое захождение друг в друга спинных лопастей действительно имеет место, что нашло отражение на рис. 48, 54, 56, 59 работы В.В. Друшца (<sup>3</sup>). Я склонна принять трактовку И. Видманна, ибо у приведенного на рис. 1 *Euphylloceras velledae* Mich. нет никаких признаков появления боковых зубцов.

Таким образом, в настоящее время нет достаточных оснований для того, чтобы применительно к меловым аммонитам говорить об отклонениях в строении спинной лопасти. Следует, однако, указать, что у раннеюрских *Tragophylloceras wechsleri* Opp. и *T. ibex* Quenst. спинная лопасть, видимо, осложнена боковыми зубцами (<sup>12</sup>), рис. 38 и 37). Возвращаясь в заключительном выпуске своей работы к рассмотрению этого случая, О. Шиндевольф пишет: "Только у лейасового рода *Tragophylloceras* можно обнаружить признаки начинающегося расщепления, которые, однако, с полной очевидностью ограничиваются этой группой форм и не претерпевают дальнейшего развития" (<sup>5</sup>), стр. 744).

Итак, заканчивая рассмотрение типа морфогенеза лопастной линии *Phylloceratida* необходимо сказать следующее: 1) просутора, видимо, двухлопастная, примасутора — пятилопастная; 2) наиболее стабильные признаки — литуидное строение спинной лопасти и целостность внутренних седел — фиксируются на внутренней стороне лопастной линии; 3) ложная двураздельность седел свидетельствует о несомненной связи с цератитами; 4) появление новых элементов приурочено к припупковой части раковины и связано с преобразованием лопасти  $U^2$ , заложившейся в вершине седла  $U^1/I$ .

Формула лопастной линии:  $VUU^1ID \rightarrow VUU^1U^2ID \rightarrow VUU^1S(U^2)ID$ .

Не до конца решенными остались вопросы: 1) может ли наблюдаться (хотя бы в исключительных случаях) деление внутренней лопасти; 2) может ли сутураль-

\* О. Шиндевольф и И. Видманн не признают установленного В.В. Друшцем рода *Euphylloceras*, считая его младшим синонимом *Hypophylloceras*.

ная лопасть возникать в результате преобразования лопасти  $U^3$ , а не  $U^2$ , как полагает И. Видманн; 3) случайность или исключительность — наличие двураздельности седел на внутренней стороне лопастной линии.

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

Поступило  
14 III 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В.В. Друшиц, Вестн. Московск. ун-та, сер. физ-матем. и естеств. наук, № 9 (1953).  
<sup>2</sup> Н.В. Безносков, Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма, М., 1958. <sup>3</sup> В.В. Друшиц, Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа, М., 1956. <sup>4</sup> J. Wiedmann, Bol. Geol. Bucaramanga, № 24 (1968). <sup>5</sup> O. Schindewolf, Abhandl. Acad. Wiss. und Liter. Mainz, № 3 (1968).  
<sup>6</sup> J.P. Smith, Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 3, Geol., v. 1, № 4 (1868). <sup>7</sup> H. Salfeld, Nachr. K. Gesellsch. Wissensch., Göttingen. Math.-phys. Klasse, H. 3 (1919). <sup>8</sup> H. Salfeld, Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonoideen, 1924. <sup>9</sup> J. Wiedmann, Palaeontographica, v. 113, Abt. A (1964). <sup>10</sup> T. Matsumoto, Japan. J. Geol. and Geogr., v. 23 (1953). <sup>11</sup> J. Wiedmann, Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh., v. 125 (1966). <sup>12</sup> O. Schindewolf, Abhandl. Acad. Wiss. und Liter. Mainz. Kl. v. 10 (1960).