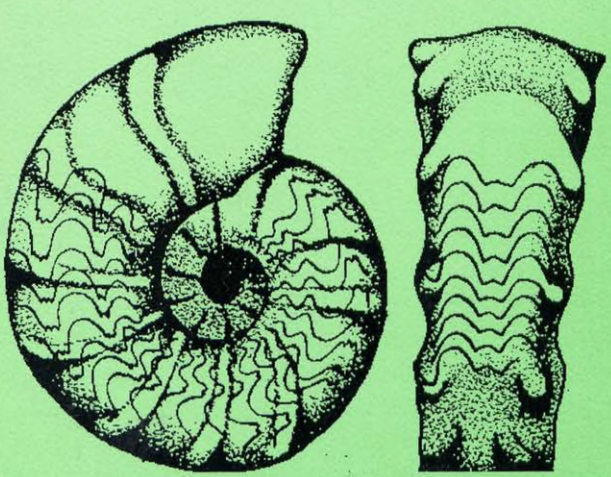
Министерство природных ресурсов России

Академия наук России

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ)

М.Н. Вавилов, В.В. Аркадьев

АММОНОИДЕИ - ВАЖНЕЙШАЯ ОРТОСТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ГРУППА ИСКОПАЕМОЙ ФАУНЫ (МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ)



Санкт-Петербург
2000

Министерство природных ресурсов России

Академия наук России

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ)

М.Н. Вавилов, В.В. Аркадьев

АММОНОИДЕИ - ВАЖНЕЙШАЯ ОРТОСТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ГРУППА ИСКОПАЕМОЙ ФАУНЫ (МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ)

Санкт-Петербург
2000

М.Н. Вавилов, В.В. Аркадьев Аммоноидеи - важнейшая ортостратиграфическая группа ископаемой фауны (Методика определения и изучения) – С.-Пб.: 2000. – 75 с.

В работе дается подробное описание современной методики определения и изучения аммоноидей, имеющих важнейшее значение для стратиграфии мезозойских отложений России. Рассмотрены современные онтогенетические исследования, включающие изучение лопастной линии, морфологии раковин и их внутреннего строения. В книге дается характеристика основных систематических признаков аммоноидей, приводятся рациональные приемы исследований, связанные с каждой стадией изучения материала.

Книга призвана значительно облегчить работу исследователя на первом этапе творчества и будет способствовать единообразию при использовании терминологии, при выделении и трактовке значения отдельных признаков, используемых при определении и описании аммоноидей.

Книга предназначена как для начинающих исследователей, приступающих к изучению аммоноидей, так и для специалистов-палеонтологов, занимающихся филогенией и систематикой древних головоногих моллюсков.

Ил. 28, табл. 2, библиогр. назв. 56.

Научный редактор доктор геол.-мин. наук, профессор А.И. Киричкова

Ammonoids – a ortostratigraphic group of the fossilized Fauna (Methodic direction by diagnosis and study) /M.N. Vavilov, V.V. Arkadiev. – St.-Petersburg: 2000. – 75 p.

The present work gives detailed discription of modern methods of study diagnosis of ammonoids, which are of great importance for the Mesozoic stratigraphy of Russia. Modem ontogenetic investigations including examinations of lobe line, morphology and internal structure of shells are considered. Main systematic features of ammonoids are characterized and rational examination techniques related to each stage of investigation are suggested in the present book as well.

The book is aimed to considerably facilitate the investigator's work at first stages of investigation and to promote uniformity in usage of terms and in selection and evaluation of features used for diagnosis and description of ammonoids.

The book is intended for both the beginner investigators and the specialists in paleontology which are engaged in phytogeny and systemtic» of fossilizes Cephalopoda.

Ill. 28, tabl. 2, Bibliog. 56.

Scientific editor, dr., proff. A.I. Kiritchkova.

Содержание

	Стр.
Предисловие	6
Введение	8
Общая характеристика аммоноидей	13
Методика определения	20
Методика онтогенетических исследований	26
Терминология элементов лопастной линии	36
Значение онтогенетических исследований для филогении и систематики	47
Методика изучения внутреннего строения раковин аммоноидей	52
Терминология элементов внутреннего строения	56
Измерения и зарисовки	62
Значение изучения внутреннего строения аммоноидей для филогении и систематики	67
Литература	71

CONTENS

	p.
Preface	6
Introduction	8
Common character of ammonoids	13
Methods of diagnosis	20
Methods of ontogenetic investigations	26
Terminology of lobe line elements	36
Value of ontogenetic studies for phylogeny and systematics	47
Techniques of examination of internal structure of ammonoid shells	52
Terminology of elements of internal structure	56
Measurements and sketches	62
Value of examination of internal structure for phylogeny and systematics	67
References	71

ПРЕДИСЛОВИЕ

Для успешного изучения той или иной группы фауны и, прежде всего, такой важной в стратиграфическом отношении группы, какой являются аммоноидеи, начинающему исследователю крайне необходимо иметь методическое руководство по определению и описанию этой ископаемой фауны, отвечающее всем требованиям современной палеонтологии.

С момента выхода в свет книги Г.Я. Крымгольца "Методика определения мезозойских головоногих (аммониты и белемниты)" (I960) прошло 40 лет, но она до сих пор является настольной книгой каждого исследователя головоногих моллюсков, хотя и стала библиографической редкостью.

За прошедшие 40 лет в методику изучения аммоноидей прочно вошли такие методы, как изучение онтогенетического развития раковины и ее лопастной линии, изучение внутреннего строения и микроструктуры раковины. Все это в значительной мере дополнило и конкретизировало результаты исследований, заставило пересмотреть существовавшие ранее воззрения и сделало более обоснованными выводы, касающиеся систематического положения и развития тех или иных таксонов. Поэтому задачей авторов настоящего пособия является прежде всего подробное описание современной методики изучения аммоноидей. Приемы и методы изучения общей морфологии раковин аммоноидей в свое время были подробно рассмотрены Г.Я. Крымгольцем (I960) и поэтому в данном пособии им уделяется меньше внимания.

В настоящее время большинство исследователей с успехом применяют данные изучения онтогенезов лопастных линий и внутреннего строения раковин для создания стройной системы аммоноидей (Захаров, 1978; Друщиц, Догужаева, 1981; Михайлова, 1983; Шевырев, 1986; Вавилов, 1992 и др.).

Нам представляется целесообразным обобщить современную методику изучения аммоноидей, включающую онтогенетические исследования и изучение внутреннего строения раковин, охарактеризовать их основные признаки и приемы исследования, используемые при определении и описании аммоноидей. Такое методическое пособие будет полезно не только начинающему исследователю, приступающему к изучению аммоноидей, но и специалисту-палеонтологу, занимающемуся филогенией и систематикой древних головоногих моллюсков. Пособие значительно облегчит работу исследователя на первом этапе творчества и будет способствовать единообразию при использовании терминологии, при выделении и трактовке значения отдельных признаков, при описании и зарисовке наблюдаемых объектов.

ВВЕДЕНИЕ

Аммоноидеи являются ортостратиграфической группой организмов, с помощью которой можно точно определять относительный возраст отложений. Их значение для стратиграфии трудно переоценить. Быстрая смена во времени, широкое распространение, частая встречаемость в отложениях различного возраста, все это сделало аммоноидеи незаменимыми при разработке зональных шкал ряда крупных возрастных интервалов фанерозоя. Кроме практического использования аммоноидей, как прекрасного показателя геологического возраста отложений, остатки этих организмов давно привлекали внимание палеонтологов, как объект для теоретических исследований. Среди беспозвоночных трудно найти другую группу, при изучении раковин которой можно было бы проследить все стадии индивидуального развития и восстановить историю каждой эволюционной ветви.

Ископаемые остатки аммоноидей важны для зонального и подзонального расчленения верхнепалеозойских и особенно мезозойских отложений многих регионов мира и корреляции их между собой. Общая стратиграфическая шкала триасовой, юрской и меловой систем почти целиком основывается на остатках аммоноидей.

Аммоноидеи (надотряд Ammonoidea) - полностью вымершая группа организмов, относящаяся к подклассу наружнораковинных головоногих моллюсков (Ectocochlia). Единственным представителем наружнораковинных, доживших до настоящего времени, является род Nautilus (надотряд Nautiloidea). Этим объясняется огромный интерес исследователей к современному наутилусу, т.к. только всесторонне изучив его строение и образ жизни, можно грамотно подходить к ископаемому материалу, делать сравнения и выводы.

В ископаемом состоянии встречаются, как правило, жесткие карбонатные раковины аммоноидей либо их фрагменты,

ядра и отпечатки, а остатки мягкого тела сохраняются крайне редко. Это также усиливает необходимость изучения внутреннего строения современных головоногих.

Современному наутилусу посвящены десятки научных работ. Его изучают, помечая радиоактивными изотопами, в естественных условиях, помещают в аквариум. На сегодняшний день накоплены значительные данные о его строении, ареале распространения, экологии, обобщенные в ряде работ. Подробная характеристика внутреннего строения наутилуса приведена у В.В. Друщица (1974), данные по экологии максимально полно суммированы А.А. Шевыревым (1986). Представляется необходимым перед рассмотрением вымерших аммоноидей остановиться на особенностях строения и образа жизни современного наутилуса, используя данные этих авторов.

"Живые ископаемые" - наутилусы - впервые были описаны немецким ученым Георгом Румфиусом в середине XVIII века.

В современных морях к роду Nautilus, по данным различных исследователей, относят от 4 до 6 видов.

Раковина наутилуса спирально-плоскостная, достигает в диаметре 25 см. Она состоит из трех оборотов, которые разделены перегородками на 27-28 камер (рис. 1). Жилая камера занимает менее половины оборота, в ней находится мягкое тело. Остальные камеры заполнены газовой смесью из азота, кислорода, аргона и двуокиси углерода. Последние 9-10 из воздушных камер, кроме того, содержат жидкость, количество которой уменьшается от новых камер к старым. Через все камеры, от начальной до жилой, проходит сифон - упругий тяж, заключенный в твердую пористую оболочку. Внутри сифона проходят кровеносные сосуды.

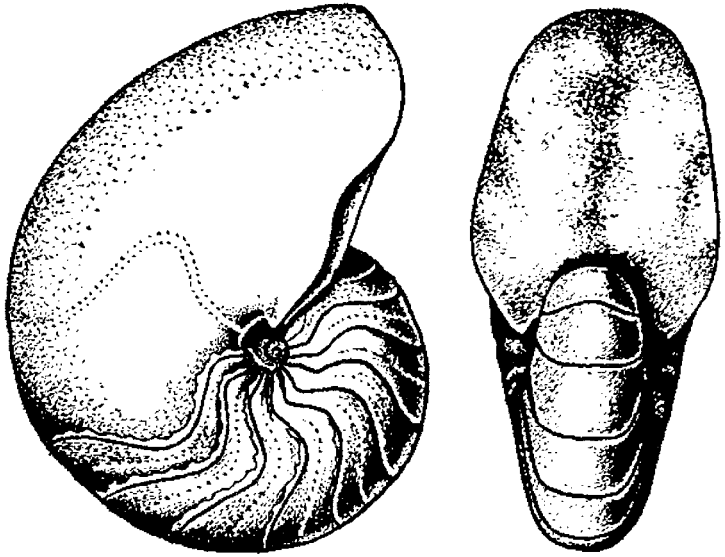


Рис. 1. Общий вид Nautilus pompilius Linnaeus.

а - вид сбоку, б- вид со стороны устья. Уменьшено. Современная форма. Океания (О.Б. Бондаренко, И.А. Михайлова, 1984).

Мягкое тело наутилуса короткое, мешковидное. Оно окружено мантией, складки которой ограничивают большую мантийную полость (рис. 2). Голова слабо обособлена от туловища, она несет глаза, капюшон, щупальцы и воронку.

Воронка - орган, очень характерный для всех современных головоногих, служащий для реактивного движения. Вода через широкую щель всасывается в мантийную полость и оттуда, после того как щель замыкается, с силой выталкивается через воронку.

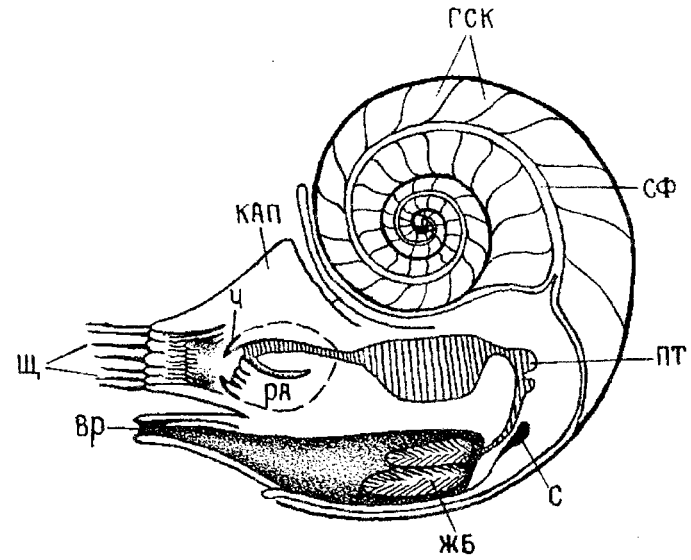


Рис. 2. Схема строения современного наутилуса (по В.В. Друщицу, 1974, упрощено).

вр - воронка, гск - гидростатические камеры, жб - жабры, кап - капюшон, пт - пищеварительный тракт, ра - радула, с -сердце, сф - сифон, ч - челюсть, щ - щупальца.

Короткие и тонкие, но многочисленные (до 90) щупальца расположены вокруг рта. В глотке имеются радула и челюсти. Радула несет по 13 рядов мелких роговых зубчиков, предназначенных для перетирания пищи. Челюсти обызвествлены на концах, предназначены для прокусывания добычи.

Наутилус обладает сложными пищеварительной, кровеносной и нервной системами. В мантийной полости находятся 4 симметрично расположенные жабры, анальное отверстие и два половых отверстия. Сердце состоит из желудочка и четырех предсердий.

Наутилусы раздельнополы. Самка откладывает крупные яйца до 45 мм в диаметре, прикрепляя их щупальцами ко дну, обычно вблизи берега на глубине около 10 м при температуре 25-30^{0}С. Все современные головоногие имеют прямое развитие. Из яйцевой оболочки выходит уже вполне сформированное животное, отличающееся от взрослого моллюска только размерами. Однако до сих пор не удалось наблюдать ранний онтогенез наутилуса (момент выхода из яйцевой оболочки).

Почти все наутилусы обитают в тропических водах западной части Тихого океана, начиная от островов Самоа, Фиджи и Новой Каледонии до севера Филиппин. Лишь один вид живет в Индийском океане около южных и западных берегов Австралии.

Наутилус, как и все остальные головоногие, относится к стеногалинным организмам, очень чувствительным к понижению или повышению солености. Они живут в морях с соленостью 30-39 промилей.

Взрослые наутилусы обитают на глубине 200-600 м. Днем они обычно неподвижно лежат на дне, а ночью пробуждаются и медленно плавают около самого дна или перемещаются вверх. Некоторые наутилусы в среднем преодолевают за сутки около 200 м по вертикали. Принято считать, что большую часть времени наутилус проводит в районе морского дна. Плавают наутилусы очень медленно, с максимальной скоростью 0,9 км/час.

По способу питания наутилусы - хищники. Используя свой мощный клюв, они нападают на раков-отшельников, крабов, креветок, моллюсков. Часто они питаются падалью.

О продолжительности жизни наутилуса существует несколько мнений. Предполагается, что в природных условиях наутилусы могут жить либо до шести, либо более 20 лет.

