



Геологический факультет

На правах рукописи

МИХАЙЛОВА Ирина Александровна

СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

04.00.09 – палеонтология и стратиграфия

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА · 1980

Работа выполнена на кафедре палеонтологии Московского  
государственного университета им. М.В.Ломоносова

**Официальные оппоненты:**

Доктор биологических наук Б.И.Богословский

Доктор геолого-минералогических наук А.А.Савельев

Доктор геолого-минералогических наук Н.Г.Химшиашвили

**Ведущее предприятие - Всесоюзный научно-исследовательский  
геологический институт**

Защита состоится 10 октября 1980 года в 15 час.-30 мин.  
на заседании специализированного совета Д.053.05.28  
по палеонтологии и стратиграфии при Московском  
государственном университете по адресу: Москва, II7234,  
Ленинские горы, МГУ, геологический факультет, ауд.829.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
геологического факультета МГУ на 6 этаже.

Автореферат разослан

1980 года.

Ученый секретарь Совета  
доктор геолого-минералогических наук  
Н.И.Маслакова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Меловые аммоноидей представляют несомненный интерес как с позиций построения филогенетической системы высших таксонов, так и с позиций уточнения и детализации зональной стратиграфической шкалы. Система и филогения отрядов и надсемейств меловых аммоноидей до сих пор разработана недостаточно. Так, в "Основах палеонтологии" (1962) отображены только взаимоотношения таксонов подотрядного ранга: *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*, ныне понимаемых в качестве отрядов. Изложенная в новейших справочниках система базировалась преимущественно на внешних морфологических признаках раковины, что обусловило значительные расхождения во взглядах на систематическое положение ряда групп; в том числе оставалось неясным положение в системе аммонитов с гетероморфной раковиной. Актуальность проблемы определяется тем, что для обоснования филогенетической системы при изучении всех высших таксонов меловых аммоноидей был применен онтогенетический метод.

Цель работы. Целью работы является решение научной проблемы – разработка системы и филогении высших таксонов меловых аммоноидей. Впервые в нашей стране для этого отрезка времени решение данной проблемы основано на последовательном применении и использовании онтогенетического метода. Названная проблема включает рассмотрение некоторых закономерностей эволюционного процесса на примере меловых аммонитов, в том числе соотношение онтогенеза и филогенеза.

Для этого были поставлены следующие задачи.

1. Изучение онтогенеза меловых представителей различных родов, семейств, надсемейств всех трех отрядов *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*. 2. Выяснение типов просутур и примасутур аммоноидей. 3. Установление типов эволюционных изменений лопастной линии меловых аммоноидей. 4. Разработка на этой основе филогенетической схемы высших таксонов меловых аммоноидей. 5. Обоснование систематического положения гетероморфных аммоноидей.

Помимо этого были поставлены задачи установить время появления и становления скульптуры, проследить, как изменяется в ходе онтогенеза форма раковины, определить коррелятивные связи между усложнением лопастной линии, изменением формы раковины и скульптуры. Большое внимание уделено рассмотрению этапности развития аммоноидей в аптский век с целью детализации зональной стратиграфии и обоснования зонального и подъярусного деления аптского яруса.

Фактический материал. Настоящая работа представляет результат  
1-1239

тридцатилетних исследований автора. На первом этапе (с 1950 по 1958г) основное внимание уделялось изучению конкретных разрезов нижнемеловых отложений в пределах Дагестана и Центрального Предкавказья, определению систематического состава комплексов аммонитов, выяснению их географического и стратиграфического распространения, разработке и уточнению биостратиграфической шкалы нижнего мела на примере Северного Кавказа, а также ревизии и пересмотру систематики парагоплитид и деезитид на основе использования онтогенетического метода. Онтогенетический метод в применении к мезозойским аммоноидям начал интенсивно разрабатываться на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ с начала 50-х годов под руководством и при непосредственном участии проф. В.В.Друшлица.

На втором этапе работы основное внимание было удалено изучению собственно аммоноидей. Около 200 онтогенезов для всех крупных таксонов раннего и частично позднего мела были изучены лично автором. Применение онтогенетического метода ко всем рассматриваемым таксонам – определяет второй этап работы. Геологические интересы автора концентрируются на альт-альбских отложениях юга СССР и принципах зонального деления.

Объем изученной коллекции насчитывает свыше 14000 экземпляров, в основном собранных лично автором (12.000). Дополнительный материал был получен от А.А.Аatabекяна, А.С.Алексеева, Л.В.Алексеевой, Н.В.Безносова, Т.Н.Богдановой, В.Н.Верещагина, Н.Гордеева, Л.А.Догужаевой, Т.Д.Зоновой, В.Д.Ильина, Г.К.Кабанова, Н.П.Лупкова, Д.П.Найдина, В.М.Нероденко, М.А.Пергамента, В.Н.Полякова, В.Б.Сапожникова, М.И.Соколова, Г.П.Тереховой.

Автор ознакомился с коллекциями Всесоюзного Геологического музея им. Ф.Н.Чернышева, геологического музея Горного института, музея кафедры исторической геологии Ленинградского Государственного университета им. А.А.Эданова, геологического музея Тбилисского Государственного университета, музея Природоведения г. Львова и др. Кроме того полностью или частично просмотрены личные коллекции широкого круга лиц, занимающихся вопросами биостратиграфии нижнего мела юга СССР.

Научная новизна и практическая ценность работы. Работа является первой в нашей стране обобщающей сводкой по системе и филогении меловых аммоноидей, основанной на всестороннем использовании онтогенетического метода.

Особое внимание удалено ранним стадиям онтогенеза: проанализи-

рованы типы просутур и примасутур меловых аммоноидей, установлен своеобразный тип неустойчивой пятилопастной примасутуры; детальным образом изучено строение эмбриональных раковин гетероморфных аммонитов и доказано, что из яйцевых оболочек и гетероморфных и мономорфных аммоноидей выходила аммонителла, имеющая протоконк и живую камеру. Опираясь на строение просутуры и примасутуры, а также способ и время появления новых элементов выделены типы эволюционных изменений лопастной линии. Подтверждена возможность обратного перехода от гетероморфных аммонитов к мономорфным, что доказано как прослеживанием конкретных филогенетических ветвей во времени (палеонтологический метод), так и установлением своеобразной пятилопастной примасутуры с редукцией первой пупковой лопасти, свойственной гетероморфным аммонитам и их мономорфным потомкам (онтогенетический метод).

В связи с завершением для территории СССР геологической съемки 200 000 масштаба и переходом к более детальной съемке 50 000 масштаба чрезвычайно важным является детализация ярусной и зональной шкалы. Поэтому практическая ценность работы определяется в первую очередь обоснованием зональной шкалы аптского яруса этапностью развития аммонитов. Этапность понимается как отражение конкретных филогенетических связей основных групп, распространенных в это время. Подобный подход является гарантией стабильности предлагаемой шкалы. Принятое в январе 1979г. на меловой комиссии МСК зональное деление аптского яруса полностью соответствует предлагаемой зональной схеме.

Апробация работы. Основные положения работы докладывались и обсуждались на различного рода симпозиумах, конференциях, заседаниях и совещаниях, полностью содержание работы было доложено в мае 1979г. на Всесоюзном аммонитовом коллоквиуме.

Автор искренне благодарен всем сотрудникам кафедры палеонтологии МГУ; лицам, от которых был получен коллекционный материал; и всем товарищам, с которыми на протяжении многих лет приходилось работать в экспедициях, проводить совместные научные исследования, анализировать полученные результаты, горячо обсуждая при этом многочисленные спорные вопросы. Автор особенно признателен В.В.Меннеру и В.В.Друшлицу, полностью ознакомившимся с текстом диссертации и сделавшим ценные замечания, которые способствовали улучшению работы в целом.

Публикации. По теме диссертации опубликовано около 60 статей и одна монография.

Объем работы. Диссертация состоит из стр. машинописного текста, 80 рисунков и списка литературы из наименований. Диссертация распадается на VII глав, помимо введения и заключения.

Приложение состоит из атласа онтогенезов (353 рисунка) III видов, относящихся к 70 родам. Всего охарактеризовано 14 надсемейств трех отрядов аммоидей раннего и частично позднего мела.

### Содержание работы

## ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И ТЕРМИНОЛОГИЯ

### а. Материал

Изученная коллекция насчитывает свыше 14000 экземпляров, преимущественно собранных лично автором. Большую часть коллекции составляют аммониты из алтских и альбских отложений Дагестана и Центрального Предкавказья, происходящие из 30 послойно описанных разрезов. Меньшая часть коллекции; в основном представляющая сравнительный материал, либо собрана лично автором, либо получена от других исследователей (раннемеловые аммониты Закаспия, Поволжья, Крыма, Карпат, Северо-Востока СССР и позднемеловые аммониты Средней Азии, Сахалина и Камчатки).

В.А.Коротков полностью передал коллекцию, послойно собиравшуюся на протяжении ряда лет на Туаркыре и Большом Балхане. Материалы по Мангышлаку были пополнены образцами А.С.Алексеева, Л.В.Алексеевой, В.Н.Полякова, А.А.Савельева, Н.Гордеева. Благожелательное отношение к работе М.И.Соколова и Н.П.Луппова определило возможность получения почти любого сравнительного материала из богатейших коллекций. Некоторые позднемеловые аммоидей Закаспия любезно переданы В.Д.Ильиным и Ф.Х.Хакимовым. Интереснейшие гетероморфные аммониты изучены совместно с А.А.Атабекяном (*Turrilitaceae*), Т.Н.Богдановой и М.В.Какабадзе (*Ancyclocerataceae*). Дополнительный материал по кавказским гетероморфам получен от Л.А.Догужаевой. Для Северо-Востока СССР, помимо собственных сборов, были использованы коллекции В.Н.Верещагина, Д.П.Найдина, М.А.Пергамента, Т.Д.Зоновой, Г.П.Тереховой. Сравнительный материал из Поволжья передан Г.К.Кабановым. Для зонального расчленения алтских отложений Крыма использована коллекция В.М.Нероденко.

### б. Методика

В связи с необходимостью точной фиксации всех изображенных лопастных линий (привязка к оборотам) методика изучения существенно дополнена и детализирована. Процесс от отбора образцов до получения

фотографий с изображением лопастных линий, начальных камер и поперечных сечений занимает длительное время и распадается на несколько последовательных стадий.

1. Подбор материала. Отбирались экземпляры хорошей сохранности и фотографировались, либо при массовом материале из двух идентичных экземпляров один сохранялся в качестве двойника. Далее внутренние обороты препарировались (без применения кислоты) до начальной камеры. В этом случае сразу можно определить число оборотов раковины и каждого последовательно отделяемого фрагмента.

2. Разворачивание образца. На листе бумаги справа делался схематический рисунок, отражающий действительное число оборотов у изображенного экземпляра, а слева записывался столбец цифр I, 2, 3 и т.д., соответствующих отделяемым фрагментам. Далее проводились измерения, подсчитывалось число оборотов и описывались скульптурные особенности. После этого отделялся первый фрагмент и складывался отдельно на листок бумаги с номером I, на котором указано число оборотов. На подготовленном рисунке карандашом отмечалась соответствующая часть оборота. Далее вновь определялось число оборотов, заносились данные в графу 2, отделялся второй фрагмент, помещался на следующий листок и показывался на рисунке. Полное измерение и характеристика скульптуры проводилась через несколько фрагментов, примерно соответствующих каждому последующему обороту.

После снятия двух-трех верхних оборотов, раковина помещалась в камеру Франке и дальнейшее разворачивание проводилось под бинокуляром. Получаемые фрагменты помещались индивидуально в камеры Франке, на которых подписывался номер фрагмента и число оборотов. Когда оставалась раковина примерно в 2 оборота, то измерения проводились с помощью измерительной линейки в окуляре.

Отделение крупных фрагментов ведется с помощью молотка, зубила и различных зубоврачебных щипцов. Мелкие фрагменты, пока их возможно держать в руках, нередко удаляются слабым нажатием щипцов, иглы или ногтя. Один - два внутренних оборота разделяются с помощью иголочек. В результате имеется 20-25 фрагментов, для каждого из которых указана ограничивающая его перегородка и привязка к обороту. Мелкие фрагменты хранятся в коробках для микрофауны (лотки с камерами Франке), крупные складываются в коробки с крышками.

Как правило процесс разворачивания оказывается более сложен. Далеко не всегда удается отпрепарировать все обороты спирали, при большой плотности образец раскалывается на 2 или 3 части. В этих

случаях схематическое зарисовывание полученных секторов должно быть весьма тщательным. Описанный процесс разворачивания позволяет установить точную привязку фрагментов к оборотам.

3. Зарисовывание. Подготовленный материал просматривался и последовательно зарисовывался с помощью рисовального аппарата РА-1 обязательно по направлению от протоконха к жилой камере, то есть от простого к сложному, а не наоборот. Все приводимые в работе рисунки начальных камер, поперечных сечений и лопастных линий выполнены лично автором.

