

Академия наук СССР  
Палеонтологический журнал  
№ 1, 1960 г.

Н. В. Безносков

К СИСТЕМАТИКЕ ЮРСКИХ АММОНИТИДА

Трубаковичи  
 Галина Александровна  
 с надеждой, что отнесет  
 аммонитов в будущую  
 диссертацию Бурей профес-  
 -орно-онтогенетическую  
 проблему.  
 Н. В. Безносков

Н. В. БЕЗНОСОВ

## К СИСТЕМАТИКЕ ЮРСКИХ AMMONITIDA

По принятой в настоящее время систематике юрские Ammonitida разделяются на три подотряда: Phylloceratina, Lytoceratina и Ammonitina. Представители первого подотряда появились в триасе и, мало изменяясь, существовали в течение юры и нижнего мела; они вымерли в верхнемеловое время. Lytoceratina известны с начала юры и, по существующим представлениям, происходят от Phylloceratina. Более разнообразны мнения о происхождении третьего подотряда. Многие из современных исследователей (10, 11) рассматривают Ammonitina как полифилетическую группу, происшедшую от двух первых подотрядов и неоднократно пополнившуюся их дериватами в результате «повторной эволюции». Весьма распространена также точка зрения, трактующая Ammonitina как потомков триасовых Phylloceratina. Более редки высказывания о непосредственной связи аммонитин с триасовыми Ceratitida.

Подобное разнообразие мнений в оценке взаимоотношений аммонитин с филлоцератинами и литоцератинами не случайно и вытекает из крайне слабой изученности филогенетического развития этих групп. Большинство современных классификаций юрских Ammonitida базируется не на данных филогенеза этой группы, а на чисто формальном комбинировании внешних признаков раковины. Естественно, что подобный методически неверный подход допускает весьма различные решения вопроса. Опыт изучения палеозойских аммоноидей показывает, что единственным путем разработки филогенетической системы аммоноидей являются сравнительно-онтогенетические исследования. При этом В. Е. Руженцевым (7, 8, 9) теоретически обосновано и практически показано первенствующее значение изучения онтогенетического развития лопастных линий для выяснения филогенетических взаимоотношений крупных систематических категорий. Начавшееся в последние годы исследование онтогенетического развития мезозойских аммоноидей (3, 4, 5, 6, 21) дало определенные материалы для оценки взаимоотношений ряда групп.

Целью нашей статьи является попытка нарисовать общую картину изученности онтогенетического развития лопастной линии у нижне- и среднеюрских Ammonitida с тем, чтобы сравнить имеющиеся данные с существующей систематикой этой группы.

### Развитие лопастной линии у юрских Phylloceratina

Начало изучению онтогенетического развития лопастной линии Phylloceratina положил В. Бранко (12), изобразивший и описавший начальные стадии развития некоторых представителей подотряда из триаса и юры. В 1914 г. была опубликована статья Л. Спэта (19) по онтогенетическому развитию *Tragophylloceras loscombi* Sow. Меловые Phylloceratina изучались В. В. Друщицем (3). Данные по развитию лопастной линии среднеюрских Phylloceratina были опубликованы автором настоящей

статьи (1, 2). Накопившийся материал позволяет установить следующие основные особенности онтогенетического развития лопастной линии *Phylloceratina*<sup>1</sup>:

1. Первая лопастная линия ангустиселлатного типа. Вторая развивается неполно вследствие слияния первой и второй линий в шовной области. Третья линия состоит из восьми лопастей; ее формула  $VU^1 : ID$ . Лопасть  $U^1$  располагается в шовной части оборота.

2. Увеличение числа лопастей в онтогенезе происходит исключительно путем новообразования лопастей в седле  $U^1/I$ . Возникающие лопасти ( $U^2, U^4, U^5...$ ) попеременно смещаются то на наружную, то на внутреннюю сторону. Лопасть  $U^3$ , по-видимому, сохраняет пришовное положение.

3. Вентральная лопасть, начиная с 3—4 линии, разделяется на две доли медианным седлом, которое в онтогенезе не усложняется, а приобретает лишь крышевидную форму. Дорсальная лопасть в процессе онтогенеза вытягивается, становится палочковидной и двузубчатой в основании [литуидной по терминологии Зальфельда (15)]. Бока лопасти  $D$  остаются прямыми у большинства филлоцератин; боковые зубцы на ней наблюдаются только у представителей рода *Tragophylloceras*. Умбональные лопасти, смещающиеся на наружную сторону, в онтогенезе становятся трехветвистыми благодаря закладке и развитию пары боковых зубцов в основании. Внутренние умбональные лопасти также трехветвистые, но асимметричные благодаря смещению ветвей на внутреннюю сторону. Внутренняя боковая лопасть  $I$  расчленяется подобно внутренним умбональным лопастям.

4. Генетические седла в онтогенезе не расчленяются. Рассеченность морфологических седел вызывается смещением боковых зубцов вверх. При этом у всех среднеюрских и последующих *Phylloceratina* на ранних стадиях онтогенеза (3—4 оборота спирали) из лопасти  $V$  один зубец с каждой стороны смещается в дорсальном направлении; из умбональных лопастей, смещающихся на наружную сторону ( $U^1, U^2, U^4...$ ), вверх смещается по одному зубцу в вентральном направлении; из внутренних умбональных лопастей ( $U^5, U^7...$ ) у крупных раковин может смещаться один зубец в сторону лопасти  $I$ . Дальнейшее усложнение седел происходит либо путем смещения еще одного зубца из лопасти  $U^1$  (*Calliphylloceras*, некоторые представители рода *Holcophylloceras*), либо полным рассечением этих зубцов (рис. 1) (*Partschiceras*, *Zetoceras*, *Phyllopachyceras*). Из лопастей  $U$  и  $I$  у среднеюрских и более поздних филлоцератин зубцы лопастей вверх не смещаются. Большинство нижнеюрских филлоцератин показывает строение лопастной линии, сходное с описанным выше. Исключением является род *Tragophylloceras*, у которого, по-видимому, происходит смещение боковых зубцов из лопасти  $U$  (19, фиг. 1).

5. Формула лопастной линии в обобщенном виде:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_2)(U_2^1U_1^1U_2^1)(U_2^2U_1^2U_2^2)U^m \dots \dots U^nID(m = n \pm 1).$$

Стадии онтогенетического развития лопастной линии юрских *Phylloceratina* повторяют определенные стадии ее развития в филогенезе. Так, лопастная линия триасовых *Ussurilidae*, характеризующаяся малым количеством умбональных лопастей и цельными окончаниями седел, соответствует в общих чертах лопастной линии, наблюдаемой у среднеюрских филлоцератин в начале третьего оборота; лопастной линии верхнетриасовых и нижнелейасовых представителей подотряда с двураздельными окончаниями морфологических седел и возросшим числом умбональных лопастей отвечают лопастные линии конца третьего — начала четвертого оборота спирали. Более поздние стадии развития отличаются у предста-

<sup>1</sup> При обозначении элементов лопастной линии приняты символы и термины, разработанные Руженцевым (8,9), обычно употребляемые советскими палеонтологами «онтогенетического направления».

