

Л.А. ДОГУЖАЕВА, И.А. МИХАЙЛОВА

РАННИЙ ОНТОГЕНЕЗ МЕЛОВЫХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНОИДЕЙ

(Представлено академиком В.В. Меннером 2 VIII 1981)

В настоящее время одним из наиболее спорных вопросов системы и филогении меловых аммоноидей является положение аммонитов с гетероморфной раковиной. Меловые гетероморфные аммоноидеи объединяются в три надсемейства: *Turrilitaceae* Meek, 1876, *Ancylocerataceae* Meek, 1876 и *Scaphitaceae* Meek, 1876. В американских и французских справочниках по палеонтологии [1, 2] они отнесены к подотряду *Lytoceratina*, а в отечественных "Основах палеонтологии" [3] первое надсемейство включено в подотряд *Lytoceratina*, а второе и третье — в подотряд *Ammonitina*.

О. Шиндевольф [4] и И. Видманн [5] выделяют только два надсемейства: *Ancylocerataceae* и *Scaphitaceae*, а *Turrilitaceae* включают в первое из них. Они предлагают выделять самостоятельный подотряд *Ancyloceratina*, к которому отнесены также мономорфные потомки *Ancylocerataceae*: *Deshayesitaceae*, *Douvilleicerataceae* и *Parahoplitaceae* (И. Видманн считает *Parahoplitaceae* семейством внутри *Douvilleicerataceae*). Оба автора рассматривают *Ancylocerataceae* как производные *Lytocerataceae*. Основой для выделения *Ancyloceratina* и объединения *Ancylocerataceae* и *Turrilitaceae* явилось установление четырехлопастной примасуры.

Изучение онтогенетических преобразований лопастной линии у *Ancyloceratina* с территории СССР показало, что они имеют не один, а два типа примасуры: у *Turrilitaceae* в примасуре действительно насчитывается четыре лопасти, а у всех остальных надсемейств, и в том числе у *Ancylocerataceae*, установлена неустойчивая пятилопастная примасура [6, 7]. При таком типе примасуры первая умбиликальная лопасть (U^1) скоро редуцируется и число лопастей сокращается до четырех. Наличие у *Ancylocerataceae* и *Turrilitaceae* различных типов примасуры препятствует объединению их в одно надсемейство.

Для аммонитов с гетероморфной раковиной характерно небольшое число лопастей; у большинства из них на всех стадиях присутствуют четыре лопасти VUID (вентральная, умбиликальная, внутренняя и дорсальная). Это сходство не является проявлением родства, а отражает общий тип конструкции перегородки: инволютные части оборота отсутствуют, поэтому исчезают дополнительные лопасти и гофрировка перегородки приобретает крестообразный облик при постоянном числе элементов. Сравнение формы лопастей *Ancylocerataceae* и *Turrilitaceae* показывает следующее. Эти надсемейства четко отличаются на взрослых стадиях по форме умбиликальной лопасти: двураздельной у *Turrilitaceae* и трехраздельной у *Ancylocerataceae*. В вентральной лопасти *Turrilitaceae* нередко наблюдается ранний разрыв вторичного седла из-за плотного прилегания сифона к раковине. Существенные отличия зафиксированы у гетероморфных аммоноидей в форме дорсальной лопасти, тогда как у аммонитов с мономорфной раковиной строение именно внутренней части лопастной линии, и особенно дорсальной лопасти, является наиболее стабильным признаком. Это легко объяснимо. Когда происходит перестройка раковины из мономорфной

в гетероморфную (нередко непосредственно после первого оборота), то принципиально изменяется контур бывшей внутренней стороны оборота, а следовательно, и гофрировка перегородки именно в этой части, что отражается на лопастной линии. Наружная сторона оборота существенной перестройке не подвергается.

Таким образом, сочетание двух признаков: строение примасуры и форма умбиликальной лопасти — позволяет уверенно разделять надсемейства *Turrilitaceae* и *Ancylocerataceae*, относить первое к отряду *Lytoceratida*, второе — к отряду *Ammonitida* и однозначно решать вопрос о литоцератидном происхождении первого и аммонитидном происхождении второго надсемейства [7].