Протоконх обычно зарисовывался в трех положениях. Рисунок по-перечного сечения сопровождается показом положения лопастей. Лопастная линия дается полностью. Так как линия располагается на изогнутой поверхности, то образец необходимо поворачивать. Чтобы достичь совмещения можно ставить точечные рефера (Руженцев, 1964), либо рисовать с перекрытием отдельные совмещающиеся участки, а затем компоновать линии на светостоле.

4. Оформление и выбор масштаба. Так как сечение оборота и соответственно размах лопастной линии, то есть кратчайшее расстояние от брюшной до спинной лопасти, многократно возрастает в процессе роста раковины, то приходится уменьшать увеличение. Все или некоторые линии или сечения при необходимости перечерчивались, переснимались на пленку и рисовались с помощью фотоувеличителя в заданном размере, не выходя за пределы соседних линий. Полученная новая серия рисунков компоновалась вновь и на окончательный рисунок переносились все объяснения и пересчитывались увеличения.

#### в. Терминология лопастной линии.

В настоящее время нельзя говорить о единстве терминологии. Построение формул лопастных линий, основанных на различных символах, существенно затрудняет однозначное понимание. На сегодняшний день имеются две хорошо разработанные терминологии или две системы символов: терминология О.Шиндевольфа и терминология В.Е.Руженцева. О.Шиндевольф за основу своей терминологии взял трехлопастную примасутуру древнейших аммоноидей, а В.Е.Руженцев вторую линию наименее примитивных аммоноидей, унаследованную от бактритоидей и имеющую только две лопасти.

Первые попытки построения формул лопастных линий, принадлежащие Ф.Нётлингу, К.Динеру, Р.Ведекинду и Г.Шмидту, заложили основу для разработки системы символов. О.Шиндевольф исходил в своих построениях из трехлопастной линии девонских аммоноидей, для которых он

ввел термин протолопасти. Однако, избранная им линия, строго говоря не является простейшей для подкласса аммоидей, так как отражает результат некоторых преобразований и поэтому не может быть взята за основу. Остальные лопасти, возникшие в ходе морфогенеза, либо присутствующие в примасутуре более поздних аммоидей, были названы металопастями. Для протолопастей О.Шинцевольф сохранил символы: Е - наружная, I - внутренняя, L - боковая. Для металопастей он использовал символы: A - аддентивные лопасти, возникающие при делении седла E/L (наружного седла), U - умбрикальные лопасти, возникающие при делении седла L/I (внутреннего седла).

В.Е.Руженцев предложил шесть символов (V, O, D, U, I, L) с учетом филогенетического всего подкласса аммоидей и происхождения их от бактритоидей, от которых унаследованы вентральная (V) и омнилатеральная (O) лопасти. С изменением формы раковины и переходом к полностью свернутым раковинам связано появление шва и преобразование омнилатеральной лопасти. Приняв филогенетическую схему аммоидей, разработанную и детально обоснованную В.Е.Руженцевым, естественным является принятие и его терминологии.

## ГЛАВА II. СТРОЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ РАКОВИНЫ

Раковина аммоидей состоит из 3 частей: начальная камера (или протоконх), гидростатические камеры (или фрагмокон) и жилая камера. Первая камера резко отличается от всех остальных своей формой. Основные типы протоконхов 100 лет тому назад были рассмотрены В.Бранко. Однако, со временем было упущено, что В.Бранко выделил не 3, а 4 типа: *asellati ammonitiformes*, *asellati spiruliformes*, *latissellati* и *angustisellati*. К *asellati ammonitiformes* были отнесены протоконхи свернутых, а к *asellati spiruliformes* протоконхи древнейших, несвернутых аммоидей.

При переходе от бактритоидей к аммоидеям одновременно с изменением формы раковины происходит изменение формы протоконха. Яйцевидный, каплевидный или шаровидный протоконх бактритов имеет длину 0,7-1,6мм и ширину 0,4-1,0мм. Подобные протоконхи были изучены Б.И.Богословским (1969) и Эрбеном (Erben, 1964-1966) у девонских аммоидей *Anetoceras* и *Erbenoceras*. Замыкание пупочного зияния вызывает формирование принципиально иного типа протоконха. Переход от протоконха радиально симметричного яйцевидного, имеющего прямую ось, через двустороннесимметричный со слабо изогнутой осью к субсферическому с отчетливо изогнутой осью сопровождается изменением контура первой перегородки (просепты) от круглой к овальной,

далее полукруглой с разграничением брюшной и спинной стороны. Дальнейший переход к латиселлятным и далее ангустиселлятным начальными камерам обуславливается появлением складчатости просепты.

Размеры протоконхов колеблются весьма значительно. Максимальные значения Б.И.Богословский проводит для девонского *Agoniatites*, диаметр которого почти достигает 2мм, а ширина превышает 1,5мм. Средние размеры субсферических камер девонских аммоидей составляют примерно 1,0–1,2мм по обоим измерениям. В дальнейшем размеры начальных камер уменьшаются и по мнению В.Е.Руженцева и В.Н.Шиманского (1954) у мезозойских аммоидей становятся немного меньше, чем у пермских.

Изучение начальных камер меловых и некоторых юрских аммоидей показало, что они характеризуются очень существенным диапазоном в вариировании как формы, так и размеров. Диаметр начальной камеры колеблется от 0,22 до 0,80мм, а ширина от 0,33 до 1,00мм. Протоконхи наиболее крупных размеров обнаружены у представителей надсемейства *Hoplitaceae* и *Tetragonitaceae*. Форма протоконхов изменяется от шаровидной до веретеновидной с преобладанием валико-видной.

На некоторых образцах наблюдался просифон, имеющий различное строение и не обязательно располагающийся в плоскости симметрии. Весьма часто на просепте видно не круглое, а овальное сечение цекума, что вызвано резким оральным сужением протоконха.

Строение эмбриональной раковины аммоидей и непосредственно связанный с этим вопрос о раннем развитии аммонитов с различных позиций рассматривался в последние годы многими авторами (Руженцев и Шиманский, 1954; Богословский, 1969; Иванов, 1971; Друшциц, 1956; Друшциц, Хиами, 1970; Друшциц, Догужаева, Михайлова, 1973; Захаров, 1972; Михайлова, 1976; Arkell, 1957; Birkelund and Hansen, 1974; Erben, 1964; Kulicki, 1974, 1975 и др.). Новейшие исследования древнейших аммоидей, применение электронно-микроскопического метода изучения и новые данные по ранним стадиям строения гетероморфных аммоидей значительно расширили наши представления о строении и формировании эмбриональной раковины аммоидей.

Образование эмбриональной раковины происходило в яйцевых оболочках, начинаясь с формирования протоконха и строительства примерно 3/4 первого оборота. Процесс постройки первого оборота происходил медленно и постепенно и до выхода из яйцевых оболочек завершалось образование просепты (а в ряде случаев и примасепты), цекума,

просифона; шла закладка внутренних органов и формирование головного комплекса.

Безусловным подтверждением того, что в яйцевых оболочках завершалось формирование не только протоконха, но и жилой камеры служит то, что у всех гетероморфных аммонитов протоконх окружен первым планоспиральным оборотом. Значит развитие мономорфных и гетероморфных аммонитов в эмбриогенезе аммоноидей протекало однотипно. Этот факт не оставляет возможности для принятия мнения Г.Эрбена и его коллег о том, что в яйцевых оболочках аммонитов формировался только протоконх.

Эмбриональный период заканчивался до постройки первичного валика. Аммонителла, покинув яйцевую капсулу, переходила к планктонному образу жизни. В течение начавшейся детской стадии посэмбриональному периода устьевой край мантии формировал перламутровые слои первичного валика. Эта стадия оканчивалась первичным пережимом, фиксирующим устьевой край аммонителлы. У юрских и меловых аммонитов первичный пережим располагается под углом 270–340° к просепте. Юношеская стадия начиналась строительством новой части фрагмокона, стенка которого вначале построена из наружного призматического и перламутрового слоев. Позднее, реже одновременно, появляется третий слой – внутренний призматический. Сразу после первичного валика на раковине могут появляться различные элементы скульптуры и линии нарастания.

От задней части аммонитов протягивался сифон, который начинается в протоконхе небольшим шарообразным цекумом. Цекум как правило тесно прилегает к вентральной стенке протоконха и после резкого сужения, связанного с наличием узкого отверстия в просепте, переходит в собственно сифон. Цекум прикрепляется к стенке протоконха особой органической лентой, получившей название просифон. Он может быть коротким – при длине, равной диаметру цекума, средним – при длине от одного до двух диаметров цекума и длинным; в последнем случае длина его в два раза превышает диаметр цекума.

Раковина аммонителлы имеет следующие характерные черты: а) поверхность протоконха и первого оборота до первичного пережима гладкая, без каких-либо следов скульптуры; б) граница эмбриональной раковины проводится у аммонитов по первичному пережиму, после которого изменяется характер поверхности раковины и форма оборотов; в) просепта, как и все последующие септы, секретировалась задней частью эпителия мантии; г) просуптура, отражающая гофрировку перифе-

рического края просепты, отличается от всех последующих лопастных линий наличием вентрального и дорсального седел, возникновение которых обусловлено наличием пекума; д) первичный валик формировался после выхода моллюска из яйцевой оболочки в первую (детскую) стадию постэмбрионального развития; он формировался за счет перламутрового слоя во время адаптации аммонителлы к новой среде обитания и связанной с этим приостановки в наращивании раковины.

### ГЛАВА III. ПРОСУТУРЫ И ПРИМАСУТУРЫ АММОНОИДЕЙ

Термины просутура и примасутура были предложены О.Шиндевольфом в 1928г. для первой и второй лопастной линии аммоноидей. Первой настоящей аммонитовой линией он, вслед за Ведекиндом, считал примасутуру, основываясь на отсутствии в просутуре брюшной и спинной лопастей, а также на не совпадении во времени изменения просутуры и примасутуры. Достаточные основания для подобного вывода отсутствуют. Отличие формы просутуры и примасутуры не является доказательством различного способа их возникновения. И просепта и примасепта, как и все последующие перегородки, выделяются задней частью эпителия мантии. Просепта, а в ряде случаев и примасепта имеет призматическую микроструктуру, что свидетельствует об общности их формирования.

Просутура аммоноидей может быть трех основных типов: асептальная (бесседельная), латисептальная (широкоседельная) и ангустисептальная (узкоседельная). В каждом из названных типов имеется две разновидности, отличающиеся по числу лопастей. Для юрских и меловых аммоноидей характерна ангустисептальная просутура с двумя или тремя лопастями. Строение первой и второй лопастных линий рассматривалось О.Шиндевольфом (1928, 1929, 1961, 1968), В.В.Друшцем (1956) и В.Е.Руженцевым (1962). Палеозойским отрядам *Agoniatitida*, *Goniatitida* и *Clymeniida* присуща примасутура, состоящая из 3 лопастей - VUD, у отряда *Ceratitida* в примасутуре появляется четвертая лопасть - VUID, а у *Phylloceratida* возникает пятая лопасть - VUU<sup>I</sup>ID. В настоящее время установлено, что если юрские аммоноидей имели примасутуру одного типа, то у меловых аммоноидей встречаются примасутуры четырех типов. Унаследованный от юрских аммонитов пятилопастной тип следует считать основным, а остальные три - его производными.

I. Пятилопастная примасутура ( VUU<sup>I</sup>ID ). Примасутура такого типа формируется на основе двух - или трехлопастной просутуры. При переходе от трехлопастной просутуры к пятилопастной примасу-

туре наблюдается унаследованность пучковой, первой пучковой и внутренней лопастей. При формировании пятилопастной примасутуры на основе двухлопастной просутуры на шве дополнительно появляется первая пучковая лопасть. Однако, и в этом случае в примасутуре сохраняются пучковая и внутренняя лопасти просутуры. Помимо этого в примасутуре возникает брюшная и спинная лопасть.

Пятилопастная примасутура наблюдается у всех трех отрядов меловых аммоидей. У отряда *Phylloceratida* иные типы примасутур не встречаются. У отряда *Lytoceratida* пятилопастная примасутура характеризует надсемейства *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae*, а у отряда *Ammonitida* - надсемейства *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae*, *Perisphinctaceae*, *Haplocerataceae* и *Acanthocerataceae*.

2. Неустойчивая пятилопастная примасутура с последующей редукцией первой пучковой лопасти -  $U^1$  и формированием новых элементов на основе лопастной линии, состоящей из четырех лопастей (подобно цератитам). Этот своеобразный тип примасутуры сочетается с двухлопастной просутурой.

Такая примасутура установлена у надсемейств *Parahoplitaceae*, *Deshayesitaceae*, *Douvilleicerataceae* и *Ancylocerataceae* (отряд *Ammonitida*). Такая примасутура характерна и для надсемейства *Scaphitaceae*, отнесенного к отряду *Lytoceratida*. До недавнего времени для этих групп указывалась четырехлопастная примасутура. Если исходить только из числа лопастей примасутуры, то выделение данного типа является спорным. Однако своеобразие преобразований и формирование примасутуры на основе двухлопастной просутуры представляется вполне достаточным для установления особого типа.