вителей различных семейств и в некоторых случаях отражают историю формирования лопастной линии в филогенезе более узкой группы (сем. Phylloparachyceratidae). Следует, однако, отметить, что сходные типы ло-

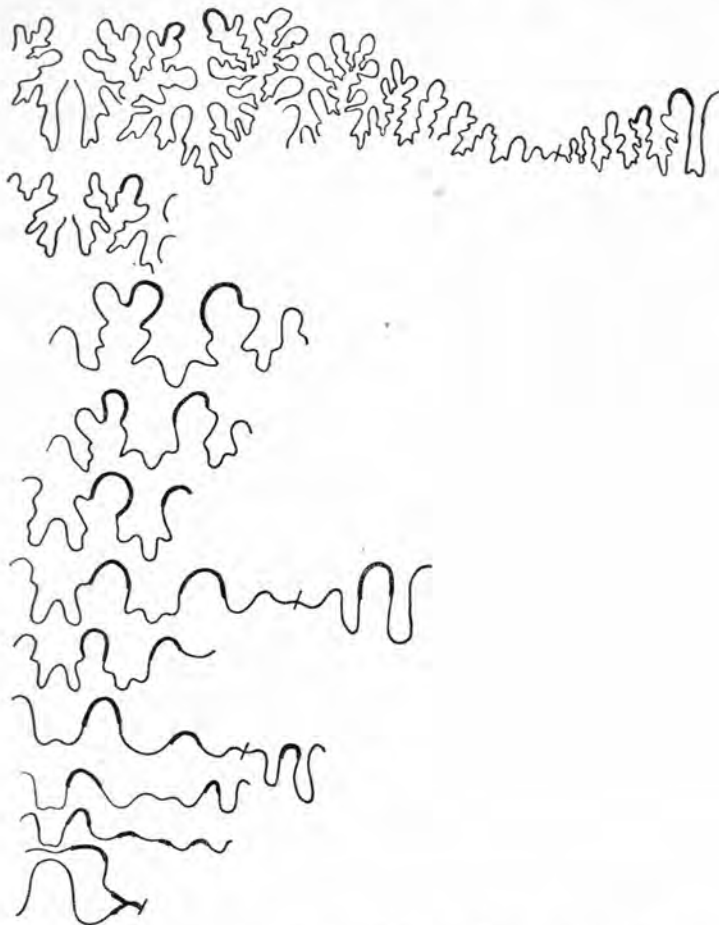


Рис. 1. *Partschiceras* aff. *subobtusum* Kudern. Жирной линией выделены генетические седла. Крым, средний келловей

пастной линии могут вырабатываться в филогенезе близко родственных групп параллельным путем, чему служит пример нижнеюрского рода *Zetoceras* и среднеюрских и более поздних представителей рода *Partschiceras*.

Следует также отметить, что в онтогенетическом развитии лопастной линии *Phylloceratina* существует много общих черт с *Ceratitida*. К числу последних можно отнести способ увеличения количества лопастей путем их вычленения из седла U/I и последующего попеременного смещения их то на наружную, то на внутреннюю сторону, затем сохранение на всех стадиях онтогенеза цельных генетических седел, и, наконец, простое строение дорсальной лопасти.

#### Развитие лопастной линии у *Lytoceratina*

Онтогенетическое развитие лопастной линии у юрских *Lytoceratina* изучено лишь на примере представителей двух семейств — *Lytoceratidae* и *Nannolytoceratidae* О. Шиндевольфом (17) и автором (1). Меловые представители этого подотряда изучались В. В. Друщицем (3). Данных по

онтогенетическому развитию наиболее древних литоцератин-геттангских Pleuracanthitidae и Ectocentritidae не имеется.

Онтогенетическое развитие лопастной линии Lytoceratidae и Nannolytoceratidae характеризуется следующими особенностями:

1. Первая лопастная линия ангустиселлятного типа. Вторая состоит из восьми лопастей  $(V_1V_1)UU^1:ID$ . В основании лопасти V наблюдается или уплощение, или слабое медианное седло.

2. Увеличение числа лопастей в онтогенезе происходит исключительно путем частичного или полного рассечения внутренней боковой лопасти I на две лопасти  $I_1$  и  $I_1$  и последующего вычленения лопастей из седла между ними.

3. Рассечение лопасти V идет путем увеличения размеров медианного седла и образования боковых зубцов. Лопасть D вытягивается, становится двуветвистой в основании и осложняется парными, симметрично расположенными боковыми зубцами. В основании умбональных лопастей закладывается по вторичному седлу, развитие которого приводит к образованию двуветвистости этих лопастей. Лопасть I осложняется седлом в основании, развитие которого может привести к ее полному разделению на две самостоятельные лопасти  $I_1$  и  $I_1$ .

4. Седла расчлняются одновременно с лопастями путем образования в вершине зубца, разделяющего их на две доли. Срединные зубцы не возникают в седле  $ID$  и не всегда присутствуют в седле  $U^1/I$ .

5. Формулы лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_1U_1)(U_1^1U_1^1)I_1:I_1(D_1D_1); (V_1V_1)(U_1U_1)(U_1^1U_1^1)(I_1:I_1)(D_1D_1).$$

Как уже указывалось выше, онтогенетическое развитие лопастной линии ранних литоцератин неизвестно. Лопастная линия взрослых экземпляров Pleuracanthitidae показывает многие «филлоцератиновые» черты — трехветвистое окончание умбональной лопасти, округлые лепестковидные очертания седел, вытянутые очертания слабо рассеченной двухзубчатой в основании дорсальной лопасти. Некоторые из этих признаков — трехветвистое окончание лопасти U — проявляются и в онтогенезе тоарских Lytoceratidae (17, фиг. 27, 28).

#### Развитие лопастной линии у представителей подотряда Ammonitina

Если Phylloceratina и Lytoceratina обладают устойчивыми особенностями онтогенетического развития лопастных линий, характеризующими всю группу, то этого никак нельзя сказать об Ammonitina. Поэтому представляется целесообразным провести рассмотрение этого подотряда по отдельным надсемействам и семействам, приняв за основу систематику В. Аркелла (10, 11) как наиболее разработанную.

Надсемейство Psilocerataceae объединяет наиболее древних аммонитин, происходящих согласно существующим представлениям от триасовых Ussuritidae (Phylloceratina), а именно семейства Psiloceratidae, Schlotheimiidae, Arietitidae, Oxynoceratidae и Echioceratidae. В первом из этих семейств известны далеко не полные развертки лопастных линий для Psiloceras planorbis Sow. (13, фиг. 12) и P. aff. errugatum Bean-Phillips (19, табл. I, фиг. 5), не позволяющие составить формулу лопастной линии. Из существенных особенностей следует отметить: 1) образование многочисленных умбональных лопастей, смещающихся на наружную и внутреннюю стороны; 2) палочковидное очертание дорсальной лопасти, двухзубчатой в основании, но, в отличие от большинства филлоцератин, осложненной также парой боковых зубцов; 3) трехветвистое разделение умбональных лопастей и лепестковидное очертание седел; 4) глубокое и

асимметричное рассечение лопасти I. Последний признак резко отличает псилоцератид от филлоцератин.

