

К вопросу о систематике симбирскитов

Е. С. Чернова

Содержание. На основе тщательного изучения вертикального распространения и генетических взаимоотношений аммонитов из готерив-барремских отложений Среднего Поволжья, отнесенных ранее А. П. Павловым к одному роду *Simbirskites*, автор приходит к выводу о разделении этого рода на два самостоятельных — *Speetonicerias* и *Simbirskites*, имеющих различное происхождение. Род *Speetonicerias* разделен автором на три подрода. Таким образом им дается новая систематика симбирскитов.

Вопрос о возрасте мощной толщи глинистых отложений Поволжья и прилежащих к нему с запада областей, так называемых „симбирскитовых“ слоев, до последнего времени оставался спорным. Многие исследователи прошлого столетия так или иначе касались в литературе этого вопроса (П. М. Языков, С. Н. Никитин, И. Лагузен, Г. А. Траутшольд), но только А. П. Павлов в конце XIX в. тщательно изучил руководящую фауну этих слоев — аммонитов, отнесенных им к одному роду *Simbirskites*, по присутствию которых и вся толща получила свое название. В результате такого глубокого изучения богатой аммонитовой фауны Павлову удалось не только значительно уточнить возраст симбирскитовых слоев, но и расчленить их на две зоны, охарактеризованные разными группами рода *Simbirskites*. Только через 40 лет после работ Павлова появилась статья Е. В. Милановского о возрасте симбирскитовых слоев [3]. Однако Милановский не занимался детальными палеонтологическими исследованиями, и его выводы базировались в основном на проведенных им сопоставлениях с разрезами юга СССР и Западной Европы. Отсутствие палеонтологической основы под стратиграфическими выводами Е. В. Милановского позволило многим исследователям в дальнейшем не согласиться с его мнением, и вопрос о возрасте и расчленении симбирскитовых слоев оставался по существу нерешенным. Между тем стратиграфия мезозойских отложений Русской платформы приобретает все большее значение. Для выяснения возможности более дробного расчленения симбирскитовых слоев было необходимо вновь произвести послойный сбор фауны из разрезов и тщательно изучить все виды аммонитов, их эволюцию, онто- и филогенетические взаимоотношения. Эти исследования позволили прежде всего дать новую систематику „симбирскитов“.

Выделенные А. П. Павловым группы рода *Simbirskites* приобрели теперь значение самостоятельных родов и подродов. Выяснилось, что на границе двух зон „симбирскитовых“ слоев происходит смена не только видового, но и подродового состава фауны и тем самым значение этой границы для стратиграфии симбирскитовых слоев возросло. Большое количество видов, впервые найденных в этих слоях, значительно облегчило сопоставление каждой из зон с зонами неокома юга СССР. В результате этого сопоставления выяснилось, что граница между нижней и верхней зоной является границей между ярусами — готеривом и барремом. Изучение вертикального распространения отдельных видов аммонитов и их ге-

нетических взаимоотношений позволило расчленить каждую из зон Павлова еще на три зоны. Таким образом значение изучения „симбирскитов“, их филогенетических взаимоотношений, их систематики для стратиграфии неокома Русской платформы совершенно очевидно.

Группа форм, объединенных под названием „*Simbirskites*“, была впервые выделена А. П. Павловым как самостоятельный род в 1891 г. в его работе „*Argiles de Speeton et leurs equivalents*“ [10]. Большая часть видов, отнесенных к этому роду, входила раньше в состав большего гетерогенного рода *Olcostephanus* и меньшая часть — в состав рода *Perisphinctes*. В этой работе [10] Павлов дает краткое описание характерных признаков представителей рода *Simbirskites*. Генотипом он выбирает *Simbirskites decheni* Lahusen. Выделение рода *Simbirskites* было основано не только на внешнем сходстве ряда признаков у взрослых форм, но и на выяснении истинных родственных взаимоотношений между видами. Это была одна из первых попыток введения в практику палеонтологами генетической классификации вместо прежней морфологической. Результаты не замедлили сказаться: выделение родов *Simbirskites* сыграло большую роль для стратиграфии неокома Русской платформы и для сопоставления с борзальным неокомом Западной Европы.

В 1901 г. в работе „*Le crétacé inférieur de la Russie et sa faune*“ [11], во второй части А. П. Павлов приводит более подробные обоснования выделения рода *Simbirskites*. В этой работе род *Simbirskites* Павлов делит на три группы: 1) группу *perisphinctoidea*, или группу *Simbirskites versicolor*, к которой он относит „формы, похожие на *Perisphinctes* с широким пупком и раздваивающимися ребрами, у взрослых форм лишенными бугорков“ [стр. 67]; 2) группу *umbonati*, или группу *Simbirskites decheni*, к которой он относит „формы, сходные с *Astieria*“ [стр. 67] и 3) группу *discofalcati*, или группу *Simbirskites discofalcatius*, в которую объединяет дискоидальные инволютные формы. Первая группа характерна для нижней зоны симбирскитовых слоев, две последние — для верхней. В этой же работе Павлов делает предположение о происхождении рода *Simbirskites* от рода *Polypytchites*.

В 1910 г. Р. Дувийе [7] впервые высказал точку зрения, что не все виды, объединенные в род *Simbirskites*, имеют одно и то же происхождение. Так, группу *discofalcati* он считал тесно связанной с рядом представителей рода *Holcodiscus*, руководствуясь при этом чисто внешним сходством взрослых видов группы *discofalcati* с такими же сжатыми, лишенными бугорков видами рода *Holcodiscus*; между тем весь ход онтогенеза этих групп совершенно различен, что не было принято им во внимание.