3. Четырехлопастная примасутура у меловых аммоидей подтверждена только для надсемейства *Turrilitaceae* на примере *Hypoturritites gravesianus* Orb. Такая же примасутура описана Дж.П.Смитом для *Baculites chicoensis* Trask. и И.Видманном для *Namillites munieri* Nickles. Этот тип примасутуры появляется позднее во времени, чем два предыдущих.

4. Шестилопастная примасутура ( $VUU^1U^2ID$ ). Примасутура такого типа была установлена О.Шиндевольфом для некоторых позднемеловых тетрагонитов, на основе чего он предложил выделять самостоятельный подотряд *Tetragonitina*. У раннемеловых представителей надсемейства *Tetragonitaceae* примасутура пятилопастная, шестая лопасть возникает приблизительно на I2-I5 лопастной линии. Изучение позд-

немеловых Tetragonitaceae: *Epigonceras*, *Saghalinites*, *Gaudryceras* и *Anagaudryceras* подтвердило шестилопастную примасутуру, которой предшествует трехлопастная просутура. Весьма любопытно исчезновение второй пучковой лопасти, обычно приуроченное к резкому сокращению ширины поперечного сечения в конце первого оборота.

Итак, в меловой период наблюдается максимальное разнообразие типов просутур и примасутур. У большинства мономорфных аммоидей за двухлопастной или трехлопастной просутурой следовала пятилопастная примасутура. У многих позднемеловых тетрагонитид в результате ускорения развития наблюдается наиболее сложная из всех имеющихся примасутур – шестилопастная, представляющая новообразование собственно меловых аммонитов.

Возникновение двух других типов примасутур связано с появлением разнообразных гетероморфных аммоидей. Изменение, нередко непосредственно после первого оборота, отразилось на форме поперечного сечения. Переход от полуулунного поперечного сечения к округлому или овальному сопровождался коренной перестройкой конструкции перегородки: исчезли инволютные части оборота, что привело к редукции расположенной на шве лопасти. У представителей надсемейства *Ancylocerataceae* (отряд *Ammonitida*) пятая лопасть быстро редуцируется, сохраняясь только на ранней половине первого оборота. Во второй половине раннего мела существовали мономорфные *Parahoplitaceae*, *Deshayesitaceae* и *Douvilleicerataceae*, у которых установлена двухлопастная просутура и следующая за ней неустойчивая пятилопастная примасутура. Наличие такого строения первых сутур у мономорфных аммоидей является существенным фактом в пользу их происхождения от гетероморфных *Ancylocerataceae*. У другого крупного ствола гетероморфных аммоидей – *Turrilitaceae* (*Lytoceratina*) в результате акселерации и последующего выпадения ранних стадий формируется четырехлопастная примасутура. Изменения, видимо, затронули эмбриональную стадию развития, на которой у всех гетероморфных аммоидей формируется двухлопастная просутура.

Строение просутуры и примасутуры является признаком очень высокого таксономического ранга. Однако выделение таксонов отрядного и подотрядного ранга только на основании числа лопастей примасутуры не может быть проъедено: отряд *Flylloceratida* характеризуется пятилопастным основным типом примасутуры; в отряде *Lytoceratida* встречаются все описанные типы; в отряде *Ammonitida* известен пятилопастной основной и пятилопастной неустойчивый тип. Постоянное число лопастей примасутуры выдерживается в пределах надсемейства.

Исключение составляют *Tetragonitaceae*, у которых установлена пятилопастная и шестилопастная примасутура.

## ГЛАВА IV. ТИПЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Ранние исследования онтогенеза лопастной линии меловых аммоноидей носили спорадический характер и представляли собой отдельные разрозненные наблюдения, не позволявшие оценить возможности использования онтогенетического метода при изучении не только меловых, но и мезозойских аммонитов вообще (Branco, 1879-1880; Smith, 1898, 1899, 1900, 1901, 1914; Wedekind, 1910; С.Д.Архангельский, 1925; В.И.Бодылевский, 1925). Систематическое изучение лопастной линии в онтогенезе раковины меловых аммонитов более 20 лет назад начато в Тюбингене (ФРГ) О.Шиндевольфом и И.Видманном и на кафедре палеонтологии МГУ.

В СССР работы онтофилогенетического направления с каждым годом приобретают все больший размах. Триасовые аммониты изучаются А.А.Шевыревым (1968), Ю.Д.Захаровым (1967, 1968, 1971, 1974 и др.), М.Н.Вавиловым (1969а, б), М.Н.Вавиловым и А.С.Алексеевым (1979), Ю.Н.Поповым (1961), С.П.Ермаковой (1977) и др. Юрские аммониты исследуются Н.В.Безносовым (1958а, б; 1960), А.А.Дагис (1968, 1974а, б, 1976 и др.), В.П.Казаковой (1971), В.Г.Князевым (1971а, б), Т.А.Ломидзе (1976, 1977 и др.), С.В.Мелединой (1968, 1973, 1977), М.С.Месежниковым и А.С.Алексеевым (1974), Н.П.Михайловым (1962, 1964, 1966), В.П.Николаевой (1967) и др.

Меловые аммониты за прошедший сравнительно короткий срок рассматривались в работах Т.Н.Богдановой (1971), В.В.Друщица (1953а, б, 1955, 1956), В.Д.Ильина (1975), Г.Г.Мирзоева (1967а, б, 1969), А.А.Савельева (1973), С.З.Товбиной (1963, 1965, 1970), Ф.Х.Хакимова (1972), В.С.Кривошапкиной (1976, 1978), И.Г.Климовой (1978). За рубежом к этому времени приурочены исследования Р.Кейси (Casey, 1957), Д.Кларка (Clark, 1965), Матсумото и его коллег и учеников (Matsumoto, 1951, 1954, 1955; Matsumoto and Obata, 1955; Wright and Matsumoto, 1954; Hirano, 1976 и др.).

Проведенное автором изучение онтогенезов III видов 70 родов 14 надсемейств 3 отрядов раннего и частично позднего мела позволило установить следующие типы эволюционных изменений лопастной линии.

## I. Примасутура пятилопастная. Аммониты мономорфные.

I. Шестая лопасть представляет результат деления седла  $U^1/I$ .

$$VUU^1ID \text{ -- } VUU^1U^2ID$$

A. Спинная лопасть литуидная, седла ложнорассеченные.

Надсемейство *Phyllocerataceae*.

B. Спинная лопасть рассеченная, седла рассеченные. Надсемейство *Haplocerataceae*, надсемейство *Acanthocerataceae*.

2. Шестая лопасть представляет результат деления внутренней лопасти:  $VUU^1ID \text{ -- } VUU^1I_1I_1D$ , либо  $VUU^1I_2I_1D$ , либо  $VUU^1I_vI_dD$ , либо  $VUU^1I_1ID$ .

A. Пупковые лопасти двураздельные, рано разрывается вторичное седло брюшной лопасти. Имеются септальные крылья.

a. Спинная лопасть с длинными поперечными отростками, число лопастей невелико, внутренняя лопасть с возрастом сокращается в размерах. Надсемейство *Lytocerataceae*.

b. Спинная лопасть без длинных поперечных отростков, число лопастей различно, внутренняя лопасть (или  $I_1$  или  $I_d$ ) не претерпевает значительной редукции. Надсемейство *Tetragonitaceae* (частично).

B. Пупковые лопасти трехраздельные, разрыв вторичного седла не характерен. Септальные крылья отсутствуют. Обычно разрывается сутуральная лопасть. Надсемейство *Perisphinctaceae*, *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae*.

Частные варианты (*Placenticeratidae*): появляется боковая лопасть - L, делится пупковая лопасть и возникают  $U_2$  и  $U_1$ , образуется единственная в своем роде  $U^n$  (делится седло  $U/U^1$ ).

## II. Примасутура неустойчивая пятилопастная, характеризующаяся последующей редукцией первой пупковой лопасти. Аммониты мономорфные и гетероморфные.

### I. Аммониты гетероморфные.

A. Боковая лопасть двураздельная, обычно появляются новые элементы: восстанавливается первая пупковая лопасть и разделяется внутренняя лопасть. Надсемейство *Scaphitaceae*.

B. Боковая лопасть трехраздельная. Новые элементы не появляются. Перегородка гофрируется крестообразно; при этом нередко наблюдается значительное сокращение внутренней или спинной лопасти. Надсемейство *Ancylocerataceae*.

### 2. Аммониты мономорфные. Появляются новые элементы.

А.Новые элементы представляют результат деления седла.

а.Делится седло U/I, образуется лопасть  $U^I$ . Надсемейство Parahoplitaceae.

б.Делится седло I/D, образуется лопасть  $I^I$ . Надсемейство Deshayesitaceae.

Б.Новые элементы представляют результат деления пушковой и внутренней лопасти. Надсемейство Douvilleicerataceae.

III. Четырехлопастная примасутура. Аммониты гетероморфные.  
Надсемейство Turrilitaceae.

I.Линия симметричная. Спинная и внутренние лопасти имеют разнообразное строение.

А.Число элементов не возрастает, перегородка гофрируется крестообразно.

Б.Число элементов возрастает на последних стадиях и крестообразность гофрировки перегородки затушевывается.

$VUID -- VUII^I_D$

2.Линия асимметричная. У левозавитых раковин увеличена правая половина перегородки (и линии) и сокращена левая, у правозавитых наоборот. В гипертроированной половине лопастной линии может происходить увеличение числа элементов, например,  $VUID -- VUII^I_D$ .

IV. Шестилопастная примасутура. Обычно весьма неустойчива, часто происходит редукция шестой лопасти и дальнейшее развитие совпадает с типом I,2,A,б. Надсемейство Tetragonitaceae (частично).

## ГЛАВА У. СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Предлагаемая система высших таксонов меловых аммоноидей, то есть таксонов отрядного и надсемейственного ранга основана в первую очередь на строении просутуры, примасутуры и типах эволюционных изменений лопастной линии. За пределами работы осталась ревизия внешних признаков раковины, так как именно эти признаки сравнительно недавно нашли полное отражение в русских, американских и французских основах палеонтологии. Наиболее детально систематика меловых аммоноидей на родовом и семейственном уровне разработана в американских основах палеонтологии, поэтому при дальнейших построениях автор в первую очередь опирается именно на эту сводку.

Систематика меловых аммоноидей, начиная со второй половины прошлого века, рассматривалась очень многими исследователями. Более общий подход к этой проблеме, то-есть построение общей системы

меловых аммоидей в их соподчиненности между собой представляет результат работ Неймайра, Гайетта, Спета, Райта, Романа и большого коллектива исследователей, работавших над созданием новейших сводок по палеонтологии. В результате этих исследований были весьма тщательно оценены форма и скульптура раковины. Значительно меньшее внимание было обращено на лопастную линию, а изменение этого признака в онто- и филогенезе раковины меловых аммоидей практически не нашло отражения в русских, американских и французских основах палеонтологии. Это произошло из-за малочисленности работ онтофилогенетического направления, что несомненно являлось следствием недооценки возможностей онтогенетического метода.

Конечно, специфика лопастной линии мезозойских аммоидей по сравнению с их палеозойскими предшественниками создала определенные предпосылки для "замедленного" признания значимости этого признака. В лопастной линии палеозойских аммоидей различия выступают более резко, так как наблюдаемая у них картина не усложнена общей рассеченностью седел и лопастей. Именно на ранних стадиях определяется способ появления новых элементов и наиболее ярко выступают черты сходства и отличия рассматриваемых таксонов.

В трех названных сводках по палеонтологии все юрско-меловые аммониты были отнесены к одному отряду *Ammonitida* и подразделены на три подотряда: *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*, которые позднее некоторые авторы начали рассматривать в ранге отрядов. Однако, за одинаковыми названиями скрывалось разное понимание объема, систематического состава и путей развития; только отряд *Phylloceratida* не вызывал больших разногласий.

В французских основах палеонтологии к литоцератинам были отнесены все гетероморфные аммониты, достаточно искусственно объединенные в четыре надсемейства (*Spirocerataceae*, *Criocerataceae*, *Hamitaceae*, *Scaphitaceae*). Аркелл, Каммел и Райт подошли к филогении мезозойских аммоидей с позиций итеративной эволюции, в результате чего подотряд *Ammonitina* оказался сборным, состоящим из трех различных по происхождению стволов, возникших в разное время от филлоцератин и литоцератин. Полифилетической группой оказались в данной трактовке и литоцератины, к которым были отнесены все гетероморфные аммониты. В "Основах палеонтологии" филогения мезозойских аммоидей подробно не рассматривалась: *Lytoceratina* и *Ammonitina* рассматривались как производные *Phylloceratina*. Гетероморфные аммониты были включены в состав *Lytocer-*

ratina (*Turrilitaceae*) и *Ammonitina* (*Ancylocerataceae*).