Семейство Schlotheimiidae, согласно существующим представлениям, происходит от Psiloceratidae и вымирает, не оставляя потомков. Онтогенетическое развитие лопастной линии изучалось А. Дитцем на примере *Schlotheimia angulata* Schloth. и *Sch. lacunata* Buckm. (13, фиг. 29, 32) и затем на примере первого из этих видов О. Шиндевольфом (17, фиг. 33, 40в). Имеющиеся данные позволяют констатировать, что: 1) увеличение числа лопастей происходит как путем возникновения новых умбональных лопастей, так и путем полного рассечения лопасти I с последующим усложнением возникших элементов. При этом, если рисунки Дитца правильны, у *Sch. lacunata* наблюдается обратное заложение умбональных лопастей в направлении от лопасти  $U^1$  ко шву, а не наоборот, как это изображено для *Sch. angulata* и происходит у большинства аммонитин. 2) Дорсальная лопасть в онтогенезе сильно вытягивается, становится палочковидной и двузубчатой в основании; затем на ее боках возникают слабые зубцы. 3) Формулы лопастной линии, согласно зарисовкам Дитца: для *Sch. angulata* —

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_2)(U_1^1U_1^1)U^2U^3 \dots : (I_{1-1}I_{1-1-2})I_{1-2}(I_{1-1-1}I_{1-1-2})I_{1-2}(D_1D_1)$$

для *Sch. lacunata*

$$(V_1V_1)U_2U_1U_2(U_2^1U_1^1U_1^1) : \dots U^4U^3U^2I_1I_1(D_1D_1).$$

В последней формуле лопасть  $U^2$  может трактоваться так же, как лопасть  $I_2$ , закладывающаяся очень высоко на наружной стенке лопасти I.

Семейство Arietitidae также в своем происхождении связывается с псилоцератидами. Онтогенетическое развитие лопастной линии изучено Дитцем для *Asteroceras obtusum* Sow., *Arnioceras geometricum* Opp., *Euagassiceras sauzeanus* d'Orb., (13, фиг. 23, 24, 27) и протекает весьма сходно у всех перечисленных видов. Увеличение числа лопастей достигается образованием лопасти  $U^2$ , кроме которой на поздних стадиях онтогенеза могут возникать две лопасти  $U^3$ , расположенные симметрично по обе стороны от шва. Дорсальная лопасть в онтогенезе проходит вытянутую палочковидную стадию, двузубчатая в основании, со слабо развитыми боковыми зубцами. Лопасти U и  $U^1$  у *A. obtusum* и *E. sauzeanus* осложняются парой боковых зубцов в основании, развитие которых приводит к их трехветвистости. У *A. geometricum* лопасть U становится двуветвистой, сходной с лопастью U *Eoderocerataceae*. Формулы лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_2)(U_2^1U_1^1U_1^1)U^2 : I(D_1D_1); (V_1V_1)(U_2U_1)U^1U^2 : I(D_1D_1).$$

Развитие лопастной линии у *Echioceratidae* изучено Дитцем на примере *Echioceras gagicostatum* Ziet. Приведенные этим автором три разветвления лопастной линии (13, фиг. 20, 21 и 22) несколько различаются между собой на поздних стадиях онтогенеза по форме лопастей и в рассечении лопасти U. В общем развитие лопастной линии очень близко по характеру к *Arietitidae* и отличается появлением лопасти  $U^3$ , смещающейся на наружную сторону. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)UU^1U^2U^3 : I(D_1D_1).$$

Развитие лопастной линии *Oxupoceratidae* детально изучено А. Кнаппом (14) на примере *Oxupotoceras oxupotum* Qu. В развитии лопастной линии этого вида, судя по рисункам Кнаппа (14, табл. III, IV), наблюдаются следующие особенности: 1) во второй и третьей линии отсутствует лопасть  $U^1$ , фиксируемая этим автором лишь начиная с 6—7 линии. Этот факт вызывает сомнение и не подтверждается Шиндевольфом (17).

2) Увеличение числа лопастей происходит путем развития весьма многочисленных умбональных лопастей, смещающихся на наружную и на внутреннюю сторону, а также путем образования крупных зубцов в вершинах разделяющих их седел. Кроме этого, на поздних стадиях онтогенеза возникает крупный зубец в вершине седла I/D. 3) Седла и лопасти расчлениаются неглубоко; дорсальная лопасть вытянутая, двузубчатая в основании, со слабыми боковыми зубцами. Основное различие Охупосцератиде от Ариетитиде, рассматриваемых в качестве их предков, заключается, таким образом, в возникновении многочисленных мелких, слабо развитых умбональных лопастей, что связано с образованием инволютной раковины.

Надсемейство Eoderoocerataceae объединяет происходящие, по мнению Аркелла, от литоцератин семейства Eoderooceratidae, Polymorphitidae, Liparoceratidae, Amaltheidae и Dactyloceratidae.

В первом семействе онтогенетическое развитие лопастной линии изучено Дитцем (13) у *Xiphoceras ziphus* Nehl., *Promicroceras planicosta* Sow., *Bifericeras bifer* Qu. Все эти виды показывают сходное развитие лопастной линии в онтогенезе, характеризующееся следующими особенностями<sup>2</sup>: 1) Увеличение числа лопастей достигается возникновением в шовной области двух умбональных лопастей  $U^2$  и  $U^3$ . На внутренней стенке лопасти I возникает крупный зубец, развивающийся иногда в самостоятельную лопасть. 2) Дорсальная лопасть в онтогенезе проходит стадию вытянутой, двузубчатой в основании лопасти и затем осложняется боковыми зубцами. Лопасть U сначала становится трехзубчатой путем возникновения зубцов  $U_2$  и  $U_3$ ; однако значительное развитие из них получает лишь наружный зубец, благодаря чему рассматриваемая лопасть становится двуветвистой. 3) Наружное и боковое седла расчлениются независимо от лопастей и одновременно с ними путем возникновения в них пары боковых зубцов, из которых максимальное развитие получает зубец, прилегающий к лопасти U и смещающийся затем в вершину седла 4) Формулы лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1)U^1U^2 : U^3I(D_1D_1); \quad (V_1V_1)(U_2U_1)U^1U^2 : U^3I_1I_2(D_1D_1).$$

Онтогенетическое развитие лопастной линии у представителей Polymorphitidae и Liparoceratidae не изучено.

Развитие лопастной линии Amaltheidae изучалось Шиндевольфом (17, фиг. 25) на примере *Amaltheus margaritatus* Montf., в онтогенезе которого наблюдается: 1) Увеличение числа лопастей путем вычленения умбональных лопастей  $U^2$ ,  $U^3$  и затем  $U^4$ , расположенной между ними. 2) Дорсальная лопасть проходит стадию вытянутой палочковидной лопасти с двузубчатым основанием, затем становится двуветвистой со слабо зазубренными боками. Лопасть U осложняется парой зубцов по бокам, в результате развития которых она становится трехветвистой. Седла расчлениваются одновременно с лопастями и независимо от них. 3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_3)U^1U^2U^4 : U^3I(D_1D_1).$$

Онтогенетическое развитие Dactyloceratidae изучено нами на примере *Dactyloceras* ex gr. commune Sow. (рис. 2) и характеризуется следующими особенностями: 1) увеличение числа лопастей происходит путем образования лопасти  $U^2$ , смещающейся на наружную сторону. На внутренней стороне лопасти I возникает зубец, развивающийся в лопасть  $I_2$ . Кроме этого, на поздних стадиях онтогенеза, на пятом обороте, у шва возникает пара симметрично расположенных лопастей — лопасть  $U^3$  и лопасть, возникающая на наружной стенке лопасти I, в ее верхней части, которую можно трактовать либо как вторую лопасть  $U^3$ , либо как лопасть I<sub>2</sub>.

<sup>2</sup> Дитц (13, фиг. 14) для *Promicroceras planicosta* изобразил при сечении оборота 0,8 мм лопастную линию из шести лопастей, что, по-видимому, неверно.

2) Дорсальная лопасть на поздних стадиях показывает двухзубчатое окончание, вытянутая, со слабыми боковыми зубцами. Лопасть U осложняется парой зубцов в основании и затем становится трехветвистой. Лопасти U<sup>1</sup> и U<sup>2</sup> слабо рассечены.

3) Седла рассечены слабо; наружное седло расчленяется одновременно с лопастью U путем образования сначала одного зубца, прилегающего к лопасти U.

4) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_3)U^1U^2U^3 : U^3I^1I_2(D_1D_1).$$

Заканчивая рассмотрение лопастной линии Eoderocerataceae, можно сделать два вывода:

1) Eoderocerataceae по характеру развития лопастной линии очень близки к Arietitidae. Сходство проявляется в характере новообразования и рассечения лопастей и седел и в формуле лопасти D.

2) Сходство строения лопастной линии Eoderocerataceae и литоцератин, проявляющееся в двуветвистом окончании лопасти U и общей форме лопастной линии, является внешним и возникает на поздних стадиях онтогенеза. Этот факт, а также отсутствие у Eoderocerataceae воротников, делают весьма сомнительной связь рассматриваемого надсемейства с литоцератинами.

Надсемейство Hildocerataceae по Аркеллу объединяет семейства Hildoceratidae, Tmetoceratidae, Bouleiceratidae, Hammatoceratidae, Graphoceratidae, Sonniniidae и Clydoniceratidae. В первом семействе нами было изучено онтогенетическое развитие лопастной линии у *Hildoceras bifrons* Brug. и *Dumortieria* ex gr. *pseudoradiosa* Br.

Развитие лопастной линии *Hildoceras bifrons* Brug. (рис. 3) характеризуется следующими особенностями: 1) Увеличение числа лопастей происходит путем возникновения лопасти U<sup>2</sup>, кроме которой на поздних стадиях онтогенеза у шва образуется пара слабо развитых лопастей U<sup>3</sup> и U<sup>3</sup>. 2) Дорсальная лопасть вытянутая, двузубчатая в основании, слабо зазубренная по бокам. Лопасть U вначале осложняется двумя зубцами по бокам основания, однако наружный зубец развивается слабо, и на взрослой стадии лопасть U имеет двуветвистое окончание. Остальные лопасти рассечены слабо. Седла расчленяются одновременно с лопастями.

3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_1U_2)U^1U^2 : I(D_1D_1).$$

Принципиально иное строение лопастной линии показывает другой представитель семейства Hildoceratidae — *Dumortieria* ex gr. *pseudoradiosa* Br. (рис. 4). Отличие заключается прежде всего в том, что дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом. Увеличение числа лопастей в онтогенезе достигается вычленением лопастей U<sup>2</sup> и U<sup>3</sup>, смещающихся на наружную сторону, и глубоким и сложным рассечением лопасти I. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1)U^1U^2U^3 : (I_3I_1I_2I_4)D.$$

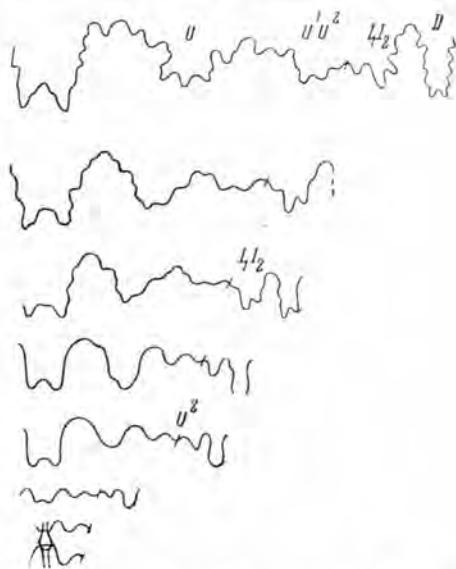


Рис. 2. *Dactylioceras* ex gr. *commune* Sow. Сев. Кавказ, р. Наротлы-кол; средний тоар

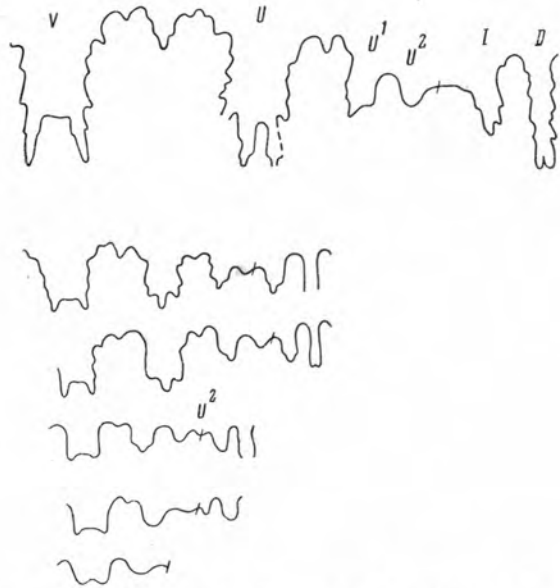


Рис. 3. *Hildoceras bifrons* Brug. Сев. Кавказ, р. Б. Шоана; средний тоар



Рис. 4. *Dumortieria* ex gr. *pseudoradiosa* Br. Северный Кавказ, р. Кардоник; верхний тоар

Развитие лопастной линии в онтогенезе Tmetoceratidae и Bouleicera-  
tidae неизвестно.

Из представителей семейства Hammatoceratidae нами изучен один представитель рода Hammatoceras из ааленских отложений Сев. Кавказа (рис. 5). Увеличение числа лопастей в онтогенезе этого вида происходит путем новообразования умбональных лопастей и полного рассечения лопасти I, т. е. в общем сходно с описанным выше для Dumortieria ex gr. pseudoradiosa Br. Дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом и слабо рассечена по бокам. Умбональная лопасть трехзубчатая, благодаря развитию пары зубцов, возникающих по бокам основания. Лопастей U<sup>1</sup>, U<sup>2</sup> и другие слабо рассечены. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3 : U^4I_1I_2D.$$

Из представителей семейства Graphoceratidae нами наблюдалось онтогенетическое развитие лопастной линии Leioceras ex gr. sinop Bayle (рис. 6), которое характеризуется следующими особенностями: 1) Увеличение числа лопастей происходит исключительно путем вычленения умбональных лопастей. При этом лопасти U<sup>2</sup> и U<sup>3</sup> смещаются на наружную сторону, U<sup>4</sup> — на внутреннюю; U<sup>5</sup> сохраняет, по видимому, пришовное положение, и последующие лопасти

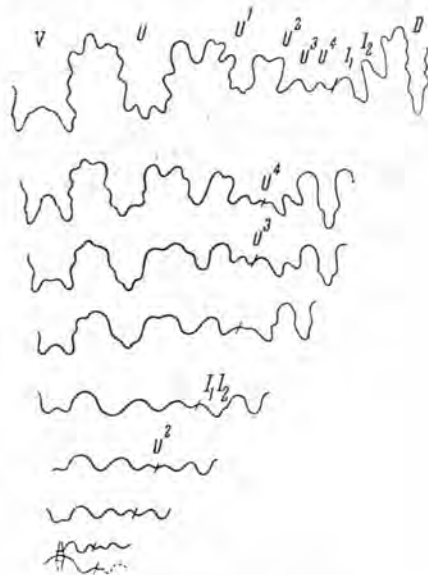


Рис. 5. Hammatoceras sp. Сев. Кавказ  
р. Баксан; аален

возникают из седла, расположенного снаружи от U<sup>5</sup>. 2) Дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом и слабо рассечена по бокам. Умбональные лопасти U, U<sup>1</sup>, U<sup>2</sup> трехзубчатые в основании. Седла расчлняются одновременно с лопастями. 3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1U_3)U^1U^2U^3U^6 \dots : U^5U^4ID.$$

Другой представитель этого семейства — Dorsetensia eduardiana Buckm., онтогенез которого изучен Шиндewolfом (16, фиг. 1), показывает тот же самый характер развития лопастной линии. Онтогенетическое развитие

лопастной линии Sonniniidae и Clydoniceratidae неизвестно.

Заканчивая обзор онтогенетического развития лопастной линии у Nilfocerataseae, следует подчеркнуть, что в рассматриваемом надсемействе объединены две группы аммонитов, резко отличающиеся по строению лопастной линии. Первая из них по строению лопастной линии близка к Psilocerataseae и Eodocerataseae. Сходство проявляется в двузубчатом



Рис. 6. Leioceras ex gr. sinop Bayle. Сев.  
Кавказ, р. Баксан; верхний аален

окончании лопасти D, признаке весьма важном, и в способе увеличения числа лопастей. К этой группе относится род *Hildoceras*. У представителей второй группы, впервые среди аммонитид возникает однозубчатое окончание дорсальной лопасти. По способу увеличения числа лопастей эта группа показывает значительное разнообразие. Наряду с комбинированным способом, при котором возникают немногочисленные умбональ-



Рис. 7. *Lissoceras psilodiscus* Schloenb. Дагестан, сел. Ахвахштаб; нижний бат

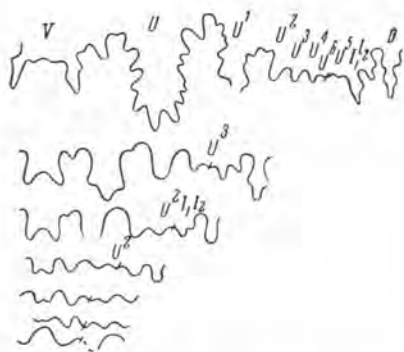


Рис. 8. *Oppelia* ex gr. *subradiata* Sow. Дагестан, сел. Цур-махи; верхний байос

ные лопасти, смещающиеся на наружную сторону, а внутренняя боковая лопасть испытывает глубокое, иногда полное рассечение, здесь наблюдается образование многочисленных умбональных лопастей, смещающихся на наружную и на внутреннюю сторону. Ко второй группе принадлежат *Dumortieria*, *Hammatoceras*, *Leioceras* и *Dorsetensia*.

Надсемейство *Naplocerataceae*, согласно представлениям Аркелла (10, см. филогенетическую схему), имеет полифилетическое происхождение и объединяет два ствола — семейства *Naploceratidae* и *Oppeliidae*. *Naploceratidae* происходят, по мнению Аркелла, частью от *Hildocerataceae*. *Oppeliidae* происходят, по-видимому, от *Hildocerataceae* и неоднократно пополняются за счет дериватов *Naploceratidae*. В свою очередь, с *Oppeliidae* тесно связаны *Strigoceratidae* и ряд семейств, развивающихся в верхнеюрское время. Нами изучено онтогенетическое развитие *Lissoceras psilodiscus* Schloenb. и *Oppelia* ex gr. *subradiata* Sow., а также использованы данные Шиндевольфа по развитию *Oxycerites aspidoides* Opp. (17, фиг. 26). В онтогенетическом развитии *Lissoceras psilodiscus* Schloenb. (рис. 7) наблюдается: 1) Увеличение числа лопастей путем новообразования многочисленных умбональных лопастей. 2) Дорсальная лопасть оканчивается одним зубцом. На лопастях U и U<sup>1</sup> первоначально возникает по паре зубцов по бокам основания. Однако интенсивное развитие получают лишь наружные зубцы, в связи с чем лопасти приобретают асимметричное двуветвистое окончание. Седла расчлениваются одновременно и независимо от лопастей. 3) Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)(U_2U_1)U^1U^2U^3U^6 \dots : U^4D.$$

Онтогенетическое развитие лопастной линии *Oppelia* ex gr. *subradiata* Sow. (рис. 8) существенно отличается от вышеописанного тем, что, кроме образования многочисленных лопастей U, испытывает полное рассечение внутренняя боковая лопасть. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4U^6 \dots : U^5I_1I_2D.$$

У *Oxycerites aspidoides* Opp. (17, фиг. 26) внутренняя боковая лопасть полностью не расчленяется, и развитие лопастной линии близко в общих чертах к описанному для *Lissoceras psilodiscus* Schloenb. Формула лопастной линии, вытекающая из рисунка Шиндевольфа:

$$(V_1V_1) UU^1U^2U^3U^5 : U^4ID.$$

Для рассмотренных *Naplocerataceae* характерны в общем сходная последовательность вычленения умбональных лопастей и однозубчатое окончание дорсальной лопасти. Оба этих признака, а также самостоятельное расчленение генетических седел указывают скорее всего на связь их с *Hildocerataceae* (*Graphoceratidae*) и резко отличают от *Phylloceratina*. Поэтому взгляды Аркелла на происхождение от них части *Naploceratidae* вызывают сомнение. Для суждения о полифилетическом происхождении *Oppeliidae* от *Naploceratidae* материала недостаточно.

Автогенетическое развитие лопастной линии двух последних надсемейств юрских аммонитин — *Stephanocerataceae* и *Perisphinctaceae* — изучено значительно полнее, благодаря работам О. Шиндевольфа и Г. Вестерманна. Надсемейство *Stephanocerataceae*, согласно последней сводке Вестерманна (21), объединяет семейства *Stephanoceratidae*, *Otoitidae*, *Tulitidae*, *Macrocephalitidae*, *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae*. Наиболее древние представители семейства *Stephanoceratidae*, онтогенез которых изучен — *Germanites parvus* Mascke (17, фиг. 30) и *Normannites* sp. (16, фиг. 2; 18, фиг. 4) из нижнего байоса Западной Германии — характеризуются тем, что увеличение числа лопастей в онтогенезе достигается полным расщеплением внутренней боковой лопасти. При этом вначале возникает крупный быстро обособляющийся зубец в верхней части внутренней стенки лопасти I, а затем второй зубец в основании ее внешней стенки. Развитие этих зубцов приводит к образованию самостоятельных лопастей I<sup>1</sup> и I<sub>2</sub>. Из седла I<sub>2</sub>/I<sub>1</sub> в дальнейшем вычленяются еще многочисленные мелкие лопасти, симметрично располагающиеся около шва. Формула лопастной линии может быть представлена следующим образом:

$$(V_1V_1) UU^1I_2^2I_1^3 \dots : \dots I_1^3I_1^2I_1^1D.$$

У более молодого представителя семейства — *Polyplectites* ex gr. *extinctus* Qu. из верхнего байоса (доггер эpsilon) Германии, онтогенез которого изучен Шиндевольфом (16, фиг. 9), лопасть I<sup>1</sup> закладывается более высоко. Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1) UU^1I_2 \cdot I_1^1D.$$

У верхнеюрских представителей *Stephanocerataceae* (семейства *Macrocephalitidae*, *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae*) по данным Шиндевольфа (16) и Вестерманна (21) процесс смещения лопасти I<sup>1</sup>, возникающей у ранних *Stephanocerataceae* на боковой стенке лопасти I, в вершину седла I/D заканчивается<sup>3</sup>.