Раковина у наутилуса выполняет две основные функции. Первая - это средство пассивной защиты. Его раковина очень

прочная, т.к. по различным данным она разрушается при давлении от 73 до 90 атмосфер, т.е. на глубине 730-900 м. Молодые раковины обладают еще большим запасом прочности, выдерживая давление до 136 атм.

Вторая функция - роль гидростатического аппарата. Определенное сочетание газов и жидкости в воздушных камерах обеспечивает нейтральную плавучесть животного, а расположение центра тяжести в 6 мм ниже центра плавучести придает ему устойчивость при плавании. Наутилус может плавать и вперед, и назад.

После смерти раковины наутилусов, как правило, остаются в пределах своего ареала, т.к. они в условиях высокого гидростатического давления быстро заполняются водой и не могут всплывать на поверхность. Однако, отдельные раковины, подхваченные океанскими течениями, могут дрейфовать на значительные расстояния. Они встречаются на берегах Новой Зеландии и Юго-Восточной Австралии, на Тайване, островах Японии и даже на Мадагаскаре, т.е. в 6000 км от Филиппинского моря - одного из основных районов обитания современных наутилусов.

Общая характеристика аммоноидей

Раковина аммоноидей представляет собой высокий постепенно расширяющийся конус, который у подавляющего большинства особей свернут в плоскую спираль (рис. 3). Обороты такой спирали в той или иной степени объемлющие и только у небольшой группы гетероморфных форм они соприкасающиеся, несоприкасающиеся или неправильно свернуты (рис. 4).

Стенка взрослой раковины аммоноидей состоит из трех карбонатных слоев: наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического (Друщиц, Догужаева, 1981), каждый из которых появляется на определенной стадии

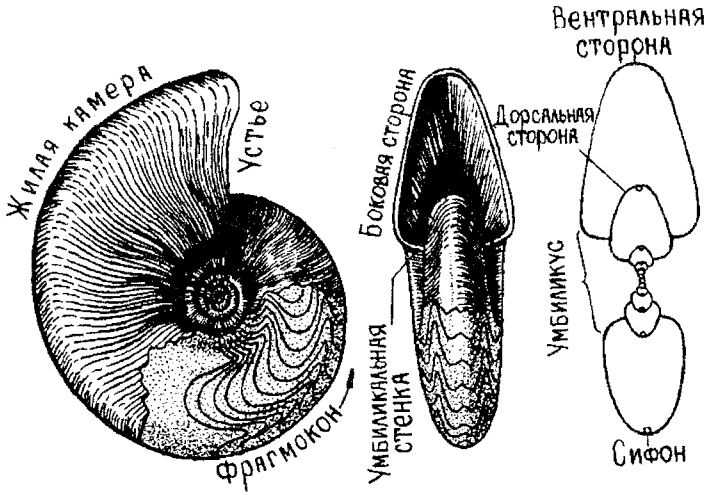


Рис. 3. Общая морфология раковины аммоноидей (Основы палеонтологии,1962).

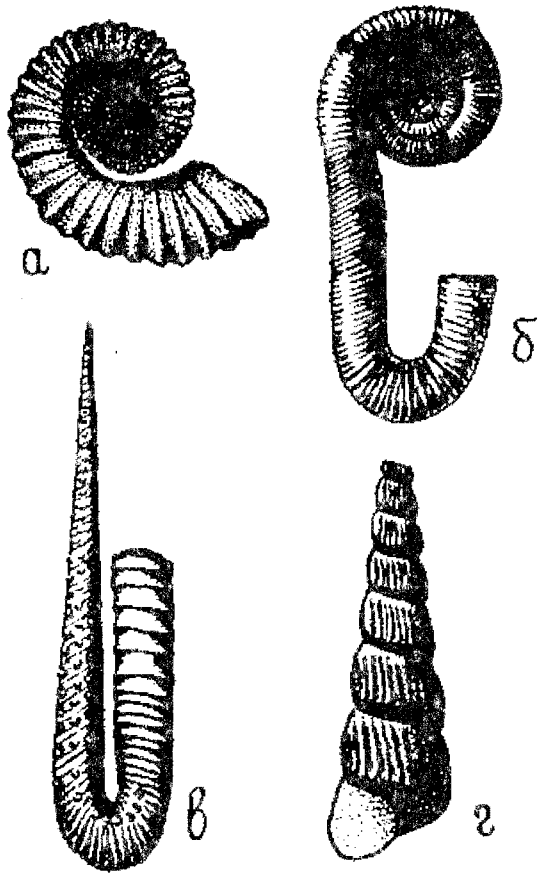


Рис. 4. Аммоноидеи с неправильно свернутыми раковинами

а - Choristoceras, верхний триас, б - Macroscaphites, мел, в - Hamulina, нижний мел, г -Turrilites, мел (Основы палеонтологии, 1962).

развития моллюска. На заключительной стадии развития у некоторых групп аммоноидей появляется четвертый, морщинистый слой, вероятно, органического состава.

Толщина раковины аммоноидей колеблется от доли миллиметра до одного сантиметра у наиболее крупных форм.

Раковина аммоноидей разделена поперечными перегородками на многочисленные камеры, в последней из которых, жилой камере, помещался сам моллюск. Каждая камера, служившая в свое время местом обитания и покинутая моллюском, заполнялась газом и, частично, водой, преобразуясь в гидростатический аппарат, облегчающий животному передвижение. По мере своего роста моллюск надстраивал раковину в длину, всякий раз немного увеличивая ее сечение, и формировал перегородку. Газовые камеры сообщались между собой сифоном, положение которого на обороте с возрастом редко оставалось постоянным.

Перегородки между камерами на начальных оборотах дугообразно выгнуты и обращены выпуклостью вперед. На более поздних оборотах перегородки начинают изгибаться, особенно в своих краевых частях, и в местах сочленения со стенками раковины бывают очень сильно и прихотливо изогнуты. На поверхности раковины линия сочленения перегородки со стенкой раковины имеет более или менее изрезанную форму. Ее рисунок, отчетливо наблюдаемый на внутреннем ядре раковины, носит название перегородочной или лопастной линии. Морфологически различаются несколько типов лопастной линии (рис. 5):

1. Агониатитовый тип - элементы немногочисленные, простые. Выделяется одна широкая лопасть. Девон.

2. Гониатитовый тип - элементы линии немногочисленные, но их больше, чем в предыдущем типе. Лопасти и седла простые, очень слабо расчлененные, часто просто заостренные. Девон, карбон, пермь, триас, мел.

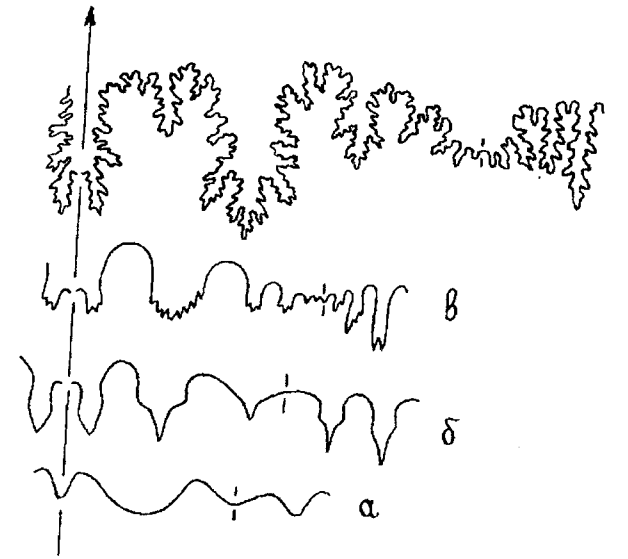


Рис. 5. Типы лопастных линий аммоноидей

а - агониатитовая линия, Pinacites jugleri (Roemer), средний девон Германии (Schindewolf, 1933); б - гониатитовая линия, Neoshumardites triceps Ruzhencev, артинский ярус Урала (Руженцев, 1956); в - цератитовая линия, Czekanowskites tumefactus Vavilov, анизийский ярус Восточного Таймыра (Вавилов, 1978); г - аммонитовая линия, Hoplites dentatus Sowerby, средний альб Западной Туркмении (Михайлова, 1973).

3. Цератитовый тип – элементов, как правило, значительно больше. Лопасти зазубрены в основании, седла простые с округленными вершинами. Пермь, триас, юра, мел.

4. Аммонитовый тип - лопасти и седла очень расчлененные, сильно изрезанные. Пермь, триас, юра, мел.

Перечисленные типы нельзя понимать, как присущие какому-нибудь определенному отряду, например гониатитам, цератитам и т.д., то есть нельзя придавать им генетический смысл. Называя тот или иной тип лопастной линии, исследователь должен иметь ввиду только степень ее расчлененности и сложности.

Кроме раковин в ископаемом состоянии сохраняются ринхолиты, аптихи, анаптихи и радула (рис. 6). Ринхолиты - обызвествленные кончики верхней челюсти головоногих моллюсков. Аптихи и анаптихи - пластинки, закрывающие устье аммоноидей. Некоторые исследователи приписывают этим пластинкам двоякую функцию - челюстной и крышечной (Lehmann, Kulicki, 1990; Несис, 1991). Изучение этих остатков привело к выделению у аммоноидей двух типов челюстного аппарата: аптихового - довольно массивного, обладающего значительной прочностью, и анаптихового - менее массивного, преимущественно хитинового состава (Захаров, 1979). Остатки мягкого тела у ископаемых аммоноидей встречаются чрезвычайно редко. Головной комплекс аммоноидей вероятно состоял из 8-10 коротких щупалец-рук, покрытых присосками или крючками. В жилых камерах аммоноидей были встречены остатки сохранившегося желудка, заполненного раковинками фораминифер и остракод, остатки верхней и нижней челюстей, чернильного мешка, радулы (терки) и отпечатки жабр (Lehmann, 1973). Радула аммоноидей имеет в каждом ряду по 7 зубчиков, тогда как у современного наутилуса их 13. Чернильный мешок, остатки которого обнаружены у аммоноидей, грушевидной формы, длиной около четверти жилой камеры, устьем направлен в сторону переднего края жилой камеры. У

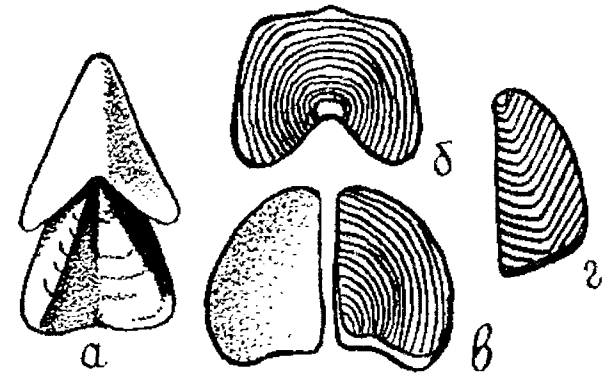


Рис. 6. Ринхолит (а), анаптих (б), аптих (в, г)

а - ринхолит Rhynchoteuthis sp. (х 3), нижний мел (Кравцов, Келль, Кликушин, 1983); б - Anaptychus, верхний девон; в - Laevaptychus, две поверхности одной створки, верхняя юра (Основы палеонтологии, 1962); г - Lamellaptychus anguli-costatus (Pictet et Loriol) (х2), нижний мел (Кравцов, Келль, Кликушин, 1983).

наутилуса чернильный мешок, как известно, отсутствует. Различия в строении мягкого тела аммоноидей и современного наутилуса позволяет сближать аммоноидей и колеоидей.

Аммоноидеи были, вероятно, медлительными животными, обитающими преимущественно в придонной части нижней сублиторали на глубине 50-250 м в условиях хорошей аэрации, нормальной солености и при нормальном газовом режиме вод. Скорее всего, подобно наутилусу аммоноидеи могли в случае необходимости сравнительно быстро перемещаться с места на место. Аммоноидеи питались преимущественно бентосом, падалью и, вероятно, планктоном, чем объясняется их вертикальная суточная миграция.

Методика определения

При визуальном определении аммоноидей прежде всего анализируются форма раковины, форма и размеры умбиликуса, степень объемлемости оборотов, форма поперечного сечения, характер скульптуры и характер лопастной линии. Устанавливаются основные размеры раковины (диаметр -Д, диаметр умбиликуса -Ду, высота оборота - В, и ширина оборота - Ш) и их отношение к основному диаметру (рис. 7). Подробное описание этих морфологических признаков раковины аммоноидей было приведено ранее в методическом руководстве Г.Я. Крымгольца (I960). Для уточнения систематического положения аммоноидей и установления их филогенетических взаимоотношений определяется тип развития лопастной линии, анализируются признаки внутреннего строения - положение сифона, форма и размеры протоконха и др.

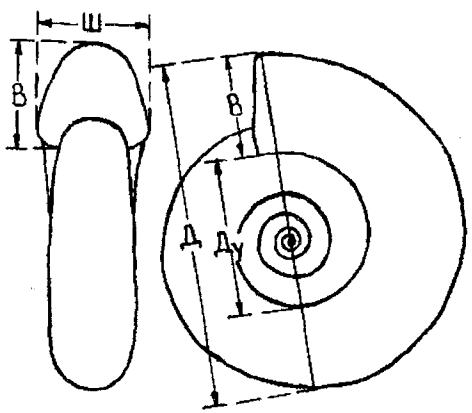


Рис. 7. Основные размеры раковины аммоноидей (Основы палеонтологии, 1962)

Д - диаметр раковины, В - высота оборота, Ш - ширина оборота, Ду - диаметр умбиликуса.

Начинать определение в любом случае необходимо с выделения характерных признаков данной окаменелости.

Отнесение к надотряду аммоноидей обычно не вызывает сомнений, т.к. все аммоноидеи обладают правильно или неправильно свернутой раковиной, разделенной перегородками на отдельные камеры. Правда морфологически аммоноидеи весьма близки другому надотряду - наутилоидеям, но в отличие от свернутых наутилоидей у аммоноидей обычно более сложная лопастная линия и более разнообразная скульптура.

Характер строения и развития лопастной линии, как уже говорилось выше, определяет разделение надотряда аммоноидей на отряды. В процессе эволюции аммоноидей происходило усложнение рисунка лопастной линии. В общем виде агониатитовая линия наиболее характерна для аммоноидей девона, гониатитовая - для позднего палеозоя (девон-пермь) и в меньшей степени для мезозоя, цератитовая - для карбона, перми и особенно для триаса, аммонитовая - в меньшей степени для перми и триаса, и наиболее характерна для юры и мела. Однако четкого разграничения в распределении различных систематических группировок аммоноидей по периодам не устанавливается.

Лопастная линия видна на раковине далеко не всегда, а только когда разрушен наружный слой. Когда наружный слой полностью закрывает раковину, его следует удалить. Обычно это производится скальпелем и слабым раствором соляной кислоты. Травление линии следует производить очень осторожно, т.к. максимальная гофрировка линии (т.е. рисунок, важный для определения) наблюдается только вблизи контакта перегородки с наружным слоем, а в глубину раковины рисунок линии быстро упрощается.

Точное отнесение определяемой окаменелости к одному из отрядов аммоноидей возможно только при определении его онтогенеза лопастной линии и характера первой и второй линии, о чем подробно будет сказано в методике онтогенетиче-

ских исследований.

После определения типа лопастной линии следует проанализировать морфологические признаки раковины.

Форма раковины может быть самой разнообразной - уплощенной дисковидной, вздутой шаровидной и др. и играет важную роль при определении на уровне рода и вида. С формой раковины неразрывно связана форма поперечного сечения оборота, которая может быть треугольной, прямоугольной, сердцевидной, серповидной, вытянутой в высоту или в ширину и др. Форма поперечного сечения оборота у многих видов может меняться в ходе онтогенеза (соответственно меняется и форма раковины), что также является важным диагностическим признаком.

Изменения формы раковины и характера поперечного сечения оборота характерны как для поздних, заключительных стадий развития организма, так и для ранних стадий онтогенеза (рис. 8). Поэтому определить принадлежность окаменелости к одному из двух родов, морфологически близких между собой, основываясь только на характере строения их внутренних оборотов или сходстве в строении взрослых раковин нельзя - необходимо сравнить изменение формы раковины и ее сечения в ходе онтогенеза.

Важной характеристикой вида являются форма и размеры умбиликуса и, соответственно, степень инволютности раковины. Она характеризуется степенью объемлемости оборотов, т.е. степенью перекрытия последующим оборотом предыдущего, и может быть определена отношением диаметра умбиликуса к общему диаметру раковины (Ду/Д).

Эволютными принято называть раковины со слабо объемлющими или только соприкасающимися оборотами, у которых Ду/Д составляет более 0,33. Раковины со средне объемлющими оборотами относятся к *умеренно-эволютным* (Ду /Д = 0,25-0,33) или *умеренно-инволютным* (Ду /Д = 0,17-0,25). *Инволютными* называются раковины с сильно объемлющими

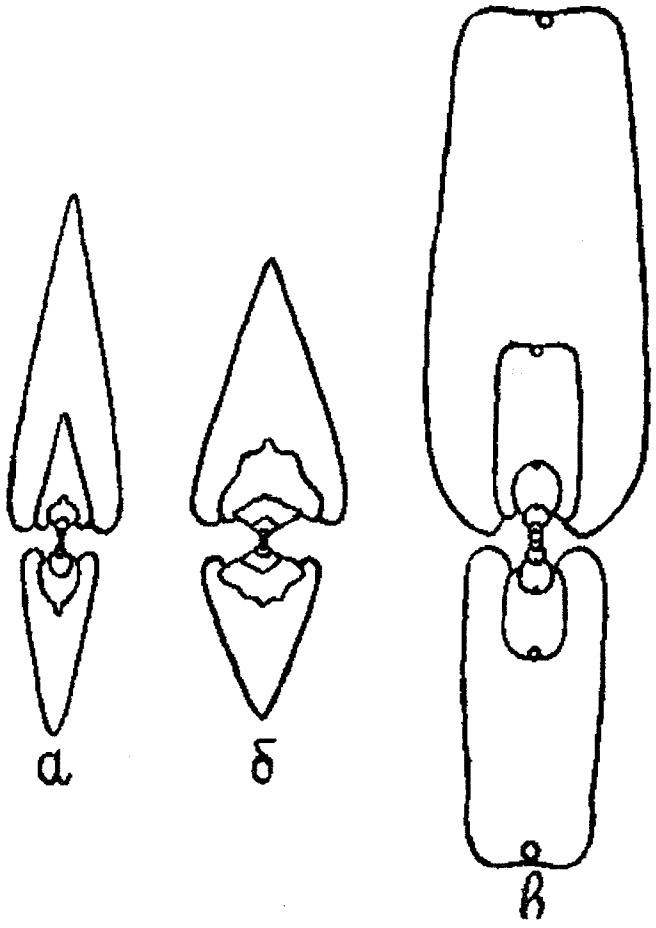


Рис. 8. Поперечные сечения раковин

а - Longobardites nevadanus Hyatt et Smith (x1,2), средний триас, анизийский ярус; б - Indigirites krugi Popow (x1,7), средний триас, ладинский ярус (Arkadiev, Vavilov, 1989); в - Artioceras rhipaeum (Ruzh.) (x4,9), нижняя пермь, артинский ярус (Руженцев, 1960).

оборотами, у которых соотношение диаметра умбиликуса к общему диаметру составляет менее 0,17. Соответственно умбиликус может быть узким, почти замкнутым, с крутыми стенками (у инволютных форм) либо мелким, широким, с пологими стенками (у эволютных форм) и др.

У многих видов степень инволютности и эволютности в ходе онтогенеза может меняться, иногда весьма значительно.

Различные по форме раковины аммоноидей, распространенные в позднем палеозое и мезозое, могут быть сгруппированы в несколько основных типов, получивших специальные названия (Основы палеонтологии, 1962). В последние годы их стали употреблять многие отечественные специалисты для краткой характеристики того или иного вида или рода (рис. 9). Приведенные ниже основные типы не отражают исторического развития аммоноидей, а характеризуют лишь форму взрослой раковины.

1. *Офиоконы* - раковина эволютная или умеренно эволютная с медленно возрастающими оборотами.

2. *Платиконы* - раковина умеренно инволютная с уплощенной или вогнутой вентральной стороной.

3. *Дискоконы* - раковина дисковидная, инволютная или умеренно инволютная с округленной вентральной стороной.

4. *Оксиконы* - раковина инволютная или умеренно инволютная линзовидной формы.

5. *Кадиконы* - раковина эволютная или умеренно эволютная, бочонковидная с широкой вентральной стороной.

6. *Сфероконы* - раковина инволютная, очень вздутая или шаровидная.

Особое значение для определений на видовом уровне имеет характер скульптуры. Раковины аммоноидей бывают гладкие, но, гораздо чаще, они скульптированы. Особенно разнообразна скульптура мезозойских аммоноидей. На поверхности раковин можно наблюдать струйки роста, продольную (спиральную) и поперечную (радиальную) ребристость,

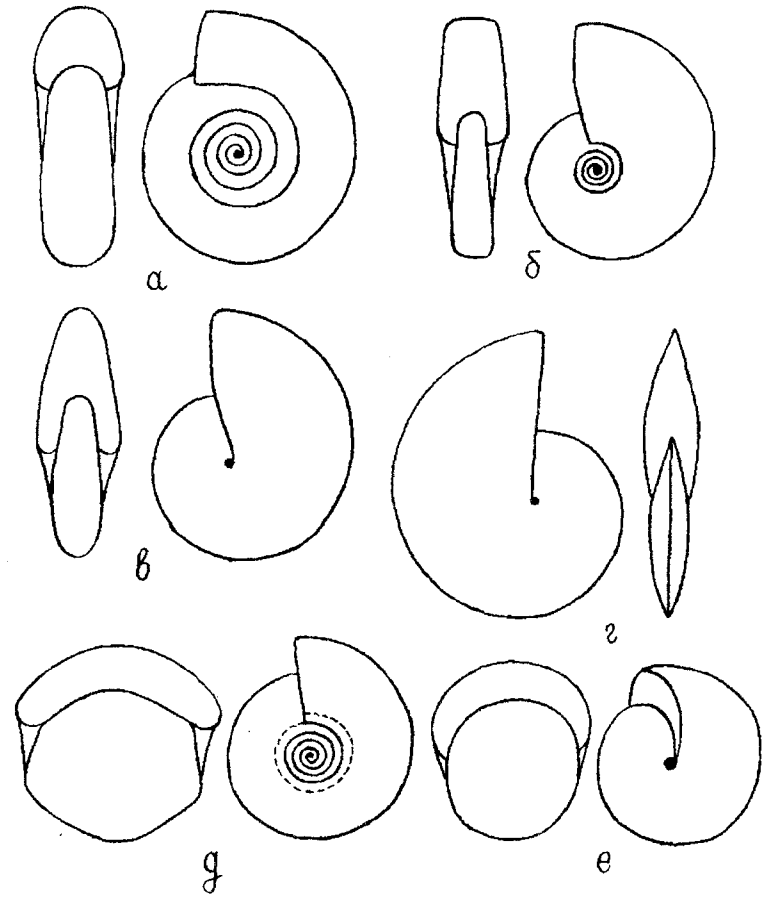


Рис. 9. Основные типы раковин свернутых аммоноидей
а - офиокон, б - платикон, Б - дискокон, г - оксикон, д - кадикон, е - сферокон (Основы палеонтологии,1962).

бугорки, борозды и кили. Для определения вида важны особенности ребристости (изгиб ребер, расщепление ребер, число ребер на обороте раковины, их высота и толщина), бугорки (их форма и расположение), а также характер скульптуры на вентральной стороне раковины. Последняя может быть гладкой, может пересекаться ребрами, может быть разделена бороздой либо украшена килем.

Характер скульптуры у отдельных представителей аммоноидей также может меняться в ходе индивидуального развития. Например, бугорки и ребра могут с возрастом либо появляться, либо исчезать, существенно меняя облик раковины.

Для каждого вида характерен только ему одному присущий рисунок взрослой лопастной линии и поэтому для окончательного определения вида необходимо привести подробное описание этого признака.

Методика онтогенетических исследований

В настоящее время изучение аммоноидей не должно ограничиваться только описанием формы, скульптуры и внешнего отрезка лопастной линии взрослой раковины. Такой подход к изучению аммоноидей правомерен лишь на самых начальных этапах исследования и не может служить основанием для сколько-нибудь серьезных построений. Для решения вопросов систематики и возрастного взаимоотношения между изучаемыми группами организмов необходимо применение онтогенетического метода, позволяющего воссоздать историческое развитие всех основных признаков раковины: формы, скульптуры и лопастной линии.

Согласно Э. Геккелю (1940, стр.169), "история развития организмов распадается на две родственных тесно друг с другом связанных отрасли - на *онтогению* или историю развития органических особей, и на *филогению,* или историю развития органических групп, возникших из одного общего корня. Онтогения представляет собой краткое быстрое повторение (рекапитуляцию) филогении ... В течение быстрого и краткого хода своего онтогенетического развития особь повторяет важнейшие из тех изменений формы, через которые прошли ее предки в течении медленного и длительного хода их палеонтологического развития по законам наследственности и приспособления". Но, как будет показано в дальнейшем, в онтогенезе не просто повторяются стадии развития предка: сжатое повторение признаков сопровождается их искажением и выпадением отдельных стадий. Таким образом, индивидуальное развитие организма и историческое развитие группы, онтогенез и филогенез, неразрывно связаны между собой. Создавая филогенез, онтогенез также видоизменяется. Другими словами, филогенез какого-нибудь семейства являет собой сумму изменяющихся онтогенезов последовательных родов и видов.

Онтогенетический принцип в изучении аммоноидей, как отмечал В.Е. Руженцев (1960), является единственно надежной основой правильного решения вопросов систематики и филогении. Только характеристика вида может быть дана по строению наружного оборота взрослой раковины, но и в этом случае онтогенетический метод позволяет избежать ошибок, возникающих при определении молодых особей. Когда же исследователь переходит к выяснению родовой и семейственной принадлежности, к разграничению более высоких таксонов и определению места в филогенетической цепи, тогда сведения о его онтогенезе приобретают первостепенное значение.

Аммоноидеи всегда являлись исключительно благоприятным материалом дня онто-филогенетических исследований. Их раковины сохраняют все стадии индивидуального развития, начиная с самой ранней, эмбриональной, и кончая старческой, геронтической. Постепенно разворачивая раковину, можно проследить появление и последовательное развитие всех основных признаков: преобразование формы оборотов, зарождение и развитие скульптуры и, наконец, все стадии

преобразования лопастной линии. На рисунке 8 видно, какие большие онтогенетические изменения испытывает в своем развитии раковина аммоноидей. Лопастная линия аммоноидей, которую справедливо считают одним из наиболее важных таксономических признаков, в онтогенезе также испытывает разительные преобразования, даже более значительные, чем изменения, которые претерпевает форма раковины. Если в своей начальной стадии лопастная линия состоит из трех, четырех или пяти простых лопастей, то на конечной стадии в ее составе может насчитываться более двух десятков, иногда очень прихотливо изрезанных элементов (рис. 10, 11, 12). Лопастная линия изменяется на протяжении всей жизни моллюска: у одних постоянно возникают новые лопасти, и этот процесс с возрастом не ослабевает, у других - появление новых элементов концентрируется на ранних и средних стадиях онтогенеза, а поздние стадии характеризуются лишь усложнением возникших ранее лопастей и седел. В дальнейшем будет показано, какое большое значение имеют различные онтогенетические стадии лопастной линии для решения вопросов филогении и систематики.

До недавнего времени в трудах палеонтологов приводились только результаты изучения онтогенеза раковин аммоноидей и очень редко и кратко описывались приемы и методы работы. Только совсем недавно, благодаря И.А. Михайловой (1982, 1983), этот трудоемкий и длительный процесс, заключающий в себе отбор и препарировку образцов, развертывание и измерение отдельных частей оборотов раковины и, наконец, зарисовку лопастной линии и поперечного сечения, был описан во всех подробностях. На основе своих собственных исследований мы дополняем эту методику и ниже приводим описание приемов и методов работы на каждой стадии исследования.

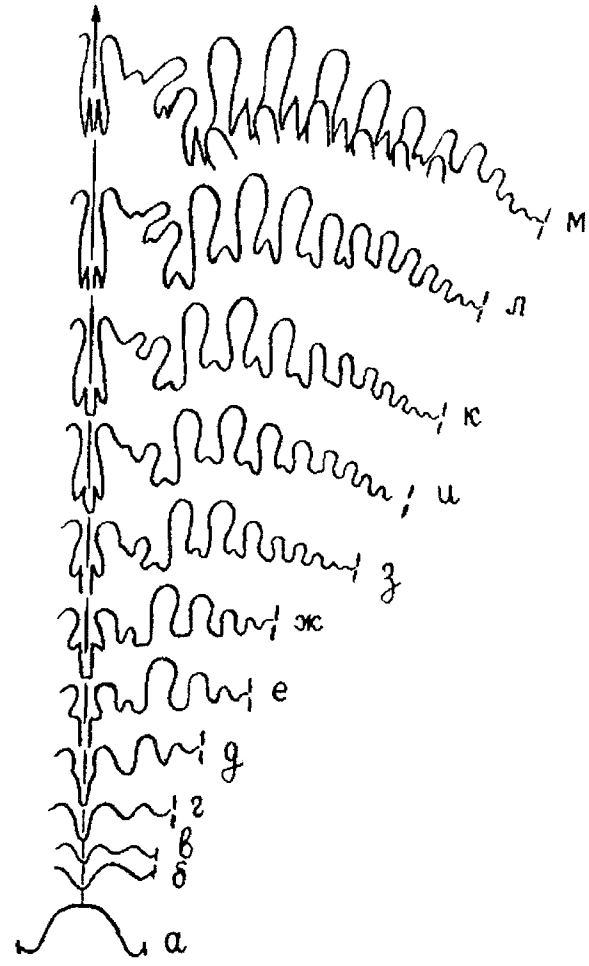


Рис. 10. Онтогенетическое развитие лопастной линии Artioceras rhipaeum (Ruzh.), нижняя пермь, артинский ярус (Руженцев, I960)

(а-в) - первая, вторая и третья линии, (г-м) - более поздние стадии развития, увеличение от 30 до 1,6.

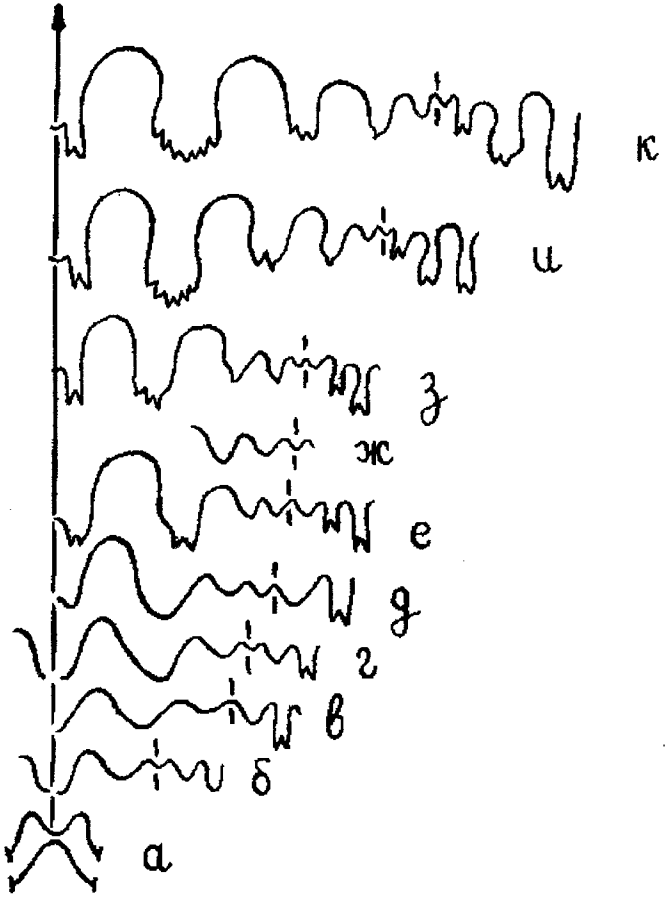


Рис. 11. Онтогенетическое развитие лопастной линии Czekanowskites decipiens (Mojs.), средний триас, анизийский ярус (Алексеев, Аркадьев, Вавилов, 1984).