В последние годы немецкие палеонтологи И. Видманн и О. Шинdevольф разработали существенно отличающуюся филогенетическую схему юрско-меловых аммоноидей и предложили иную систему высших таксонов. И. Видманн в 1962 г., наряду с подотрядами *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*, выделил новый подотряд *Hoplitina*, объединяющий юрское надсемейство *Psilocerataceae* и три меловых — *Desmocerataceae*, *Acanthocerataceae* и *Hoplitaceae*. Спустя несколько лет он предложил иной вариант системы, выделив новый подотряд *Ancyloceratina*, имеющий четырехлопастную примасутуру. Лиtocератины оказались ограничены мономорфными *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae*. О. Шинdevольф, завершая рассмотрение истории происхождения юрско-меловых аммоноидей, объединил филлокератид в один отряд с цератитами, а всех юрских и меловых аммонитов отнес к отряду *Lytoceratida*, разделив последний на основании числа лопастей примасутуры на четыре подотряда: *Lytoceratina*, *Ammonitina*, *Tetragonitina* и *Ancyloceratina*.

Богатейший собственный материал по меловым аммоноидеям для всех таксонов надсемейственного ранга позволил автору принципиально иначе подойти к трактовке системы меловых аммоноидей, а предлагаемая филогенетическая схема существенно отличается от всех имеющихся на сегодняшний день. Меловые аммоноидей рассматриваются в составе трех отрядов: *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*.

#### Отряд *Phylloceratida*

Отряд *Phylloceratida* ограничен одним надсемейством *Phyllocerataceae*, представляющим собой консервативную группу сравнительно небольшого объема. Мономорфные, обычно инволютные раковины имели очень тонкую скульптуру. Наиболее наглядно единство этого отряда проявляется в стабильности морфогенеза лопастной линии.

Протоконх шаровидной формы, сифон начинался шаровидным цекумом и занимал вначале почти центральное положение, а затем на первом или на втором обороте перемещался кентральному краю. Присутура двухлопастная, примасутура пятилопастная. Формула лопастной линии:  $VUU^1:ID -- VUU^1:U^2ID -- VUU^1SID$ . Формируется почти линейная супуральная лопасть. Седла ложнодвураздельные на наружной и округлые цельные на внутренней стороне. Окончания седел филлоидные лепестковидные. Спинная лопасть с параллельными гладкими сторонами; основание лопасти двураздельное. Пупковая и первая пупковая ло-

части трехраздельные.

#### Отряд Lytoceratida

Отряд Lytoceratida рассматривается в составе четырех надсемейств: мономорфных Lytocerataceae, Tetragonitaceae и гетероморфных Turrilitaceae, Scaphitaceae. Лопастная линия литоператид характеризуется небольшим числом элементов, двураздельностью пучковой лопасти, рассеченностью спинной лопасти и вершиной прымкающего к ней седла. Только у раннеюрских литоцератид (*Derolytoceras*, *Holcolytoceras*) вначале закладывается трехраздельная пучковая лопасть, которая из-за неравного развития зубцов и косого положения вскоре становится двураздельной.

Надсемейство Lytocerataceae. Это надсемейство объединяет юрских и меловых представителей с мономорфной обычно эволюционной со слабо выраженной скульптурой и наличием воротников. Развитие лопастной линии в онто- и филогенезе протекает стабильно. Присутствует трехлопастная, промасутурная пятилопастная. В ходе онтогенеза делится внутренняя лопасть ( $I - I_2 I_1$ ) или появляется зубец на её внешнем склоне ( $I - I_1 I$ ), очень рано происходит разрыв срединного седла брюшной лопасти, пучковая лопасть становится двураздельной, рассеченная спинная лопасть приобретает длинные поперечные отростки, формируются септальные крылья. Число элементов лопастной линии невелико: пять ( $VUU^I ID$ ), затем шесть ( $I - I_2 I_1$  или  $I - I_1 I$ ) и, наконец, сокращение, почти редукция основного зубца внутренней лопасти и значительное недоразвитие новообразованной лопасти.

Надсемейство Tetragonitaceae. Это надсемейство характеризуется округленно-четырехугольной формой поперечного сечения и обычно несколько большей объемлемостью оборотов, чем Lytocerataceae. Скульптура очень слабая, но часто наблюдается пережимы и на ранних оборотах имеются воротники. Генетическое родство Lytocerataceae и Tetragonitaceae проявляется в двураздельности пучковой и первой пучковой лопасти, разрыве вторичного седла брюшной лопасти, раннем разделении внутренней лопасти и образовании септальных крыльев.

Преобразования внутренней лопасти определили обособление трех групп: 1. Возникновение в области шва серии небольших лопастей, лопасть I ( $=I_d, =I_1$ ) может сохранять самостоятельность (*Epigoniceras*, *Tetragonites*, *Saghalinites*). 2. Гипертрофированное расширение первой пучковой лопасти, сохранение самостоятельной внутренней лопасти (I) или её ветви ( $I_d$ ), формула  $VUU^I I_v I_d D$ .

(*Jauberticeras*, *Parajaubertella*). 3. Формирование крупной, много-кратно рассеченной конусовидной расположенной на шве внутренней лопасти (*Kossmatella*, *Gaudryceras*, *Anagaudryceras*, *Zelandites*), формула: VUU<sup>1</sup>ID. Таким образом, отделившиеся в альте *Tetragonitaceae* (от *Lytocerataceae*) эволюционировали очень быстро. Именно у них установлена шестилопастная примасутура.

У этого надсемейства (род *Gaudryceras*) обнаружены ранее неизвестные слои, для которых предложено название "облекающие слои" (Друшниц, Догужаева, Михайлова, 1978). Двойное строение рассматриваемых слоев, один из которых одевает в "чехол" протоконхи и первые три оборота, а второй перекрывает зачехленную раковину и переходит на четвертый оборот, является свидетельством образования их в две фазы секреции. Первая наступала после строительства третьего оборота, а вторая позже. Точное время второй фазы пока неясно, так как не установлен оборот, на который переходит верхний облекающий слой.

Схема образования раковины рода *Gaudryceras* представляется следующим образом: 1. На протяжении первых трех оборотов аммонит строил наружную раковину с образованием всех присущих ей слоев. 2. После этого наряду с продолжением наращивания раковины происходит облекание её снаружиmantией полностью или частично. Секреция, вероятно, была достаточно интенсивной, судя по толщине этого слоя, в 3-7 раз превосходящей толщину стенки первого-третьего оборотов. В эту фазу образование раковины происходило в двух направлениях: продолжалось наращивание раковины и строились дополнительные слои, являющиеся по способу образования внутренними. В результате этого первые три оборота оказались перекрыты первым (внутренним) облекающим слоем. 3. Четвертый оборот строился обычным путем, как у всех наружнораковинных. 4. Позднее (конец четвертого-пятый оборот) происходит повторное частичное или полное облекание раковины и образование второго (наружного) слоя. 5. Следующие обороты строятся обычным путем. Элементы внутреннего по способу образования скелета представляют значительный интерес в свете новейших данных, свидетельствующих о близости аммоноидей с внутреннераковинными. Установление облекающих слоев у рода *Gaudryceras*, наряду с другими различными дополнительными слоями у аммоноидей, заставляет признать, что формирование раковины аммоноидей в действительности представляет процесс более сложный, чем считалось до настоящего времени.

Надсемейство Turrilitaceae. Это надсемейство охватывает меловых гетероморфных аммонитов с разнообразной формой раковины и столь же разнообразной скульптурой, возникших в раннем и достигших расцвета в позднем мелу. Аммониты с гетероморфной раковиной в мезозое возникали неоднократно. Среди позднетриасовых цератитов к таковым принадлежат Choristoceratidae с разнообразной формой раковины. Второе возникновение гетероморфных аммонитов приурочено к средней юре. Триасовые и юрские гетероморфы, видимо, представляли специализированные бентосные группы, не давшие потомков.

Удивительное разнообразие меловых гетероморф возникает в результате параллельного и независимого развития двух самостоятельно развивающихся надсемейств: Ancylocerataceae и Turrilitaceae. Так как при переходе от мономорфных аммонитов к гетероморфным полная перестройка затрагивает внутреннюю сторону оборота, а наружная сторона в целом сохраняет свой контур, то первостепенное значение приобретает именно строение лопастной линии на "наружном" участке раковины. Двураздельность пупковой лопасти Turrilitaceae унаследована от Lytocerataceae и служит существенным аргументом в пользу отнесения их к отряду Lytoceratida. При всем разнообразии раковин взрослых аммонитов можно считать доказанным единый тип эмбриогенеза. Наличие первого планосpirального оборота, окружающего начальную камеру, установлено у Baculites (Smith, 1901), Hypoturrilites (Атабекян, Михайлова, 1977), Ptychoceras (Друшиц, Догужаева, 1976).

С известной долей условности можно считать, что для Turrilitaceae характерна четырехлопастная примасутура. Онтогенез лопастной линии Ptychoceras и Hypoturrilites в сочетании с анализом лопастных линий взрослых экземпляров показывает несомненную общность с Lytocerataceae: незначительное число элементов, двураздельность пупковой лопасти, обычно двураздельность внутренней лопасти, иногда ранний разрыв вторичного седла брюшной лопасти. Коренная перестройка перегородки гетероморф повлекла за собой исчезновение первой пупковой лопасти и, главное, значительные изменения спинной лопасти, в размерах и форме которой зафиксированы наибольшие различия.

Надсемейство Scaphitaceae. Это надсемейство охватывает специфическую группу аммонитов, гетероморфность которых проявляется в наличии конечного крючка с ушками. Видимо, скаптиты произошли от Lytocerataceae, о чем свидетельствует двураздельность пупковой лопасти и разделение внутренней лопасти с перемещением наружу

центральной части. Далеко зашедшая дивергенция привела к столь значительному расхождению признаков, что литоптератидная основа скафитов фиксируется с большим трудом. Скульптура скафитов и особенности лопастной линии имеют много общего с собственно Ammonitida, но это сближение скорее является конвергентным, нежели генетическим. Чрезвычайно резкое сужение поперечного сечения в конце первого оборота неизбежно приводит к изменению конструкции перегородки и утрате одной лопасти. Видимо, поэтому для Scaphitaceae характерна неустойчивая пятилопастная примасутира с последующей редукцией первой пупковой лопасти.

#### Отряд Ammonitida

К этому отряду относятся мономорфные и гетероморфные аммониты. Скульптура достигает у этого отряда максимального разнообразия, хотя среди них (иногда даже в пределах одного семейства) могут соседствовать как почти гладкие, так и грубо ребристые формы. В отличие от медленно, стабильно развивающихся Phylloceratida и Lytoceratida (надсемейство Lytocerataceae) большинство надсемейств Ammonitida характеризуется чрезвычайно быстрыми темпами эволюции и почти одновременным возникновением нескольких крупных таксонов.

Большинство аммонитид, в том числе относящиеся к Perisphinctaceae юрские гетероморфы, имеют пятилопастную примасутуру. Пупковая лопасть почти всегда трехраздельная, в эволюции многих надсемейств сохраняется унаследованное от Lytoceratida деление внутренней лопасти. Для Ancylocerataceae характерна неустойчивая пятилопастная примасутура. От гетероморфных Ancylocerataceae возникли небольшие по объему, но весьма обособленные надсемейства: Deshayesitaceae, Parahoplitaceae и Douvilleicerataceae с мономорфной раковиной, обладающие тем же типом примасутуры с ранней редукцией первой пупковой лопасти.

На фоне необычного разнообразия скульптуры и формы раковины только изменение лопастной линии в онто- и филогенезе дает единственный надежный критерий для установления генетических взаимоотношений крупных таксонов. По представлениям О.Шиндевольфа непосредственно от Lytocerataceae в ранней юре возникли Psilocerataceae, у которых наблюдается разделение внутренней лопасти, спиральная лопасть имеет рассеченные боковые стороны, нередко разрывается вторичное седло брюшной лопасти. Форма раковины с необъемлющими или слабо объемлющими оборотами близка тающей у Lytoceratida, а не Phylloceratida. У надсемейства Haplocerataceae и слепой

ветви юрских аммонитид – *Hildocerataceae* деление внутренней лопасти может отсутствовать. Исследованные раннемеловые *Haplocerataceae* и *Perisphinctaceae* четко подтверждают два основных типа усложнения лопастной линии, по которым шла эволюция юрских Аммонитida.

От *Perisphinctaceae* возможно происходят *Desmocerataceae*. Это надсемейство охватывает мономорфных аммонитов, обычно имеющих слабую скульптуру и периодические пережимы. Детальное изучение лопастной линии показало, что для них характерна пятилопастная прымасура, к концу первого оборота приурочено деление внутренней лопасти и в начале второго оборота возникшие ветви обособляются полностью.