Формирование второй внутренней боковой лопасти (I<sup>1</sup>) одновременно со *Stephanoceratidae* более ускоренно происходит внутри семейства *Otoitidae*. *Sphaeroceras* ex gr. *brongniarti* Sow. из кровли нижнебайосских отложений Дагестана (рис. 9) показывает очень раннее заложение лопасти I<sup>1</sup> в вершине седла I/D. Наряду с этим происходит расщепление лопасти I и

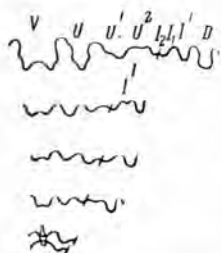
<sup>3</sup> Заложение второй внутренней боковой лопасти Шиндевольфом и его последователями обозначается термином гетерохронное развитие лопастной линии. Этот термин, происходящий из формального, не генетического обозначения элементов лопастной линии по их положению на раковине взрослой особи, представляется неприемлемым, так как никакой гетерохронии в образовании лопастей здесь не наблюдается. Индексом U Шиндевольф обозначает различные генетически элементы — либо первую, либо вторую внутреннюю боковую лопасть, что, естественно, может приводить лишь к путанице.

вычленение новой лопасти  $U^2$  из седла  $U/I$ . Формула лопастной линии <sup>4</sup>:

$$(V_1V_1)UU^1U^2I_2 \dots \dots I_1I^1D.$$

Семейство Tutilidae, рассматриваемое обычно в составе Stephanocera-  
taceae, показывает на примере *Bullatimorphites hannoveranus* Roem.  
(21, фиг. 4) иной тип развития лопастной линии в онтогенезе. В противо-  
положность большинству стефанокератацев крупно-  
го зубца на внутренней стенке лопасти I или лопасти  $I^1$  не возникает, а увеличение числа лопастей до-  
стигается вычленением двух умбоальных лопастей  $U^2$  и  $U^3$ . Этот тип развития лопастной линии резко  
противоположен типу развития большинства *Stephanocera*taceae, для которых характерно возникновение  
второй внутренней боковой лопасти, что ставит под  
сомнение принадлежность тулитид к рассматриваемому надсемейству. Следует также отметить, что процесс образования второй внутренней боковой лопасти  
из зубца, закладывающегося на внутренней стенке  
лопасти I, мог идти параллельно и с разной скоростью у разных ветвей *Stephanocera*taceae, что видно  
из сравнения *Stephanocera*tidae и *Otoitidae*.

Рис. 9. *Sphaeroceras*  
ex gr. *brongniarti* Sow.  
Дагестан, сел. Гигатли-  
Урух; кровля нижнего  
байоса



Надсемейство *Perisphinctaceae* объединяет семей-  
ства *Perisphinctidae*, *Parkinsoniidae*, *Morphoceratidae*, *Aspidocera*tidae и  
*Berriascellidae*. Наиболее древние *Perisphinctidae* — подсемейство *Lepto-*  
*sphinctinae* — появляются в нижнем байосе и достигают своего расцвета  
в начале верхнего байоса, давая начало различным ветвям *Parkinsoniidae*

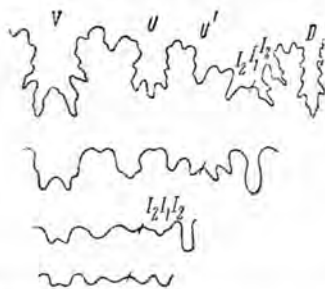


Рис. 10. *Caumontisphinctes* aff.  
*nodatus* Buckm. Дагестан, сел.  
Датуна; верхний байос

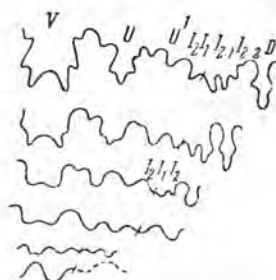


Рис. 11. *Prorsisphinctes* *ulti-*  
*imum* Kakh. et Zess. Сев. Кав-  
каз, р. Кубань; верхний  
байос

(*Strenoceras*, *Garantiana* и *Parkinsonia*) и перисфинктид. Развитие лопа-  
стной линии *Leptosphinctinae* изучено нами на примере *Caumontisphinctes*  
aff. *nodatus* Buckm. и *Prorsisphinctes ultimum* Kakh. et Zess. (рис. 10 и 11)  
и характеризуется рассечением внутренней боковой лопасти на три доли,  
путем развития пары зубцов, возникающих по бокам ее основания <sup>5</sup>. Фор-  
мула лопастной линии:

$$(V_1V_1)UU^1I_2 \dots \dots I_1I_2D$$

<sup>4</sup> Сходный тип онтогенетического развития лопастной линии демонстрировался  
А. А. Шевыревым в докладе на Всесоюзном палеонтологическом совещании 1959 г. для  
*Sadosceras elatmae* Nik. В этом случае возникает своеобразный гетерохронный парал-  
лелизм, связанный с выработкой сходной формы раковины.

<sup>5</sup> Наши наблюдения находятся в противоречии с рисунком Вестерманна (21, рис. 9)  
для *Caumontisphinctes rhaulus* Buckm., на котором показано весьма своеобразное рас-  
сечение лопасти I, не наблюдающееся у близких групп ни Вестерманном, ни Шинде-  
вольфом, что ставит под сомнение его достоверность.

Совершенно аналогичный тип расщепления лопастной линии наблюдается в онтогенезе *Bigotites* sp. (рис. 12), *B. cf. tuberculatus* Nic. (21, фиг. 14), *Parkinsonia orbignyana* Wetz. (рис. 13), *P. acris* Wetz. (21, фиг. 10). Развитие лопастной линии других потомков *Leptosphinctinae*, включаемых в семейство *Parkinsoniidae* — родов *Strenoceras* и *Garantiana*, по наблюдениям Шиндевольфа (18) и Вестерманна (21), характеризуется другими особенностями: лопасть I не испытывает глубокого расщепления, в то время как в шовной части возникают слабо развитые умбональные лопасти. Формулы лопастной линии:

*Strenoceras subfurcatum* Ziet.

—  $(V_1V_1)UU^1 \dots : ID$ ;

*Garantiana garantiana* d'Orb. и *G. alticosta*

Wetz. —  $(V_1V_1)UU^1U^2 : U^3ID$ .

Развернутые формы среднеюрских аммонитов, объединяемые в семейство *Spiroceratidae*, рассматриваемые Аркеллом (10) среди литоцератин, как уже показал Шиндевольф (18), по комплексу признаков должны сближаться с перисфинктацеями (род *Strenoceras*). Увеличение числа лопастей в онтогенезе *Spiroceras bifurcati* Qu. ((18, фиг. 2) не происходит, а по типу расщепления лопастей рассматриваемый вид ничего общего с литоцератинами не имеет.

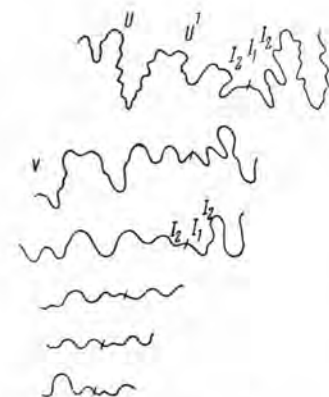
От *Leptosphinctinae*, согласно существующим представлениям, происходят также более поздние перисфинктиды — подсемейства *Zigzagiceratinae* и *Pseudoperisphinctinae*, из которых последнее дает начало верхнеюрским *Perisphinctinae*. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Zigzagiceratinae* изучено Шиндевольфом на примере *Zigzagiceras eurodus* Sctm. (18, фиг. 8) и характеризуется полным и последовательным расщеплением внутренней боковой лопасти на три самостоятельные лопасти —  $I_2I_{1,1}$  и  $I_{1,2}$  и последующим образованием лопастей из седла  $I_2/I_{1,1}$ . Формула лопастной линии:

$(V_1V_1)UU^1I_2 \dots : I_{1,1}I_{1,2}D$ .

Аналогичным типом расщепления лопастной линии характеризуется и *Pseudoperisphinctes rotundatus* Roem. (16), формулу лопастной линии которого можно представить следующим образом:

$(V_1V_1)UU^1I_2 : I_{1,1}I_{1,2}D$ .

Рис. 13. *Parkinsonia orbignyana* Wetz. Дагестан, сел. Датун; верхний байос



Другой представитель подсемейства *Pseudoperisphinctinae* — *Grossouvreia ex gr. orion* Opp. из келловя Зап. Германии, характеризуется, судя по рисунку Шиндевольфа (18, фиг. 3), совершенно иным типом расщепления лопастной линии, при котором увеличение числа лопастей достигается образованием лопасти  $U^2$  и ее последующим расчленением. Формула лопастной линии:

$(V_1V_1)UU^1U^2U_1^3 : U_1^3U_1^2ID$ .

В семействе *Morphoceratidae* онтогенетическое развитие лопастной линии изучено лишь у *Morphoceras inflatum* Qu. (18, фиг. 7), у которого увеличение числа лопастей происходит путем полного расщепления лопасти I на три самостоятельных лопасти и последующего вычленения лопа-

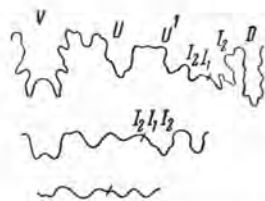


Рис. 12. *Bigotites* sp. Дагестан, сел. Кадар; верхний байос

стей в шовной части из седла  $I_2/I_1$ . Формула лопастной линии:

$$(V_1V_1)UU^1I_2I_1^2I_1^3 : I_1^2I_1I_1^1D.$$

Заканчивая обзор данных по онтогенетическому развитию лопастной линии у среднеюрских Perisphinctaceae, следует отметить значительное разнообразие типов новообразования лопастей в онтогенезе. Наиболее древние перисфинктацей характеризуются разделением внутренней боковой лопасти на три лопасти  $I_2$ ,  $I_1$ ,  $I_2$ . Этот тип, присущий Leptosphinctinae и ранним Parkinsonia, несколько модифицируется у более поздних Parkinsonia путем неодновременного рассечения лопасти  $I$ , причем позднее возникает зубец на ее внутренней стенке. Аналогичным образом усложняется строение лопастной линии у батских перисфинктид — Zigzagiceras, Pseudoperisphinctes и Morphoceras, у которых, кроме образования трех лопастей  $I_2$ ,  $I_{1.1}$ ,  $I_{1.2}$  на поздних стадиях онтогенеза, происходит вычленение лопастей из седла  $I_2/I_{1.1}$ .

Кроме этого основного для среднеюрских перисфинктацей типа усложнения лопастной линии, у верхнебайосских Strenoceras и Garantiana, происходящих, согласно существующим представлениям, от Leptosphinctinae, наблюдается увеличение числа лопастей путем новообразования умбональных лопастей из седла  $U^1/I$ ; при этом лопасть  $I$  не испытывает глубокого рассечения. Сходным путем происходит усложнение лопастной линии и у келловейского рода Grossouvreia, у которого возникают многочисленные симметрично расположенные умбональные лопасти, в то время как лопасть  $I$  расчленяется очень слабо. Этот «гроссувридный» тип рассечения лопастной линии, судя по сообщению А. А. Шевырева на Всесоюзном палеонтологическом совещании, состоявшемся в мае 1959 г., наблюдается и у других верхнеюрских перисфинктацей.

### Заключение

Наиболее древние Ammonitida — подотряд Phylloceratina — сохраняет еще многие особенности, присущие цератитидам. К ним в первую очередь относятся способ увеличения числа лопастей в онтогенезе путем вычленения в шовной области многочисленных умбональных лопастей, попеременно смещающихся на наружную и внутреннюю стороны, сохранение цельных генетических седел на всех стадиях онтогенеза, отсутствие зубцов по бокам вытянутой двузубчатой в основании дорсальной лопасти. Эти особенности развития лопастной линии филоцератин определили их дальнейшую эволюцию, которая шла в направлении развития весьма сложной рассеченности умбональных лопастей и смещения из них зубцов вверх, чем достигалось рассечение морфологических седел.

К началу юрского периода от Phylloceratina обособляются, вероятно, независимо друг от друга, две группы, у которых рассечение седел начинается на ранних стадиях онтогенеза и становится независимым от рассечения лопастей. Параллельно этому внутри этих групп вырабатываются новые способы увеличения числа лопастей в онтогенезе.

В первой из этих групп — у представителей подотряда Lytoceratina — новообразования умбональных лопастей в онтогенезе не происходит, а увеличение числа лопастей достигается путем полного рассечения внутренней боковой лопасти на две самостоятельные лопасти  $I_1$  и  $I_1$ . При возрастании инволютности раковины у отдельных групп литоцератин, в разное время и независимо друг от друга, наблюдается дальнейшее усложнение лопастной линии путем вычленения лопастей в шовной области из седла  $I_1/I_1$ . Путь происхождения литоцератин от филоцератин в настоящее время не изучен. Начиная с середины лейаса Lytoceratina представляли четко обособленную слабо дивергирующую группу, характеризующуюся двураздельным симметричным расчленением лопастей и седел и развитием воротников на раковине (1).

В отличие от *Lytocerotina*, вторая группа, происходящая в конце триаса — начале юры от филлоцератин и объединяющая надсемейства *Psilocerataceae*, *Eoderocerataceae* и часть родов, включаемых Аркеллом в надсемейство *Hildocerataceae*<sup>6</sup>, испытывает интенсивную дивергенцию, приводящую к развитию многочисленных родов нижнеюрских аммонитид, общим признаком которых является наследуемое от филлоцератин двузубчатое окончание дорсальной лопасти. Увеличение числа лопастей в онтогенезе у представителей этой группы достигается вычленением немногочисленных умбональных лопастей и иногда полным рассечением внутренней боковой лопасти. При этом одинаковые умбональные лопасти возникают, по-видимому, независимо у разных родов, в то время как рассечение внутренней боковой лопасти является более устойчивым признаком. Ранг этой группы, вероятно, соизмерим с рангом литоцератин, т. е. ее можно принять в качестве подотряда *Ammonitina*.

От *Ammonitina* происходит, по-видимому, в верхнем лейасе группа юрских аммонитид, характеризующаяся непарным окончанием дорсальной лопасти. Эта группа объединяет семейства *Hammatoceratidae*<sup>7</sup>, *Graphoceratidae*, *Sonniniidae*, включаемые Аркеллом в надсемейство *Hildocerataceae*<sup>8</sup> (= *Naproceraataceae*), и подсемейство *Grammocerotinae* из *Hildoceratidae*. Исключение из нее типичного рода *Hildoceras* (так же, как и типичного рода синонима — *Naproceras*) заставляет принять для этой группы новое название. Однако без производства сколько-нибудь полной ревизии этой группы введение нового названия вряд ли целесообразно.

По способу усложнения лопастной линии в рассматриваемой группе можно выделить две ветви: семейство *Graphoceratidae*, у представителей которого возникают многочисленные умбональные лопасти, большая часть которых смещается на наружную сторону, в то время как внутренняя боковая лопасть испытывает лишь неглубокое рассечение, и семейство *Hammatoceratidae* (а также подсемейство *Grammocerotinae*), у представителей которого испытывает полное рассечение внутренняя боковая лопасть и возникают немногочисленные умбональные лопасти. От *Graphoceratidae*, по-видимому, происходят *Naproceraataceae*, обладающие сходным развитием лопастной линии. *Hammatoceratidae* дают начало надсемействам *Stephanocerataceae* и *Perisphinctaceae*, эволюция которых в среднеюрское время характеризуется прогрессирующим усложнением рассечения внутренней боковой лопасти. Надсемейства *Naproceraataceae*, *Stephanocerataceae*, *Perisphinctaceae* и группа, от которой они происходят<sup>9</sup>, возможно рассматривать как четвертый подотряд — *Stephanoceratina*.

Предложенная схема взаимоотношений крупных групп внутри *Ammonitida* отнюдь не претендует на значение филогенетической системы, а является лишь рабочей гипотезой, требующей во многих своих частях детализацию и уточнения. Опыт предшествующих систематических построений для юрских *Ammonitida*, основанных на изучении лопастной линии (15, 20, и др.), показывает, что без изучения конкретных связей между группами, без рассмотрения эволюции конкретных групп, такая система не может быть принята. Как ближайшую задачу разработки систематики

<sup>6</sup> Надсемейства *Psilocerataceae*, *Eoderocerataceae* и *Hildocerataceae* не представляют собой, как показывает строение лопастных линий, естественно ограниченных, генетических групп и требуют ревизии, далеко выходящей за рамки этой статьи.

<sup>7</sup> Подсемейство *Rhynchoceratinae* должно быть исключено из семейства *Hammatoceratidae*, так как дорсальная лопасть его представителей оканчивается двумя зубцами.

<sup>8</sup> Положение сем. *Bouleiceratidae* неясно. Семейство *Tmetoceratidae* и подсемейства *Hildoceratinae* и *Naproceraatinae* из *Hildoceratidae* на основании двураздельного окончания дорсальной лопасти должны быть отнесены к *Psilocerotina*.

<sup>9</sup> Эта группа, по-видимому, представляет собой самостоятельное надсемейство в составе семейств *Hammatoceratidae*, *Graphoceratidae*, *Sonniniidae* и *Clydoniceratidae* (?).

юрских Ammonitida следует считать изучение филогенеза нижнеюрских представителей этого отряда.

В заключение считаю своим долгом принести глубокую признательность В. Е. Руженцеву, внимательно просмотревшему рукопись и сделавшему ряд ценных указаний.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Безносков Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. *Phylloceratina* и *Lytocerasatina*. Гостоптехиздат, Л., 1958.
2. Безносков Н. В. Развитие лопастной линии у представителей подотряда *Phylloceratina*. Изв. высш. учебн. заведений. Геол. и разведка, № III, стр. 34—40, 1958.
3. Друщиз И. А. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа (*Литоцератиды*, *тетрагонитиды* и *филоцератиды*). Изд. Моск. ун-та, 1956.
4. Михайлова И. А. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stojanow. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол., геогр., № 3, стр. 173—182, 1957.
5. Михайлова И. А. Дегезитиды из нижнемеловых отложений Дагестана и Центрального Предкавказья. Материалы к основам палеонтологии, вып. 2, стр. 21—29, 1958.
6. Михайлова И. А. Некоторые данные о роде *Acanthohoplites* Sinzow и *Hyracanthoplites* Spath. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол., геогр., № 1, стр. 101—108, 1958.
7. Руженцев В. Е. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, стр. 675—706, 1946.
8. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. XX, стр. 183—198, 1949.
9. Руженцев В. Е. Филогенетическая система палеозойских аммонитов. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. XXXII, вып. 2, стр. 49—64, 1957.
10. Arkell W. J. A Classification of the Jurassic Ammonites. *J. Paleontol.*, vol. 24, No. 3, p. 354—364, 1950.
11. Arkell W. J. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, p. L. Meriden, Connecticut, 1957.
12. Branco W. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. *Palaeontographica*, Bd. 26, S. 15—50, 1879—1880.
13. Dietz A. Untersuchungen über die Lobenlinien der Ammoniten des Lias. *Neues Jahrb. Mineral. Geol. und Paläontol. B.*, Bd. 47, S. 381, 1923.
14. Knapp A. Ueber die Entwicklung von *Oxynoticeras oxynotum* Qu. *Geol. und Paläontol. Abhandl.*, N. F. Bd. 8 (12), H. 4, 1908.
15. Salfeld H. Ueber die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura und Kreide Ammoniten. *Nachr. d. k. Gesellschaft Wissenschaften, Göttingen, Math. phys. Kl.*, H. 3, 1919.
16. Schindewolf O. H. Ueber die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonitoiden. *Cbl. für Mineral., Geol. und Paläontol.* Bd. 24, S. 337—350, 359—370, 1923.
17. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonitenlobenlinie. *Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst.*, N. F., H. 115, 1929.
18. Schindewolf O. H. Ueber *Strenoceras* und andere Dogger-Ammoniten. *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.* Bd. 3, S. 119—130, 1953.
19. Spath L. F. On the development of *Tragophylloceras loscombi* (J. Scherby). *Quart. J. Geol. Soc. London*, vol. 70, p. 337, 1914.
20. Wedekind R. Ueber *Lobus suturallobus* und *Inzision*. *Cbl. für Mineral., Geol. und Paläontol.*, Bd. 8, S. 185—196, 1916.
21. Westermann G. Phylogenie der *Stephanocerataceae* und *Perispinctaceae* des Dogger. *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.*, Bd. 103, H. 1/2, 1956.

Всесоюзный научно-исследовательский  
ин-т природного газа

Статья поступила в редакцию  
2 VI 1959