а - первая и вторая линии (х30), (б-к) - более поздние стадии развития, увеличение от 9 до 4,4.

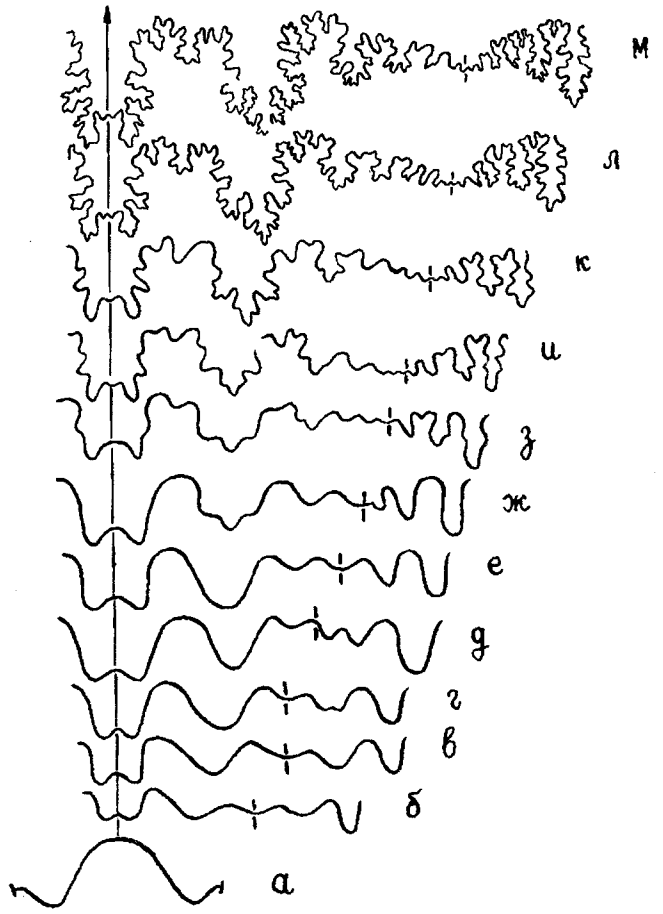


Рис. 12. Онтогенетическое развитие лопастной линии Pseudosonneratia sp., нижний мел, альбский ярус (Михайлова, 1983).

а, б - первая и вторая линии (х44), (в-м) - более поздние стадии развития, увеличение от 44 до 2,1.

1. Выбор материала и преиарировка. Для онтогенетических исследований пригодны экземпляры аммоноидей только очень хорошей сохранности, без следов деформации. Это должны быть кальцитовые раковины, не замещенные породой. С помощью молотка, тонких зубил и толстых игл, острия которых заточены на бруске в форме долотца, раковина освобождается от породы и на плотном мешке с песком тщательно препарируется. Главное внимание следует уделять умбиликусу, который должен быть полностью освобожден от породы. В процессе работы можно пользоваться слабым раствором соляной кислоты с обязательной периодической промывкой образца водой. Результаты исследований всецело зависят от сохранности материала. В идеале все последующие операции следует проводить на одном экземпляре, но на практике это часто не получается и поэтому следует подготовить несколько экземпляров, которые после препарировки следует сфотографировать в двух положениях и измерить основные параметры.

2. Разворачивание образца. И.А. Михайлова (1982, 1983) в своем методическом руководстве подробно остановилась на этой стадии исследования. Наши дополнения сводятся к следующему. Препарировка и разворачивание эволютной раковины с малообъемлющими оборотами не составляет особого труда. При разворачивании инволютной раковины, в независимости от того, дисковидная она или вздутая, особую осторожность следует соблюдать при отделении приумбиликальной части оборота, т.к. участок оборота в районе умбиликального шва является центром возникновения новых лопастей линии и его разрушение приводит к потере всей возрастной стадии. Обороты отделяются друг от друга с помощью заточенной иглы или тонкого зубила, которые нужно помещать с торца раковины между дорсальной частью отделяемого оборота и вентральной стороной предыдущего. При отделении оборотов, особенно если раковина инволютная, неизбежна их поломка. В этом случае следует прибегнуть к помощи клея

"БФ", "Суперцемент" или "Момент". Все операции следует проводить на мешочке с песком.

При последовательном отделении фрагментов оборотов необходимо точно фиксировать к какому обороту и к какой его части относится тот или иной фрагмент. Ранее все изменения, произошедшие в форме раковины, ее скульптуре и лопастной линии, привязывались к численной величине высоты и ширины оборота. Как справедливо отмечает И.А. Михайлова (1982, 1983), несмотря на удобство и простоту, этот способ нельзя признать удачным. В случае привязки фрагмента к номеру оборота мы сразу получаем наглядную картину возрастных изменений, происходящих с раковиной на всех стадиях онтогенеза. Тщательная привязка всех происходящих изменений к номеру оборота, особенно появление каких-либо новых признаков, очень важна для сравнения онтогенезов на различных таксономических уровнях и для прослеживания таких изменений вверх по разрезу биостратиграфических подразделений различного ранга.

Наиболее точная привязка к номеру и части оборота может быть достигнута в том случае, если раковина предварительно пришлифована в медиальной плоскости. В этом случае перед развертыванием на аншлифе измеряются основные параметры внутреннего строения, при хорошей сохранности производится фотографирование и зарисовка. Правда, при пришлифовке образца теряется одна из сторон раковины, но с этим приходится смириться, т.к. это не может особенно влиять на качество исследований. Если внутренние обороты в пришлифовке не видны (например, замещены породой), то разворачивать такой образец не имеет смысла. В таком случае сохраняется целой половина образца. Небольшая асимметрия лопастной линии наблюдается у всех без исключения раковин аммоноидей, а разительная асимметрия, как у одного позднеиндского Vavilovites turgidus (Popow) (Вавилов, 1968), связанная с повреждением на ранних стадиях развития, встречается

довольно редко. Как показывает практика, пришлифованные раковины сравнительно легко расчленяются на отдельные фрагменты оборотов и потерь при разворачивании значительно меньше, что особенно заметно при работе с очень инволютными раковинами (типа триасовых Longobardites или Pinacoceras). Перед разворачиванием делается схематический рисунок раковины в медиальной плоскости от протоконха до последней камеры, на котором в дальнейшем показывается положение всех отделяемых фрагментов.

После удаления верхних 2-3 оборотов фрагмокона все последующие операции следует проводить только под бинокуляром, постепенно меняя увеличение.

Наибольшую трудность представляет разворачивание ранних оборотов, которые уже нельзя держать в руках и видеть, не прибегая к помощи бинокуляра. Препарировку ранних оборотов следует проводить под водой. Для этих целей можно пользоваться низкой металлической коробочкой или спичечной коробкой, промазанной внутри пластилином и затем заполненной водой. Разделение оборотов следует производить тонкой иголкой, стараясь не применять значительных усилий. Не рекомендуется фрагменты ранних оборотов оставлять в воде на длительное время, т.к. они довольно быстро разрушаются сами собой.

Все полученные фрагменты оборотов раскладываются отдельно друг от друга в камеры Франко, на которых пишется порядковый номер и номер оборота или его интервал. Фрагменты оборотов измеряются (высота и ширина) и с помощью скребка и слабого раствора соляной кислоты с них счищается раковинный слой, до тех пор пока полностью не вскроется лопастная линия, как на внешней, так и на внутренней сторонах оборота.

3. Зарисовывание и описание. Подготовленный материал просматривается под бинокуляром и выбираются наиболее важные объекты. Для улучшения видимости изображения перед зарисовкой объект смазывается глицерином. Зарисовка производится с помощью рисовального аппарата, смонтированного с бинокуляром. Для каждой зарисовки следует указать номер оборота и степень увеличения.

Для каждого фрагмента оборота составляется краткое описание, которое включает в себя описание формы, размеров (обычно высота и ширина оборота) и характер скульптуры, если таковая имеется. Очень важно точно установить момент изменения формы раковины и появление скульптуры.

Зарисовывание лопастной линии от начальной до заключительной стадии представляет собой сложный и трудоемкий процесс. При идеальной сохранности, когда в медиальной пришлифовке видны все септы, их нужно нанести на схематический рисунок и пронумеровать. Линию следует зарисовывать на коротком участке с обязательным перекрытием соседних. Необходимо также точно фиксировать положение умбиликального шва. Затем линия монтируется полностью на кальке и во избежание ошибок в процессе монтажа периодически сравнивается с оригиналом.

Кроме тщательной зарисовки первой и второй линии, т.е. просутуры и примасутуры, не менее важным для последующего анализа является точная фиксация стадии появления второй и третьей умбиликальных лопастей. Для наглядности следует зарисовывать несколько последовательно сменяющих друг друга линий. Необходимо также точно установить, появилась ли новая лопасть из седла на умбиликальном шве или она явилась результатом деления внутренней боковой лопасти, а также направление последующего смещения нового элемента относительно центра образования. Решение этих вопросов крайне важно для установления типа развития лопастной линии. У одних групп аммоноидей новые лопасти появляются на всех стадиях онтогенеза и более или менее равномерно распределены на всех оборотах фрагмокона, у других за период роста раковины до 2-2,5 оборотов в лопастной ли-

нии появляются почти все элементы, что вызывает необходимость зарисовывать подряд все линии на ранних стадиях онтогенеза. Конечно, в идеале, следует зарисовывать каждую линию изучаемого экземпляра, но на практике чаще всего приходится ограничиваться только теми линиями, на которых появляются новые лопасти или происходят какие-нибудь существенные преобразования.

Зарисованные лопастные линии монтируются в единую схему, где они размещаются одна над другой с равномерным уменьшением увеличения от ранних оборотов к более поздним. Схема, состоящая из 10 рисунков, как правило, дает исчерпывающее представление о всех изменениях, происходящих с лопастной линией в процессе онтогенеза.

Терминология элементов лопастной линии

До недавнего времени изучение лопастных линий аммоноидей ограничивалось за редким исключением лишь внешним отрезком на взрослой раковине и носило чисто описательный характер. При этом для индексации элементов линии применялась морфологическая терминология, как, например, в "Основах палеонтологии". Такой подход к изучению лопастной линии позволял сравнительно легко выделять отдельные элементы линии, не вдаваясь в особенности их происхождения и развития. Применение в изучении лопастной линии аммоноидей онтогенетического метода повлекло за собой появление морфогенетической терминологии, призванной отразить весь сложный процесс возникновения и преобразования элементов линии.

В результате более чем полувековых исследований были предложены несколько вариантов морфогенетической терминологии, которые отличались друг от друга не только индексацией элементов, но и различным их толкованием. Наиболее разработанными и аргументированными являются две терми-

нологические схемы, первая из которых была предложена Р. Ведекиндом (Wedekind, 1916, 1918) и в последствии развитая О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1929, 1933, 1954, 1968), и более поздняя, предложенная В.Е. Руженцевым (I960, 1964).

Как у первой, так и второй системы есть свои приверженцы и противники, и неоднократно в палеонтологической литературе появлялись критические статьи не только авторов систем, но и других исследователей (Попов, 1959, 1965; Шевырев, 1962, 1968; Луппов, 1977; Kullmann, Wiedmann, 1970; Михайлова, 1983 и др.). Как первая система Ведекинда-Шиндевольфа, пользующаяся правами приоритета, так и более поздняя В.Е. Руженцева, которой пользуются многие отечественные палеонтологи, имеют свои положительные и отрицательные стороны. Выбор одной из них в качестве единой для всеобщего употребления зависит главным образом от конвенции между специалистами, на что в ближайшее время рассчитывать, вероятно, не приходится.

В качестве основных элементов лопастной линии аммоноидей, по-видимому, следует рассматривать лопасти, заложенные в примасутуре, т.к. они и только они прослеживаются в онтогенезе, не претерпевая, как правило, коренных изменений. Эти лопасти составляют тот каркас линии, на который накладываются все последующие преобразования. Следовательно, для каждой группы аммоноидей того или иного возраста количество основных элементов линии будет различно: для палеозойских - две или три лопасти, для триасовых - четыре или пять, для юрских - пять или даже шесть. Положение лопастей, заложенных в примасутуре, должно быть четко зафиксировано на обороте раковины и эти лопасти должны быть обозначены только им одним присущими символами.

Основными элементами лопастной линии аммоноидей являются следующие лопасти (рис. 13):

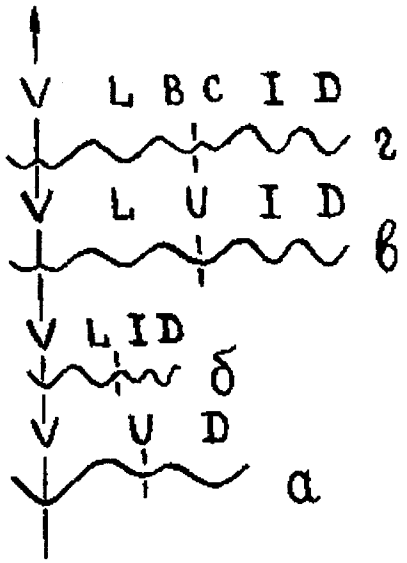


Рис. 13. Типы примасутур пермских и мезозойских аммоноидей и их индексация.

а - Paraceltites elegans Girty (пермь), б - Arctohungarites triformis (Mojs.) (триас), в - Polyptychites ex gr. middendorffi Pavl. (мел), г – Gaudryceras tenuiliratum Yabe (мел), B и C - произвольно выбранные индексы лопастей (Алексеев, Вавилов, 1983).

V - вентральная лопасть. Расположена на вентральной стороне оборота. Ось ее симметрии лежит на плоскости, ме-

диально делящей сечение оборота на две равные половины.

D - дорсальная лопасть. Расположена на дорсальной стороне оборота. Залегает диаметрально противоположно лопасти V, симметрично рассекается медиальной плоскостью.

I - парная внутренняя боковая лопасть. Расположена на дорсальной стороне оборота между умбиликальным швом и дорсальной лопастью.

L - парная наружная боковая (латеральная) лопасть. Расположена на боковой поверхности оборота между умбиликальным швом и вентральной лопастью.

U - парная умбиликальная лопасть в примасутуре главным образом юрских и меловых аммонитов. Расположена между умбиликальным швом и боковой лопастью.

В примасутуре некоторых позднемеловых аммонитов недавно доказано (Михайлова, 1977, 1983) присутствие шестой лопасти. Индекс для этого элемента пока никем не предложен.

После становления примасутуры развитие лопастной линии идет различными путями: образуются новые, адвентивные или псевдоадвентивные лопасти, линия усложняется за счет последовательного деления возникших ранее элементов; нередко в процессе онтогенеза, чаще всего на поздних его стадиях, происходит объединение лопастей и упрощение линии.

1. Новые лопасти возникают в вершине седла, лежащего на умбиликальном шве или в непосредственной близости от него. Эти лопасти обозначаются символом U с порядковым номером – U^1, U^2 и т.д. (рис. 11). Изучая процесс появления новых лопастей, не всегда удается установить: происходит ли появление действительно нового элемента (из седла) или усложняется старый (деление лопасти). Опыт показывает, что перед усложнением (будь то лопасть или седло) происходит своеобразная "подготовка" элемента: его расширение или растягивание и уплощение. Значительно труднее установить ис-

тину, когда новая лопасть возникает на боковой стороне лопасти или седла (рис. 14). Интерпретация в этом случае может быть двоякой и для окончательного решения вопроса необходимо привлечение дополнительного материала. Когда точно установлено, что произошло деление лопасти (обычно это внутренняя боковая), то ее составляющие индексируются как I_v и I_d, как перешедшие соответственно на вентральную и дорсальную части оборота. Новые лопасти, образовавшиеся в вершине седла I_v/I_d должны индексироваться как I^1, I^2, I^3 и т.д. Такую же индексацию получают лопасти, возникшие в вершине седла I/D (рис. 15,16).

Новые лопасти в процессе развития раковины претерпевают существенные преобразования, которые характеризуются своими специфическими чертами, индивидуальными для различных групп аммоноидей. Главной особенностью дальнейших преобразований лопастной линии является последовательное смещение возникших новых лопастей относительно центра их образования, чаще всего, умбиликального шва. Анализ особенностей развития лопастной линии аммоноидей (способов возникновения новых лопастей, характер их смещения и преобразования) позволяет выделить несколько основных типов их развития, которые объединяют крупные группировки аммоноидей - главным образом подотряды и надсемейства (Вавилов, 1992).

2. Адвентивные лопасти, согласно морфологической терминологии, возникают при делении наружного седла V/L. В этом значении адвентивные лопасти, которые индексируются символом A, вошли и в морфогенетическую терминологию. Лопасти, которые появляются в срединном седле, т.е. усложняют вентральную лопасть, принято называть псевдоадвентивными лопастями без собственного индекса (рис.17). На средних и поздних стадиях онтогенеза лопастных линий у представителей некоторых родов в вершинах седел не только на внешней, но и на внутренней стороне оборота появляются

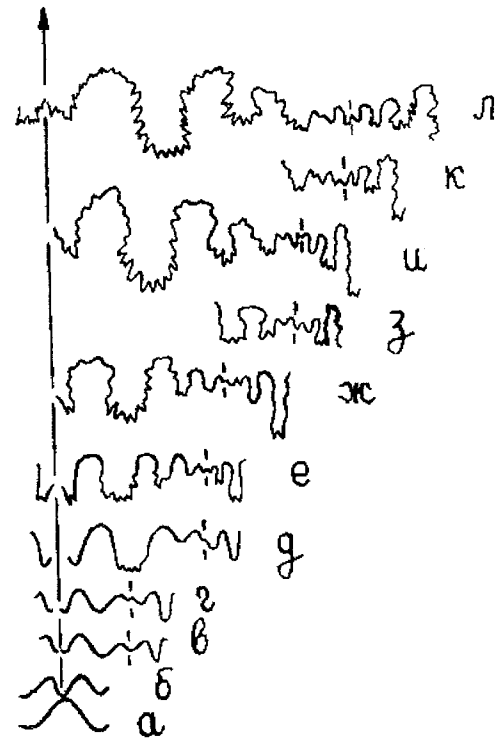


Рис. 14. Онтогенетическое развитие лопастной линии Gynmotoceras laqueatum (Lind.), средний триас, анизийскнй ярус (Аркадьев, Вавилов, 1984).

а, б - первая и вторая линии (x12,5); г - образование лопасти U^1, формула линии VLU^1:ID; д - интерпретируется как деление внутренней боковой лопасти I - $(V_1V_1)LU^1I_v$:I_dD; е - интерпретируется как деление образовавшейся ранее в вершине седла I_v/I_d лопасти I^1 на две ветви – $I^1{}_v$ и $I^1{}_d$, формула линии – $(V_1V_1)LU^1I_vI^1{}_v$: $I^1{}_dI_d(D_1D_1)$; ж - образование лопасти I^2; и - образование лопасти I^3. Формула взрослой линии $(V_1V_1)LU^1I_vI^2I^1{}_v$: $I^3I^1{}_dI_d(D_1D_1)$.

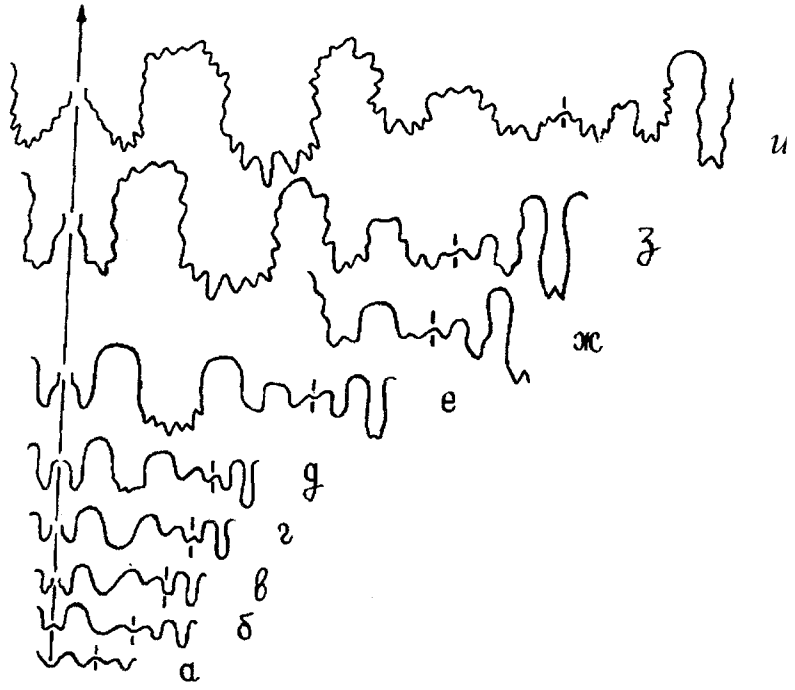


Рис. 15. Онтогенетическое развитие лопастной линии Frechites darkyensis Vavilov et Arkadiev, средний триас, анизийский ярус (Arkadiev, Vavilov, 1989).

Увеличение от 2б до 3,8. в - стадия уплощения основания внутренней боковой лопасти I; г, д - стадия ее деления, формула линии -$(V_1V_1)LU^1I_v$:I_dD; е - стадия появления лопасти I^1 в вершине седла I_v/I_d, формула линии $(V_1V_1)LU^1I_v$:$I^1I_d(D_1D_1)$.

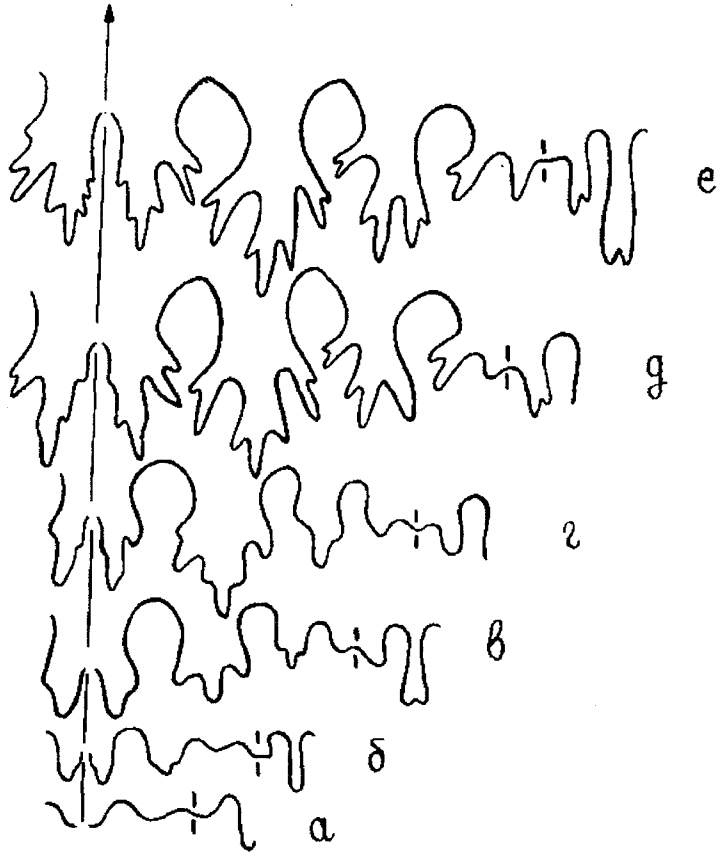


Рис. 16. Онтогенетическое развитие лопастной линии Indigirophyllites bytschkovi (Vavilov), средний триас, ладинский ярус (Arkadiev,Vavilov, 1989).

Увеличение от 14,5 до 4,3. б - стадия уплощения основания лопасти I; в - стадия деления лопасти I; г - стадия образования лопасти I^1, формула линии $(V_1V_1)LU^1I_vI^1$:$I_d(D_1D_1)$.

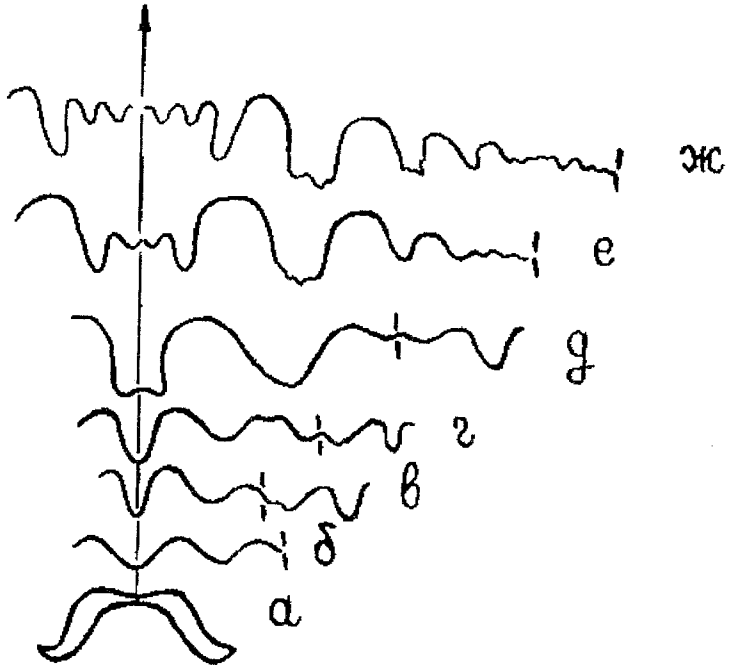


Рис. 17. Онтогенетическое развитие лопастной линии Parahedenstroemia nevolini (Bur. et Zharn.), нижний триас, оленекский ярус (Захаров, 1978).

Увеличение от 46,7 до 6,4. а - первая и вторая линии, е,ж - стадии деления срединного седла и возникновения псевдоадвентивных лопастей.

лопасти, развитые иногда не менее интенсивно, чем основные элементы линии. Такие лопасти, усложняющие вершины седел, предлагается называть дополнительными и обозначать индексом z (от zuschlags нем. - дополнительный, добавочный) с порядковым номером (Вавилов, 1992).

3. Объединение или исчезновение ранее образовавшихся лопастей отмечается довольно редко и происходит чаще всего на поздних стадиях онтогенеза. Однако, как например у позднетриасовых Proarcestes, это явление происходит очень рано, в интервале 0,75-1,75 оборота (Вавилов, Аркадьев, 1998) (рис.18). Объединившиеся лопасти следует заключать в квадратные скобки. Пример объединения лопастей у меловых аммонитов мы находим у И.А. Михайловой (1983).

Формула лопастной линии. Описание развития лопастной линии аммоноидей в современных работах всегда завершается конечной формулой лопастной линии, которая в сжатом виде призвана отразить весь путь развития особи, прослеженный в описании лопастной линии. Например, формула лопастной линии среднетриасового цератита Parapopanoceras medium McLearn - $(V_1V_1)LU^1U^3U^5(U_1^7U_1^7)[U^9U^{10}]:U^8U^6U^4U^2I(D_1D_1)$ - отражает следующие основные моменты: примасутура у этого вида четырехлопастная; развитие линии происходит по обратному пути - четные лопасти перемещаются на внутреннюю часть оборота, нечетные лопасти - на внешнюю сторону; на поздних стадиях онтогенеза происходит раздвоение лопасти U^7 и слияние лопастей U^9 и U^{10}, которые заключены в квадратные скобки. Другой пример - формула лопастной линии позднетриасового аммонита Proarcestes korchinskajae Vavilov - $(V_1V_1)[A]LUU^1U^2U^3U^4I_v:I_dI^5I^4I^3I^2I^1(D_1D_1)$ значительно сложнее в интерпретации. Примасутура этого вида пятилопастная; на ранних стадиях онтогенеза появляется и быстро исчезает адвентивная лопасть; развитие линии происходит весьма своеобразно - на внешней стороне оборота появляются умбиликальные лопасти, на внутренней - новообразованные

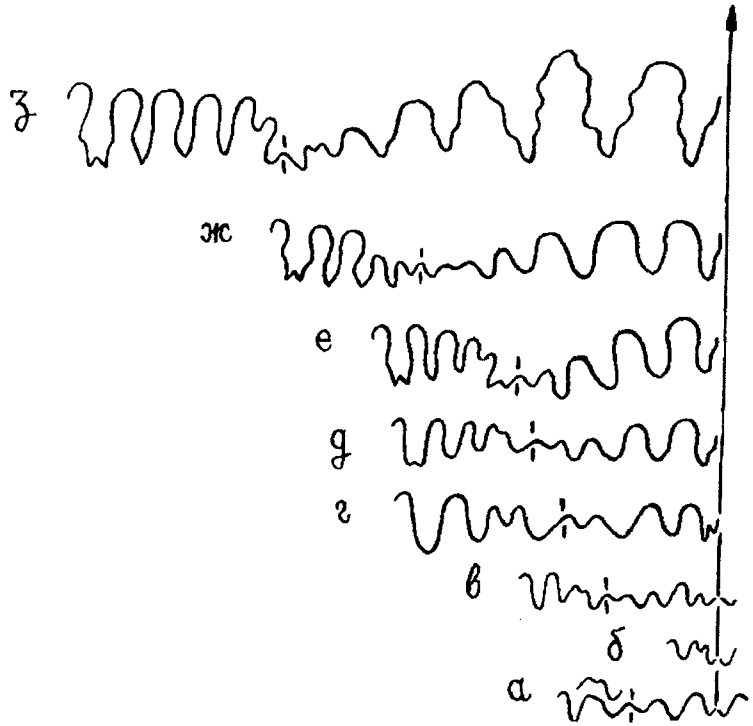


Рис. 18. Онтогенетическое развитие лопастной линии Proarcestes korchinskajae Vavilov, верхний триас, карнийский ярус (Вавилов, Аркадьев, 1998).

Увеличение 31. а - появление лопасти I^1; б – появление адвентивной лопасти А в вершине седла V/L; (в-е) - исчезновение адвентивной лопасти А; е - деление внутренней боковой лопасти I.

внутренние боковые; на поздних стадиях онтогенеза происходит деление внутренней боковой лопасти, лежащей на умбиликальном шве (рис.18).

Формула лопастной линии должна отражать основные черты ее развития и поэтому нельзя стремиться к простым формулам или наоборот излишне усложнять ее. Только когда путь развития линии исследователем понят во всех подробностях и на всех стадиях, составленная им формула лопастной линии отразит действительный ход ее развития.

Значение онтогенетических исследований для филогении и систематики

В результате проведенных исследований палеонтолог получает для последующего анализа следующие материалы: описание формы и скульптуры раковины на различных стадиях ее развития и схему развития лопастной линии.

Анализ полученных материалов заключается в составлении общего подробного описания развития всех основных признаков раковины: ее формы, скульптурного оформления и лопастной линии, отражающие ранние, средние и поздние стадии онтогенеза. Анализ происходящих преобразований, будь-то изменения формы раковины, скульптуры или лопастной линии, и их точная привязка к той или иной части оборота раковины позволяет установить время и оценить значимость происходящих изменений. Чем раньше произошло преобразование, тем значительнее его роль как систематического признака, позволяющего разграничить те или иные таксономические категории высокого ранга.

Наиболее важным является точное установление времени изменения в ходе развития лопастной линии, особенно на самых начальных оборотах, т.к. форма раковины на этой стадии развития у всех аммоноидей почти одинаковая, а скульптура (у скульптированных форм) появляется в онтогенезе зна-

чительно позже. Изменения в лопастной линии, произошедшие на наиболее ранних стадиях развития аммоноидей, обычно влекут за собой появление крупных таксономических подразделений (надотрядов, отрядов), представляющих собой резкие отклонения от основного эволюционного ствола (Руженцев, I960). Первая и вторая лопастные линии - просутура и примасутура - у различных групп аммоноидей имеют различное строение. Просутура характеризуется определенным ходом развития от аселлятного типа (девон) до латиселлятного (карбон-триас) и, наконец, ангустиселлятного типа (триас-мел) (рис.19). Наибольшую информацию несет примасутура.

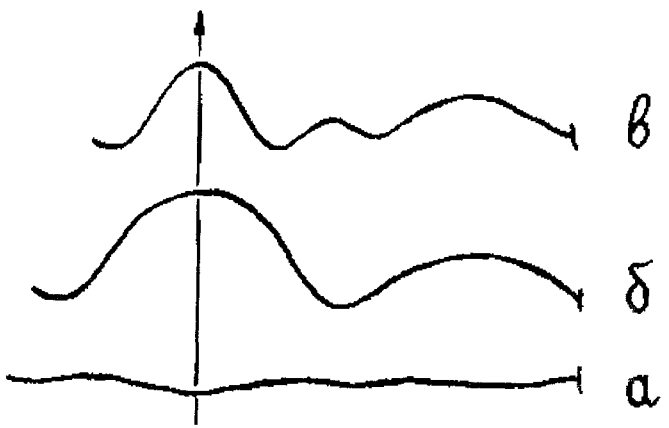


Рис. 19. Филогения просутуры

а - аселлятная (девон), б - латиселлятная (карбон-триас), в - ангустиселлятная (триас-мел) (Основы палеонтологии, 1962).

Анализ типов эволюционных изменений примасутуры позволил В.Е. Руженцеву (I960) выделить среди аммоноидей пять отрядов: агониатиты, гониатиты и климении характеризуются трехлопастной примасутурой, цератиты - четырехлопастной, и аммониты - пятилопастной или, как указала И.А. Михайлова (1983), даже шестилопастной примасутурой (рис. 13). Таким образом, по количеству лопастей в примасутуре в сочетании с типом просутуры, можно установить, к какому отряду относится изучаемый экземпляр.

После того, как установлен тип примасутуры, необходимо выяснить, по какому пути следует дальнейшее развитие лопастной линии. Тип развития линии обычно закладывается на ранних стадиях отногенеза. Например, у триасовых цератитов это происходит чаще всего на 2-3 оборотах фрагмокона. На этой стадии закладываются несколько путей дальнейшего развития линии (Вавилов, 1992): 1. Смещение первой и второй умбиликальных лопастей на внешнюю сторону оборота по формуле -(V_1V_1) LU^1U^2...ID. 2. Смещение четных лопастей относительно умбиликального шва на внешнюю сторону оборота, нечетных - на внутреннюю, по формуле -(V_1V_1) $LU^1U^2...U^3ID$. 3. Обратный порядок: четные лопасти - на внутреннюю сторону оборота, нечетные - на внешнюю, согласно формуле -(V_1V_1) LU^1U^3... U^2ID. 4. Деление внутренней боковой лопасти, по формуле (V_1V_1)$LU^1I_v...I_dD$. 5. Образование на внешней стороне умбиликальных лопастей, на внутренней - новообразованных внутренних боковых лопастей, по формуле - (V_1V_1)$LU^1U^2...II^1D$. Таким образом, у цератитов в результате ранних преобразований в ходе развития лопастной линии происходит обособление пяти группировок, которые рассматриваются как подотряды. Как отмечал В.Е. Руженцев (I960, стр.113) подотрядам "присуща определенная основа или исходный тип развития лопастной линии, что позволяет точно определить объем каждой группы" аммоноидей. В результате преобразований лопастной линии на ранней стадии онтогене-

за как раз и создается определенный тип развития лопастной линии, являющийся основой для таксономической категории подотрядного ранга.

Отчетливые изменения в ходе развития лопастной линии отмечаются на средних стадиях онтогенеза после становления типа ее развития. Эти изменения могут выражаться в появлении адвентивных или псевдоадвентивных лопастей, в гофрировке элементов лопастной линии, в устойчивом делении некоторых ранее образовавшихся лопастей, а также в разительном преобразовании формы раковины. Подобные изменения происходят всегда на фоне развития линии по определенному типу, заложенному ранее. В результате изменений, происходящих на средних стадиях онтогенеза, происходит обособление таких крупных таксономических категорий, как надсемейства. Согласно В.Е. Руженцеву (1960, стр.119) надсемейства "представляют собой монофилетические объединения семейств, связанные генетическим родством, отразившимся в общности какой-либо важной морфологической особенности". При выделении надсемейств анализ особенностей развития лопастной линии продолжает играть главенствующую роль. Вместе с тем, на средних стадиях развития раковины происходит существенное преобразование ее формы и появляется скульптура. Эти признаки также имеют важное значение при выделении надсемейств. На рис.20 приведена схема онтогенетического развития лопастной линии ранненорийского Wangoceras berissense Vavilov, на которой показана последовательная смена изменений линии на ранних и средних стадиях развития, соответствующих определенным таксономическим категориям.

При выделении семейств аммоноидей особенности развития лопастной линии на поздних стадиях онтогенеза, форма раковины и ее скульптура играют равноценную роль. Когда же мы переходим к выделению родов и видов, то форма раковины и характер ее скульптуры начинают играть первосте-

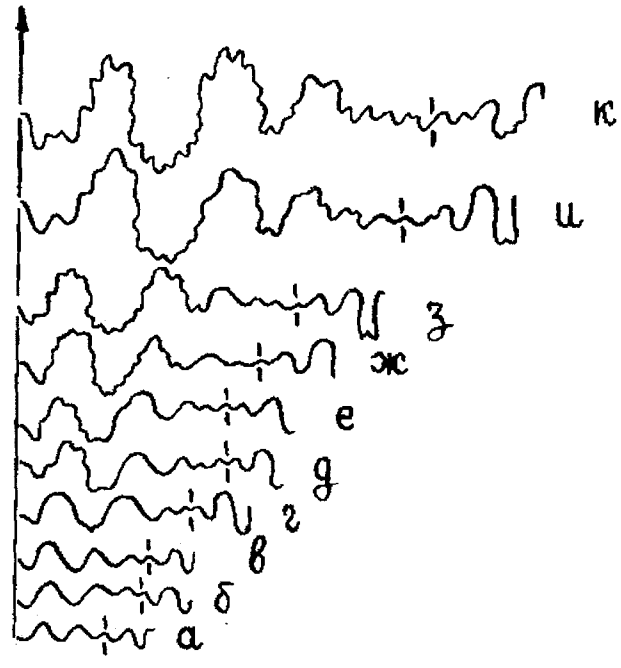


Рис. 20. Онтогенетическое развитие лопастной линии Wangoceras berissense Vavilov, верхний триас, норийский ярус (Вавилов, 1986).

Увеличение от 13 до 5. а - 1,5 оборота –VLU^1:ID; б - 1,6-1,8 оборота - раздвоение вентральной лопасти, появление лопасти U^2; г - 2,3-2,4 оборота - появление лопасти U^3, начало гофрировки линии; д - 2,5 оборота - деление лопасти U^2 на две ветви – U^2_1 и U^2_1; е - 2,6 оборота - лопасть U^3 смещается на внутреннюю сторону оборота; з - три оборота – появление лопасти U^4, грубая гофрировка основных элементов линии; (и-к) - четвертый оборот - усложнение линии за счет дополнительного деления седел и лопастей умбиликальной части линии, формула линии – $(V_1V_1)LU^1(U^2-U^4=S):U^5(U^3_1U^3_1)I(D_1D_1)$.

пенную роль. Это объясняется тем, что лопастная линия, как правило, заканчивает свое развитие на средних стадиях онтогенеза, отражающих общий ход развития крупных таксономических категорий, тогда как скульптура и форма раковины, становление которых отмечается довольно поздно, характеризует главным образом таксоны низкого ранга - роды и виды.

Методика изучения внутреннего строения раковин аммоноидей

Кроме характера лопастной линии, для разработки систематики аммоноидей все чаще привлекаются особенности их внутреннего строения. Изучить внутреннее строение аммоноидей можно при помощи пришлифовок и шлифов, изготовленных из их раковин.

Основное требование при выборе материала для пришлифовок - раковина должна быть целой, без трещин, не деформированная и выполненная кальцитом. Последнее особенно важно, т.к. если раковина замещена породой, то тончайшие детали ее внутреннего строения будут уничтожены. Замещение же раковины крупнокристаллическим кальцитом также приводит к нежелательным последствиям - раскалыванию по спайности, дополнительному блеску кальцита в отраженном свете при просмотре под бинокуляром и др.

Практически никогда не бывает так, чтобы все детали внутреннего строения были видны на одном экземпляре. Поэтому материал должен быть представительным и включать не менее десяти образцов. Кроме того, многочисленный материал помогает избежать выводов, основанных на изучении аномальных (отклоняющихся) экземпляров.

Пришлифовки могут быть поперечными и медиальными. Поперечные пришлифовки проходят через центр протоконха перпендикулярно к плоскости симметрии раковины, медиальные пришлифовки совпадают с плоскостью симметрии раковины. Пришлифовки изготовляются на толстом стекле с применением абразивных порошков различной зернистости.

Поперечные пришлифовки необходимы для изучения онтогенетического развития раковины, для измерения раковины на разных стадиях роста и для точной зарисовки поперечного сечения раковины. Основное требование к поперечным пришлифовкам сводится к тому, что они должны проходить перпендикулярно к плоскости симметрии раковины и через центр ее протоконха. Поперечные пришлифовки позволяют проследить изменение формы поперечного сечения оборотов раковины через каждые полоборота (рис. 8). На поперечных пришлифовках можно увидеть положение сифона в раковине и форму поперечного сечения протоконха. Зарисовка поперечного сечения раковины по пришлифовке особых трудностей не представляет. Нужно стараться зарисовывать сечение целиком, но если это сделать невозможно, то зарисовываются отдельные части сечения с обязательным перекрытием изображения для последующего монтажа. Если пришлифовку сделать не удалось, то приходится зарисовывать сечения фрагментов оборотов так, как это показано у И.А. Михайловой (1982, 1983) (рис. 21).

Медиальные пришлифовки помогают изучить следующие особенности внутреннего строения и онтогенеза раковины; 1 - форму и размеры протоконха; 2 - форму и размеры цекума и просифона (фиксатора); 3 - строение сифона и его положение на разных стадиях онтогенеза; 4 – строение аммонителлы - положение первичного валика и пережима, угол первичного пережима, диаметр аммонителлы; 5 - форму сечения септ и их изменение в отногенезе; 6 - септальные трубки и их изменение в онтогенезе; 7 - число септ на каждом обороте; 8 - расстояние между септами и их изменение в онтогенезе; 9 - число оборотов фрагмокона и размеры жилой камеры; 10 - основные параметры раковины на каждом обороте - диаметр раковины, высота оборота, толщина сифона. Указанные детали

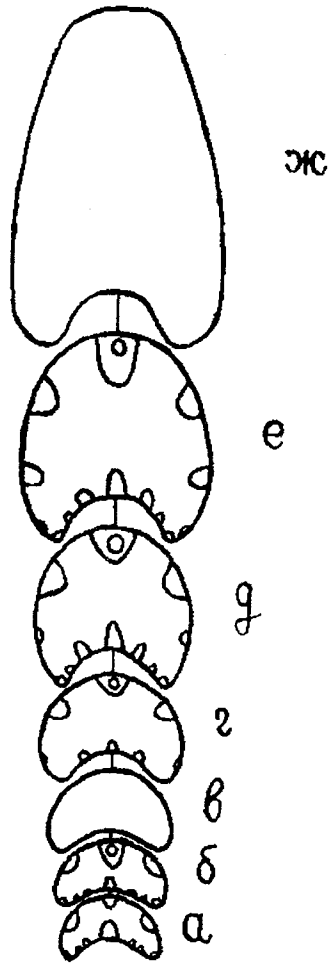


Рис. 21. Изменение поперечного сечения в онтогенезе Anahoplites intermedius Spath, нижний мел, альбский ярус (Михайлова, 1983).

а - первый оборот, ж - 3,7 оборота. Увеличение от 22 до 7.

внутреннего строения удается изучить только в случае отличной сохранности раковины, когда они не уничтожены деформацией и перекристаллизацией.

Основным требованием к медиальным пришлифовкам является то, что они должны совпадать с плоскостью симметрии раковины. Сделать это с первой попытки не просто. Берется стеклянный шлифовальный круг, абразивный порошок и вода. Порошок в начале шлифования может быть грубым, в конце, при доводке образца - очень тонким. Выбранный экземпляр с самого начала устанавливается на стекле так, чтобы медиальная плоскость, проходящая через центр протоконха, была параллельна поверхности стекла. Сделать это относительно легко, когда раковина дисковидная, с уплощенными боковыми сторонами, и сложнее, если раковина вздутая или шаровидная. Параллельное расположение плоскостей обязательно нужно постоянно контролировать визуально и пальцами рук. На внешней стороне раковины медиальная плоскость фиксируется центром вентральной лопасти. На стекло высыпается, примерно, чайная ложка порошка и обильно смачивается водой. Шлифовку раковины необходимо производить плавными круговыми движениями. Нельзя допускать шлифование всухую - поверхность стекла все время должна быть смочена водой. По мере изнашивания порошка добавляется новая порция. Периодически раковину надо мыть в воде и просматривать визуально - следить за правильностью положения шлифуемой поверхности, а также не появилось ли трещин и сколов. Если в процессе шлифования намечается перекос раковины относительно плоскости симметрии, то его нужно сразу же устранить путем усиления давления пальцев на недошлифованную часть раковины. Когда до плоскости симметрии остается 1,0-1,5 мм, нужно переходить на тонкий порошок и осуществлять постоянный контроль пришлифовкн под бинокуляром. Последнее совершенно обязательно, т.к. если раковина будет перешлифована относительно плоскости

симметрии даже на десятые доли миллиметра, то могут быть уничтожены важные детали внутреннего строения, имеющие микроскопические размеры (цекум, просифон). При доведении пришлифовки до плоскости симметрии нужно учитывать следующее: 1- септы в медиальной плоскости имеют наименьшую степень гофрировки; 2 - сифон в медиальной плоскости не всегда различим, т.к. он часто бывает уничтожен вторичными процессами. В медиальной плоскости сифон имеет максимальную толщину. При дошлифовке сифон в первую очередь появляется на последнем обороте раковины и в последнюю очередь - на первом; 3 - септальные трубки в плоскости симметрии лишь соприкасаются с сифоном, а не перекрывают его; 4 - при дошлифовке последними вскрываются цекум и просифон (если они сохранились, что бывает не всегда). Размеры этих образований составляют десятые доли миллиметра, поэтому после каждых 2-3 кругов вращения раковины на шлифовальном стекле ее нужно внимательно рассматривать под бинокуляром. Нужно обязательно помнить о следующем: раковина плохой сохранности, но дошлифованная до медиальной плоскости, несет в себе больше информации, чем перешлифованная раковина хорошей сохранности. Поэтому нужно обязательно подавлять в себе часто возникающее желание как можно скорее закончить пришлифовку путем увеличения давления на раковину, что неизбежно приведет к ее перекосу или перешлифовке.

Терминология элементов внутреннего строения

Терминология элементов внутреннего строения складывалась в течении длительного времени. Изучением внутреннего строения аммоноидей занимались многие специалисты: Б. Бранко (Branco, 1879, 1880), Ф. Гранжан (Grandjean, 1910), М.И. Шульга-Нестеренко (1926), В.Е. Руженцев и В.Н. Шиманский (1954), Т. Биркелунд (Birkelund, 1981) и др.

Терминология, предложенная В.В. Друщицем и Н. Хиами (1969), позднее была значительно дополнена Ю.Д. Захаровым (1978). В наиболее полном и разработанном виде она представлена в монографии В.В. Друщица и Л.А. Догужаевой (1981). Ниже, по В.В. Друщицу и Л.А. Догужаевой, дается характеристика основных терминов, используемых при описании элементов внутреннего строения аммоноидей.

Аммонителла - первая постэмбриональная стадия онтогенеза аммоноидей. Раковина состоит из протоконха и первого оборота до первичного пережима.

Амфихоанитовая септальная трубка - сложно построенная септальная трубка, имеющая два отростка, направленные вперед и назад (рис. 24).

Аннулярный валик - известковое образование в месте прикрепления органической оболочки сифона к манжете или к септальной трубке. Синоним: ауксиллярные отложения (рис. 25).

Жилая камера - передняя часть раковины, в которой помещалось тело моллюска.

Кромка - часть дорсальной стенки протоконха до места причленения к ней септы (рис. 22, 23).

Манжета - известковое образование, окружающее сифон, развитое у прохоанитовых септальных трубок (рис. 25, 26).

Первичный (непионический) валик - утолщение стенки раковины в конце первого оборота (рис. 22).

Первичный пережим - пережим, расположенный впереди первичного валика (рис. 22).

Примасепта - вторая септа (рис. 23).

Просепта - первая септа, отделяющая начальную камеру от начала спирали (рис. 23).

Просифон (фиксатор) - органическое образование, служащее для прикрепления цекума к стенке протоконха (рис. 22, 23).

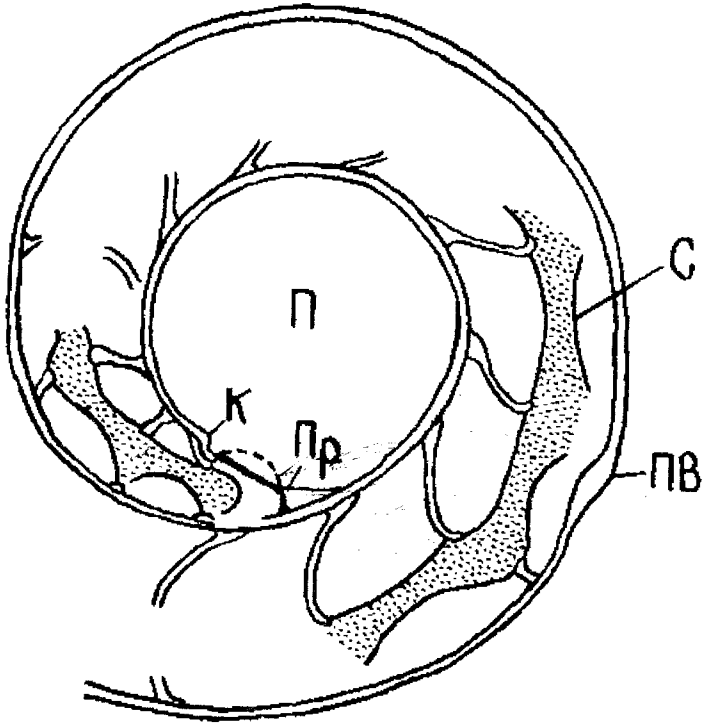


Рис. 22. Строение протоконха и первого оборота фрагмокона Parapopanoceras asseretoi Dagys et Ermakova (x115), средний триас, анизийский ярус (Arkadiev, Vavilov, 1984).

К - кромка, П - протоконх, ПВ - первичный валик, Пр - просифон, С - сифон.

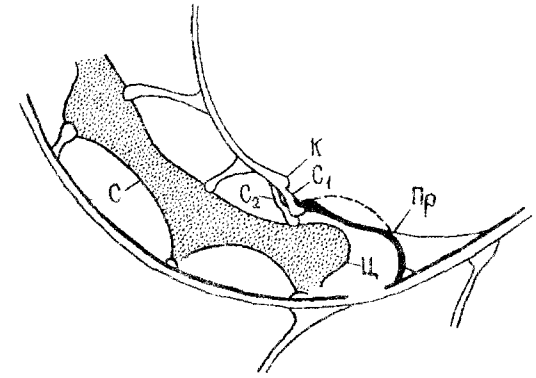


Рис. 23. Строение цекума, просифона и первых четырех септ Parapopanoceras asseretoi Dagys et Ermakova (x148), средний триас, анизийский ярус (Arkadiev, Vavilov, 1984).

К - кромка, Пр - просифон, С -сифон, C_1 - первая септа (просепта), C_2 - вторая септа (примасепта), Ц – цекум.

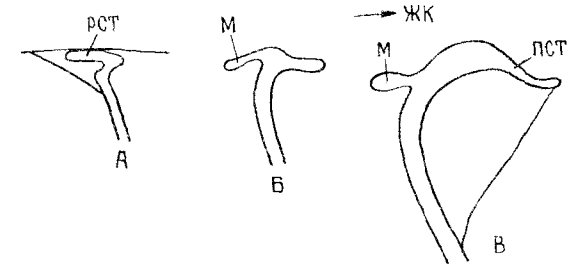


Рис. 24. Изменение формы септальных трубок у Nathorstites lenticularis (Whiteaves) (x48), средний триас, ладинский ярус (Arkadiev, Vavilov, 1984).

А - ретрохоанитовая септальная трубка (РСТ), начало 6 оборота; Б - амфихоанитовая трубка, середина 6 оборота; В - прохоанитовая септальная трубка (ПСТ), конец 6 оборота. ЖК - жилая камера, М - манжета.

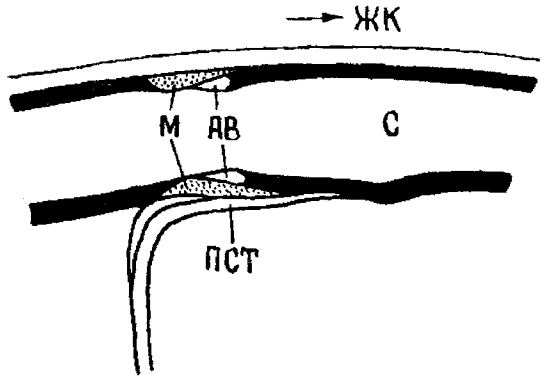


Рис. 25. Строение прохоанитовой септальной трубки Pagapopanoceras paniculatum Popow (x41), средний триас, анизийский ярус (Arkadiev, Vavilov, 1984).

АВ - аннулярный валик, ЖК - жилая камера, М - манжета, ПСТ - прохоанитовая септальная трубка, С - сифон.

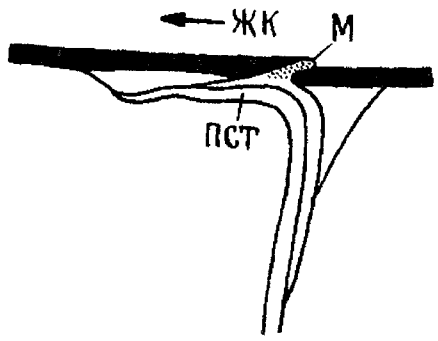


Рис. 26. Строение прохоанитовой септальной трубки Stenopopanoceras mirabile Popow (x82), средний триас, анизийский ярус (Arkadiev, Vavilov, 1984).

ЖК - жилая камера, М - манжета, ПСТ - прохоанитовая септальная трубка.

Протоконх - обособленная первая камера шаровидной или бочонковидной формы, отделенная просептой от фрагмокона (рис. 22).

Прохоанитовая септальная трубка - септальная трубка, направленная к жилой камере (рис. 24).

Ретрохоанитовая септальная трубка - септальная трубка, направленная к протоконху (рис. 24).

Септальные трубки - отвороты септ, направленные вперед или назад, окружающие отверстие в септе, через которое проходит сифон.

Септы - перегородки, разделяющие фрагмокон на гидростатические камеры.

Сифон - трубчатый вырост задней части тела, проходящий через специальное отверстие в септах (рис. 22, 23). Сифон начинается в протоконхе цекумом и заканчивается в жилой камере в задней части тела.

Угол первичного валика (α) - угол между двумя радиусами, проведенными через центр протоконха и центр цекума, и через центр протоконха и середину первичного валика (по методу Гранжана).

Фрагмокон - часть раковины, лежащая между жилой камерой и протоконхом, разделенная перегородками на гидростатические камеры.

Цекум - начало сифона, расположенное полностью или преимущественно в протоконхе (рис. 23).

Основными, наиболее стабильными и информативными признаками внутреннего строения являются: положение сифона, размеры и форма начальных образований (протоконха, цекума и аммонителлы), угол первичного валика (пережима) (α), момент и характер смены типов септальных трубок и характер изменения формы септ в онтогенезе.

1. Протоконх. Отмечается форма протоконха в медиальной плоскости. Размеры: $Д_1$ - больший диаметр, измеряется по линии, проходящей через центр протоконха и просепту; $Д_2$ - малый диаметр протоконха, измеряется по перпендикуляру к $Д_1$ (рис. 27).

Рис. 27. Схема измерения основных структур раковины в медиальном сечении.

А - протоконха и аммонителлы, Б - цекума и просифона. $Д_1$ и $Д_2$ - больший и меньший диаметры протоконха, $Д_{ам}$ - диаметр аммонителлы, Пр - просифон, $Ц_1$ и $Ц_2$ - диаметры цекума.

2. Цекум. Отмечается положение цекума в протоконхе и его форма. Размеры: $Ц_1$ - измеряется вдоль спирали, от его начала до резкого сужения и перехода в сифон; $Ц_2$ - измеряется вдоль просепты, от вентральной к дорсальной стенке (рис. 27).

3. Аммонителла. В пришлифовках первичный валик обычно плохо различим, но, если его можно видеть, то замеряется длина первичного валика и его угол (α). $Д_а$ - диаметр аммонителлы, измеряется по линии, соединяющей центр протоконха и передний конец первичного валика пережима (рис. 27).

4. Просифон (фиксатор). Отмечается простое или сложное его строение, число лент и их длина. Длина просифона измеряется от места его прикрепления к стенке протоконха до начала цекума.

5. Сифон. Отмечается положение сифона на разных стадиях онтогенеза - оно может быть вентральным, дорсальным или центральным, а также промежуточным между этими положениями. Особо фиксируется момент (номер оборота) появления вентрального положения сифона. Отмечается характер сифона в местах соприкосновения с септами и в гидростатических камерах.

6. Септальные трубки. Делаются зарисовки ретро- и прохоанитовых септальных трубок, а также трубок переходного типа (рис. 24). Фиксируется момент (номер оборота) и характер перехода ретрохоанитовых трубок в прохоанитовые. Длина септальной трубки измеряется от перегиба септы до конца септальной трубки. Длина манжеты - обычно измеряется задний конец манжеты, выступающий сзади септальной трубки.

7. Форма сечения септ. Зарисовывается форма сечения септ на каждом обороте, желательно это делать через каждые пол-оборота. Особое внимание нужно обратить на просепту и примасепту. Характер изменения формы сечения септ в медиальной плоскости в ходе онтогенеза показывается на схематическом рисунке.

8. Число септ на обороте и расстояние между септами. Данная характеристика позволяет установить особенности роста организма на разных стадиях развития. Наиболее наглядным изображением этого является график, где по оси абсцисс отложены номера септ и оборотов, а по оси ординат - расстояния между септами или длина гидростатических камер. Расстояние между септами измеряется вдоль вентральной стенки от септы к септе. Для таких построений необходимо брать раковины с сохранившимися жилыми камерами и хо-

рошо различимыми септами (от первой до последней). На графике отмечается число септ на каждом обороте, положение первичного валика или пережима и характер последней септы (последней перед жилой камерой или последней в обломке). На данный график можно наложить другой - изменение высоты оборота раковины в зависимости от номера оборота. При этом ось абсцисс остается прежней, а по оси ординат на этом же графике откладывается высота оборота.

Графики межсептальных расстояний или септограммы, как, например, у среднетриасовых аммоноидей (Вавилов, 1992), позволяют установить следующие стадии постэмбрионального развития (рис. 28).

Первая стадия (адолисцентная) соответствует торпидальному периоду, который характеризуется замедленным ростом раковины. Участок септограммы, отвечающий этой стадии, располагается более или менее полого, без резких пиков. На этой стадии раковина обычно гладкая, шаровидная или эллипсовидная, ширина ее значительно превышает высоту оборота. У скульптированных форм к концу этой стадии появляются зачатки скульптуры. Лопастная линия обычно состоит из 4-5 лопастей. Следующая стадия (ювенильная), соответствующая периоду максимального роста раковины (фреквентальный период), выражена на септограмме круто направленной вверх кривой. За время этой стадии обычно формируются все основные признаки раковины - ее форма, скульптура и лопастная линия. Взрослая стадия, соответствующая неравномерному, иррегулярному, периоду роста, выражена на септограмме сочетанием очень резких пиков. Взрослая стадия характеризуется максимальным усложнением лопастной линии. На этой стадии нередко происходит затухание или, наоборот, усиление скульптуры.

Построение кривых роста раковин нескольких разновозрастных видов одного семейства или надсемейства на одном графике позволяет установить следующую закономерность,

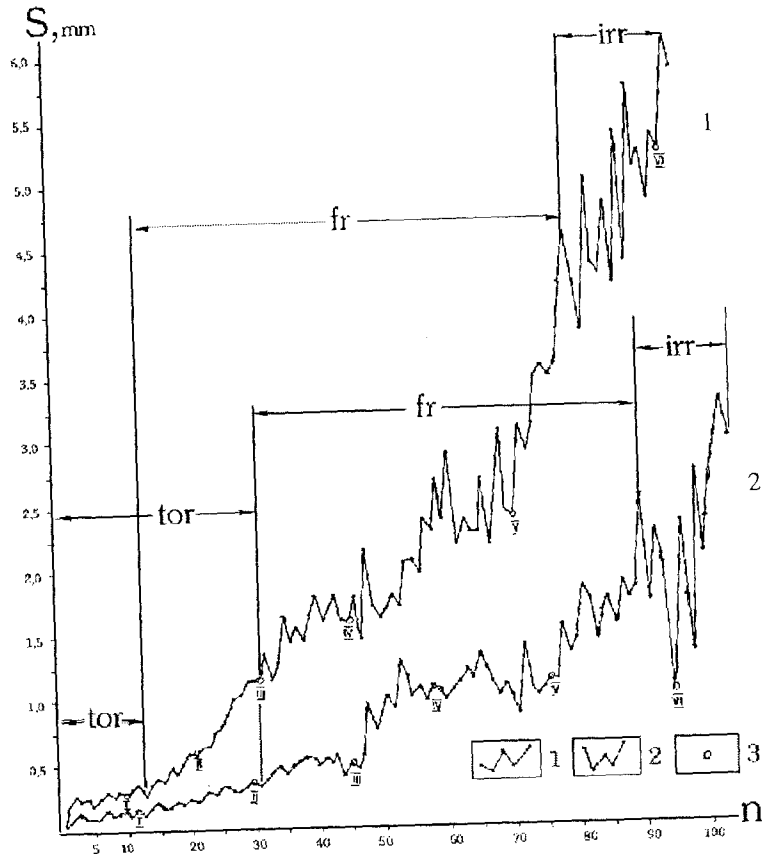


Рис. 28. Постэмбриональные периоды роста раковин аммоноидей

1. Grambergia taimyrensis Popow (средний триас, анизийский ярус). 2. Nathorstites mcconnelli (Whiteaves) (средний триас, ладинский ярус). 3. окончание оборота. Периоды роста: tor – торпидальный, fr -фреквентальный, irr - иррегулярный; римскими цифрами обозначены номера оборотов. S - расстояние между септами, n - число септ.

свойственную большинству аммоноидей (Кванталиани, 1984): кривые роста предковых форм отклоняются в сторону оси ординат (тахиморфный тип); кривые роста потомков - в сторону оси абсцисс (брахиморфный тип).

9. Кроме словесного описания полученных данных, графиков и зарисовок, оформляется сводная таблица - "Характеристика основных признаков внутреннего строения аммоноидей" (Таблица 1).

Таблица 1

Характеристика основных признаков внутреннего строения аммоноидей

Название вида и номер образца	Возраст	Протоконх		Цекум		Аммонителла		Положение сифона						
		$Д_1$	$Д_2$	$Ц_1$	$Ц_2$	$Д_а$	α	1	2	3	4	5	6	7

Продолжение таблицы 1

Номер образца	Тип септальных трубок							Количество септ на обороте						
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7

Основные параметры раковины - ее диаметр, высота оборота и толщина сифона - измеряются через каждые полоборота и сводятся в таблицу (Таблица 2).

Таблица 2

Название вида и номер образца	Параметры	Номер оборота											
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	6,0
	Д												
	В												
	$Т_с$												

Значение изучения внутреннего строения аммоноидей для филогении и систематики

Различия во внутреннем строении аммоноидей должны использоваться для их систематики, ибо, как отмечал Ю.Д. Захаров (1978, стр.45), "В принадлежности таксонов к одной семейственной группе приходится сомневаться в случае существенного различия во внутреннем строении их раковин".

В настоящее время, очевидно, никто из исследователей не ставит под сомнение необходимость учета признаков внутреннего строения аммоноидей для их систематики. Однако такой подход стал возможен только после накопления и анализа большого фактического материала по внутреннему строению. Один из крупнейших специалистов по аммоноидеям Л.Ю. Спэт (Spath, 1950) почти до конца жизни сомневался в филогенетическом значении признаков внутреннего строения.

Все рассмотренные выше особенности внутреннего строения аммоноидей обладают различной значимостью для их систематики и филогении, и, соответственно, могут быть по-разному использованы для этих целей. Наименьшей изменчивостью и, естественно, наибольшей значимостью обладают следующие признаки: положение сифона, характер раз-

вития септальных трубок, угол первичного пережима и диаметр аммонителлы, форма и размеры протоконха, поперечный размер цекума.

Виды, принадлежащие одному роду, практически не различимы между собой по признакам внутреннего строения.

При разграничении родов могут быть использованы такие признаки, как размеры протоконха и момент изменения типов септальных трубок. Например, у раннеанизийского рода Stenopopanoceras диаметр протоконха 0,46 мм, цекума – 0,12 мм, аммонителлы – 0,75 мм, а у позднеанизийского Parapopanoceras диаметр протоконха составляет 0,3-0,4 мм, цекума – 0,08-0,09 мм, аммонителлы – 0,6-0,67 мм (Arkadiev, Vavilov, 1984; Вавилов, 1992).

Семейственный уровень может определяться совокупностью признаков, включающих форму и размеры протоконха, угол первичного пережима и момент смены типов септальных трубок.

Положение сифона - признак, главным образом, таксонов высокого ранга, характеризующий семейство и более высокие таксономические группировки, такие как надсемейства и подотряды. У многих аммоноидей положение сифона изменяется в процессе онтогенеза, что тоже является признаком таксона не ниже семейства. У представителей среднетриасового семейства Longobarditidae отмечается вентрально-краевое положение сифона на всех стадиях развития, а у представителей таких триасовых семейств, как Beyrichitidae, Ussuritidae, Cladiscitidae, Parapopanoceratidae на первых двух оборотах сифон центральный или привентральный и только затем – вентральный (Вавилов, 1992).

В подавляющем большинстве случаев признаки внутреннего строения позволяют разграничивать таксономические группировки аммоноидей прежде всего достаточно высокого ранга, начиная от семейства и выше. Для получения более точных и обоснованных характеристик особенности внутрен-

него строения аммоноидей должны рассматриваться только в совокупности с данными по морфологии раковин и особенностями развития их лопастной линии.

Заключительной стадией исследования должна быть попытка воссоздания филогении изученных аммоноидей, путем прослеживания онтогенезов раковин и основных характеристик их внутреннего строения во времени. Для этого необходимо провести сравнительный анализ развития этих признаков у представителей одного семейства или надсемейства, сменяющих друг друга в восходящем стратиграфическом разрезе. Это позволит установить характер и направленность изменений, происходящих в развитии аммоноидей за время существования нескольких родственных родов, которое достигает иногда нескольких геологических веков.

Полученные при изучении коллекции материалы следует расположить в таблице, поместив роды и виды аммоноидей, и характеризующие их признаки в стратиграфическом порядке снизу вверх.

Изучение собственного материала и привлечение недостающих данных из работ других исследователей даст возможность установить, как себя ведут в процессе развития различные признаки раковин последовательно сменяющих друг друга родов аммоноидей. В результате можно будет сделать вывод о том, что свойственно этому процессу - ускорение или, наоборот, торможение, или, что более вероятно, сочетание различно развивающихся признаков. Выяснение подобных вопросов очень важно для воссоздания общего эволюционного хода развития изучаемой группы аммоноидей.

Остатки аммоноидей, этой важнейшей в стратиграфическом отношении группы организмов, часто встречаются в морских отложениях верхнего палеозоя и мезозоя. От их точного определения зависит качество стратиграфических схем, необходимых при любых геологических исследованиях в том или ином регионе, где распространены эти отложения. Точность определения аммоноидей, в свою очередь, зависит от правильно выбранной методики их изучения. По мнению авторов, только онтогенетический метод изучения всех признаков, включающих лопастную линию, морфологию раковины и внутреннее строение, в сочетании с четким стратиграфическим контролем, служит надежной основой для точного определения таксона и создания надежной филогенетической системы аммоноидей.

Литература

1. Алексеев С.Н., Вавилов М.Н. О принципах развития и терминологии элементов лопастной линии мезозойских аммоноидей //Ежегодник ВПО, 1983, т.XXYI. С.93-104.

2. Алексеев С.Н., Аркадьев В.В., Вавилов М.Н. Внутреннее строение н онтогенез некоторых среднетриасовых цератитов //Палеонтол.ж., 1984, № 2. С. 51-64.

3. Аркадьев В.В., Бухер Х., Вавилов М.Н. Строение и систематическое положение среднеанизийского рода Nevadisculites (Ammonoidea) из Невады (США). //Палеонтол. ж., 1993, № 3. С.30-36.

4. Аркадьев В.В., Вавилов М.Н. Внутреннее строение и онтогенез позднеанизийских Beyrichitidae (Ammonoidea) Средней Сибири. //Палеонтол.ж., 1984, № 4. С.63-72.

5. Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. //Тр.Па-леонтол.ин-та АН СССР, 1969, т. 124, Наука, 341 с.

6. Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. - М.: Недра, 1984, 536 с.

7. Вавилов М.Н. Новые данные о стратиграфии и аммонитах индского яруса Западного Верхоянья. «Мезозойские морские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение». М.: Наука, 1968. С.5-13.

8. Вавилов М.Н. Некоторые анизийские аммоноидеи севера Сибири. //Палеонтол. ж., 1978, № 3. С.50-63.

9. Вавилов М.Н. Внутреннее строение и морфогенез некоторых позднетриасовых аммоноидей Северо-Восточной Азии. - В сб.: Пермотриасовые события в развитии органического мира Северо-Восточной Азии. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1986. С.86-97.

10. Вавилов М.Н. Стратиграфия и аммоноидеи среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии. М.: Недра, 1992, 234 с.

11. Вавилов М.Н., Аркадьев В.В. Аммоноидеи из жилых

камер позднекарнийских Proarcestes с острова Котельный (Новосибирские острова). //Палеонтол. ж., 1998, № 2. С. 34-39.

12. Геккель Э. Основной биогенетический закон. - Мюллер-Геккель. Основной биогенетический закон. - М.-Л., под ред. И.И. Ежикова, 1940. С. 167-277.

13. Друщиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. - Изд-во МГУ, 1974, 528 с.

14. Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. - М.: Изд-во МГУ, 1981, 238 с.

15. Друщиц В.В., Хиами Н. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов. //Бюлл. МОИП, отд. геол., 1969, в.2. С. 156-157.

16. Друщиц В.В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов //Палеонтол. ж., 1970, N 1. С.35-47.

17. Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.; Наука, 1978, 224 с.

18. Захаров Ю.Д. Новые находки ринхолитов, анаптихов, аптихов и остатков радулы цефалопод на территории СССР. - Ископаемые беспозвоночные Дальнего Востока (данные по новым находкам). Владивосток, 1979. С.80-91.

19. Кванталиани И.В. Интерпретация септограмм некоторых мезозойских аммоноидей //Изв. АН СССР, сер. геол., 1984, N 6. С.124-128.

20. Кравцов А.Г., Келль С.А., Кликушин В.Г. Фауна меловых отложений Горного Крыма. - Л.: ЛГИ, 1983, 56 с.

21. Крымгольц Г.Я. Методика определения мезозойских головоногих (аммониты и белемниты). - Л.: ЛГУ, 1960, 89 с.

22. Луппов Н.П. О терминологии элементов перегородочной линии аммоноидей //Тр. ВСЕГЕИ, 1977, т.202. С.65-85.

23. Михайлова И.А. Об онтогенезе двух видов рода Hoplites Neumar (Ammonoidea, Hoplitaceae) //Бюлл. МОИП, отд. геол., 1973, в.3. С.91-101.

24. Михайлова И.А. О шестилопастной примасутуре меловых аммонитов //ДАН СССР, 1977, т.234, N 5. С.213-216.

25. Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения аммоноидей //Бюлл. МОИП, отд. геол., 1982, N 3. С.107-114.

26. Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983, 280 с.

27. Несис К.Н. Аммониты заглатывали сами себя? // Природа, 1991, N 10. С.48-49.

28. Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие. 2. Отв. редакторы Н.П. Лупов, В.В. Друщиц. М.: Госгеолтехиздат, 1958, 359 с.

29. Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие. 1. Отв. редактор В.Е. Руженцев. М.: Изд-во АН СССР, 1962, 438 с.

30. Попов Ю.Н. Биологическое и систематическое значение септ и лопастной сутуры аммоноидей //Палеонтол. ж., 1959, N 4. с.41-46.

31. Попов Ю.Н. Терминология элементов септальной сутуры аммоноидей //Ежегодн. ВПО, 1965, т.XYII. С. 106-115.

32. Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса //Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1956, т.60, 274 с.

33. Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей //Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1960, т.83, 331 с.

34. Руженцев В.Е. К вопросу о терминологии лопастной линии аммоноидей //Палеонтол. ж., 1964, N 3. С.3-14.

35. Руженцев В.Е., Шиманский В.Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала //Тр. Палеонтол. ин-та, 1954, т,50, 152 с.

36. Шевырев А.А. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей //Палеонтол. ж., 1962, N 2. С.21-33.

37. Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи Юга СССР //Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1968, т. 119, 272 с.

38. Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи //Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1986, т.217, 184 с.

39. Шульга-Нестеренко М.И. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов //Бюлл. МОИП, отд. геол., 1926, 4, N 1-2. С.81-100.

40. Arkadiev V.V., Vavilov M.N. Middle Triassic Parapopanoceratidae and Nathorstitidae (Ammonoidea) of Boreal region: internal structure, ontogeny and phylogenetic patterns //Geobios, 1984, 17, n.4, pp.397-425.

41. Arkadiev V.V., Vavilov M.N. - Anisian - Ladinian boundary in Boreal region based on ammonoidea //Palaeontographica, Abt. A, 1989, Bd.207, pp.49-78.

42. Birkelund T. Ammonoid shell structure. - Ammonoidea: Evol, Classif.. Mode Life and Geol. Usefulness Major Fossil. Group. Syst. Assoc. Symp., York, 1979, London e.a., 1981, pp. 177-219.

43. Branco W. Beitrage zur Entwickelungsgeschichte der fossilen Cephalopoden //Palaeontographica, 1879-1880, m.l, Bd.26, s.I 9-59; m.2, Bd.27, s.I 1-81.

44. Branco W. Beitrage zur Entwickelundsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Teil 2: Die Goniatiten, Clymenien, Nautiliden, Belemnitiden und Spiruliden, nebst Nachtrag zur Teil 1 //Palaeontographica, 1880, 27, Lief.l, s.12-81.

45. Grandjean F. Le siphon des ammonites et des belemnites //Bull. Soc. geol.France, 1910, ser. 4, 10, p.496-519.

46. Kullmann J., Wiedmann J. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea //Paleontol. Contrib. Univ.Kansas, 1970, pap.47, p.1-32.

47. Lehmann U. New aspects in ammonite biology //Proc. North. Amer. paleontol.convention. Lawrence: Alien press, 1971, vil.2, p.1251-1269.

48. Lehmann U., Kulicki C. Double function of aptychi

(Ammonoidea) as jaw elements and opercula. //Lethaia, vol. 23, 1990, pp. 325-331.

49. Schindewolf O.H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphologie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie /Abh. Preuss. Geol. Landes. N.F., 1929, H.115, 102 s.

50. Schindewolf O.H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Ans-fangskammern tetrabrabchiater Cephalopoden // Abh. Preuss. Geol. Landes., 133, N.F., 1933, H.148, 122 s.

51. Schindewolf O.H. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line //Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, 1954, vol.112, n.3, p.217-237.

52. Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten //Abh.Math.-nat. Kl.Akad.Wiss.und Lit., 1968, Lfg.7, N 3, s.731-901.

53. Spath L.F. The study of ammonites in thin median sections //Geol. Mag., 1950, N 87, p.77-84.

54. Wedekind R. Űber Lobus, Suturallobus und Inzision //Cbl. Miner., Geol.und Paläeontol., 1916, N.8, s.185-195.

55. Wedekind R. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten) //Palaeontographica, 62, 1918, s.85-184.

56. Wiedmann J., Kullmann J. Ammonoid sutures in ontogeny and phylogeny. - Ammonoidea: Evol, Classif., Mode Life and Geol. Usefulness Major Follis Group, Syst. Assoc. Symp., York, 1979. London e.a., 1981, p.215-255.

ISBN – 5-88953-053-4

© Всероссийский нефтяной
Научно-Исследовательский
Геологоразведочный Институт
(ВНИГРИ)

ЛП N 020984

Сдано в набор 22.06.00. Подписано в печать 15.07.00. Усл.печ.л. 4,7.
Формат 60×90[1]/8. Гарнитура Таймс.
Отпечатано в типографии ВНИГРИ 192102, С.-Пб., ул. Салова, д.28.
Свидетельство о регистрации N 12812 от 13 апреля 1998 г.
Тираж 200 экз. Цена свободная