Одно из основных надсемейств мелового периода – надсемейство *Hoplitaceae* (изучены семейства *Leymeriellidae*, *Hoplitidae*, *Schloenbachiiidae* и *Placenticeratidae* – в самых низах альба отделилось от *Desmocerataceae*, унаследовав пятилопастную прымасуру, разделение внутренней лопасти и способ образования сутуральной лопасти. К надсемейству *Hoplitaceae* относятся мономорфные аммониты с различной степенью объемлемости и разнообразной чаще всего сильной скульптурой, иногда сопровождающейся бугорками и килями. Изучение *Hoplitaceae* сопровождалось детальным рассмотрением взаимоотношений между формой раковины, скульптурой и лопастной линией. Было установлено, что в пределах таксонов семейственного ранга выдерживается единый тип онто-, филогенеза, независящий от колебаний в скульптуре и форме раковины. Разнообразие родов семейства *Hoplitidae* определяется скульптурными вариациями и формой раковины. Сравнительное рассмотрение изменения лопастной линии на родовом и видовом уровне показало некоторые колебания во времени появления новых элементов, но во всех случаях полностью подтвердило единый характер этих изменений.

При переходе от *Hoplitidae* к *Placenticeratidae* очень рано проявляется асимметрия в строении пупковой лопасти. Ослабление скульптуры и стабилизация формы раковины *Placenticeratidae* не привели к консервативности лопастной линии этого семейства. Напротив, именно у рода *Placenticeras* помимо появления боковой лопасти, характерной только для этого семейства, возникает единственная в своем роде ранее неизвестная у аммонитов лопасть –  $U^{\text{II}}$ , представляющая собой результат деления седла  $U/U^{\text{I}}$ . Обособление семейства *Schloenbachiiidae* от *Hoplitidae* сопровождалось скульптурными преобразованиями при сохранении единого с голлитидами

способа заложения новых элементов и их взаимоотношения между собой.

Надсемейство *Acanthocerataceae* включает мономорфных аммонитов с отчетливой, нередко грубой скульптурой. Примасутура пятилопастная; разделение внутренней лопасти не наблюдается, то есть наследуется способ изменения лопастной линии, свойственный надсемейству *Haplocerataceae*. Преодоление скульптурного барьера представляется более легким, нежели изменение способа возникновения новых элементов.

Надсемейство *Ancylocerataceae*. К этому надсемейству отнесены гетероморфные аммониты, для которых характерна неустойчивая пятилопастная примасутура и трехраздельная пучковая лопасть. Трехраздельность пучковой лопасти, отсутствие разрыва брюшной лопасти, простота лопастной линии у ранних форм свидетельствует о принадлежности *Ancylocerataceae* к *Ammonitida*. Вместе с тем наличие среди юрских *Perisphinctaceae* гетероморфных *Spiroceratidae* (включая *Acuariceratidae*) является положительным моментом в пользу возможности повторного независимого возникновения от *Perisphinctaceae*. В конце юры семейства *Bochianitidae*, являющегося наиболее ранним членом *Ancylocerataceae*.

Установление неустойчивой пятилопастной примасутуры у мономорфных *Douvilleicerataceae*, *Deshayesitaceae* и *Parahoplitaceae* позволило решить проблему перехода от гетероморфных раковин к мономорфным. Переход к *Deshayesitaceae* иллюстрирует крайне интересное семейство *Heteroceratidae*. Среди *Ancyloceratidae* следует искать предков мономорфных *Douvilleicerataceae* и *Parahoplitaceae*. При рассмотрении морфогенеза *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae* было установлено, что он протекал у них по разному (более подробно в главе VII).

## ГЛАВА VI. СООТНОШЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА НА ПРИМЕРЕ МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Рассмотрение системы и филогенетии высших таксонов меловых аммоноидей сопровождалось выяснением отношений между онтогенезом и филогенезом. Точная хронологическая фиксация (привязка к оборотам, а иногда и к лопастным линиям) всех происходящих в онтогенезе раковины преобразований послужила исходным моментом для выявления времени в расхождении признаков у таксонов различного ранга.

Идея соответствия онтогенеза и филогенеза нашла свое подтверждение в работах многих отечественных и зарубежных исследователей.

Было установлено, что отношения между онтогенезом и филогенией далеко не всегда укладываются в теорию рекапитуляции и акселерации. Именно у аммоноидей А.П.Павловым (Pavlow, 1901) было подмечено явление, противоречащее теории рекапитуляции и неудачно названное им профетическая (пророческая) фаза. Говоря о появлении скульптуры на молодых оборотах *Kerplerites* и *Cosmoceras*, А.П.Павлов не мог иметь дело с первыми оборотами, так как скульптура у названных родов появляется после третьего оборота.

Разработанная А.Н.Северцовым теория филэмбриогенезов, то есть эмбриональных изменений, связанных с эволюцией взрослых организмов, отражает различные модусы (способы) филогенетических изменений: анаболия, девиация и архаллаксис. Среди ископаемых беспозвоночных теория филэмбриогенеза в первую очередь может быть применена к таким организмам как фораминиферы, археоциаты, кораллы, брахиоподы, головоногие моллюски. Детальное изучение взаимоотношений между онтогенезом и филогенезом у меловых аммоноидей показало, что новые признаки появляются на различных стадиях развития.

**Архаллаксис.** А.Н.Северцов определяет архаллаксис как изменение начальных стадий морфогенеза, при котором не наблюдается рекапитуляция признаков. В эволюции подкласса *Ammonoidea* по пути первичного архаллаксиса шло становление новых типов просепт (простутур). Нередко архаллаксис представляет собой чрезвычайно ранние, но не случайные изменения хода онтогенеза. Длительная эволюция группы, приводящая в ряде случаев к окончательному выпадению промежуточных стадий анцестральных предков (онтогенез не может удлиняться беспрепятственно), естественно приводит к возникновению новых (в ходе онтогенеза) признаков на самых ранних стадиях развития. К таковым относится усложнение типов примасутур, которое соответствует вторичным архаллаксисам Северцова.

Изменения, идущие способом архаллаксиса, затрагивают наиболее ранние стадии развития и приводят к появлению и становлению наиболее крупных ветвей в эволюции аммоноидей. Трехлопастная примасутура характерна для трех отрядов палеозойских аммонитов (*Agoniatitida*, *Goniatitida* и *Glymeniida*). Четырехлопастная примасутура возникает у цератитов. Наконец, с формированием пятилопастной примасутуры связано появление *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*.

**Девиация.** Применительно к меловым аммонитам удалось распознать изменения на ранних стадиях постэмбрионального развития

(второй оборот) и на средних (третий – первая половина четвертого). В связи с этим предлагается выделять раннюю и позднюю девиацию. При ранней девиации преобразования не затрагивают самую раннюю часть раковины, что прежде всего проявляется в сохранении типа примасутуры. Ранняя девиация наблюдается при переходе от отряда *Phylloceratida* к отряду *Lytoceratida*, при этом наибольшие изменения претерпевает форма раковины, что приводит к изменению попечного сечения (исчезают инволютные части оборота) и в конечном счете отражается на гофрированности перегородки и строении лопастной линии.

Другой пример – переход от *Perisphinctaceae* к *Ancylocerataceae*. Непосредственно после выхода аммонителлы из яйца у гетероморфных аммонитов могут наблюдаться разнообразные отклонения в положении трубки раковины. Отмеченное ранее изменение в форме раковины отразилось на конструкции перегородки и привело к изменению лопастной линии. Наконец, возникновение мономорфных *Parahoplitaceae*, *Deshayesitaceae* и *Douvilleicerataceae* от гетероморфных *Ancylocerataceae* также происходит по модусу ранней девиации.

Примером поздней девиации является переход от *Lytocerataceae* к *Tetragonitaceae*, при котором преобразования лопастной линии фиксируются на третьем, реже на четвертом обороте. При переходе от *Perisphinctaceae* к *Besmocerataceae*, на средних оборотах в первую очередь изменялась скульптура при удивительном постоянстве лопастной линии. По пути скульптурных преобразований, приуроченных к средним оборотам, то есть способом поздней девиации,шло также обособление надсемейств *Hoplitaceae* и *Acanthocerataceae*. К поздней девиации относится возникновение семейств в надсемействе *Hoplitaceae*, разделение семейства *Parahoplitiidae* на подсемейства *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*.

Анаболия. Преобразования лопастной линии способом анаболии значительно более редки, нежели подобные по времени преобразования формы и скульптуры раковины. Наиболее наглядно изменение лопастной линии способом анаболии можно продемонстрировать, рассматривая эволюцию семейства *Placenticeratidae*. Для предковых *Hoplitidae* характерно наличие трехраздельной пупковой лопасти. У среднеальбских *Anahoplites* она является симметричной, у позднеальбских *A. michalskii* на третьем обороте симметрия нарушается и к пятому обороту утрачивается. У позднеальбских *Karamaiceras*, а далее у сеноманских *Kopetdagites*, *Turkmenites*, раннетуронских

*Beshtubeites* и т.д. сохраняются лишь реликты трехраздельности, но уже со второго оборота наблюдается преимущественное развитие наружной и более ранняя редукция внутренней ветви. Преобразование скульптуры способом анаболии приводит к обособлению родов в пределах надсемейств *Deshayesitaceae*, *Parahopliteaceae*, *Douvilleicerataceae* и др. Преобразование способом анаболии формы раковины наблюдается в пределах *Tetragonitaceae*, *Deshayesitaceae*, *Parahopliteaceae* и т.д.

Меловым аммонитам присуще изменение лопастной линии и по модулю отрицательного филэмбриогенеза, для которого А.Н.Северцов предложил термин афанизия. Появление у надсемейства *Ancylocerataceae* неустойчивой пятилопастной примасутиры, сопровождающееся редукцией пятой лопасти и переходом к более упрощенной четырехлопастной линии, несомненно можно трактовать как афанизию.

Ещё Э.Геккель указывал на гетеротопии и гетерохронии в закладке органа. Частный случай гетерохронии (ортогохронное и гетерохронное развитие) был установлен О.Шиндевольфом сначала применительно к юрским, а затем и к меловым аммоноидям. При ортохронном (прямом) развитии наблюдается обычный порядок в заложении лопастей (например, *Parahopliteaceae*). При гетерохронном развитии (например, *Deshayesitaceae*) одна из лопастей появляется с замедлением. Теоретические построения О.Шиндевольфа не подтвердились, так как изначально перегородка и лопастная линия у названных надсемейств устроены одинаково (вид <sup>VUU<sub>1</sub></sup> ID).

Весьма многочисленны примеры гетеротопии: скользящее положение в заложении новой лопасти у *Lytocerataceae*, *Tetragonitaceae*, *Perisphinctaceae*, *Parahopliteaceae* и *Douvilleicerataceae*. У первых двух надсемейств новая лопасть представляет результат деления лопасти, однако, далеко не всегда новый элемент закладывается в основании лопасти, нередко он появляется на склоне седла. Подобное колебание в положении новой лопасти присуще как юрским, так и меловым *Perisphinctaceae*.

Меловые аммоноиды развивались путем идиоадаптаций, при этом не происходило повышение уровня организаций в целом. Приспособительный характер эволюции определяет развитие тех особенностей, которые в конечном итоге оказываются наиболее полезными для существования организма на данном этапе развития. Одним из частных случаев идиоадаптации является специализация, то есть приспособление к более строго определенным условиям среды. Среди меловых аммоноидей по пути специализации шло развитие гетероморфных групп.

## ГЛАВА VII. АПТСКИЙ ЯРУС И ЕГО ЗОНАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ

Современные представления об объеме аптского яруса и его зональном делении являются результатом исследований многих поколений стратиграфов и палеонтологов. Установление аптского яруса, разделение его на два, а в дальнейшем в связи с переносом в его состав клансейского горизонта на три подъяруса, разработка зонального деления и корреляция выделенных подразделений в различных регионах – такова краткая история вопроса. Дальнейшую детализацию определяют два момента: 1. Переход от расчленения на основе смены комплексов органических остатков к построению зональной шкалы на базе эволюционных преобразований аммоноидей. 2. Переизучение стратотипов в свете новейших данных.

Большую роль в стимулировании детальных стратиграфических исследований и пересмотре стратиграфических схем сыграл международный коллоквиум по стратиграфии нижнего мела, состоявшийся в 1963 г. в Лионе. Проведенный к коллоквиуму анализ стратотипических разрезов показал, что выходы отложений бедуля и гаргаса не являются непрерывными, аммониты встречаются редко. В основании гаргаса и клансая наблюдается конденсированный горизонт, заключающий ископаемые из различных стратиграфических уровней. Было принято решение о присоединении к апту клансейского горизонта и рекомендовано разделение аптского яруса на два подъяруса: нижний, или бедульский, и верхний в составе гаргасского и клансейского горизонтов.

Основой для разработки детальных построений должно явиться изучение разрезов с непрерывным осадконакоплением (Кавказ, Закаспий). Именно в таких районах возможно создание стратиграфической схемы, построенной на этапности развития аммоноидей. Такая схема разработана на основе эволюции аптовых *Deshayesitidae*, *Parahoplitidae* и *Douvilleiceratidae*; первое семейство ограничено в своем развитии ранним, а второе – средним и поздним аптом (Друшциц, Михайлова, 1979). В настоящее время ведется дискуссия о нижней границе аптского яруса, то есть о положении колхидитовых слоев и сравнительно недавно установленных отложений, выделенных в зону *Turkmeniceras turkmenicum*. После перенесения клансейского горизонта в апт его верхняя граница всеми исследователями проводится однозначно в основании зоны *Leymeriella tardefurcata*.