В 1924 г. Л. Ф. Спет [14] разбил род *Simbirskites* на самостоятельные роды: *Speetoniceris*, *Craspedodiscus* и собственно *Simbirskites*, предполагая для каждого из них самостоятельные корни. В этой работе Спет не дает даже самого краткого описания выделенных им родов и не приводит никаких доказательств выдвигаемых им предположений об их происхождении.

Род *Speetoniceris* Спета по объему, повидимому, совпадает с группой Павлова *perisphinctoidea*, поскольку Спет относит сюда „ранние перисфинктоидные формы с генотипом *Speetoniceris subbipliciforme*“.

К роду *Simbirskites* s. str. Спет относит „лишь виды с оригинальной коронатной формой группы *decheni*, внешне сходные с ранними *Olcostephanidae*“. Судя по этим словам, можно было бы считать, что род *Simbirskites* в понимании Спета соответствует по объему группе *umbonati-decheni* Павлова, однако родовое название *Simbirskites* прилагается им также к таким дискоидальным инволютным формам, как виды *progreadiens*.

barboti, *speetonensis*, *concinus* и *venustus*, ранее относимым Павловым к группе *discofalcati*.

Наиболее инволютные и сильно сжатые, дискоидальные формы выделяются Спетом в род *Craspedodiscus*, других диагностических признаков этого рода Спет не приводит.

Спет, как известно, противник применения основного биогенетического закона для филогенетических построений у аммонитов. Он считает, что если явление рекапитуляции и наблюдается в развитии отдельных признаков аммонитов, то для раковины в целом оно по существу сводится на нет в результате ряда отклонений от этого закона. Практически же отрицание явления рекапитуляции приводит Спета к отказу от научно обоснованной генетической классификации и возврату к формальной морфологической. Формальный подход проявил Спет и к систематике „симбирскитов“.

В 1935 г. Ф. Роман [13], очевидно не соглашаясь со Спетом, что выделенные им группы имеют значение самостоятельных родов, придает им значение только подродов, выводя их из общего корня и снова объединяя в род *Simbirskites*.

Более поздних работ, касающихся симбирскитов, не имеется. Среди большинства авторов, занимавшихся позже стратиграфией нижнего мела, установилась точка зрения Романа, т. е. роды, выделенные Спетом, рассматривались как подроды рода *Simbirskites*.

После изучения нами онтогенеза большого количества видов всех трех групп „симбирскитов“, выделенных Павловым (группы *perisphinctoidea*, *umbonati*, *discofalcati*), выяснился ряд фактов развития этих групп, заставляющих внести ряд значительных изменений в систематику „симбирскитов“ и по-иному понимать объем этих трех групп.

К роду *Speetonicerias* мы относим группу *perisphinctoidea* Павлова, выделенную в 1924 г. Спетом в особый род *Speetonicerias*, и группу *discofalcati* Павлова, часть представителей которой (наиболее инволютные и сильно сжатые формы) Спет выделил в род *Craspedodiscus*.

К роду *Simbirskites* мы относим только группу *umbonati* Павлова и виды *coronatiformis* M. Pavl. и *pavlovae* nom. nov. (*elatus* M. Pavl.), ранее входившие в состав группы *perisphinctoidea*.

Род *Simbirskites* Pavlov, emend. mihi, 1952

Генотип *Ammonites decheni* Roemer [12, табл. XIII, фиг. 1], но голотип утерян и заменен топотипом *Simbirskites decheni* in Lahusen [2, табл. V, фиг. 1]. СССР, Ульяновск, мел, нижний баррем.

Диагноз. Раковины этого рода имеют более или менее вздутую форму с глубоким воронкообразным пупком и широкими оборотами, ширина которых больше высоты. Умбональная сторона оборотов, отделенная от сифональной резким перегибом, покрыта простыми толстыми ребрами, приблизительно на половине боков выступающими в виде высоких бугорков, обрамляющих умбональную часть раковины. От бугорков к внешнему краю ребра либо раздваиваются, либо отходят в виде пучка и соединяются снова в бугорках на противоположном боку, переходя без перерыва сифональную сторону. Все ребра отклонены вперед к устью. Устье окружено гладкой полосой, сопровождаемой одним или несколькими простыми ребрами. Жилая камера занимает от $\frac{2}{3}$ до $\frac{3}{4}$ последнего оборота. Лопастная линия характеризуется слабой инверсностью, наличием у большинства видов четырех двураздельных седел и пяти трехраздельных лопастей.

Все представители этого рода приобретают наиболее типичную форму

и скульптуру на диаметрах 50—60 мм и сохраняют ее до 80—90 мм, на более крупных раковинах скульптура обычно начинает слабеть. Период, когда видовые признаки выражены на раковине наиболее резко и не меняются при ее росте, мы называем периодом зрелости. Для данного рода он охватывает раковины диаметром от 50—60 до 80—90 мм.

Молодые раковины рода, размерами 10—17 мм в диаметре, отличаются от взрослых более узким и глубоким пупком, значительно более широкими оборотами (отчего раковина приобретает более вздутый облик), расположением бугорков несколько ближе к швам и большим количеством сифональных ребер в пучке.

Особенно вздутую форму с очень узким и глубоким пупком, низкими и широкими объемлющими оборотами имеют молодые экземпляры верхнеготеривских видов *Simbirskites coronatiformis* M. Pavl. и *S. pavlovae* nov. sp., первых по времени появления. На этих диаметрах они очень напоминают представителей рода *Polyptychites*.