Более сложно обстоит дело с отрядной принадлежностью и происхождением надсемейства *Scaphitaceae*. К этому надсемейству относятся аммониты, гетероморфность которых выражается в наличии конечного крючка. Об их близости к *Lytoceratida* свидетельствует двураздельность умбиликальной лопасти и разделение внутренней лопасти с перемещением наружу вентральной части. Однако и среди собственно аммонитид нередко наблюдается разделение внутренней лопасти, унаследованное от их литоцератидных предков. Относительная простота лопастной линии и скульптура скафитов сближают их с *Ammonitida*. У *Scaphitaceae*, как и у *Ancylocerataceae*, установлена неустойчивая пятилопастная примасура. Редукция на первом обороте первой умбиликальной лопасти обусловлена у *Scaphitaceae* резким сужением поперечного сечения в конце первого оборота. Перечисленные признаки затрудняют однозначное решение вопроса, хотя двураздельность умбиликальной лопасти представляется веским аргументом в пользу отнесения *Scaphitaceae* к *Lytoceratida*.

Начальные части гетероморфных раковин сохраняются исключительно редко, а сведения о внутреннем строении их (просифон, цекум, положение и ширина сифона в начале спирали, строение септальных трубок) до недавнего времени ограничивались данными по меловым родам *Ptychoceras* d'Orb. [8] и *Scaphites* Park. [9, 10].

В распоряжение авторов М.И. Соколов любезно передал уникальной сохранности образцы рода *Lupprovia* Bogd., Kak. et I. Mich., у которых были изучены все перечисленные признаки и микроструктура раковины, а несколько ранее онтогенез лопастной линии. Параллельно были использованы начальные обороты у *Scaphites* из верхнемеловых отложений Тихоокеанской провинции.

На рис. 1 показана форма раковины некоторых меловых гетероморфных *Ancylocerataceae* (*Lupprovia*, *Ammonitoceras*), *Turrilitaceae* (*Ptychoceras*), *Scaphitaceae* (*Scaphites*) и рода *Paraspitoceras*, отнесенного к мономорфному надсемейству *Douvilleicerataceae*. У этих родов, а также у *Baculites* Lam. [12], *Hypoturrilites* Dubordieu [13], *Leptoceras* Uhl. [14] наблюдается первый планоспиральный оборот, а отклонение раковинной трубки от плоскости симметрии происходит не ранее, чем после первичного пережима.

На рис. 2 схематически показано внутреннее строение начальных частей раковины родов *Ptychoceras* Orb., *Scaphites* Park., *Lupprovia* Bogd., Kak. et I. Mich. и *Colombiceras* Spath. Последний род относится к надсемейству *Parahoplitaceae* — одному из трех надсемейств, обладавших неустойчивой пятилопастной примасурой, унаследованной от предковых гетероморфных аммоноидей.

Наибольший интерес при сравнительном рассмотрении признаков представляет положение сифона. У рода *Ptychoceras* сифон вначале субцентральный, вскоре он приближается к вентральной стороне, хотя на первом обороте не прилегает к ней. У рода *Scaphites* сифон быстрее, чем у *Ptychoceras*, смещается к вентральной стороне, почти прилегая к ней в начале первого оборота (рис. 2б). У рода *Lupprovia* сифон на всем протяжении первого оборота почти центральный; в начале прямого ствола он несколько смещается к вентральной стороне, занимая субцентральное положение.