История изучения стратотипов. Установление аптского яруса связано с именем крупнейшего французского исследователя А. Орбины, который первоначально отнес к нему глины с *Plicatula* в Парижском

бассейне и в Провансе и мергели в окрестностях Гаргаса, что в современном понимании соответствует гаргасу. В прошлом вёке большой вклад в изучение аптских отложений внесли Матерон, Рейне, Тука, Сене, Эбер, Леенхардт, Килиан и др., в результате работ которых аптский ярус был разделен на два подъяруса (бедуль и гаргас), получивших достаточно четкую палеонтологическую характеристику.

Так как стратотип бедуля расположена в районе, где баррем развит в ургонской фации, то граница баррема и апта не могла быть определена по смене комплексов аммонитов. На Лионском коллоквиуме бедульский подъярус принят в составе одной зоны - *Deshayesites deshayesi*.

Благодаря работам Жакоба (Jacob, 1905-1907) отложения гаргаса в стратотипическом районе были подразделены на две подзоны, возведенные впоследствии в ранг зон и принятые на Лионском коллоквиуме: нижняя - с *Oppelia nisus* и *Dufrenoya dufrenoyi* и верхняя - с *Epicheloniceras subnodosocostatum* и *E. buxtorfi*.

Маломощные отложения клансейского горизонта (5м) перекрываются в стратотипическом разрезе песками с аммонитами различных зон верхнего альба. Из этой части разреза Сене описал *Acanthohoplites nolani*, *A. bigoureti*, *A. bergeroni* и др. Впоследствии к клансейскому горизонту были отнесены слои с *Hypacanthoplites jacobi* Coll., *H. hanovrensis* Coll., *H. sarasini* Coll., *H. elegans* Frit., развитые в окрестностях Ганновера (ФРГ).

Непредставительный разрез клансейского горизонта в стратотипическом районе повлек за собой то, что на Лионском коллоквиуме было предложено разделять аптский ярус на два, а не три подъяруса: нижний, или бедульский, в составе зоны *Deshayesites deshayesi*, и верхний, включающий гаргас, состоящий из двух зон: I - *Aconeceras nisum*, 2 - *Cheloniceras subnodosocostatum*, и клансей, соответствующий зоне *Diadochoceras nodosocostatum*. Нижняя граница апта была определена исчезновением вида *Silesites seranonis* и появлением представителей сем. *Deshayesitidae*, а верхняя - появлением сем. *Leymeriellidae*. Таким образом современное понимание отдельных подразделений: бедуля, гаргаса и клансея весьма далеко отошло от их первоначального объема, что в не меньшей степени относится и к пониманию аптского яруса в целом. Стратотипы ни в коем случае не должны препятствовать принятию более дробного расчленения, чем это было указано впервые. Это в полной мере относится и к проблеме границ между ярусами и подъярусами.

Зональная схема юга СССР. Наиболее полно отложения аптского яруса, особенно в сравнении с стратотипическими разрезами, развиты

в пределах юга СССР. Представительную фауну содержат некоторые разрезы Центрального Предкавказья и Дагестана, а также наиболее полно охарактеризованные аммонитами разрезы Туркмении и среднего и верхнего алта Мангышлака. Начало изучения нижнемеловых и в том числе аптских отложений юга СССР связано с именами Г.Абиха, Барбот-де-Марни, К.И.Богдановича, Д.В.Дробышева, А.Д.Нацкого и др.

Разработка зональной шкалы в значительной степени представляет собой результат исследований В.П.Ренгартена. Разработанная им зональная шкала была принята в качестве эталонной или стандартной для территории СССР. Для характеристики семи из девяти предложенных зон, включая клансей, В.П.Ренгартен, помимо "кавказских", использовал западноевропейские формы. Н.П.Луппов на основании изучения различных регионов Закаспия с одной стороны и Северо-Западного Кавказа – с другой обосновал схему (Луппов, 1952), несколько отличающуюся от схемы В.П.Ренгартена. Впоследствии Н.П.Луппов и его ученики продолжили разработку и детализацию зональной шкалы аптских отложений юга СССР. Существенный вклад в обоснование зональной схемы Центрального Предкавказья и Дагестана внесла Т.А.Мордилко, которая дополнила характеристику зон сопутствующими комплексами двустворчатых моллюсков. Большое значение имеют исследования М.С.Эристави, предложившего выделять в основании алта горизонт, содержащий *Colchidites shaorigensis* Dyuz., и высказавшего мысль о необходимости отнесения к алту клансейского горизонта.

Последние четверть века представляют собой время апробации, уточнения и корреляции предложенных схем. Крайне плодотворной являлась и является деятельность меловой комиссии Межведомственного стратиграфического комитета, работавшая под председательством В.П.Ренгартена, Н.П.Луппова, а в настоящее время В.Н.Верещагина. Несомненно положительную роль сыграли совещания по принятию унифицированных схем и проведение экскурсий по меловым отложениям Северного Кавказа и Средней Азии. К этому периоду относятся исследования большого коллектива советских биостратиграфов и палеонтологов.

Около 30 лет назад работы по изучению нижнемеловых отложений Центрального Предкавказья и Дагестана были начаты автором совместно с В.В.Друшцем. Многолетние полевые наблюдения, описание большого числа опорных разрезов Дагестана и Северного Кавказа, изучение состава фауны, в том числе углубленное изучение аммонитов – легли в основу разработанной зональной шкалы. Предлагаемая схема бази-

руется на развитии аммонитов, относящихся к трем различным семействам, два из которых: Deshayesitidae и Parahoplitidae во времени сменяют друг друга, а третье семейство - Douvilleiceratidae существует на протяжении апта, поднимаясь в альб. Ведущая роль при этом несомненно принадлежит представителям первых двух семейств; для всех зон в качестве видов-индексов избраны виды этих семейств.

В настоящее время существует 3 точки зрения о проведении границы между барремом и аптом: 1) в основании зоны *Colchidites secu-riformis* (В.Л.Егоян); 2) в основании зоны *Turkmeniceras turkmenicum* (большинство советских исследователей, что нашло отражение в схеме, принятой в январе 1979г. на меловой комиссии МСК) и 3) в кровле зоны *Turkmeniceras turkmenicum* ~(Т.Н.Богданова, В.А.Прозоровский, С.З.Товбина).

Нижний апт, зональное деление и граница с барремом. Ичезновение представителей семейства Heteroceratidae (*Colchidites*) и появление первых представителей семейства Deshayesitidae (*Turkmeniceras*) четко определяет рубеж в развитии аммонитов и позволяет уверенно датировать границу. В отложениях нижнего апта юга СССР предлагается выделять четыре зоны: 1) *Turkmeniceras turkmenicum*, 2) *Deshayesites weissi* и *Procheloniceras albrechti-austriae*, 3) *Deshayesites deshayesi* и 4) *Dufrenoya furcata*. Нижняя зона знаменует появление семейства Deshayesitidae и охватывает время существования рода *Turkmeniceras*. Верхняя зона соответствует заключительному этапу развития этого семейства и охватывает время распространения рода *Dufrenoya*, а две средние зоны определяет расцвет рода *Deshayesites*.

Нижняя зона, установленная С.З.Товбиной в Западной Туркмении и отнесенная ею к верхнему баррему, прослеживается в Копетдаге, Туаркыре, Большом и Малом Балхане, т.е. пока известна только в Закаспии. Она занимает промежуточное положение между слоями с *Colchidites nicortsmindensis* и *Imerites ex gr. giraudi*, лежащими ниже, и слоями с *Deshayesites*, залегающими выше. Одним из основных аргументов в пользу барремского возраста отложений с *Turkmeniceras* является ссылка на приоритет.

Обоснование возраста этой части разреза было дано В.П.Ренгартеном, которому И.И.Никитич передал фауну, собранную из верхов свиты Б, которым и соответствуют слои с *Colchidites* и *Turkmeniceras*. Опираясь в основном на *Heteroceras* и *Pulchellia*, В.П.Ренгартен определил возраст как барремский, склоняясь к позднему баррему. Новые данные для района северо-западной Туркмении на основа-

нии собственных сборов и по материалам, переданным другими исследователями, были получены Н.П.Лушовым (1936). Наибольший интерес среди названных им видов представляли находки рода *Pseudothurmannia*, возрастной интервал которого ограничен готеривом – ранним барремом. Просмотр образцов хранящихся во Всесоюзном геологическом музее им. Ф.Н.Чернышева под названием *Pseudothurmannia*, показал, что экземпляр № I/5144 несомненно принадлежит роду *Turkmeniceras*, не исключено, что к этому роду относится и *Pseudothurmannia* вр. №2 из более поздней работы Н.П.Лушова. Таким образом обоснование барремского возраста этой части разреза на основании *Pseudothurmannia* оказалось ошибочным, а значит и ссылка на приоритет является неубедительной (Товбина, 1979).

В стратотипе барремского яруса, переописанном Р.Бюнгардо, между слоями с *Leptoceras puzosianum* и отложениями зоны *Deshayesites* залегает 10-метровая пачка известняков без фауны, условно отнесенная к баррему. Поэтому единственным надежным критерием является в данном случае положение рода *Turkmeniceras* в эволюционном ряду баррем-аптских аммонитов.

Средний апт, его объем и границы. Нижняя граница среднего апта не совпадает с её положением в стратотипическом разрезе и проводится по кровле зоны *Dufrenoya furcata*. Отложения этого подъяруса подразделяются на две зоны: для нижней рекомендуется название *crassicostatum-subnodosocostatum*, для верхней – *melchioris*. Благодаря обилию аммонитов и строгой стратиграфической приуроченности большинства из них зона *crassicostatum-subnodosocostatum* имеет четкие палеонтологически обоснованные границы и прослеживается на обширной территории южных районов СССР и Западной Европы. К руководящим ископаемым этой зоны сейчас прежде всего относятся представители родов *Colombiceras* и *Epicheloniceras*. Зона *melchioris* четко устанавливается на достаточно удаленных территориях. Наиболее богатая ассоциация парагоплитов описана из аптских отложений Мангышлака, Копетдага, Дагестана и Северного Кавказа.

Граница среднего и верхнего апта проводится по обновленному видовому состава *Acanthohoplites* (*A.nolani*, *A.bigoti*, *A.bigoureti* и др.), появлению *Diadochoceras* и исчезновению родов *Colombiceras* и *Parahoplites*. Несколько различное понимание границы среднего и верхнего апта сводится к выделению между зонами *Parahoplites melchioris* и *Acanthohoplites nolani* различных дополнительных зон. К таковым в первую очередь относится зона *Acanthohoplites*

*aschiltaensis*, установленная В.П.Ренгарденом и отнесенная к гаргасу. Н.П.Лупповым и его учениками в Закаспии были предложены возрастные аналоги зоны *Acanthohoplites aschiltaensis* слой с *Acanthohoplites uhligi* и *Diadochoceras*; слой, а позднее зона *Acanthohoplites prodromus*. При детальном изучении в Дагестане и на Северном Кавказе последовательности фаунистических комплексов от низов зоны *Parahoplites melchioris* до верхов зоны *Acanthohoplites nolani* было установлено, что вид *A.aschiltaensis* встречается как в первой, так и во второй из названных зон, и, что самое главное, виды рода *Parahoplites* и его типовой вид *P.melchioris* в непрерывном разрезе сменяются комплексом аммонитов вышележащей зоны *A.nolani* практически без перерыва, так что для какой-либо промежуточной зоны не остается реального объема.

Верхний апт, его объем и границы. В верхнем апте выделяются две зоны: нижняя *Acanthohoplites nolani* и *Diadochoceras nodosostatum* и верхняя *Hupacanthohoplites jacobi*. Оба вида-индекса нижней зоны впервые были описаны из клансейского горизонта Юго-восточной Франции, что делает их применение весьма ценным для целей корреляции. Такое понимание этого подъяруса соответствует клансейскому горизонту, однако, не совпадает с его первичным объемом.

Зональная схема Англии и ФРГ. Детальное расчленение апских отложений Англии базируется на работах Л.Спета и Р.Кейси. В составе апского яруса Р.Кейси (Casey, 1961) выделяет два подъяруса: нижний и верхний. Нижний подъярус разделяется им (Casey, 1965) на четыре зоны: *Prodeshayesites fissicostatus*, *Deshayesites forbesi*, *D.deshayesi* и *Tropaeum bowerbanki*, а верхний - на три: *Cheloniceras martinoides*, *Parahoplites nutfieldiensis* и *Hupacanthoplites jacobi*. Граница между подъярусами проводится не в подошве, а в кровле слоев с Dufrenoya, то есть совпадает с представлениями Роча (Roch, 1927). Деэзитовая часть нижнего апта разделяется Р.Кейси на три зоны, вместо одной - *Deshayesites deshayesi*; выделяемой в стратотипическом разрезе. В верхнем апте клансейскому горизонту соответствует зона *Hupacanthoplites jacobi*, в составе которой выделяются три подзоны.