У всех видов данного рода сначала появляются умбональные ребра и бугорки и позже сифональные. У двух готеривских видов рода *Simbirskites* первые признаки скульптуры появляются на раковинах диаметром 10 мм в виде слабо заметных умбональных ребер, затухающих на границе с сифональной створной; вскоре они становятся более резкими и оканчиваются низкими бугорками, от которых на раковинах диаметром 16—18 мм начинают отходить очень низкие, слабо заметные сифональные ребра в количестве 3-х и изредка 4-х в пучке. В такой стадии развития скульптура очень сходна со скульптурой *Polyptychites gravesiformis* Pavl., которая имеет не более 30—40 мм. При дальнейшем росте раковин этих видов количество сифональных ребер в пучке сокращается до двух и скульптура взрослых форм становится сходной со скульптурой готеривских представителей рода *Speetonicerias*.

У барремских видов рода *Simbirskites* появление скульптуры сдвигается на более раннюю стадию развития и начинается с возникновения бугорков (уже на раковинах диаметром 4 мм), затем умбональных ребер и, наконец, сифональных в количестве 4—5 в пучке. В онтогенезе наиболее ранних барремских видов рода количество ребер в пучке уменьшается до трех, а у видов, характеризующих верх баррема, количество сифональных ребер в пучке не изменяется в онтогенезе.

Видовые признаки в развитии лопастных линий всех представителей данного рода закладываются очень рано. Уже на раковинах диаметром 3 мм ос-

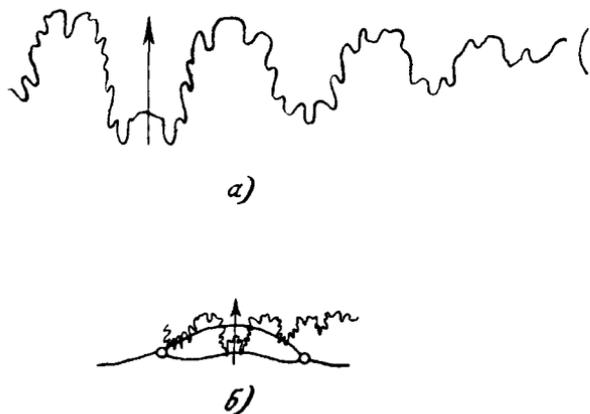


Рис. 1. *a* — лопастная линия *Simbirskites pavlovae* на обороте диаметром 10 мм, $\times 10$; *b* — лопастная линия *Simbirskites pavlovae* на обороте диаметром 37 мм, nat. величина

новные седла и лопасти еще гладкие, но имеют относительную длину, ширину и общий облик, свойственные взрослым раковинам (рис. 1). Расчленение седел и лопастей заканчивается на раковинах диаметром 6 мм и тогда они приобретают уже все характерные черты, свойственные виду, и в дальнейшем в онтогенезе не меняются.

Несколько по-иному развивается лопастная линия двух верхнеготеривских видов родов *Simbirskites coronatiformis* M. Pavl. и *S. pavlovae* пом. пов. Лопастей и седла юных раковин диаметром 6—8 мм отличаются от лопастей и седел взрослых раковин большей шириной, особенно сифональная — широкая и мелкая. В ходе онтогенеза при росте раковины до диаметра 20 мм седла и лопасти сужаются, сифональная лопасть становится узкой и глубокой, разделенной высоким седельшком. При дальнейшем росте раковины лопастная линия не изменяется и очень напоминает лопастную линию *Polyptychites gravesiformis* Pavl. (рис. 2).

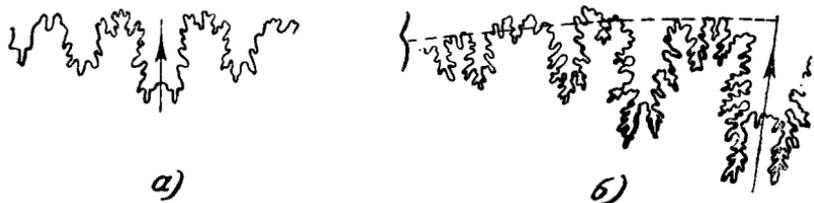


Рис. 2. а — лопастная линия *Simbirskites coronatiformis* на диаметре 13 мм, $\times 2$; б — лопастная линия *Polyptychites gravesiformis* на диаметре 60 мм

Из всех видов рода *Simbirskites* пока только два известны из отложений верхнего готерива — *Simbirskites coronatiformis* M. Pavl. и *S. pavlovae* пом. пов., резко отличающиеся по ряду признаков от нижнебарремских представителей этого рода, с которыми они горздо больше сходны на юных стадиях развития, чем в зрелости. Это сходство юных оборотов, очевидно, свидетельствует об их родстве и позволяет их объединить с нижнебарремскими видами в один род.

Распространение. Русская платформа, Крым, Северный Кавказ, северная Англия, северо-западная Германия. Верхний готериз — нижний баррем.

Род *Speetonicerus* Spath, emend. mihi, 1952

Генотип *Speetonicerus subbipliciforme* Spath (равен *Olcostephanus* sp. [6, табл. XII, фиг. 3]. Англия, Спитон. Мел, нижний баррем.

Диагноз. В состав этого рода входят формы с раковинами от эволютных с округлыми оборотами до инволютных дискоидальных. От шва в большом количестве (25—35) отходят простые ребра, которые на половине боков у большинства видов оканчиваются низкими бугорками. От бугорков отходят пучки внешних ребер (от 2 до 4 в пучке), без прерыва переходящие наружную сторону. Жилая камера занимает более $\frac{3}{4}$ последнего оборота. Лопастные линии большинства видов обладают инверсностью, четырьмя седлами и пятью лопастями. Сифональная лопасть взрослых раковин узкая и глубокая. Наиболее типичные видовые признаки все представители этого рода имеют на оборотах диаметром 70—115 мм.

Этот род делится на три подрода: подрод *Speetonicerus* из верхнего готерива, равный группе perisphinctoidea Павлова, и подроды *Craspedodiscus* и *Milanowskia* из нижнего баррема, объединенные ранее Павловым в одну группу discofalcati.

Распространение. Русская платформа, Крым, Северный Кавказ, северная Англия, северо-западная Германия. Верхний готерив — нижний баррем.

Подрод *Speetonicerases Spath*

Генотип *Speetonicerases subbipliciforme* Spath (равен *Olcostephanus* sp.) [6, табл. XII, фиг. 3]. Англия, Спитон. Мел, нижний баррем.

Диагноз. Раковины имеют широкий и мелкий пупок, округлые слабо объемлющие обороты, покрывающие только $\frac{1}{3}$ боковых сторон предыдущих оборотов. В точках расщепления ребер на раковинах до 80—90 мм в диаметре имеются низкие, нерезкие бугорки, исчезающие у более крупных раковин. На раковинах имеются пережимы. Лопастная линия характеризуется наличием четырех седел и пяти лопастей. Сифональная лопасть на всех диаметрах узкая с высоким и узким седельщиком.

Все виды этого подрода достигают зрелости приблизительно с диаметра 90 мм и достигают крупных размеров до 500—600 мм в диаметре, не меняя на этом интервале роста своей формы и скульптуры.

Подрод *Speetonicerases* включает две группы форм: группу *Speetonicerases versicolor* с двухраздельными ребрами и сравнительно широкими оборотами, характерную для верхнего готерива Русской платформы, и группу *Speetonicerases inverselobatus*, у представителей которой обороты более узкие и от одного ребра к наружной стороне отходят 3—4 ребра. Эта группа характерна для верхнего готерива западной Германии.

Молодые обороты видов подрода *Speetonicerases* (размерами от 10—12 мм до момента оформления всех видовых признаков, т. е. до 80—90 мм) отличаются от взрослых более узким и глубоким пупком, более высокими оборотами, более частыми умбональными ребрами, сильнее наклоненными вперед. Бугорки появляются обычно несколько позже сифональных ребер на раковинах диаметром 12—13 мм и снова исчезают у взрослых форм (диаметром более 80 мм). Лопастные линии на формах диаметром до 17—19 мм у всех видов имеют сифональную лопасть более широкую, чем у взрослых форм, с широким и низким седельщиком. В остальном очертания седел и лопастей и их относительные размеры подобны взрослым уже на молодых раковинах диаметром не более 5—6 мм и в дальнейшем в онтогенезе не меняются.

Распространение. Русская платформа, Крым, Северный Кавказ, северная Англия, северо-западная Германия. Верхний готерив.

Подрод *Milanowskia* subgen. nov.

Генотип *Speetonicerases (Milanowskia) speetonensis* Joung and Bird [8, табл. XII, фиг. 5, стр. 265]. Англия, Йоркшир. Мел, нижний баррем.

Диагноз. Раковины видов этого подрода имеют очень мелкий и узкий пупок, составляющий около четверти общего диаметра, узкие и высокие сжатые с боков обороты, ширина которых равна высоте. От шва отходят многочисленные умбональные ребра, которые на расстоянии $\frac{2}{3}$ боковой стороны от шва выступают в виде тонких и низких бугорков. От бугорков отходят обычно по три и очень редко по два и по четыре сифональных ребра. Устье окружено одним или двумя высокими простыми ребрами. По характеру лопастной линии относящейся к описываемому подроду формы резко делятся на две группы: группу *Speetonicerases (Milanowskia) speetonensis* с пятью низкими и широкими, слабо зазубренными седлами, постепенно поднимающимися к шву, и группу *Sp. (M.) progrediens*, лопастная линия которых состоит из четырех узких и высоких, сильно расчлененных седел и пяти узких глубоких лопастей.

Наиболее типичное строение раковины данного подрода имеют на диаметрах от 70 до 110 мм.

Юные раковины, еще лишенные скульптуры, обеих групп подрода

Milanowskia диаметром 3—6 мм своей вздутой формой, широкими и округлыми оборотами резко отличаются от взрослых и сходных с раковинами видов подрода *Speetonicerases*. Эту стадию развития в их онтогенезе можно назвать „спитоницерэсовой“, а подрод *Speetonicerases* следует считать ближайшим предком подрода *Milanowskia*. При увеличении диаметра ширина оборота резко уменьшается, что влияет на форму оборота, который становится более высоким и уплощенным (рис. 3).

Развитие формы оборота видов *Speetonicerases speetonensis* и *Sp. lahusei* подрода *Milanowskia*



на диаметре 6 мм для обоих видов



на диаметре 8 мм для обоих видов

Sp. (M.) speetonensis | *Sp. (M.) lahusei*



на диаметре 13 мм



на диаметре 12 мм



на диаметре 15 мм



на диаметре 15 мм

× 2

Формы оборотов некоторых видов подрода *Speetonicerases*



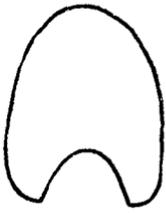
Sp. (speetonicerases) versicolor на диаметре 30 мм



Sp. (speetonicerases) subinversus на диаметре 20 мм



Sp. inversus на диаметре 30 мм



Sp. hauchecornei на диаметре 170 мм

нат. величина за исключением *Sp. hauchecornei* × 2

Рис. 3

Зачатки скульптуры у первых по времени представителей описываемого подрода появляются на раковинах диаметром 7.5—8 мм в виде тонких умбональных ребер, быстро затухающих на половине боков. На диаметре 10 мм появляются сифональные ребра по 4—5 в пучке, с частыми промежуточными; бугорки появляются только у раковин крупнее 12 мм в диаметре. У более поздних представителей подрода *Milanowskia* появление скульптуры сдвинуто на более молодые обороты (умбональные ребра с бугорками появляются на раковинах диаметром 6 мм, сифональные 8.5—9 мм). В ходе онтогенеза количество сифональных ребер, отходящих от одного умбонального, постепенно сокращается у видов из

основания нижнего баррема до трех, а у более поздних — до четырех; промежуточные ребра у всех видов почти совсем исчезают.

Лопастные линии всех молодых представителей подрода отличаются от лопастных линий взрослых раковин более широкими и мелкими лопастями, особенно сифональной. Очертания же всех извилин седел и лопастей и их относительные размеры в онтогенезе видов данного подрода не меняются, что дает возможность по их облику очень рано различать отдельные виды (с момента появления на лопастях зазубрин). Однако у нескольких видов подрода *Milanowskia* на раковинах диаметром до 10—12 мм наблюдается асимметрия лопастной линии, выражающаяся в различных очертаниях наружных седел: по одну сторону от плоскости симметрии наружное седло напоминает наружное седло близкого вида из отложений нижележащей зоны, по другую — уже имеет все характерные



Рис. 4. Лопастная линия *Speetoniceras (Milanowskia) progrediens* Lahus. у раковины диаметром 9 мм, $\times 9$. А — наружное седло, типичное для вида *Speetoniceras (Milanowskia) progrediens*; Б — наружное седло вида *Speetoniceras (Milanowskia) lahuseni*

черты исследуемого вида (рис. 4). На раковинах крупнее 10—12 мм в диаметре асимметрия исчезает.

Распространение. Русская платформа, северная Англия, северо-западная Германия. Нижний баррем.

Подрод *Craspedodiscus* Spath

Генотип *Speetoniceras (Craspedodiscus) clypeiforme* Judd non d'Orbigny. Англия, Йоркшир и Линкольншир. Мел, нижний баррем.

Диагноз. Представители этого подрода отличаются от видов подрода *Milanowskia* еще более сжатой дискоидальной раковиной с еще более узким пупком (составляющим $\frac{1}{5}$ или $\frac{1}{6}$ часть диаметра раковины), отсутствием бугорков, наличием промежуточных внешних ребер, не связанных с умбональными. Лопастные линии всех представителей подрода инверсны, состоит из четырех (реже из пяти) двураздельных асимметричных узких седел, раздавленных глубокими лопастями, из которых перзая, боковая по длине, либо слегка превосходит, либо равна длине сифональной лопасти. Последняя на формах диаметром до 60—70 мм узкая и глубокая, с двумя длинными параллельными ветвями, на формах более крупных — шире и мельче, с расходящимися ветвями.

Наиболее типично для видов этого подрода строгие раковины диаметром от 40 до 70—75 мм.

Юные формы всех представителей этого подрода диаметром 6—7 мм сильно отличаются от взрослых раковин, идентичны видам подрода *Milanowskia*, тех же размеров и напоминают обороты *Speetoniceras* s. str. *versicolor* диаметром 15—30 мм.

При постепенном увеличении размеров раковин до диаметра в 15 мм форма их довольно быстро изменяется в сторону сужения пупка, сужения и повышения оборотов, т. е. раковина становится все более инволютной и дискоидальной. Раковины размерами от 6 до 15 мм в диаметре, так же как и представители подродов *Milanowskia* проходят в онтогенезе „спитоницерасовую“ стадию развития. При дальнейшем росте раковины продолжают быстро сужаться и становятся более узкими, чем раковины представителей подрода *Milanowskia* (рис. 5). Раковины крупнее 35—40 мм в диаметре во время роста уже существенно не меняют своей формы.

Зачатки скульптуры появляются на диаметрах 7.5—8 мм в виде тонких умбональных ребер, быстро затухающих на половине боков. Сифональные ребра появляются на диаметрах 9—10 мм, причем в виде пучков из 3—4 ребер, отходящих от одного умбонального. У ряда видов этого подрода, начиная с диаметра 13—14 мм, в точках расщепления умбональных ребер появляются низкие, слабо заметные бугорки, вновь исчезающие на раковинах крупнее 25—40 мм в диаметре (у разных видов по-разному). У некоторых видов бугорки не появляются вовсе. При росте раковин постепенно уменьшается количество сифональных ребер, связанных с умбональными, и появляется все большее количество промежуточных ребер.

Лопастные линии раковин 7—8 мм в диаметре отличаются от взрослых строением более широкой сифональной лопасти, с более низким и широким седлышком и более широкой перзой боковой лопастью, которая на этих диаметрах короче сифональной. На раковинах диаметром 14—15 мм очертания лопастных линий уже тождественны очертаниям лопастных линий взрослых раковин и в онтогенезе не меняются.

Распространение. Русская платформа, Северный Кавказ, север Сибирской платформы, северная Англия, северо-западная Германия. Нижний баррем.

Подрод *Craspedodiscus*, несомненно, генетически близок подроду *Milanowskia*; раковины обоих подродов диаметром до 15 мм по форме не отличимы и проходят в своем развитии те же онтогенетические стадии.

По характеру скульптуры оба подрода ближе всего к представителям группы *Speetonicerus* s. str. *inverselobatus*, от которой они, возможно, и произошли.

Общность происхождения обоих подродов, сходство в развитии их видов, их тесная генетическая связь и сходство с подродом *Speetonicerus* заставляют нас не согласиться с Л. Спером [14], который считал подроды *Speetonicerus* и *Craspedodiscus* самостоятельными родами, а виды подрода *Milanowskia* включал в род *Simbirskites*.

Все представители рода *Speetonicerus* даже на очень ранних стадиях своего развития резко отличаются от представителей рода *Simbirskites*. Форма раковин у них значительно менее вздутая, пупок шире и мельче, чем у представителей рода *Simbirskites* (рис. 6). По мере роста раковин эти различия в форме у всех готеривских представителей родов *Speetonicerus* и *Simbirskites* постепенно затухают и взрослые виды подрода *Speetonicerus* мало отличаются от готеривских представителей рода *Simbirskites*. У барремских представителей обоих родов, напротив, по мере роста раковин описанные различия в форме выступают все более и более резко, и взрослые раковины подродов *Craspedodiscus* и *Milanowskia* резко отличаются своей сжатой дискоидальной инволютной формой

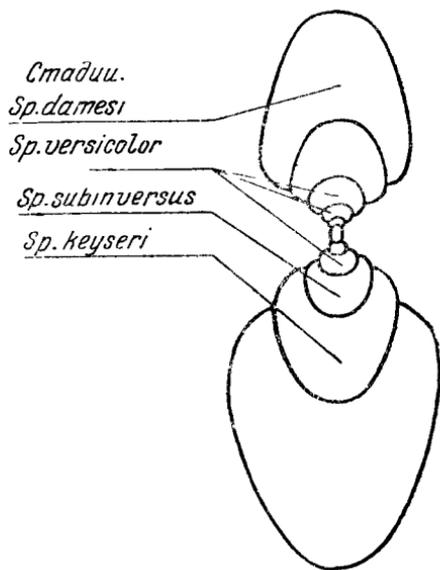


Рис. 5. Изменение формы оборота в онтогенезе вида *Speetonicerus* (*Craspedodiscus*) *barboti* Lahus.

от вздутых раковин с глубоким и широким пупком, характерных для всех барремских представителей рода *Simbirskites*.

Скульптура обоих родов разнится также различным путем: у большинства представителей рода *Simbirskites* вначале появляются толстые и высокие бугорки, затем простые умбональные ребра и несколько позже сифональные. У представителей рода *Speetoniceris* вначале появляются умбональные ребра, затем сифональные и позже бугорки. Наиболее резкое различие в скульптуре появляется у молодых раковин готеривских представителей родов *Simbirskites* и *Speetoniceris*.



а)



б)

Рис. 6. а — оборот *Speetoniceris* на диаметре 8 мм, $\times 2$; б — оборот *Simbirskites* на диаметре 9 мм, $\times 2$

характеризуются дихотомическим разветвлением умбональных ребер. Таким образом взрослые представители обоих родов в готериве очень сходны, что и явилось основанием для А. П. Павлова объединить их в одну группу *perisphinctoidea*. Однако весь ход онтогенетического развития их различен, что, несомненно, указывает и на их различное происхождение.

Юные раковины первых во времени представителей рода *Speetoniceris* (подрод *Speetoniceris* из готерива) своей сжатой, умеренно инволютной формой и дихотомическим ветвлением ребер напоминают представителей рода *Tollia* и в меньшей степени очень мало изученную группу форм типа *kindiakensis* sp. nov. рода *Polyptychites*, безусловно заслуживающих выделения из этого рода. Более точно указать предка рода *Speetoniceris* пока не представляется возможным, поскольку сами роды *Tollia* и *Polyptychites* еще не достаточно изучены и не выяснен верхний предел их распространения в отложениях валанжина.

Юные раковины двух готеривских представителей рода *Simbirskites* — *S. coronatiformis* M. Pavl. и *S. pavlovie* nom. nov. своей вздутой боцонкообразной формой и характером скульптуры (3—4 низких расплывчатых сифональных ребра от одного резкого умбонального) чрезвычайно близки раковинам типичных представителей рода *Polyptychites* (ближе всего *P. gravesiformis* Pavl.). Эту стадию их развития мы называем „полиптихитовой“ и считаем, что она свидетельствует о происхождении рода *Simbirskites* от типичных представителей рода *Polyptychites*. У барремских представителей рода *Simbirskites* „полиптихитовая“ стадия сдвинута на более ранние обороты по сравнению с готеривскими представителями этого рода и менее четко выражена.

Что касается лопастной линии, то в ее характере для всех четырех сравнительных видов — *Simbirskites*, *Speetoniceris*, *Polyptychites* и *Tollia* — имеется много общего: 1) инверсность, 2) форма сифональной лопасти (узкая, разделенная высоким седельшком), 3) количество седел и лопастей у первых трех рядов (4 седла и 5 лопастей)¹. Это явление можно объяснить тем, что признаки ранних стадий развития лопастной линии, которые должны были бы характеризовать каждый из рассматриваемых родов и отличать их друг от друга, исчезли в онтогенезе видов этих родов² и мы наблюдаем только признаки, отличающие различные виды — очертания седел и лопастей, их относительные размеры, большая или

¹ У рода *Tollia* число седел чаще равно 5, а иногда даже 6.

² Явление выпадения отдельных стадий в онтогенезе хорошо известно в палеонтологической литературе и описано в трудах А. Н. Северцова [4, 5].

меньшая степень инверсности. Сходство линий родов *Simbirskites*, *Speetoniceras*, *Polyptychites* и *Tollia* является либо результатом параллелизма в развитии этих родов, либо общие признаки унаследованы ими от какого-то (пока нам неизвестного) общего предка.

Итак, хотя в характере скульптуры и в строении лопастных линий всех групп видов (*perisphinctoidea*, *discofalcati* и *umbonati* Павлова), объединенных А. П. Павловым в род *Simbirskites* и имеется много общего, при исследовании онтогенетического развития этих групп выяснилось их полифалитическое происхождение, что не допускает объединения их в один род или даже в какую-либо более крупную генетическую единицу.

В заключение нам хочется сказать о некоторых особенностях в развитии видов родов *Speetoniceras* и *Simbirskites* в онто- и филогенезе.

В развитии формы и скульптуры готеривских видов родов *Speetoniceras* и *Simbirskites* мы наблюдаем явление рекапитуляции признаков предков, что позволило нам решить (пока еще приблизительно) вопрос о происхождении обоих родов. В развитии лопастных линий мы почти не наблюдаем явления рекапитуляции, поэтому в наших филогенетических построениях мы не можем руководствоваться ее изменениями (как это делалось при изучении палеозойских форм А. П. Карпинским, В. Е. Руженцевым и др.).

Несмотря на различное происхождение родов *Speetoniceras* и *Simbirskites* между ними имеется много общего как в особенностях онтогенетического развития видов, так и в направлениях изменений ряда признаков в процессе филогенеза.

1. Все признаки, характеризующие раковину определенного вида (форма, скульптура, лопастная линия), развиваются с различной скоростью (явление гетерохронии) и различными способами (модусами по А. Н. Северцову) (5).

2. В онтогенезе видов обоих родов такие признаки, как ширина и длина лопастей и седел, степень инверсности лопастной линии развиваются способом надставки (анаболией, по А. Н. Северцову), проходя в своем развитии ряд предковых стадий и затем надставляя новую. Этим же способом развивается форма оборота первых во времени представителей родов *Simbirskites* и *Speetoniceras*, а также первых барремских форм рода *Speetoniceras*. Во всех этих случаях антегральные признаки сдвигаются на более молодые обороты потомков, причем у одного вида различные признаки (например степень инверсности лопастной линии, длина лопастей, форма оборота) проходят предковые стадии с различной скоростью: в то время как один признак проходит стадию ближайшего предка, на том же обороте другой проходит еще более отдаленную стадию развития.

3. Для многих видов обоих родов характерно замедленное развитие ряда признаков, которые в конечном итоге не достигают стадии взрослых предков (или, достигнув ее, не развиваются дальше). Так развивается характер скульптуры у видов подродов *Craspedodiscus* и *Milanowskia* и видов рода *Speetoniceras* в течение нижнего баррема; форма оборота у представителей подродов *Craspedodiscus* и *Milanowskia* из двух верхних зон нижнего баррема. В результате по всем этим признакам зрелые обороты потомков напоминают молодые обороты предков.

Такое замедленное развитие называется брадиморфным, а явление — брадигенией (термин, предложенный еще Шмитом). Это явление привлекло внимание А. П. Павлова [11] при исследовании кардиоцератид и „симбирскитов“, и он назвал его, быть может не совсем удачно, „про-

фетическими фазами“ в развитии предков, что было использовано затем некоторыми идеалистически настроенными западноевропейскими учеными (Шиндевольф, Бойрлен) и Л. С. Бергом для теоретических построений мистического характера (хотя сам Павлов и не вкладывал в это понятие никакого идеалистического смысла).

Наиболее приемлемое и естественное объяснение сходства зрелых оборотов потомков с молодыми оборотами предков дал А. Н. Иванов [1] при изучении развития семейства *Kosmocertidae*. Он объясняет это следующим образом: признаки, возникшие на молодых оборотах предкового вида и не свойственные взрослой раковине этого вида, являлись ценогенетическими, т. е. приспособительными к определенному образу жизни, не свойственному взрослой форме. Потомки этого вида на протяжении всего своего развития не меняли образа жизни, сходного с образом жизни молодых раковин предка, таким образом ценогенетические признаки предка стали признаками взрослой раковины потомка. Мы не беремся конкретно указать, о каком образе жизни свидетельствуют те или иные признаки строения рассматриваемых нами форм. Вопрос экологии аммоноидей в настоящее время, несмотря на ряд трудов на эту тему (О. Абель, И. Динер, Л. Спет, А. Скотт и др.), вообще очень слабо разработан и наши заключения в этом отношении носили бы чисто гадательный характер.

Поскольку способом брадигении развиваются далеко не все признаки, характеризующие раковину, мы не можем, строго говоря, называть целиком вид „брадиморфным“, как это предлагает А. Н. Иванов.

4. Явление закладки совершенно новых признаков на сравнительно ранних стадиях развития раковин (когда видовые отличия только начинают появляться) очень характерно для первых барремских представителей родов *Spectoniceras* и *Simbirskites*. Скульптура этих видов развивается так: такой новый по сравнению со скульптурой предков признак, как большое количество сифональных ребер в одном пучке (4 — 5) появляется внезапно на очень молодых оборотах раковин в начале возникновения скульптуры. В данном случае, следовательно, явление рекапитуляции признаков предков отсутствует¹. Этим же способом у всех видов обоих родов развивается такой признак, как очертания седел и лопастей, так как с самого начала их расщепления они уже принимают форму, характерную для данного вида, и в дальнейшем в онтогенезе не изменяются. Лишь у некоторых видов на одной стороне оборота седла и лопасти еще рекапитулируют седла и лопасти ближайших предков (явление асимметрии лопастной линии на молодых оборотах раковины).

Появление новых признаков на ранних стадиях развития видов, конечно, затемняет явление рекапитуляции, как и явления гетерохронии, брадигении и выполнение отдельных стадий. Однако ни в коем случае нельзя согласиться с рядом западноевропейских ученых — исследователей аммоноидей (в первую очередь с Л. Спетом), которые отрицают рекапитуляцию в развитии аммонитов. Противниками теории рекапитуляции являются большей частью исследователи мезозойских аммонитов (юры и мела), лопастные линии которых действительно часто не рекапитулируют стадии предков. Однако эти ученые, очевидно, мало интересуются рядом других признаков, характеризующих вид.

5. Очень характерен параллелизм в развитии некоторых признаков у родов *Spectoniceras* и *Simbirskites*. Так, в филогенезе обоих родов скульптура изменяется от пучков, состоящих только из 2 ребер, отходя-

¹ Такое изменение скульптуры можно рассматривать как скачок в развитии барремских видов по сравнению с гетеривскими.

щих от одного умбонального, до пучков, состоящих из 4—5; расширяется сифональная лопасть. В филогенезе всех барремских представителей обоих родов увеличивается ширина оборота и раковины становятся более вздутыми. Очевидно, изменения окружающей среды вызывали и изменения всех перечисленных признаков в одном направлении у раковины обоих родов.

На вопрос, какие именно изменения среды вызывали изменение раковин (поскольку состав осадка их не фиксирует), ответить в настоящее время очень трудно, до тех пор пока точно не будет выяснено, о каком образе жизни свидетельствуют те или иные признаки раковин рассматриваемых видов. Единственным выводом, к которому пришло большинство исследователей, занимавшихся вопросами экологии аммонитов, является вывод о том, что сжатые, инволютные формы значительно лучшие пловцы, чем сильно вздутые формы.

История развития и миграции исследованных нами родов может также подтвердить этот вывод. Сильно сжатые и инволютные формы подродов *Craspedodiscus* и *Milanowskia* имели возможность мигрировать в начале баррема в пределы Русской платформы из Англо-Германского бассейна, преодолев огромные расстояния вокруг Скандинавского щита. Вздутые „неуклюжие“ барремские виды рода *Simbirskites* преодолевали это пространство с большим трудом и, очевидно, с большими потерями, так как мы имеем очень мало общих для Русской платформы и Германии форм этого рода. Все барремские представители этого рода являются для Русской платформы автохтонными, т. е. формами местного происхождения.

Миграция на Русскую платформу новых видов рода *Speetonicerus* явилась одной из причин быстрого изменения форм на границе готерива и баррема в обоих родах. Появление новых форм в бассейне создало существенно иные взаимоотношения между организмами; усилилась борьба за существование между отдельными видами, которые теперь сильно увеличились в числе.

Коренные изменения на границе готерива и баррема произошли, во-первых, в форме раковины обоих родов: у рода *Speetonicerus* раковины стали дискондальными, у рода *Simbirskites*, напротив, вздутыми, во-вторых, в характере скульптуры обоих родов вместо двух сифональных ребер от одного умбонального стал отходить целый пучок, состоящий из 4—5 ребер. Очевидно, увеличение количества сифональных ребер в пучке играло положительную роль в жизни раковины, о чем свидетельствует непрерывная тенденция к увеличению числа ребер в пучке в филогенезе барремских видов обоих родов.

Если сжатая инволютная раковина свидетельствует о приспособлении формы к активному плаванию (нектону), то, очевидно, что представители родов *Simbirskites* и *Speetonicerus*, в готериве ведущие примерно сходный образ жизни (о чем говорит сходство формы и скульптуры раковин), в начале баррема приспособились к различному образу жизни: виды рода *Speetonicerus* к нектону, а виды рода *Simbirskites* к более неподвижному придонному существованию. В дальнейшем, в течение всего нижнего баррема в филогенезе обоих родов наблюдается тенденция к вздутию.

Остается сказать, что неотложной задачей для аммоноидей является изучение их экологии и экогенеза (процесс развития экологических отношений между организмом и средой во времени), что позволит нам с большей достоверностью говорить о причинах столь быстрых их изменений во времени.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванов А. Н. К вопросу о так называемой „проблематической фазе“ в эволюции Kosmoseratidae. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. XX (1 — 2), 1945.
 2. Лагузен И. Об окаменелостях симбирской глины. Зап. Минерал. о-ва, т. 9, 1874.
 3. Милановский Е. В. О возрасте симбирских слоев и белемнитовой толщи Поволжья. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. XVIII (1), 1940.
 4. Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. 1912.
 5. Северцов А. Н. Модусы филэмбриогенеза. Зоол. журн., т. 14, 1935.
 6. Danford. Notes on the Speeton ammonites. Proceed Yorksh. Geol. Soc., vol. XVI, part. I. 1906.
 7. Douvillé R. Cephalopodes argentins. Mém. Soc. Geol. France, Paléontologie, t. XIX, fasc. 4, № 43, 1910.
 8. Joung M. and Bird M. Survey of the Yorkshire Coast, 1828.
 9. Judd J. W. Additional observations on the Neocom and strata of the Yorkshire and Lincolnshire. Quatern. Journ. Geol. Soc., vol. 26, London 1870.
 10. Pavlov A. et Lamplugh G. Argiles de Speeton et leurs equivalents. Bull. Soc. Natur. Moscou, № 4, 1891.
 11. Pavlov A. R. Le Crétacé inférieur de la Russie et sa faune. Mém. Soc. Natur. Moscou, XVI, 3, 1901.
 12. Roemer F. Die Versteinerung des Kreidegebirges. 1840.
 13. Roman F. Les ammonites Jurassiques et Crétacées. Essai de genera, fasc. 11, Paris, 1938.
 14. Spath L. F. On the ammonites of the Speeton Clay and subdivisions of the Neocomian. Geol. mag., vol. 61, 1924.
-