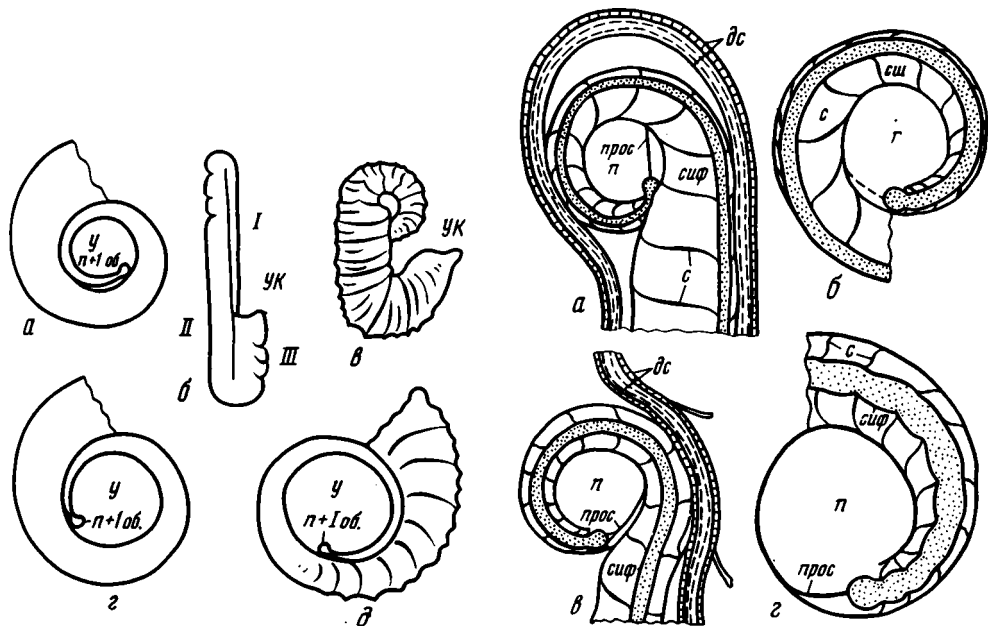


Рис. 1. Гетероморфные раковины: а – *Luprovina* Bogd., Kak. et I. Mich., б – *Ptychoceras* d'Orb., в – *Scaphites* Park., г – *Paraspticerias* Kilian, д – *Ammonitoceras* Dumas; п + 1об – протоконх и первый оборот, у – умбиликальное зияние, ук – устьевой край, I, II, III – 1-й, 2-й, 3-й стволы

Рис. 2. Схема внутреннего строения начальных частей раковины рода: а – *Ptychoceras* d'Orb. (аптский век, Северный Кавказ, сборы Л.А. Догужаевой); б – *Scaphites* Park. (туронский век, Северо-Западная Камчатка, сборы И.А. Михайловой); в – *Luprovina* Bogd., Kak. et I. Mich. (аптский век, Большой Балхан, сборы М.И. Соколова); г – *Colombiceras* Spath (аптский век, Северный Кавказ, сборы И.А. Михайловой), дс – дорсальная стенка, п – протоконх, прос – просифон, с – септы, сиф – сифон

У рода *Colombiceras* сифон, как и у предыдущего рода, занимает субцентрально-полюсное положение.

По положению сифона в начале спирали *Scaphites* – типично литоцератидный род, что было отмечено Т. Биркелунд [9] при изучении маастрихтских представителей из Западной Гренландии. Ближе к литоцератидам, чем к аммонитидам, и род *Ptychoceras*, имеющий субцентрально-полюсное, а затем субцентрально-полюсное положение сифона. Типично аммонитидное положение сифона присуще *Luprovina* и *Colombiceras*, а также роду *Paraspticerias*, у которого на 3–4-м обороте сифон продолжает занимать субцентрально-полюсное положение. У асимметричных гетероморфных аммоноидей (*Mariella*, *Niphoturrites*) сифон непосредственно после первого оборота смещается вверх, располагаясь около шва.

Относительная ширина сифона у *Ptychoceras* и *Scaphites* меньше, чем у *Luprovina* и *Colombiceras*, что также подтверждает необходимость отнесения их к различным отрядам. Известно, что у *Lytocera* сифон тоньше, чем у *Ammonitida*. Другие наблюдавшиеся признаки не имеют определенного значения для определения отрядной принадлежности. Так, у *Ptychoceras* и *Luprovina* просифон длинный, а у *Colombiceras* и *Scaphites* (у которого просифон виден нечетко) более короткий. Септальные трубки короткие прохонантовые.

Таким образом, только положение сифона в начале спирали позволяет классифицировать гетероморфные аммоноидеи между отрядами *Lytocera* и *Ammonitida*.

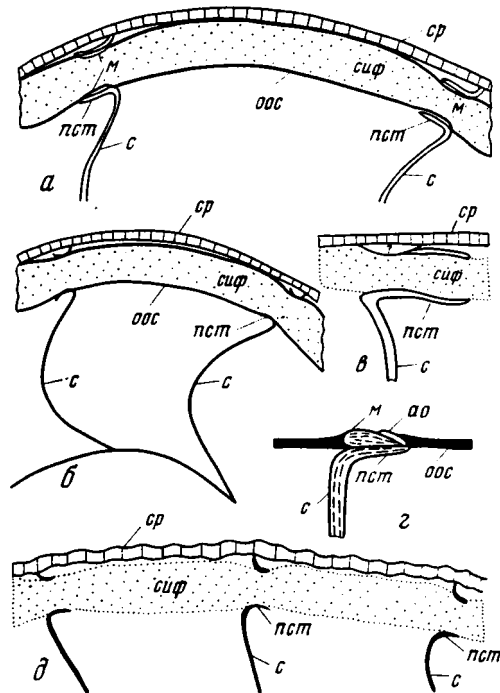


Рис. 3. Схематическое строение сифона у родов: а — *Pictetia* Uhl., б — *Scaphites* Park., в — *Ptychoceras* d'Orb., г — *Lupponia* Bogd., Kak. et I. Mich., д — *Colchidites* Djan. *оос* — аннулярные отложения, *м* — манжета, *оос* — органическая оболочка сифона, *с* — септа, *сп* — стенка раковины, *сиф* — сифон, *пст* — прохонитовые септальные трубки

Положение сифона и строение септальных трубок на последующих оборотах впервые изучалось у серии меловых гетероморфных аммоноидей. Были пришлифованы раковины *Pictetia* Uhlig (*Lytocera*taceae), *Scaphites* Park. (*Scaphit*aceae), *Nipponites* Yabe, *Polyptychoceras* Yabe, *Mariella* Nowak (*Turrilit*aceae), *Lupponia* Bogd., Kak. et I. Mich., *Ammonitoceras* Dumas, *Matheronites* Renng., *Colchidites* Djan. (*Ancylocer*ataceae), *Parasptitoceras* Kilian (*Douvilleicer*ataceae) и др. На рис. 3 показаны только некоторые из этих родов, так как во всех случаях (кроме

Ptychoceras) наблюдалось достаточно однотипное строение септальных трубок. Прохонитовые септальные трубки короткие, составляющие 1/8–1/10 расстояния между соседними септами. У рода *Ptychoceras* септальные трубки на первом обороте и в начале первого ствола короткие, в дальнейшем длина их возрастает. Сравнение длины септальных трубок не позволяет проводить разделение гетероморфных литоцератид и аммонитид.

При оценке таксономического значения признаков внутреннего строения раковины следует учитывать, что длина септальных трубок в онтогенезе филлоцератид и литоцератид заметно меняется. У раннемеловых филлоцератид и литоцератид обызвествленная часть сифона (септальная трубка + манжета) достигает максимальной длины на 3–4-м оборотах, затем сокращается. У некоторых родов на 6–7-м оборотах обызвествленная часть сифона укорочена и по длине не отличается от аммонитид. Видимо, в результате ускорения развития при переходе от *Lytocera*taceae к *Turrilit*aceae и *Scaphit*aceae произошло смещение коротких септальных трубок на более ранние стадии развития. Несомненно, что подобный процесс происходил и при возникновении собственно аммонитид. Известно, что для меловых мономорфных аммоноидей характерны короткие септальные трубки. Поэтому гетероморфные аммоноидеи, производные как литоцератид, так и аммонитид, наследуют короткие септальные трубки. Следовательно, длина септальных трубок меловых гетероморфных аммоноидей, в отличие от таковой у мономорфных аммоноидей (литоцератид и аммонитид), не имеет таксономического значения.

Сопоставление данных по изучению лопастной линии и внутреннего строения раковины меловых гетероморфных аммоноидей привело к подтверждению независимого происхождения *Turrilit*aceae и *Ancylocer*ataceae, невозможности объединения их в одно надсемейство *Ancylocer*ataceae и один подотряд *Ancylocer*atina и необходимости отнесения к различным отрядам: *Turrilit*aceae к *Lytocera*tida и *Ancy*

locerataceae к Ammonitida. Однозначно решен вопрос о принадлежности Scaphitaceae к отряду Lytoceratida, так как, помимо литоцератидных особенностей в строении лопастной линии, сифон уже в начале спирали занимает привентральное положение.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Палеонтологический институт
Академии наук СССР, Москва

Поступило
3 VIII 1981

ЛИТЕРАТУРА

1. Treatise on invertebrate paleontology, Part L. Mollusca 4, 1957.
2. Traité de Paléontol. Paris, 1952, vol. 2.
3. Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1958, т. II.
4. Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Wiesbaden, 1968, Lief. VII.
5. Wiedmann J. — Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Abh., 1966, B. 127, H. 1.
6. Михайлова И.А. — Палеонтол. журн., 1978, № 1.
7. Михайлова И.А. — ДАН, 1980, т. 251, № 6.
8. Друщиц В.В., Догужаева Л.А. — ДАН, 1976, т. 230, № 5.
9. Birkelund T. — Medd. Dansk Geol. Foren., 1967, B. 17, H. 1.
10. Birkelund T., Hansen H.J. Muséum Minér. et Géol. Univ. Copenhagen, Commun. paléontol., 1974, № 202.
11. Какабадзе М.В., Богданова Т.Н., Михайлова И.А. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1978, № 6.
12. Smith J. — Amer. Naturalist, 1901, vol. 35, № 409.
13. Атабекян А.А., Михайлова И.А. — ДАН, 1966, т. 231, № 5.
14. Thieuloy J.-P. — Trav. Lab. géol. Fac. sci. Grenoble, 1966, vol. 42.

УДК 551.763.3:564.3 (265)

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Н.И. ЛЫСЕНКО, М.А. ГОЛОВИНОВА, В.Н. СВАЛЬНОВ

О НАХОДКЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ НЕРИНЕИД НА ПОДНЯТИИ МАРКУС-НЕККЕР В ТИХОМ ОКЕАНЕ

(Представлено академиком В.В. Меннером 29 V 1981)

В 21-м рейсе нис "Дмитрий Менделеев" (1978 г.) было произведено травление поверхности одного из гайотов в системе поднятия Маркус-Неккер в Тихом океане. На ст. 1722 (18°00'7 с.ш. и 173°34'7 в.д.) с глубины 1365–1720 м были подняты глыбы известняков, содержащих крупные раковины брюхоногих моллюсков — неринеид.

Материал. 6 раковин удовлетворительной сохранности, заключенных в карбонатную породу, на поверхности которой имеется железо-марганцевая корка толщиной от 2 до 6 см. Поверхность некоторых раковин сильно иссверлена ходами камнеточцев (рис. 1, см. вкл. между стр. 1140–1141). Причем иссверленной оказалась преимущественно та часть раковины, которая выступала над поверхностью известняка. Ходы камнеточцев, так же как и внутренняя полость раковины, покрыты железо-марганцевой пленкой, и это является свидетельством в пользу того, что сверление раковины литофагами происходило до хемогенного осаждения гидроокислов.

Степень сохранности некоторых раковин настолько хорошая, что позволяет видеть детали скульптуры и линии нарастания на их поверхности; другие раковины сохранились значительно хуже и представлены фрагментами, однако и на их осевых сечениях можно изучать детали внутреннего строения. Почти у всех экземпляров обломаны апикальная и приустевая части.