Современные представления об апских отложениях ФРГ сложились в результате работ Кемпера и его коллег. Апт двучленный. Нижний апт разделяется на три зоны: *Prodeshayesites tenuicostatus*, *Deshayesites deshayesi*, *Dufrenoya furcata-Tropaeum bowerbanki*, а верхний - на пять: *Tropaeum breweri*, *Epicheloniceras laticostatum*,

*Parahoplites nutfieldiensis*, *Acanthohoplites nclani*, *Hypacanthoplites jacobi*.

Эволюция аммоноидей в аптский век. На фоне разнообразия аммоноидей первое место в аптское время принадлежало представителям надсемейств *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae*. Филогенетические взаимоотношения родов базируются на анализе всех признаков в онтогенезе. Единый тип примасутуры, редукция первой пучковой лопасти, появление новых элементов в результате деления лопастей и т.д. (надсемейство *Douvilleicerataceae*), седла U/I (надсемейство *Parahoplitaceae*) или седла I/D (надсемейство *Deshayesitaceae*) позволяет четко обособить все таксоны семейственного ранга. Скульптурные особенности в сочетании с формой раковины характеризуют рода в пределах семейств. Ранний апт является временем динозитов, появившихся на рубеже баррема и апта и вымерших к началу среднего апта. Появление новых элементов, начинающееся у всех родов этого надсемейства в начале третьего оборота, происходит однотипно.

Можно считать доказанным, что предками мономорфных *Deshayesitaceae* являлись гетероморфные аммоноидей, в эволюции которых наблюдается определенная тенденция в изменении формы раковины. При решении этой проблемы были использованы данные палеонтологического (конкретные филогенетические ряды ископаемых), онтогенетического (особенности ранних стадий развития) и сравнительно-морфологического (выяснение зависимости конструкции перегородки в момент перехода от мономорф к гетероморфам и обратно) методов. Четко прослеживается филогенетический ряд: *Heteroceras* -- *Colchidites* -- *Turkmeniceras* -- *Deshayesites* -- *Dufrenoya*, иллюстрирующий переход от гетероморфных *Ancylocerataceae* (семейство *Heteroceratidae*) к мономорфным *Deshayesitaceae* и являющейся прямым доказательством возникновения мономорфных раковин от гетероморфных.

Использование онтогенетического метода выявило общность в строении ранних стадий гетероморфных *Ancylocerataceae* и мономорфных *Deshayesitaceae*. Изменение формы поперечного сечения раковины (круглое сечение прямой трубы вместо полулуинного сечения изогнутой трубы) привело к редукции одной лопасти. Общность эмбрионального развития мономорфных и гетероморфных меловых аммоноидей документально подтверждается наличием как у тех, так и у других плано-спирального первого оборота. Несомненным, хотя и косвенным доказательством правомерности рассматриваемого филогенетического ряда

является установление у мономорфных *Deshayesitaceae* и гетероморфных *Ancylocerataceae* единого типа просутуры и примасутуры. Внутри *Deshayesitaceae* развитие шло по пути замыкания умбикальной щели (род *Turkmeniceras*), увеличения инволютности оборотов (род *Deshayesites*), уплощения брюшной стороны и возникновения резкого перегиба ребер по её краям (род *Dufrenoya*).

Средний и поздний апт определяют прежде всего парагоплитиды. Надсемейство *Parahopliteaceae* состоит из одного семейства, которое подразделяется на два подсемейства *Parahoplinae* и *Acanthohoplinae*, отличающиеся скульптурными особенностями и строением спинной лопасти. Установление у парагоплитид пятилопастной примасутуры (vvu<sup>IID</sup>) с последующей редукцией первой пучковой лопасти скорее всего свидетельствует о унаследованности этого типа примасутуры от гетероморфных предков.

Основной ствол – род *Acanthohoplites* – эволюционировал в среднем апте по двум основным направлениям, давая к позднему апту с одной стороны формы тонкоребристые, нередко безбуторчатые на последних оборотах (*A.nolani*, *A.uhligi* и др.), а с другой стороны – груборебристые с отчетливыми, нередко шилообразными бугорками (*A.bigoureti*, *A.schilttaensis*, *A.abichi*). В среднем апте от рода *Acanthohoplites* в результате скульптурных преобразований (уплощения рёбер, особенно на брюшной стороне) отделился род *Solumbiceras*. Низами среднего апта ограничен немногочисленный и слабо изученный род *Gargasiceras*. Несколько позднее от *Acanthohoplites* возник род *Parahoplites*, утративший на взрослых стадиях развития бугорки. В позднем апте скульптурные преобразования среди акантогоплитид привели к возникновению от основного ствола своеобразного рода *Diadochoceras*, характеризующегося появлением сифональных бугорков. Уплощение сифональной стороны, наблюдающееся у некоторых акантогоплитов нолановой группы, привело к возникновению рода *Hypacsanthoplites*, расцвет которого приурочен ко второй зоне верхнего апта – зоне *H.jacobi*.

Совместно с деезитами (в раннем апте) и парагоплитами (в среднем и позднем апте) обитали представители надсемейства *Douvilleicerataceae*. Эволюция этого надсемейства шла по пути скульптурных изменений от груборебристых достаточно крупных *Procheloniceras*, через более мелкие однобуторчатые, имеющие частую ребристость *Cheloniceras*, к трехбуторчатым *Ericheloniceras*. Некоторое сходство скульптуры рода *Cheloniceras* и ранних *Acanthohoplites* обусловило то,

что иногда в качестве предков для семейства Parahoplitidae указываются хелоницерасы. Трехбуторчатые *Epicheloniceras* в позднем апте дали начало немногочисленной переходной группе *Eodouvilleiceras Casey*, у которых сифональные бугорки расширяются, уплощаются и раздваиваются, предшествуя появлению в раннем альбе многообугорчатых *Douvilleiceras*.

Предками надсемейства *Douvilleicerataceae*, как и двух ранее рассмотренных надсемейств, являются гетероморфные аммониты. Реликт гетероморфности - умбрикальное зияние - установлен у предкового барремского *Paraspiticeras Kil.* Столь характерное для *Douvilleicerataceae* обособление двух пупковых лопастей ( $U_1 -- U_2 U_1$ ) проявляется у *Paraspiticeras* в двураздельности пупковой лопасти.

Многообразие аптских аммонитов определяется одновременным существованием различных таксонов, которые иногда обитали не только одновременно, но и совместно. Филлоцератиды в аптский век всегда играли подчиненную роль. Совместно с ними существовали также *Desmocerataceae* (*Pseudosaynella*, *Zurcherella* и др.) и немногочисленные *Haplocerataceae* (*Aconeceras*, *Submartinoceras*). Более заметная роль принадлежит мономорфным литоцератидам и среди них *Tetragonitaceae*, представленным разнообразными *Tetragonites* и *Jauberticeras*. Существенное значение среди придонных форм играли гетероморфные аммониты, подобные *Ammonitoceras*, *Luppovia*, *Ptychoceras* и др.

### Заключение

1. Установлены типы эволюционных изменений лопастной линии меловых аммоидей. Для этого изучены 200 онтогенезов III видов аммоидей раннего и частично позднего мела, относящихся к 70 родам I4 надсемейств 3 отрядов.

2. Изучены типы просутур и примасутур меловых аммоидей. Установлен новый тип неустойчивой пятилопастной примасутуры с последующей редукцией первой пупковой лопасти. Доказано, что лопасти примасутуры всегда наследуют лопасти просутуры, сокращение числа лопастей не наблюдается.

3. Впервые в нашей стране разработана система и филогения высших таксонов меловых аммоидей на уровне надсемейств и отрядов, основанная на последовательном и целенаправленном применении онтогенетического метода. Основное звено данной системы определяется особенностями раннеонтогенетического развития: строением просутуры и примасутуры, способом, временем и местом заложения новых

элементов, а также преобразованиями в форме и скульптуре раковинн.

а. Подтверждено деление юрско-меловых аммонитов на три отряда :

*Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*.

б. Отряд *Phylloceratida* объединяет аммонитов с мономорфной раковиной и устойчивым типом морфогенеза лопастной линии.

в. Отряд *Lytoceratida* объединяет четыре надсемейства, из которых *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae* имеют мономорфную, а *Turrilitaceae* и *Scaphitaceae* - гетероморфную раковину. Надсемейство *Lytocerataceae* возникло в конце триаса от *Phyllocerataceae*, унаследовав пятилопастную примасутуру, целостность внутреннего седла и сходную скульптуру. От *Lytocerataceae* в барреме отделились *Turrilitaceae*, в аптне - *Tetragonitaceae*, в альбе - *Scaphitaceae*, дожившие до маастрикта и сохранившие двураздельность пупковой лопасти.

г. Отряд *Ammonitida* возник в начале юры от литокератид, широко дивергировал и дал начало аммонитам с мономорфной и гетероморфной раковиной. Раннеюрские аммонитиды унаследовали раннее разделение внутренней лопасти, истинное рассечение седел и нелитуидную спинную лопасть. Видимо, от *Perisphinctaceae* в раннем мелу отделились мономорфные *Deshiocerataceae* и от последних *Hoplitaceae*. От *Perisphinctaceae*, вероятно, произошли гетероморфные *Ancylocerataceae*, обладающие трехраздельной пупковой лопастью. Надсемейство *Ancylocerataceae* в отличие от *Turrilitaceae*, развивающегося независимо и параллельно, не представляет собой конечную специализированную ветвь аммонитов. Приобретя способность к повторному свертыванию, *Ancylocerataceae* дали начало *Deshayestaceae*, *Parahopliteaceae* и *Douvilleicerataceae*, унаследовавшим неустойчивую пятилопастную примасутуру. Надсемейство *Acanthocerataceae*, обладающее пятилопастной примасутурой и не претерпевшее деление внутренней лопасти, видимо, следует связывать с *Hoplcerataceae*.

4. Впервые для меловых аммоноидей рассмотрено соотношение онтогенеза и филогенеза. Установлено, что развитие шло как способом положительных, так и способом отрицательных модусов филэмбриогенеза. По пути архаллаксиса шло становление новых типов просепт (просутур). Длительная эволюция, приводящая к окончательному выпадению стадий анцестральных предков, завершается возникновением вторичных архаллаксисов - формирование новых типов примасутур. Ранней девиацией обусловлен переход от *Phylloceratida* к *Lyt-*

toceratida, от Lytoceratida к Ammonitida, от Perisphinctaceae к Ancylocerataceae и др. Поздняя девиация распознается при переходе от Lytocerataceae к Tetragonitaceae, от Perisphinctaceae к Desmocerataceae, от Desmocerataceae к Hoplitaceae и др. Способом анаболии происходит возникновение родовых таксонов. Примером афанизии является сокращение в ходе онтогенеза числа лопастей.

5. Доказано, что гетероморфные Ancylocerataceae дали начало мономорфным Deshayesitaceae, Parahoplitaceae и Douvilleicerataceae. Доказательством реальности обратного перехода от гетероморфных раковин к мономорфным является: а. Прослеживание конкретных филогенетических рядов. б. Сходство ранних стадий развития. в. Выяснение строения перегородки в момент перехода от мономорфных раковин к гетероморфным и обратно.

6. Показана на примере меловых аммонитов необходимость использования онтогенетического метода для решения вопросов систематики и филогении.

а. Доказано, что именно развитие лопастной линии в онтогенезе раковины представляет собой наиболее устойчивый признак, четко характеризующий таксоны высшего ранга. Колебания в форме раковины и скульптуре в пределах таксонов семейственного ранга не отражаются на числе лопастей про- и примасутуры и способе заложения новых элементов.

б. Установлено, что изменение формы раковины на рубеже крупных филогенетических ветвей нередко обусловливает и в известной мере определяет становление и развитие новых типов раннеонтогенетических изменений лопастной линии.

в. Применение онтогенетического метода позволило однозначно решить вопросы, связанные с гомеоморфией и параллелизмом в развитии.

7. Доказано, что из яйцевых оболочек выходила аммонителла, состоящая из протоконха, выполняющего функцию поплавка, и первого оборота, представляющего жилую камеру. Доказательства базируются на двух положениях: а. Установлено, что меловые (и юрские) гетероморфы имеют первый планосpirальный оборот и изменение раковинной трубы чаще всего начинается после первичного пережима. б. Стенка протоконха, первого оборота до первичного валика, просепта и в ряде случаев примасепта имеют одинаковую призматическую микроструктуру, подтверждающую общий механизм секреции и образование названных скелетных элементов раковинной железой.

8. Установлены и описаны необычные облекающие слои аммонитов. Двойное строение облекающих слоев, один из которых одевает в "чехол" протоконхи и первые три оборота, а второй перекрывает зачехленную раковину и переходит на четвертый оборот, свидетельствует об образовании их в две фазы секреции.

9. Проанализирован объем аптского яруса и рассмотрено его зональное деление. Предложена схема разделения аптского яруса на три подъяруса и восемь зон, основанная на эволюции *Deshayesitaceae*, *Parahopliteaceae* и *Douvilleicerataceae*. Нижняя граница апта определяется появлением *Deshayesitaceae* и исчезновением *Heteroceratidae*. Бедуль отвечает этапам в развитии *Deshayesitaceae* (*Turkmeniceras* -- *Deshayesites* -- *Dufrenoya*), гаргас и клансей -- *Parahopliteaceae*.

В составе нижнего апта выделяются четыре зоны: 1) *Turkmeniceras turkmenicum*, 2) *Deshayesites weissi* и *Procheloniceras albrechtiaustriiae*, 3) *Deshayesites dechyi*, 4) *Dufrenoya furcata*. Граница нижнего и среднего апта проводится по появлению *Parahopliteaceae* и исчезновению *Deshayesitaceae*. В составе среднего апта выделяются две зоны: 1) *Colombiceras crassicostatum* и *Epicheloniceras subnodosocostatum*, 2) *Parahoplites melchioris*. Граница среднего и верхнего апта устанавливается по появлению *Diadochoceras*, обновлению видового состава *Acanthohoplites* и исчезновению *Parahoplites* и *Colombiceras*. В составе верхнего апта выделяются две зоны: 1) *Acanthohoplites nolani* и *Diadochoceras nodosocostatum*, 2) *Nupacanthohoplites jacobi*. Граница апта и альба фиксируется по появлению голлитид и исчезновению большинства *Parahopliteaceae*.

По теме диссертации опубликованы следующие работы автора:

- I. О систематике семейств *Parahoplidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. Вестн. Моск.ун-та, сер.биол., почвовед., геол. и геогр., №3, 1957, стр.173-182.
2. Некоторые данные о роде *Acanthohoplites* Sinzow и *Nupacanthohoplites* Spath. Вестн.Московск.ун-та,сер.биол., почвовед., геол. и геогр., №1, 1958, стр.101-108.
3. Дегезитиды из нижнемеловых отложений Дагестана и Центрального Предкавказья. Материалы к "Основам палеонтологии", вып.2, 1958, стр.21-29.
4. Онтогенез и систематическое положение рода *Colombiceras* Spath. Болл.МОИШ, отд. геол., т.35, №2, 1960, стр.116-122.

5. Нижнемеловые отложения Центрального Предкавказья. Матер. по геол. и металлог. Центр. и Зап. Кавказа. ВАГТ, Госгеолтехиздат, 1960, стр. 78-87 (соавтор В.В. Друшиц).
6. Верхнеаптские парагиплитиды Дагестана и Центрального Предкавказья. Матер. и металлог. Центр. и Зап. Кавказа. Тр. Кавказской экспедиции ВАГТ и МГУ за 1950-1960 гг., т. 3, 1962, стр. 132-140.
7. О систематическом положении и объеме рода *Diadochoceras* Hyatt. Палеонт. ж., № 2, 1963, стр. 65-77.
8. О границе между аптом и альбом. Бюлл. МОИП, стд. геол., т. 38, № 6, 1963, стр. 84-93 (соавтор В.В. Друшиц).
9. О положении слоев с *Acanthohoplites ex gr. uhligi* в *Diadochoceras*. В сб. "Биостратиграфия и палеогеография мезокайнозоя нефтеносных областей юго-востока СССР". Гос. Ком. нефтедоб. пром. при Госплане СССР ИТИРГИ, изд-во "Наука", 1964, стр. 83-89 (соавтор В.А. Коротков).
10. Спорово-пыльцевые комплексы апта и альба разреза р. Кумы (Северный Кавказ). В сб. "Биостратиграфия, палеонтология мезозоя обрамления Каспийского моря и сопредельных районов". Изд-во "Наука", 1964, стр. 43-49 (соавтор С.Б. Куваева).
- II. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. Изд-во МГУ, 1966, I90 стр. (соавтор В.В. Друшиц).
12. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* Тез. II научной конф. геол. ф-та МГУ, 1969, стр. I55-I56.
13. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* (к границе баррема и апта). Изв. АН СССР, сер. геол., № 6, 1970, стр. I07-I13.
14. К онтогенезу видов рода *Lepthoplites* Spath в *Schloenbachia* Neumayr. Тез. У научной конф. геол. ф-та МГУ, 1970, стр. 28-31.
15. Онтогенез *Parasilesites seraniformis* Egoian Тез. VI научной конф. геол. ф-та МГУ, 1971, стр. 7-9.
16. О малоизвестном роде аммонитов клансейского горизонта (нижний мел). Палеонт. ж., № 3, 1972, стр. 78-86.
17. О значении изучения онтогенеза для систематики и филогении раннемеловых аммонитов. Тез. докл. сессии, посв. 100-летию со дня рож. акад. А.А. Борисяка. М., 1972, стр. 22-25 (соавтор В.В. Друшиц).
18. Планктонная стадия в жизни аммонитов. Тез. докл. XIX сессии Всес. Палеонт. об-ва, 1973, стр. I6-I8 (соавторы В.В. Друшиц и Л.А. Догужаева).

19. О систематическом положении тетрагонитид (*Lytoceratida*, *Ammonoidea*). Докл. АН СССР, т.209, №4, 1973, стр.953-955 (соавтор В.В.Друцци).
20. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumayr (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*). Бюлл.МОИП, отд. геол., №3, 1973, стр.9I-10I.
21. Об онтогенезе четырех видов рода *Cleoniceras Parona et Bonarelli* (*Hoplitaceae*, *Ammonoidea*). Вестн.МГУ, Геология, №3, 1973, стр.45-57.
22. Начальные камеры рода *Anahoplites* Hyatt. Докл.АН СССР, т.210, №5, 1973, стр.II97-II99.
23. Об онтогенезе аммонитов семейства *Leymeriellidae*. Палеонт.ж., №3, 1973, стр.26-34.
24. Особенности онтогенеза *Puzosia majoriana* Orbigny и возможное происхождение надсемейства *Desmocerataceae*. Докл. АН СССР, т.212, №1, 1973, стр.217-219.
25. Об одновозрастности ургонских известняков (баррем-апт) и вмещающих их алевролитов в Советских Карпатах. Изв. АН СССР, сер. геол., №2, 1973, стр.97-103 (соавтор В.Г.Чернов).
26. О систематическом положении рода *Ptychoceras* Orbigny. Докл. АН СССР, том 214, №1, 1974, стр.I93-I95.
27. Особенности рода *Sonneratia* Bayle и его систематическое положение (*Hoplitaceae*, *Ammonoidea*). Бюлл.МОИП, отд. геол., №1, 1974, стр.I06-II8.
28. Род *Cymahoplites* Spath из альбских отложений Мангышлака (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*). Вестн.МГУ, Геология, №4, 1974, стр.37-43.
29. О систематике раннемеловых аммонитов. Палеонт.ж., №4, 1974, стр.32-34 (соавтор В.В.Друцци).
30. Связь раннемеловых и позднемеловых гоплитаций. Списание на Българского геологическо дружество. Год XXXV, кн.2, 1974, стр.II7-I32.
31. Об онтогенезе некоторых представителей семейства Hoplitidae (*Ammonoidea*). Палеонт.ж., №2, 1975, стр.46-54.
32. Род *Sokolovites* Casey и его стратиграфическое значение. Вестн.МГУ, Геология, №6, 1975, стр.38-45.
33. Стратиграфия (и фауна) альбских отложений в бассейне р.Майна (Северо-Восток СССР). Изв. АН СССР, сер. геол., №9, 1975, стр.54-65 (соавтор Г.П.Терехова).
34. Об онтогенезе *Ammonitoceras wassiliewskyi* Renng. Докл. АН СССР, том 225, №1, 1975, стр.I97-200 (соавтор Т.Н.Богданова).

35. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. Палеонт. ж., №1, 1976, стр. 57-66.
36. О правильном понимании онтогенеза у представителей семейства Deshayesitidae Stoyanow. Докл. АН СССР, том 226, №2, 1976, стр. 204-207.
37. Онтогенетическое развитие некоторых раннемеловых тетрагонитид. Палеонт. ж., №2, 1976, стр. 51-63 (соавтор В.В.Друшиц).
38. Особенности развития туррилитид на примере Hypoturrilites gravisianus Orb. Докл. АН СССР, том 231, №5, 1976, стр. 206-209 (соавтор А.А.Атабекян).
39. Систематическое положение и особенности морфогенеза представителей семейства Douvilleiceratidae Parona et Bonarelli. Списание на Быгарского геологического дружество. Год XXXVII, кн. 3, 1976, стр. 256-273.
40. Новые данные о систематике семейства Parahoplitidae Spath. Бюлл. МОИП, отд. геол., №5, 1976, стр. 157-158.
41. Стратиграфия сеноманских отложений Агадырско-Корякского региона (Северо-Восток СССР) и находки в них аммонитов родов Turrilites и Hypoturrilites. Изв. АН СССР, сер. геол., №1, 1977, стр. 50-60 (соавтор Г.П.Терехова).
42. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. Палеонт. ж., №2, 1977, стр. 57-69 (соавторы В.В.Друшиц, Л.А.Догужаева).
43. О шестилопастной примасутуре меловых аммонитов. Докл. АН СССР, том 234, №5, 1977, стр. 213-216.
44. Аптский ярус и его зональное деление. Тез. научно-технической конф. "Методы стратиграфических исследований", состоявшейся 21-25 ноября 1977г. в г. Волгограде. Москва, 1977, стр. 59-60 (соавтор В.В.Друшиц).
45. Типы просутур и примасутур меловых аммонитов. Палеонт. ж., №1, 1978, стр. 78-93.
46. О природе горизонта глыбовых известняков в окрестностях г. Симферополя. Изв. АН СССР, сер. геол., №3, 1978, стр. 64-67 (соавторы Л.В.Дехтярева, В.М.Нероденко, О.В.Комарова).
47. Необычные облекающие слои аммонитов. Палеонт. ж., №2, 1978, стр. 36-44 (соавторы В.В.Друшиц, Л.А.Догужаева).
48. Особенности морфогенеза семейства Placenticeratidae Hyatt. Докл. АН СССР, том 242, №1, 1978, стр. 207-210.
49. Soviet Union. In Book: The phanerozoic Geology of the World. II. The Mesozoic, A. Elsevier Sci. Comp., Amsterdam-Oxford-New York., 1978, p. 5-53 (соавторы Н.В.Безносов, Т.Н.Горбачик, М.А.Шергамент).

50. К стратиграфии среднего альта юга СССР и некоторые гетероморфные аммониты. Бюлл.МОИШ, отд. геол., №6, 1978, стр. 75-90 (соавторы Т.Н.Богданова, М.В.Какабадзе).
51. Онтогенетическое развитие некоторых позднемеловых тетрагонитид. Вестн.МГУ, Геология, №1, 1979, стр. 23-34.
52. Аптский ярус и его зональное деление. Изв. АН СССР, сер. геол., №4, 1979, стр. 47-62 (соавтор В.В.Друцци).
53. Эволюция аптовых аммоноидей. Палеонт.ж., №3, 1979, стр. 3-II.
54. Система и филогения раннемеловых аммонитов. Тез.Всесоюзн.совещания "Новые методы исследований и принципы систематики цефалопод (аммоноидей)", состоявшегося в Москве 21-23 мая 1979г. Изд-во МГУ, 1979, стр.20-22.
55. Систематика среднеюрских перисфинктид. Тез.Всесоюзн.совещания "Новые методы исследований и принципы систематики цефалопод (аммоноидей)", состоявшегося в Москве 21-23 мая, 1979г. Изд-во МГУ, 1979, стр.6-7 (соавтор Н.В.Безносов).
56. Особенности морфогенеза отряда Phylloceratida. Докл. АН СССР, том 246, №5, 1979, стр. I223-I226.
57. Морфогенез симбирскитов. Палеонт.ж., №1, 1980, стр. 55-71 (соавторы В.В.Друцци, Г.К.Кабанов, М.В.Киорина).
58. В печати: Об онтогенезе представителей рода *Anahoplites* Hyatt. Вестн.МГУ, Геология, №2, 1980.
59. В печати: *Ammonoidea* в кн. Ургонские отложения Советских Карпат (стратиграфия,литология, палеонтология). Изд-во "Наука".
60. В печати: Среднеюрские *Leptosphinctinae* Arkell и *Zigzagoceratinae* Buckman. Палеонт.ж. (соавтор Н.В.Безносов).
61. В печати: Соотношение онтогенеза и филогенеза на примере меловых аммоноидей. Бюлл.МОИШ, отд. геол.
62. В печати: Филогения высших таксонов меловых аммоноидей. Докл. АН СССР.
63. В печати: Зональное деление аптовых отложений Юго-западного Крыма. Бюлл.МОИШ, отд. геол. (соавторы В.В.Друцци, В.М.Нероденко).
64. В печати: Система и филогения высших таксонов меловых аммоноидей. Палеонт.ж.
65. В печати: К эволюции меловых гетероморфных аммоноидей. Бюлл. МОИП, отд. геол.

Подп. к печати 13/III-80 л. 69143 Ф. 60 190 1/6  
Физ. п. л. 2,75 Уч.-изд. л. 1,85  
Заказ 1239 Тираж 200

Изд-во Московского университета. Москва, К-9.

ул. Герцена, 5/7.

Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленгоры