

Непечат
нанка 10

Б.Д.Григорьев

MESOZOIC AMMONOIDEA

by W.J. Arkell

pp. 81-124

Treatise on Invertebrate Paleontology

Part L

Mollusca 4

Cephalopoda

Ammonoidea

1957

МЕЗОЗОЙСКИЕ АММОНОИДЕИ

Введение

В.Дж.Аркелл

Несмотря на то, что аммоидеи появились в раннем девоне и вымерли только к концу мела, знания наши об этих животных ограничиваются почти исключительно знанием их твердых частей - раковин и (очень редко) крышечек. Мягкие части совершенно неизвестны, лишь некоторые выводы можно сделать на основании жилых камер, которые они занимали (и которые очень редко сохраняют слабые рубцы мускулов), и на основании распределения раковин во времени и пространстве и их экологических связей (рис. 124). Никаких следов даже нельзя определенно отнести к мягкому телу этих животных. Отсюда следует, что классификация аммоидей, и даже их положение в *Tetrabranchiata* в большой степени являются предположительными и построеными по догадке. Тем не менее, их чрезвычайное изобилие, широкое мировое распространение, разнообразие форм и быстрая эволюции делают их почти идеальными руководящими ископаемыми и оправдывают то огромное внимание, которое им уделяется.

Морфология

Общие признаки раковины

Раковина односторчатая, свернутая обычно в плоскую спираль, но может быть свернутой и иначе, или быть прямой. Обычно считают ее внешней, хотя высказывались предположения, что некоторые типы были внутренними. Раковина

~~Последовательность строения раковинки~~ можно разделить на три основных части: протоконх, или начальную камеру; длинную, разделенную на камеры часть, или фрагмакон; и большую конечную часть - жилую камеру, которая по меньшей мере у многих родов закрывается отдельными, сплошными или составными, крышечками, аптихами (рис. 124). По размеру взрослые раковины варьируют примерно от 1 см до 3 м в диаметре. Фрагмакон и жилая камера вместе составляют раковину (conch), в противоположность маленькой начальной камере, протоконху.

Вся субстанция раковины, или раковинный слой, за небольшими исключениями, указанными ниже, - известковая. По аналогии с раковиной наutilуса и судя по тому, что раковины иско-паемых аммоидей часто растворялись, в то время как покрывающие их раковины устриц и серпулид, которые, как известно, были кальцитовыми, остаются неповрежденными, делается вывод о том, что раковины аммоидей были из арагонита. Обычно арагонит замещается вторичным кальцитом, но изучение некоторых раковин с помощью рефракции (39а, стр. 323) и лучей-х (37б) показало наличие первичного арагонита. Сифонная трубка (см. ниже), однако, фосфатная, а многие аптихи - карбонатные, при жизни они, вероятно (по меньшей мере частично), были хитиновыми ("роговыми") хотя в основном состояли из кальцита. Раковинное вещество обычно состоит из двух слоев, из которых внешний является пластинчатым, а внутренний - призматический и гораздо более тонкий (39а). Общая толщина раковинного вещества варьирует и, по-видимому, имеет небольшое систематическое значение. Как правило, оно очень тонкое в подотрядах

Phylloceratina и *Lytoceratina*, но у некоторых видов *Lytoceras* оно такое же толстое, как и у большинства других аммонитов. У некоторых крупных форм *Ammonitina* местами раковинное вещество может достигать толщины в 1 см. Во время растворения раковинного вещества, в результате перекристаллизации иногда остаются маленькие кристаллики кальцита или, более редко, группы мельчайших кальцитовых пирамидок, называемых *conellae*, примыкающих к естественному внутреннему ядру. *Conellae* находятся главным образом под полыми килями или бугорками, где они получаются в результате диагенетического химического изменения последнего образованного раковинного слоя, выделенного после снятия мантии с частей первичного раковинного вещества (195, 196) (рис. 136).

Типичный представитель аммоноидей - тесно свернут в плоскую спираль над протоконхом. Каждый завиток называется оборотом. Вогнутая поверхность на каждой стороне, ~~окружавшая~~ ~~меня~~ последний оборотом, называется умбо, и свертывание бывает эволютным или инволютным, в зависимости от того, является ли умбо широким или узким. Эти термины неопределены и относительны, меняющиеся с типом свертывания, нормального для ~~аммоидей~~ различных семейств или родов. Иначе их можно определить как по степени, до которой обороты покрывают друг друга. Типичная свернувшая раковина аммоноидей - ни эволютная, ни инволютная, ни сжатая, ни вздутая, - называется planulate. Более взутые формы - сфероконы или кадиконы; более сжатые формы - платиконы или оксиконы (см. словарь и рис. 126).

У некоторых форм развивается эллиптическое свертывание в последнем обороте (эллиптиконы). Некоторые у центра свернуты не тесно, там имеется умбональное отверстие; другие в последнем обороте начинают развертываться. Эти и другие более отклоняющиеся формы известны как гетероморфные (рис. 126). Определения основных форм можно найти в глоссарии - циртоконы, гирононы, геликоиды и тортиконы (рис. 125, 126). Подобно гастроподам, огромное большинство аммоноидей свернуты в одном направлении, как полагают, - в правую сторону, но некоторые формы свернуты влево.

при описании признаков раковины, те из них, которые ближе к макушке, или к протоконху, называются адапикальными, те же, которые ближе к устью, называются адоральными. Эти же термины используются также и для указания направления: например, "весь конус вытянут адорально, от первой, или адапикальной, камеры". Для указания стенок раковины и направления под прямыми углами к длинной оси используются условные термины вентральный и дорсальный, и правая и левая стороны оборота, основанные на том, что у нормально свернутых форм животное было ориентировано как у современного наутилуса - дорсальной стороной по направлению к центру свертывания и вентральной - наружу (рис. 124). Так, периферия аммонита - брюхо (venter) и противоположная сторона - спина (dorsum) (рис. 127). Имеются данные, указывающие на то, что при жизни, как и у современного наутилуса, устье нормально должно быть быть расположено внизу, хотя оно было направлено горизонтально или вверх (523). Изменения обычно те же, как и для мезозойских, так и палеозойских аммоноидей, и были об"яснены в первой части этого тома (рис. 124).

Протоконх

Все раковины аммоноидей начинаются с шарообразной или бочонковидной эмбриональной раковины, протоконха, который образует макушку конуса и отличается по характеру от всех последующих камер (рис. 128). Ее длинная ось перпендикулярна к плану свертывания, и обычно она шире начальной (первой постэмбриональной) камеры раковины. Она отделяется в адоральном направлении от раковины просифоном и 2 просептами, которые, но-видимому, являются непрерывными со стенкой раковины, вместо того, чтобы быть прикрепленными к ней, как действительные септы (рис. 129). Стенка раковины оканчивается слепым выступом, гребнем ("внутренний гребень" по Гранжэну).

Фрагмакон

Фрагмакон (рис. 124, 130) составляет большую часть раковины аммоноидей и придает ей характерный, разделенный на камеры, вид. Камеры разделены рядом более или менее одинаково отстоящих стенок, или перегородок. Они выделяются, предположительно, мантией животного, которое периодически продвигается вперед, по мере роста раковины. Перегородки становятся постепенно более широко расставленными (абсолютно, не относительно) вплоть до взрослого состояния, после чего они имеют тенденцию становиться чаще, или приближаться. Этот факт дает способ распознавания взрослых раковин.

Края перегородок, где они соединяются с внутренней стороной стенок оборота, у примитивных аммоноидей и в самых ранних стадиях роста в общем простые, но становятся более сложными

и более гофрированными во взрослых особях более продвинутых типов. Однако некоторые поздние типы показывают обратное упрощение. Рисунок, образуемый краями перегородок, или доластные линии - важный систематический признак, тщательно изучавшийся. Поэтому они рассматриваются в отдельном разделе.

Все перегородки фрагмакона пронизывает полая трубка, сифон, который проходит через все камеры и открывается в жилую камеру (рис. 124, 130). Он представляет собой фосфатную трубку, или оболочку, которая заключает перепончатый орган, не сохранившийся в ископаемом состоянии, за исключением иногда бестструктурной карбонатной массы (? конхиолин). Сифон начинается луковицеобразным мешком, цекумом, который занимает большую часть начальных камер (рис. 129). В самых ранних оборотах положение сифона непостоянно, он может блуждать от центрального или дорсального положения к вентральному положению (Спэт, 1933, 1950), но в общем он имеет дорсальное положение у климений и вентральное у всех остальных аммонитов (рис. 124, 130). Во время роста он увеличивается относительно мало и очень скоро начинает занимать гораздо меньшую часть оборота. Минерализация оболочки, вероятно, отставала от общего роста раковины, т.к. и в молодых и во взрослых раковинах аммонитов в последних образованных камерах фосфатная трубка отсутствует, хотя перегородки имеют отверстия. Количество камер без трубы увеличивается с возрастом и может достигать от половины до целого оборота (Трумэн, 1920).

В каждой перегородке у отверстия (септальный форамен), через которое проходит сифон, края форамена имеют кольцевое

протяжение, называемое сифонной трубкой, или сифонной воронкой, которая окружает и охватывает сифон. У примитивных аммоноидей, как и у наутилоидей, сифонные трубы выступают по направлению к макушке и называются ретрохоанитовыми; у более продвинутых форм сифонные трубы с ранних юношеских стадий начинают выступать по направлению к устью (проходиновые)

Жилая камера

Жилая камера отличается от остальной части раковины тем, что она не разделена перегородками (рис. 124). Она очень изменяется по длине у различных групп - от половины оборота до более полутора оборотов, но у большинства аммонитов жилая камера имеет длину от половины до одного оборота. У некоторых форм она имеет тенденцию уменьшаться с ростом, но у других ее длина остается постоянной, так же как и ее об'ем по отношению к об'ему фрагмакона. Как правило, между длиной жилой камеры и площадью сечения оборота имеется обратная связь - самые длинные жилые камеры обычно встречаются в раковинах с большим числом оборотов, в эволютных *planulates*. Благодаря тому, что в жилых камерах нет септ, мешающих проникновению в них ила после смерти животного, часто бывает, что сохраняются только одни жилые камеры в своей первоначальной форме. В то время как фрагмакон, с его полыми камерами или частичным заполнением вторичными кальцитовыми кристалликами, разрушается; однако при других условиях, особенно в сланцах, фрагмаконы пиритизируются и сохраняются, в то время как жилые камеры разрушаются.

Очень редко на естественных внутренних ядрах жилой камеры видны более или менее ясные следы мускулов (90, 227, 545).

Обычно, но вовсе не обязательно, взрослая жилая камера испытывает видоизменения в форме. Самым обычным из них является сужение сечения оборота, которое обычно называется ^бдорсалной стороны. Вследствие этого, обычно вентральная (наружная) поверхность продолжает сворачиваться в нормальную спираль, в то время как внутренний край последнего оборота (умбоанальный шов) отходит от спирали и идет тангенциально, либо постепенно, либо резко. На вентральной стороне также может развиться выступ или коленчатый перегиб. Такое эксцентрическое сворачивание последнего оборота или половины или четверти последнего оборота может иметь много форм (рис. 125, 126). Все они свидетельствуют о взрослой раковине. Сужение часто сопровождается изменением или исчезновением скульптуры.

Устье и перистома

Многие аммониты имеют простой край устья, или перистому, на всех стадиях роста. У этих форм жилая камера просто заканчивается как отрезанная трубка, или же конец ее отмечен простым сужением, или сужением с приподнятым валиком или воротничком, а у некоторых форм узким в виде губы удлинением вентральной стороны. Однако многие другие формы, идентичные с простыми формами почти во всех деталях, имеют сильно сильно видоизмененную или сложную перистому (рис. 131). Чаще всего к устью примыкает пара складок, по одной на каждой стороне. Они представляют собой выступы раковины, или удлиненные, или в виде клапана, пальцевидные, в виде воротничка (лопатообразные).

У некоторых форм они занимают длину почти в четверть оборота, и могут быть направлены наружу и в дорсальную сторону, охватывая стороны предшествующего оборота, или внутрь, касаясь друг друга у крайних точек и разделяя устье на две части. С выступами или без них, вентральное удлинение может образовывать вентральную складку; или же вентральной удлинение может быть развито как длинный суживающийся ростр, который может быть прямым, согнутым в виде рога, либо даже свернутым. Такие устья представляют сильный контраст устьям многих палеозойских гониатитов и климений, у которых на вентральной стороне находится гипономический синус, как у наутилоидей. У некоторых крайних форм юрского возраста (*Oesoptychius*; келловей) длинные лопатовидные складки сопровождаются видоизмененным ростром, который заканчивается крючкообразной скульптурой в форме стеганого чехольчика для чайника. У таких форм устье разделено на 3 части, и движение животного должно было сильно ограничено. У других (*Ebrayiceras*, батон) 2 пальцевидные вентральные складки присоединяются к выступам сильно вытянутых боковых складок, и они почти полностью закрывают устье, оставляя 5 маленьких дырочек (130).

Диморфизм

Замечательно, что все аммониты со складками (но не обязательно те, которые имеют ростр) меньше тех, которые имеют простое устье и которые ~~многие~~ очень близко напоминают их в других отношениях. В мезозое, особенно в средней и верхней юре, диморфизм повторяется почти во всех семействах: крупные формы

с простыми или просто **суженными** устьями встречаются бок о бок с маленькими формами, имеющими складки. Отношение обычно 1:1,5 или 1:2, но может быть даже больше. Легче всего думать (529), что складки были признаком юношеских стадий. Но одна из трудностей этой гипотезы - необходимость предполагать, что эти большие структуры повторно сбрасывались или поглощались для того, чтобы позволить раковине расти дальше. Кроме того, все другие признаки обычно указывают на то, что раковины со складками были взрослыми. Исчерпывающее изучение этого вопроса Помпецким (347) показало, что складки (и развитые ростры) - признаки только взрослых раковин. У многих видов струйки нарастания и скульптура ясно изгибаются вперед на сторонах оборота в постепенно возрастающей степени, согласуясь с формой складки; это бесспорное свидетельство постепенного роста и обособления складки во взрослом состоянии.

В конце 19-го и начале 20 веков этот диморфизм общепринято было считать половым. Эта теория была выдвинута Мунье Шалма (305) и была принята большинством основных авторов (напр., Гланжо, Огном, Ролье и другими). Согласно этой теории маленькие формы со складками были мужскими особями, а крупные формы с простыми перистомами - женскими, которым требовалась более крупная жилая камера для того, чтобы устроить свое потомство. Букман и Батер (67), однако, скептически относились к этому и предпочитали рассматривать складки и другие развития перистомы как признаки геронтизма или филогеронтизма. Одно из возражений, приводимых ими, с тех пор подтвердилось, а именно,

что у современного наутилуса мужская раковина немножко шире и более просторная, чем женская. Далее можно возразить, что сходство складок с мужскими *claspers* насекомых ложно, так как складки были из твердой раковины и некоторые из них находились в середине устья. Единственная возможная функция их, по-видимому, была защитной, и более вероятно, что именно женские, а не мужские особи нуждались в защите хрупких органов или яиц или молодого поколения. Можно для аналогии взять женскую особь аргонавта, которой раковина служила в качестве мешочка для выведенного потомства.

Имеется несколько семейств из средне- и верхнеюрских слоев, у которых нет никаких складок (*Mastoscephalitidae*), Теорию полового диморфизма следует отложить как недоказанную до тех пор, пока не будет новых данных. Пока же складки рассматриваются как имеющие по меньшей мере подродовой ранг в настоящей классификации; вопрос относительно их функции должен остаться открытым.

Скульптура

Ребристость

Поверхность даже самых гладких аммонитов покрыта линиями роста, каждая из которых представляет бывшую перистому. Во многих раковинах линии роста четко выражены или приподняты как пластинки, которые могут быть изогнуты, или же они представляются в виде тонких радиальных линий (*lirae*) или же сопровождаются ими. Обычно поверхность также покрыта рельефными радиальными ребрами. Обычно - это складки в раковинном веществе, поэтому они видны также на внутреннем ядре, хотя и не так резко. Ребра не обязательно параллельны линиям

роста, и обычно они совсем независимы от них. Ребра (рис. 132) могут быть простыми или ветвящимися (двураздельными, трехраздельными) или связками (пучками), они могут быть расположены близко друг к другу (густыми) или широко расставленными (отдаленными), прямыми, согнутыми, извилистыми (сигмоидными), серповидными, или изогнутыми вперед только у периферии; их общее направление может быть радиальным (ректирадиатные), или же наклоненным вперед (прорсирадиатные) или назад (руссорадиатные). Основной ствол ветвящихся ребер называется первичным, а ветви - вторичными. Свободное вторичное ребро (обычно, однако, присоединенное к первичному с другой стороны) называется вставленным. Некоторые ребра широкие.

На ребрах, либо независимо от них, может находиться почти любое количество рядов бугорков (рис. 133). Бугорки на внутреннем ядре обычно представляют шипы на раковинном веществе, а большие шипы могут быть полыми. Бугорки или утолщения, удлиненные радиально, называются *buliae*, а удлиненные в направлении свертывания - *clavi*. *Clavi* обычно встречаются на вентральной стороне или на вентро-латеральном краю.

Кроме того, многие аммониты имеют спиральную систему скульптуры, т.е. линейную скульптуру, проходящую в направлении свертывания. Умбо может иметь рельефный ободок; середина сторон оборотов или же вентральная сторона может иметь желобок или приподнятый плоский ободок; или все или часть оборотов могут быть покрыты продольными линиями или же рубчатыми или с узелками гребнями (*strigation*) (рис. 134).

Кили

На вентральной стороне могут находиться один или более приподнятых продольных гребней (килей). Обычно киль - центральный и один, но он может быть ограничен бороздами, за которыми может находиться пара ложных килей, по одному на каждом вентро-латеральном крае. Такая вентральная сторона обычно называется трехкилеватой-двускладчатой. Истинный киль покрывает сифон и, может быть, он защищал его. Киль может быть твердым или полым продолжением полости раковины, или же полым, но с перегородкой, отделяющей его от камер (195, 196) (рис. 135, 136). У некоторых родов полый с перегородкой киль - переходящий признак в росте особи; он может быть без этой перегородки, а затем становится с перегородкой и наоборот, но никогда эта перегородка не простирается над жилой камерой. У некоторых форм киль в ранних ~~элементах~~ и средних оборотах исчезает и затем уступает место вентральному желобку на последнем обороте (*Semiformiceras*, титон); у других желобок на ранних оборотах постепенно заполняется и за ним следует высокий киль на последнем обороте (*Styloceras*, келловей). Кроме того, постоянный киль на раковинном веществе может быть представлен желобком на внутреннем ядре (*Schistophylloceras*, синем.); правда, такой обманчивый вентральный желобок может быть в результате выпадения сифона. Кили могут быть целыми (гладкими), зубчатыми, или же они могут быть представлены только срединным вентральным рядом зубчиков.

Перистая скульптура

Очень редкий вид скульптуры, редко наблюдаемый, потому что он, по-видимому, приурочен к внутренним слоям раковины, встречается на всей или только на внешней половине сторон оберота, главным образом в оксионах; эта структура состоит из тонких, в форме V полос, имеющих едва заметный рельеф и потому видимых только обычно при косом освещении (рис. 137). Она была изображена у некоторых меловых псевдоцератит (*Placenticeras*, Хайэтт, 1903, стр. 222, табл. 47) и у баторских и оксфордских опелиид (Вааген, 1869, табл. 18, фиг. 5; Птиклер, 1918) и наблюдалась Аркеллом у байосского *Protoecotraustes* и Райтом у альбских *Beudanticeras* и *Brewericeras*. Чем объясняется эта скульптура, не известно.

Окраска

Следы окраски приурочены ко внешнему слою раковины, и вероятно требуют особых условий захоронения - обычно в глине для того, чтобы сохраниться (рис. 138). Она имеет форму продольных коричневых полос на белом поле у *Amaltheus*, *Androgynoceras* и *Tragophylloceras* (все из плиенсбаха) (475), а у *Leiosceras* (байосс) и *Asteroceras* (синемюр) (Гриппин, 1898, стр. 22) - одной или более боковых продольных белых полосок на коричневом. Радиальные полосы были отмечены у *Pleuroceras* (плиенсбах) (411). Другие и более отчетливые виды окраски встречаются у палеозойских прямых и согнутых наутилоидей (395).

Пережимы и параболы

У многих аммонитов, особенно из юрских отложений, фрагмакон периодически сужается. Некоторые раковины имеют 8 или более пережимов на каждом обороте (рис. 139). У различных семейств они изменяются по форме и направлению и определяются как ректридиатные, прорсирадиатные, сигмоидные или угловатые. У филлоцератид они могут показывать коленчатый, направленный назад, перегиб на сторонах оборота и заметный синус, выпуклый вперед, - наentralной стороне. Некоторые заметны как на раковинном веществе, так и на внутреннем ядре. Некоторые заметно выступают на внутреннем ядре, но не видимы на раковине; другие соответствуют гребню на раковине.

Довольно обычно пережимы сопровождаются на одной или на обоих сторонах косым простым ребром, или же простое кикин наклонное ребро может замещать пережим. Такие пережимы или ребра, или и те и другие, обычно проходят более или менее косо через обычную ребристость, будучи более прорсирадиатными, чем ранее образованные ребра, которых они усекают, но параллельными ребрам, образующимся после. Самые яркие примеры - *Morphoceras* (байос-батен) и *Spitiidiscus* (неокомский ярус). Такие особые наклонные ребра выделяются как параболические ребра; вместе с сопутствующими им признаками и неправильностями они известны под общим называнием парабол.

У многих периссинктид сегмент оборота, следующий за пережимом, больше предыдущего сегмента (сегментальный рост) Этот факт и то, что новая фаза ребристости, имеющая более прорсирадиатное направление и начинающаяся после каждого пережима, ясно

говорят о том, что параболы означают приостановку роста. Однако они не то же самое, что перистомы взрослой раковины, т.к. часто ни таких пережимов, ни других признаков не наблюдается на конце жилой камеры взрослой раковины.

У других фиссинктид (особенно у *Grossouvria*, келловей) параболы, которые являются многочисленными, не имеют никаких пережимов, но состоят из параболической линии, едва ли выделяются рельефно, но заметны благодаря тому, что эта линия и последующие линии роста пересекают раньше образованные. Такие параболы отклоняются слегка вперед на стороны оборота и назад на умбональный край и выступают более заметно на центральную сторону вперед в виде ровного угловатого клапана; в середине, на умбональных краях, на каждой стороне находятся маленькие параболические бугорки. Эти бугорки помещаются на небольших задних протяжениях нового сегмента. Они проходят сверху линий роста ранее образованного сегмента и их край параллелен образующимся впоследствии линиям роста (рис. 140). Поэтому они принадлежат к следующему образующемуся сегменту обороту, может быть, это заполнения бороздок предыдущей перистомы (290, 499, 502). У некоторых периссинктид параболы столь многочисленны, что они почти целиком подавляют нормальную ребристость (см. *Paraboliceras* в систематическом разделе).

Лопастные линии

Лопастные линии - это линии, оставляемые на поверхности внутреннего ядра фрагмакона краями перегородок. Они представляют линию соединения перегородки со стенкой раковины.

Каждое отклонение от простой арковидной линии представляет соответствующую складку в перегородке; и поскольку все такие складки исчезают по направлению к центру перегородки, то чем свободнее от раковины внутренне ядро, тем проще проявляются лопастные линии. По-настоящему, все лопастные линии должны были бы изучаться как часть перегородок в целом, но целые перегородки видны только с большим трудом, если разрушать образцы, да и то только при условии их хорошей сохранности. Замечательные работы по этому вопросу принадлежат Бранко (47), Пфаффу (343) и Свиннертону и Трумэну (501). Кроме того, обычно видна только внешняя лопастная линия, т.е. на наружных частях оборота (сторонах оборота и вентральной стороне) (рис. 141). В нормальных инволютных раковинах необходимо обнажать и ~~внутреннюю~~ линию, т.к. она имеет большое систематическое значение, и ее нельзя просто игнорировать.

Все крупные, направленные назад (по направлению к макушке) изгибы лопастной линии называются лопастями, а направленные вперед изгибы (к устью) - седлами. В более сложных лопастных линиях более мелкие складочки на лопастях называются лопастичками (*lobules*), а на седлах (обычно в форме листочка) folioles.

У самых ранних аммонитов первая образованная лопастная линия имеет тенденцию быть простой дугой, но в более поздних формах она показывает заметное внешнее седло (рис. 128). Вторая лопастная линия, близкая к первой, всегда имеет вентральную лопасть, но она, едва заметная в наиболее ранних аммонитах, становится более выраженной в более поздних формах.

Последующие лопастные линии становятся постепенно более сложными у всех аммонитов, хотя степень сложности очень различна.

Первыми первичными лопастями образованными на ранней стадии развития, являются вентральная лопасть (иногда называемая наружной или сифонной), дорсальная лопасть (иногда называемая внутренней или антисифонной), латеральная лопасть ("первая боковая") и умбональная лопасть. Умбональная лопасть, появляющаяся несколько позднее чем другие относится частично к внешней и частично к внутренней лопастной линии, причем центр ее обычно находится на умбональном шве. Ее наружная часть (которая одна только видна нормально) известна как супенсивная лопасть, и ее подразделения как оксиллярные лопасти. Супенсивная лопасть может проходить прямо по направлению к умбональному шву или же круто изгибаться назад (к макушке), тогда ее называют retracted. Было доказано, что онтогенетически так называемая 2-я боковая лопасть многих аммонитов на самом деле представляет развитие из первичной умбональной лопасти; другими словами, 2-я боковая лопасть некоторых форм гомологична 1-ой оксиллярной других.

По мере того, как происходит усложнение, у более поздних аммонитов между первичными лопастями образуются более мелкие в то же время лопасти. Такие лопасти могут приобретать особую важность между вентральной и боковой лопастями, происходя либо из участка недалеко от основания этих первичных лопастей, либо из лежащего между ними седла, и они могут стать такими же крупными, как и первичные лопасти, и их невозможно

отличить от первичных, если не проследить их до ранних обертов и не просмотреть их онтогенез. Они называются адвентивными лопастями (рис. 142).

Номенклатура седел очень непостоянна в литературе. Первичные седла на каждой стороне центральной лопасти часто называются центральными или наружными седлами, но в данном "Трактате" решено было называть их (следуя некоторым авторам) 1-ми боковыми седлами, и оставить термин "центральное седло" для единичного срединного вторичного седла, образуемого при подразделении центральной лопасти. 2-ое боковое седло, таким образом, - это седло между боковой и умбоанальной лопастью. На внутренней лопастной линии используется термин дорсоплатеральный для соответствующих боковых лопастей и седел (рис. 141).

На основе их общего плана лопастные линии аммоноидей разделяются на три основных категории: гониатитовую, цератитовую и аммонитовую. У гониатитовых лопастных линий все или большинство лопастей и седел простые, без складочек (целые, не зубчатые), хотя центральная лопасть одна может быть зубчатой; у аммонитовой лопастной линии все элементы зубчатые. Большое количество изображений всех трех типов можно найти в систематической части этого тома). В общем, эти категории представляют филогенетические ступени; в самом деле, и названия их взяты от трех древних "родов": *Goniatites* (характерного для палеозоя), *Ceratites* (характерного для триаса) и *Ammonites* (характерного для всего мезозоя). Но уже у некоторых

рых семейств в ранней перми; встречаются очень сложные, типично аммонитовые лопастные линии; цератитовые лопастные линии появляются у некоторых семейств ранне-миссисипского возраста; гониатитовые линии встречаются у некоторых триасовых и меловых аммонитов, не связанных с настоящими гониатитами; а более или менее цератитовые лопастные линии появляются снова как в юре, так и в мелу в многочисленных семействах, совершенно не связанных с триасовыми цератитами. Юрские и меловые формы известны как псевдоцератиты, и их об"ясняют как обратные, или атавистические, изменения нормальных аммонитов (рис. 142-144).

Общее направление и ход лопастной линии в большой степени связано с формой оборота. Так, сильно ~~compressed~~ форма оборота обычно ассоциируется с прямой или дугообразной лопастной линией с многочисленными относительно короткими элементами, в то время как круглое или ~~highly depressed~~ сечение оборота обычно связано с немногими и удлиненными элементами, и, обычно, с сильно ~~retracted~~ спиральной лопастью.

Ширина пространства между лопастными линиями (и перегородками) может сильно меняться у одного и того же аммонита и еще более у сходных раковин. Кроме того, подобно ребрам, они имеют тенденцию становиться более частыми по направлению ко взрослой жилой камере, и таким образом, дают еще одно средство различия взрослых аммонитов. У близко расположенных друг к другу лопастных линий лопасти и седла становятся короче. У очень сложных лопастных линий в таком случае часто можно наблюдать, как концы некоторых лопастей сталкиваются с седлами

предшествующей лопастной линии, и может показаться, что значительная часть таких лопастей отсутствует. Однако на самом деле они проходят под предшествующим краем перегородки и скрыты породой, заполняющей предшествующую камеру (рис. 143). Это - результат того, что к концу онтогенеза мантия начинает строить новую перегородку, не продвинувшись вперед в оброте на длину полной камеры, так что с кладки новой перегородки строятся внутри старой, вместо того, чтобы образовываться у стенки раковины (195). У некоторых *Lytoceraspis* форма такого процесса - обычна и становится признаком, имеющим систематическое значение. У этих аммонитов двураздельное продолжение внутренней лопасти поднимается наполовину вверх по поверхности предыдущей перегородки, образуя септальную лопасть (рис. 142).

Внутри видов может быть большое число вариаций элементов лопастной линии, гораздо больше, чем признают некоторые систематики. Однако степень вариаций и их характер различны в различных семействах, и в этом нужно разбираться. Наибольшая вариация среди регressiveных типов, у которых лопастная линия испытывает вторичное упрощение; она достигает крайностей у некоторых юрских и меловых псевдоцератитов (рис. 142, 144). Кроме того, необходимо всегда помнить, что изображения лопастных линий в литературе, даже если они показывают не только внешнюю, но и внутреннюю лопастную линию (что бывает редко), обычно более или менее искажены ввиду необходимости изображать конус на ровной поверхности, и во всяком случае изображается

только половина полной лопастной линии, а мы хорошо знаем, что одна и та же лопастная линия может показать значительные различия на противоположных сторонах оборота. У некоторых гетероморфов такая двубоковая асимметрия достигает крайностей и становится стандартной.

Иногда находятся аммониты с неполной последней перегородкой, т.к. смерть оборвала ее рост. У таких образцов неизменно присутствует умбональная часть лопастной линии, говорящая о том, что эта часть должна была образовываться первой (501, стр.35).

Аптихи

Общепринято считать, что известковые или роговые пластинки, называемые аптихами, были крышечками аммоноидей. Большой частью они находятся изолированно, но достаточное количество их было найдено на месте, они или закрывали устье аммонитов или находились в различных положениях (обычно у вентр.стороны) внутри жилой камеры, не оставляя никакого сомнения относительно их характера.

Самая обычная форма, настоящие аптихи в узком смысле слова, состоит из пары субтреугольных известковых пластинок, соединенных вдоль прямого края и слегка выпуклых, напоминая по внешнему виду пару открытых створок пелециподы. Когда они находятся вместе с аммонитом, то общее очертание пластинок почти точно соответствует устью. Вогнутая гладкая поверхность направлена внутрь; выпуклая скульптурованная поверхность - наружу (рис.145). Другой тип, анаптихи, представляет единичную

пластинку и является хитиновым или "роговым" вместо известкового, и может только частично закрывать устье и значительно не сходиться с ним по очертанию (рис.146). Аптихи встречаются от нижнего девона до мела, но двустворчатые аптихи (которые гораздо обычнее), насколько известно, приурочены к мезозою. В верхнем мелу появляется третий тип, синаптихи, известковая крылечка образованная в результате слияния пластинок двустворчатых аптихов.

Множество находок всех видов аптихов говорит о том, что когда они не служат в качестве крылечки, аптихи втягиваются вентральную сторону жилой камеры и дорсальный их конец направлен адорально (рис.124).

Аптихи состоят из трех слоев: два тонких пластинчатых слоя, заключающих более толстый средний слой с клеточной или трубчатой структурой (рис.147). Поверхность внешнего слоя обычно пятнистая, зернистая, или с ребрышками и бороздками, в то время как внутренний слой, примыкающий к мантии животного, - гладкий, если не считать линий роста. Современная классификация главным образом основана на скульптуре внешней, выпуклой поверхности, и в меньшей степени - на форме и толщине. Описательные термины, используемые для двустворчатых аптихов, и список "родовых форм" можно найти в конце систематической части этого тома (рис.556-558). В систематическую часть включены краткие описания аптихов там, где они были найдены внутри жилых камер видов рассматриваемых семейств и подсемейств. Однако есть много родов семейств и даже подотрядов, ^{не} имеющих видов, с которыми когда-либо были найдены аптихи, в то время

как в других группах, не более богатых видами и особыми, такая ассоциация вовсе не является необычной (напр., *Aspidocerasatidae*, *Oppeliidae*). Таксоны, с которыми не были найдены аптихи, столь многочисленны (например, все *Clymeniina* и *Phylloceratina*), что вполне вероятно, что они никогда не имели аптихов, способных сохраниться.

Аптихи особенно часто встречаются в битуминозных сланцах тоарского яруса и нижнего киммериджа и в титонских известняках во многих частях мира. Они могут образовывать так называемые аптиховые слои, где они изобилуют при отсутствии аммонитов. Были предложены различные об"яснения этого явления, и многие из них могут быть правильны в различных обстоятельствах. В известковых формациях изобилие аптихов всего вероятнее об"ясняется случайностями при сортировке течениями; после смерти животного аптихи вероятно, падали на дно, в то время как раковина, имеющая газовые камеры, относилась течениями в другое место. Однако в битуминозных сланцах, возможно, ведущую роль играли различия в химическом составе; аптихи, будучи кальцитовыми или хитиновыми, вероятно, выдержали химические и физические изменения, которые разрушили арагонитовые раковины аммонитов.

Онтогенез

Общепринято считать, что личинки аммоидей, занимавшие протоконхи, были свободно плавающими или пассивно плавающими (чисто планктонными). Эта гипотеза хорошо об"ясняет широкое мировое распространение многих родов и даже видов аммонитов и

их внезапное (криптогенное) появление в районах, где не имеется никаких их предков, но это только гипотеза. Во всяком случае, протоконк представляет отдельный этап в истории жизни животного, совершенно отличный от всех предшествующих.

Развитие раковины, наоборот, умеренно непрерывный процесс при котором раковина, вытянутая в виде расширяющегося конуса, свертывается в логарифмическую спираль. При детальном рассмотрении обнаруживается, что процесс увеличения вовсе не такой непрерывный, как это кажется на первый взгляд, а происходит стадиями двух порядков. В первую очередь, тело животного не движется непрерывно вперед в раковине, а периодически отдаляет в то время, когда выделяется перегородка. При каждом движении вперед ранее образованная камера (но не сифон) покидается полностью животным - процесс, который сравнивали с molting (ecdysis) артропод и дичинок артропод, с той лишь разницей, что покидающие части не отбрасывались (как у некоторых ортоконовых наутилоидей), но сохранялись как гидростатический аппарат (28).

Кроме этой периодичности, была еще и другая периодичность в росте раковины в целом, с более долгими периодами. Во всех юрских родах, изученных Керри (94), наблюдалось изменение соотношений роста у 2-3 половины оборота, и это истолковывалось как конец 1-ой послеличиночной стадии роста (?нэпионическая стадия Хайэтта, 1889, стр.18). Подобные же изменения имеют место через различные интервалы во всем фрагмаконе. У многих раковин они отмечены параболами, что описано выше. У многих семейств за каждым пережимом следует внезапное уве-

личение размера и изменение в направлении ребристости. Это было описано как "сегментальный рост" и приписывалось замедлению активности с тем, чтобы дать возможность увеличиться мягкому телу (315, стр.94; 445).

Другие изменения, постепенные или внезапные, иллюстрируются многими морфологическими признаками раковины, описанными выше; например, превращение центрального желобка в киль и наоборот, развитие или исчезновение бугорков и шипов, изменение узких частых ребер в огромные вздутие клинья (это последнее является более крупным изменением в приспособлении (устройстве) животного, поскольку ребра представляют складки в раковине, а не скульптурные признаки). Наиболее крупные изменения у многих раковин происходят к началу взрослой стадии и включают более или менее глубокие изменения об'ема и формы жилой камеры и специализацию устья.

Необходимо всегда иметь в виду все эти онтогенетические изменения; они являются серьезной помехой для применения статистических и графических методов для определения и классификации аммонитов. Ни одна группа измерений не может быть противопоставлена другой для сравнения раковин двух особей, т.к. различные изменения происходят у различных диаметров согласно конечному размеру раковины, или в соответствии с тем, был ли ее рост ускоренным или запоздалым у какой-нибудь стадии (549). Во всяком случае, философское обоснование использования статистических методов для отдельных признаков сложного организма (например, те, которые пытались использовать для аммонитов Бринкманн, 1929, и Фрадин, 1950) - сомнительно (58).

В конечной (?геронтической) стадии роста выделение карбоната кальция, по-видимому, продолжалось с неослабевающим темпом после того, как увеличение мягкого тела сократилось. Это единственное возможное обяснение частому расположению наружного родак и ребер к концу взрослой стадии, или же только увеличению ребер. Та же самая излишняя способность выделять раковинное вещество также могла играть роль в производстве складок, ростров и других признаков у столь многих взрослых перистом.

Невозможно дать какую-либо абсолютную оценку темпов роста раковины аммонитов, но некоторая оценка их была дана Шиндевольфом (415). Он обнаружил, что некоторые нижнелиасовые аммониты почти полностью окружены рдной большой трубкой *Serpula*, которая должно быть росла в какой-то симбиотической ассоциации с аммонитом (рис. 148). По ряду наиболее близко родственных современных серпулид он вычислил, что темпы роста аммонитов был порядка одного оборота в течение от 4 месяцев до 3 лет. Предполагая, что стадии роста были сезонными, Керри (94, стр. 198) вычислила для некоторых родов развитие примерно 6 оборотов в 4 года.

Филогения, классификация, эволюция

Идеалистически мыслящему систематику кажется афоризмом то, что классификация должна быть основана на филогении. Некоторым из его более практически мыслящим коллегам является троизм то, что филогению можно вывести только из точной морфологической классификации. Несомненно, что попытки заниматься

отдельно либо классификацией, либо филогенией, приводит к движению по кругу. И та и другая целиком зависят от точных знаний морфологии всех форм, которые жили (а это включает их онтогенез), и от их стратиграфического порядка. Основная цель "Трактата" - дать конспективную картину всех известных до сих пор фактов, а не директивы или руководство для оценки и интерпретации этих фактов. Поэтому в настоящем разделе делается попытка дать только краткое обяснение и оправдание той классификации, которая принята в систематическом разделе.

Происхождение мезозойских аммоноидей

Наиболее древние бесспорные аммоноидеи - *Anarcostacea*, которые встречаются в нижнем девоне. От них палеозойские аммоноидеи разделились на три основных ствола. Один из них - *Clymeniina*, с дорсальным сифоном, которые вымерли к концу девона. Второй - *Goniatitina*, включавший огромное большинство верхнепалеозойских аммоноидей и вымерший в перми. Третий (который появился уже в позднем девоне) - *Prolecanitina*, которые продолжались за границу палеозоя и мезозоя и дали начало всем мезозойским аммоноидеям.

Первичное различие между *Prolecanitina* и *Goniatitina* основывается, согласно Шинdevольфу (419) на онтогенезе лопастной линии. У *Prolecanitina* боковая лопасть возникает вблизи умбоанального шва и в ходе развития сдвигается вентрально ~~направленной~~ сторону, пока не займет нормального положения ~~на~~ между умбоанальным швом и срединой вентральной стороны; в то же самое время вблизи ~~в~~ соседства с умбоанальным ~~швом~~ возникает

новая умбональная лопасть. Это нормальный ход развития для всех мезозойских аммоидей, и он ~~и он~~ указывает на то, что предками их были *Prolecanitina*. С другой стороны, у *Goniatitina* боковая лопасть остается маленькой ~~и волизи~~ ^{и ~~находится~~} умбонального шва в течение всего развития, в то время ~~как~~ ^{когда} в середине бокового седла постепенно образуется ложная боковая лопасть.

Так, боковая лопасть взрослых гониатитов не гомологична боковой лопасти более поздних аммонитов, а является в действительности адвентивной лопастью.

Ход эволюции мезозойских аммоидей

В раннем триасе от ксеноидисцид, группы, происходящей от *Prolecanitina*, произошла большая вспышка эволюционной радиации. Большая часть этих форм была обединена Каммелем (1952) в 8 надсемейств, составляющих вместе подотряд *Seratitina* (рис. 149). Все они вымерли до конца триаса. Но одна совершенно новая группа, которая возникла уже в раннем триасе, выжила при общем вымирании в рете и перешла в юру. Это были *Phylloceratina*, которые должно быть были исходной группой всех юрских и меловых аммонитов (рис. 150, 151).

С началом юры возникает новое явление. Это совместное сосуществование долгоживущей группы (то же самое надсемейство *Phyllocerataceae*, которое возникло в раннем триасе и продолжалось с небольшим изменением до конца мела) и ряд новых радиаций от него, состоящих из надсемейств и семейств, каждое из которых само не раз давало радиации, так что образовался

сложный клубок линий. К началу юры, одна из этих ветвей, *Lytoceratina*, которая предположительно возникла от *Phylloceratina* где-то во время перехода от триаса к лиасу, но скоро полностью обособилась, сама стала долгоживущей группой и дала больше радиаций, чем возникло непосредственно от ее предков *Phylloceratina* (рис.150,151).

Практические трудности классификации

Долгое время уже стремятся найти ключ для того, чтобы распутать сложный клубок юрских и меловых аммонитов на строгой филогенетической основе, но он еще не найден. Филогенетическая классификация здесь терпит неудачу. Имеется такое множество аммонитов (по крайней мере в юре), которых нельзя надежно проледить вплоть до их исходной группы, что до сих пор еще практически необходимо сохранять полифилетический подотряд *Ammonitina* для всех этих аммонитов (或多或少 большинство), у которых нельзя четко определить родство их либо с устойчивыми *Phylloceratina*, либо с устойчивыми *Lytoceratina*; возможно, что исходной группой большинства тех аммонитов, которые появились после синемора и до валанжина, были *Lytoceratina*, но также возможно и происхождение их от *Phylloceratina*, особенно для надсемейства *Naplocerataceae* (рис.150).

Попытки в прошлом построения филогенетических древ как основы для классификации, основывались на различных признаках и находились под влиянием принципов или "законов", модных в различные периоды и в различных странах.

Пионеры 19 века, начиная с фон Буха и Квенштедта, основывали свою классификацию на форме раковины: все оксионы были обединены вместе, независимо от возраста, и т.д., для всех главных типов форм. Эта "прямолинейная морфологическая" школа имела своих сторонников вплоть до наших дней; например, Ролье (384) и Штейнманн (494, 496) не останавливались перед включением в один и тот же род похожие формы из любой части триаса, юры или мела. Именно им принадлежала "вертикальная" классификация в истинном смысле слова. Против этого простого принципа возражали многие авторы, такие как Помпецкий (352), Хайэтт, Букман и другие, и стремились найти замену.

Итеративная эволюция

Эта гипотеза впервые была предложена Зальфельдом (396, 400-402) и разработана Фребольдом (150), Спэтом и другими. Она постулирует, что консервативные *Phyllocerasatina* и *Lytocerasatina* повторно давали волны свежих потомков, которые в различные времена и в различных местах повторяли со всеми возможными вариациями хорошо испытанные формы раковины. Зальфельд в 1922г. провозгласил: "Таким образом, определилось, что из всех членов семейства, существующих для юрских и меловых аммонитов, ничего не остается". Все новые исследования фауны добавляли что-то к известным примерам гетерохронной гомеоморфии. В качестве особо интересного примера можно упомянуть *Symbites*, - ряд маленьких, шарообразных, без ясных признаков аммонитов, найденных в последовательных горизонтах в нижнем лиасе. Букман (62) рассматривал их как "корни всех аммонитов", которые произошли от

сходной триасовой формы, может быть от *Nannites*.

Спэйт считал их дегенерировавшими "конечными формами" и поместил их в три различных лиасовых семейства согласно их стратиграфическому горизонту, и они там и остаются. Однако *Lissoceras* и *Haploceras*, другие маленькие гладкие аммонитовые роды из средней и верхней юры, которых Букман считал дегенерирующими конечными формами, Спэтом рассматривались как итеративные переходные формы от *Phylloceratina* к *Oppeliidae*. Автор считает, что прав скорее Букман (рис. 150). Эти примеры иллюстриируют, что происходит в классификации.

Возможности вариаций всех признаков аммонитовой раковины ограничены; также ограничены и возможности комбинации факторов окружающей среды, к которым аммониты должны были приспособливаться. Соответственно, в течение мезозойского времени должно быть не раз повторялись сходные адаптации. Логический вывод, к которому приводят принятие этой гипотезы, - возраставшая "горизонтальная классификация, которая абсолютно зависит от точных стратиграфических данных. Эта сложность современной классификации, наблюдаемая в описательных частях этого Трактата, является результатом в основном принятия в большой степени теории итеративной эволюции, хотя имеется сравнительно небольшое число доказанных примеров ее встречаемости. Мы часто уверены в том, что она имеет место (Хаас, 1942, собрал несколько очень интересных примеров), но мы редко можем доказать, что такое представляет из себя "итеративные" связи. Более всего ставят в тупик как раз те семейства, к оторые имеют относительно небольшую скульптуру; они всегда могут оказаться как

раз этими критическими переходами от гладких "liostraca"
(Phylloceratina) к скульптированным "trachyostraca" или
они могут оказаться вторично упрощенными "рёг рессиями". Долго
живущие гладкие *Naploceratidae* и *Desmoceratidae* долгое время
были предметом споров и все еще остаются яблоком раздоров.
Г.Дувийе уже в 1916 г. придерживался того, что *Desmoceratidae*
произошли непосредственно от *Phylloceratidae* (*Sowerbyceras*)
и этот взгляд принимается здесь.

Рекапитуляция

Примерно в течение полувека (1880-1930) эти трудности
смузали мало. В те счастливые годы специалисты полагали,
что у них имеется ключ к теории рекапитуляции ("палингенез",
"морфогенез"). Согласно этой теории, онтогенез особи - это
рекапитуляция филогении расы, так что необходимо только
изучить онтогенез какого-нибудь аммонита, чтобы раскрыть
характер его предков, а, следовательно, и его положение в
семействе. Внушительные работы Хайэтта (особенно, 1889 г)
были основным источником этой доктрины, которая была принята
целиком Буманом и большинством других авторов. Работы 2-ой
и 3-ей декады XX века, написанные в духе теории рекапитуляции,
кажутся странными при чтении сегодня. Если, как часто обнаруживалось,
не все ожидаемые стадии присутствуют в онтогенезе, то
значит они были пропущены; тогда этот "факт", что стадия была
пропущена, принимает сам по себе большое значение, и формы
классифицировались вместе по признакам, которыми никто из них
не обладал. Все это, конечно, было облачено в научную формули-

ровку: "таксигенез", "брадигенез", "палингенез", "липопалин-генез" и другие термины.

Однако там, где в больших количествах хорошо сохранились ранние стадии аммонитов, обнаруживается, что они показывают большую амплитуду вариаций, чем взрослые. Молодые особи, в самом деле, более "пластичны". Классификация, основанная на них, обычно очень отличается от классификации, основанной на средних и внешних оборотах. Взрослые аммониты из одного и того же горизонта, во всех отношениях идентичные, могут иметь удивительно различные ранние обороты. Так, тщательные поиски ранних стадий, развертывание многих аммонитов и разрушение их временем, привели бы к выводу, что все группы являются полифилетическими, если теория рекапитуляции будет неизменно правильной.

Тем не менее, изучение онтогенеза, предпринятое в этот период, особенно исследования развития лопастных линий, внесли существенный вклад в наши знания (456, 519-521), которые осветили еще большее число случаев гомеоморфии. Например, Джордж (1930) показал, что синеморские оксиконы, "объединенные в роде *Oxytopiceras*, имеют различные типы развития лопастной линии и поэтому, возможно, возникли от различных родов или подсемейств *Arietitidae*, хотя он не мог указать, от каких именно. Подобные же выводы были получены на основе акульптуры и формы раковин для похожих, более поздних оксиконов, классифицируемых как *Cardioceratidae*, с составляющими их родами, и для многих других юрских и меловых семейств.

Ценогенез и протерогенез

Теория рекапитуляции была окончательно поколеблена в 1901 году, когда Павлов показал, что у ряда юрских родов именно молодые аммониты, в неанической стадии по хайэттовской схеме, впервые показывают новые признаки ребристости и формы оборота, которые только на более высоких стратиграфических горизонтах распространились на взрослые особи. Он назвал этот процесс "филогенетическим ускорением" или "предварением признаков", и так как внутренние обороты предсказывают признаки своих расовых потомков, он назвал их также "профетической фазой". Павлов указывал на подобные явления у белемнитов, гастрапод и позвоночных и делал вывод: "Надо надеяться, что под влиянием фактов скоро будет осознана ограниченность гипотезы рекапитуляции и будет оставлено широкое поле для других интерпретаций". Но только спустя 20 лет выводы Павлова были независимо повторены на западе Левинским (1923), Спэтом (1924) и Шиндевольфом (1925, 1929, 1936). И постепенно стали приниматься во внимание при преподавании. Раннее появление нового признака известно биологам как ценогенез; и этот термин представляется подходящим для процесса, описанного Павловым, исключая лишь то, что в палеонтологической концепции последующее включение этого признака ни у взрослых особей потомков, как твердый признак группы, является ниболее важным элементом. Шиндевольф дал для этого процесса термин "протерогенез".

Закон Долло

Еще одним "законом", на который очень опирались в первые десятилетия ХХ века как на основу для филогенетических выводов, каса-

ющихся аммонитов, был "закон необратимости эволюции" Долло (1922). Согласно этому "закону" все эволюционные отклонения от нормального аммонита (обычно понимаемого как правильно свернутый *planulate*) были тупыми линиями. Так, гетероморфы не только не могли производить normally свернутых потомков, но также на конце их линии эволюции неизменно должны быть оксиконы и сфероконы, роковая продукция, предназначенная для вымирания. Подобно большинству таких гипотез, эта гипотеза содержит много правильного и применяется во многих случаях, но она приводит к ошибке, если принимается как закон. Большинство гетероморфов, оксиконов и сфероконов, в самом деле были, вероятно, тупыми концами, "специализированными конечными формами". Но аммониты, как обычно, давали исключения, которые подвергали проверке это правило. Например, приводя многочисленные случаи, подтверждающие "закон" Долло, авторы постоянно забывают об оксиконовом роде *Amaltheus*, который дал начало плануллятному роду *Pleuroceras*, и об оксиконе *Cardioceras*, который развился в плануллятный *Amoeboeras* и его подроды. В обоих этих случаях конечными формами этих диний и целых семейств являются типичные нормальные планулляты. Более того, меловые гетероморфы ни в коем случае не являются "конечными формами", предназначеными для раннего вымирания. Наоборот, многие из них существовали так же долго, как и их неизменившаяся родственная группа литоцератид, от которых они произошли.

Оценка признаков

Почти все части раковины использовались в разное время разными авторами как основа для классификации: протоконхи и пресепты; жилая камера (большая или маленькая); форма устья (простое, суженное или со складками); наличие или отсутствие киля, характер киля (твёрдый, или полый и открытый, или полый с перегородкой); ребристость и другая скульптура, ее характер и направление ("радиальные линии") и лопастные линии. Все они оказались ненадежными и ни один из них нельзя выделить как имеющий особое значение по сравнению с другими признаками. Кили всех видов, желобки и другие центральные признаки появляются и исчезают в любой ветви и могут появиться внезапно в самом неожиданном месте, в семействе, не имеющем киляй или бороздок ~~жилок~~; Зальфельд (1921) правильно заявил, что "центральные кили и бороздки - вторичные признаки второстепенного систематического значения". Жилые камеры всех типов (113) и устья любого рода появляются почти во всех стволах, которые в других отношениях совпадают по огромному большинству признаков, как уже указывалось выше. Ребристость и бугорки 3 или 4 различных типов могут следовать друг за другом в жизненном цикле одной особи, и это может происходить почти в любом отряде (см. примеры Дика, 1913, стр. 250). Слишком большое внимание, оказанное радиальной линии, привело Букмана к такому сложному подразделению *Glyptostrophidae*, что его монографией практически нельзя пользоваться; этот признак едва ли имеет даже вариететное значение во многих группах, где он придает ему родовое значение. Лопастные линии могут быть очень различны на

противоположных сторонах у одного и того же образца, и столь различны у раковин, в других отношениях идентичных, что на основе одних только лопастных линий можно выделить любое число родов из одного вида (например, рис. 144). Нет также никакого основания приписывать большую непогрешимость элементам внутренней лопастной линии (402), чем элементам внешней лопастной линии. Неправильно также считать, что чем труднее наблюдать какой-нибудь признак, тем большее он имеет значение.

Именно на этом фоне скептицизма, приобретенного тяжелым опытом в первой половине 20 века, нужно оценивать попытки найти нить, с помощью которой филогения будет признана и классификация перестроена на правильной основе. Похвальная попытка была сделана в ряде работ Шинdevольфом (410, 413, 417, 418), использовавшим детали раннего онтогенеза лопастных линий. В исследованных им родах он обнаружил, что в ранних лопастных линиях определенные детали умбоанальной лопасти в различных родах развиваются различным порядком (рис. 152). В одной группе ("гетерохроны", типично представленные *Stephanoceratidae*) первая ветвь умбоанальной лопасти для 2 или более линий появляется после 2 и 3 ветвей, в то время как в другой группе ("ортоканы", представленные *Perisphinctidae*) первая ветвь появляется с самого начала. На этой основе Шинdevольф по-новому классифицировал *Stephanocerataceae* и *Perisphinctaceae* из средней и верхней юры, внося решительные изменения и отделяя некоторые роды от всех, "по-видимому, родственных, одновременных форм, которые совпадают с ними по большинству других признаков. Он считает, что хотя эта особенность лопастной

линий может показаться незначительной, потому что она встречается только в самых ранних стадиях онтогенеза, она именно по этой причине имеет большее значение, так как она независима от изменения формы раковины и от образа жизни. Однако настоящему автору представляется невозможным отделение, например, *Bigotites* и *Parkinsonia* от всех других перисинктид, и *Pseudoperisphinctes* от почти идентичной *Grossouvreria*, на том основании, что они "гетерохронные", если в шиндельфовском списке "ортохронов" встречаются ткани совершенно несвязанные друг с другом рода, как *Desmoceras*, *Puzosia*, *Leopoldia*, *Parahoplites*, *Schloenbachia* и *Metaplacenticeras* (418, стр.127). Все три автора по разделу мезозойских аммоноидей согласны в том, что невозможно реорганизовать всю классификацию на такой основе в "Трактате". Мы рассматриваем эти различия в деталях самых ранних лопастных линий как еще один пример капризов "плотнической молодой особи".

Макроэволюция, микрэволюция и направления эволюции

Наиболее ярким фактом, возникающим при изучении мезозойских аммонитов с эволюционной точки зрения, является частотность, с которой история повторяет себя в продолжение приблизительно 125 миллионов лет этой эры. Конечно, эти повторения никогда не бывают точными, но они достаточно похожи, чтобы можно было представить общий ход эволюции этого отряда. Желательно дать здесь краткое описание его здесь для того, чтобы было понятнее, какой вклад в общую теорию эволюции может внести изучение аммонитов, т.к. когда они упоминаются в трактатах по

эволюции, то значение аммонитов обычно все еще показывается с помощью устаревших цитат времен господства теории рекапитуляции.

Эволюция прежде всего очень нервная. Некоторые периоды были необычайно продуктивны новыми и жизнеспособными формами, которые часто возникают как будто бы ниоткуда (так называемое "криптогенение" типа Неймайра, 1878) и становятся господствующими почти одновременно в большой части мира. Это периоды дальнейшего размножения, макроэволюции, скачкообразной эволюции, взрывной радиации. И согласно терминологии различных бирлогов и генетиков. Определение того, как осуществляются такие внезапные многократные возникновения, - это дело будущего; был ли это процесс приспособления к тонким не географическим нишам, или об'ясняется ^и это генетическими факторами и преадаптацией, или же это загадочное проявление "жизенного скачка" (*élan vital*), во всяком случае нужно упомянуть о них, так что они имели место. Показать это на соответствующих примерах займет много места; один из наиболее ранних (у климентий) хорошо дан у Шиндельвольфа (416, стр.42, рис.25).

Два других признака этого явления обычны: крупные новоинки происходят ценогенетически (новые формы различаются с самого начала их последовательного онтогенеза и либо включают новые признаки немедленно в весь онтогенез, либо постепенно, через ряд последующих поколений, протерогенетически); и новые формы затем продолжают развиваться более постепенно по дивергентным или более или менее параллельным линиям, проходя через ряд стандартных изменений, которые повторяются после каждой взрывной фазы.

Эта вторая фаза более медленной, менее эффектной, с терминологией эволюции является, в биологической терминологии, фазой микроэволюции, или геронтоморфоза. В этой фазе новые рода становятся специализированными в ряде хорошо проверенных направлений, такие, как, например, развитие в сферонии или оксикони, или же приобретение гигантского размера, либо развитие киля (если начальные формы не имели никакого киля) или же борозды либо гладкой полосы на вентральной стороне, либо упрощая (сглаживая) ребристость и лопастные линии. Это склонение какому-либо направлению наводит на мысль о ортогенетических причинах, но не обязательно должно об'ясняться ортогенезом. Кроме того, некоторые яркие исключения, такие как эндоцессивная эволюция оксиноновых амальгайд от планулатного *Oistoceras* и их постепенное развитие в планулатный *Pleuroceras*, сильно ~~подтверждая~~ против слепого ортогенетического об'яснения общих направлений. Именно параллельное развитие линий по схожим общим направлениям постоянно производило гомеоморфоз, сглаживая и уничтожая различные признаки или повторяя признаки ствола; и они могут быть ~~жизненными~~ или идиохронными, либо гетерохронными. Крайне выделяющиеся случаи могут быть атавистическими, так как упрощение неизбежно производит более примитивно выглядящие типы.

Примеры эволюции аммоноидей

Вааген (1869) пытался показать происходящие линии у *Oppeliidae* от среднего байоса до верхнего келловея. Его работа содержит прекрасный разбор всех принципов и трудностей и должна быть прочтана всеми изучающими аммонитов. Главная трудность в таких исследованиях-это то, что линия - это слишком упрощенное представ-

лемо; невозможно найти какую-либо последовательность индивидумов, о которых определенно можно было бы сказать, что они генетически связаны строгими предково-потомковыми отношениями. Когда мы стараемся расшифровать такую линию (Гокленгей-
хе Ваагена; *série génétique*, Павлова), мы в действительности имеем дело с рядом популяций, которые могут быть составлены из неопределенного числа линий, либо ^{развивающихся и расходящихся} параллельно в одном течении (реках), либо ^{расходящихся} на ряд направлений ("генетическая ветвь" Павлова, 1901, стр.59), что может и не быть ясным, потому что часто не осуществляется, благодаря прежде временному вымиранию, либо просто это не заметно благодаря плохой сохранности материала или недостатка сборов. Из этих популяций, благодаря ~~принципу~~ случайностям сохранности и случайностям обнажений пород, мы имеем небольшие образцы, из которых в свою очередь мы выбираем особей, которых мы считаем типическими. Даже тогда, при отсутствии статистического анализа ~~изолированных~~ всей действительной популяции для большого числа признаков, трудно быть уверенным в том, что ~~изолированных~~ при нашем выборе особей мы не руководствуемся предвзятыми мнениями. Эти соображения всегда нужно иметь в виду, так как пренебрежение ими приводит к созданию гипотетических семейственных древ, которые оказываются несостоятельными в результате дальнейших стратиграфических обзоров, также как и филогенетические "законы", выведенные из них.

Тем не менее, тщательный сбор материала в ограниченной площади, особенно из обнажений на крутых обрывах, из геологи-

ческих базаедоватезисов⁶ разрезов приемлемой литологической схемы дал примеры эволюционных линий и радиаций, которые могут быть приняты с некоторой уверенностью. Интересно отметить, что эти примеры иначе можно опровергнуть один или более из ранее принятых "законов", рассмотренных выше (морфогенез, необратимость и т.д.).

Liparoceratidae и *Amaltheidae*

Лучший и наиболее подробный пример, и оторванный только можно привести, - это филогения семейств *Liparoceratidae* и *Amaltheidae*, охватывающих весь пленебахский ярус. *Liparoceratidae* из нижнего пленебаха были собраны в большом количестве Лэнгом в Дорсете и описаны монографически Л.Ф.Спетом (1938), а *Amaltheidae* из верхнего пленебаха (домерский ярус) были собраны из всех британских отложений Говардом, который подготовливает монографию и любезно предоставил в наше распоряжение свои результаты и рис. 153.

Предок липароцератид - эволютивная, тонкоребристый бугорчатая форма, которая все еще показывает большое сходство с абсолютными *Bedekceratidae*, от которых происходит эта группа. В том же горизонте (нижняя юрская зона) имеются формы с такой же ребристостью и бугорками, но отличающиеся большей инволютностью (рис. 153, 1а, в) и поэтому более похожие на более поздних типичных *Liparoceras*. Эти последние дали начало в немногом более высоком горизонте той же зоны еще более инволютным сферовозкам, с более грубыми и более длинными первичными ребрами и с отступающими внутренними и четко выраженными внеш-

ними бугорками (рис. 153, 2, b). Отсюда разделились две группы одна из которых (*Циркосекас*, *Весеисекас*) представляет резко выраженные сфероконы, главным образом, с тонкой ребристостью, другая (*Ангелосекас*) имеет грубые и простые ребра на внутренних оборотах (рис. 153, 3a, b, 4). В этой замечательной линии внутренние обороты — *саргисекас*, и если их отделить, вряд ли можно предположить, что они родственны с предками сфероконов, или даже хемисфероконам и тонко ребристым внешним оборотам дядя той же самой особи. У последовательных видов, однако, *саргисекас* стадия постепенно распространяется (с помощью протерогенеза) на средние и в конечном счете на внешние обороты, так что в конце концов в средней dato^й зоне создаются полные каприкорны (рис. 153, 5a, b).

Близи или на самой вершине dato^й зоны каприкорна *Ангелосекас* или сменяется каприкорном *Оистосекас*, который неразличим, если смотреть сбоку, но отличается значительными развитиями на вентральной стороне. Вместо проходящих прямо по вентральной стороне и оставшихся простыми ребер, ребристость *Оистосекас* (рис. 153, 6a, b) выдвигается вперед, образуя вентральные очертания; а у некоторых морфологически продвинутых видов эти ребра имеют тенденцию к раздвоению и вентральная сторона поднимается к эмбриональному клюву. Это самые ранние проявления основных признаков последующего семейства *Амальтейдас*. Обнажения переходных слоев от нижнего к верхнему плиенсбаху, в которых происходят эти изменения, являются достаточными, и интенсивные сборы Говарта и его предшественников не могли указать никаких-либо других аммонитов, от которых могли бы произойти амальтейды.

Самые ранние формы, у которых был обнаружен протокиль, — это самые ранние обороты (*nuclei*) из самой верхней подзонной зоны *davosi* (Спет., 1938, табл. 26, фиг. 16). В нижней подзоне следующей зоны (*margaritatus*) имеются переходные формы ~~их~~ (рис. 153, 7) от *Oistoceraspis* к полностью дифференцированному *Amaltheus* (рис. 153, 8а, б). Преобразование было быстрым, и в настоящее время невозможно утверждать, было ли оно протерогенетическим или палингенетическим. Хотя первые видоизменения вентральной стороны имеют место по-видимому на внутренних оборотах, дальнейшее возникновение и зубчатость киля и сжатие оборотов, образующее первые оксилюны (*Amaltheus stokesi*) происходит на средних или внешних оборотах, в то время как внутренние обороты (*nuclei*) остаются плотными и подобными *Oistoceraspis*.

Amaltheus stokesi образует корневой ствол для всех амальтейд, которые известны своим полиморфизмом. Приобретение оксилюновой формы, далекое от того, чтобы быть фатальным, совпало с началом повторных радиаций. *Amaltheus margaritatus*, зональная рутильная форма, которая для большинства из нас является типом рода, не происходит по прямой линии, а от отходящей ветви, у которой оксилюновая форма была доведена до более ранних оборотов, чем в прямой линии, и которая окончилась резким оксилюном *Pseudoamaltheus*. Другая боковая линия закончилась совершенно гладким карликовым *Amalgeschae*.

Между тем главное направление сохраняет свои плотные внутренние обороты (у некоторых видов с бугорками и *coronate*) и относительно эволютивное свертывание и дает начало, с помощью

переходных форм (таких как на рис. 153, 9 а, б; 10, а, б), и эволюционному, планулатному бугорчатому роду *Pleuroceras* из зоны *spinatum* у вершины палеобака. *Pleuroceras*, по-видимому, также возник от одной предковой группы, и от него произошла радиация ряда видов, характеризующихся различными стилями ребристости и бугорчатости. Затем это семейство вымерло, не оставив никаких потомков в тоарской фауне.

Эта история иллюстрирует эволюцию планулят в сфероконы, диморфы и каприкоры; каприкоры в килеватые и ребристые сфероконы; и этих последних обратно к планулятам.

Macrocephalitidae и *Cardioceratidae*

Вся эта история была повторена *Macrocephalitidae* и *Cardioceratidae* из средней и верхней юры. Они обычно предполагают, что сфероконы *Macrocephalites* и *Tulites*, произошедшие по существу от планулятной группы *Stephanoceras* из байоса-батона, дали кедиксы *Cadoceras* и оксиконы *Chonetectedtoceras* и *Cardioceras*, которые снова вернулись к планулятному *Amoeboceras*, и прежде чем исчезнуть в нижнем киммеридже, в конце концов даже произвели различные отклоняющиеся конечные формы, включая гладкий, почти без киля карликовые формы (*Nannocardoceras*), аналогичные *Amioceras*. Имеется чрезвычайное сходство между различными последовательными стадиями в этих двух линиях и между некоторыми из их боковых ветвей (Аркелл, 1950, стр. 356), например, (1) *Oistoceras* - *Amaltheus* - *Pleuroceras* и (2) *Chonetectedtoceras* (з.з.) - *Cardioceras* (з.з.) - *Amoeboceras* (з.з.) и *Amoebites*.

Ход эволюции *Amaltheidae*, описанный выше по данным М.К.Говарта, отличается существенно от хода эволюции *Cardioceratidae* (Аркелл, 1948, стр.380-382 и Аркелл и Май-Томас 1940). у *Cardioceratidae* ряд различных линий развивались более или менее параллельно, причем каждая линия проходила через ряд сходных ступеней в отношении главных признаков (формы оборота, стиля ребристости, развития киля и т.д.) и давала повторно боковые линии; поэтому к морфологически определенные рода *Cadoceras*, *Quintoceras*, *Cardioceras* и *Amoebooceras* представляют собой полифилетические ступени, а именно - поперечные сечения сплетения (рёбер) и его боковых ветвей. Определенные таким образом таксоны имеют большую стратиграфическую ценность и менее гипотетические, чем если предполагать, что можно давать названия линиям и определять вертикально. Где возможно, использовались подродовые названия для линий и старые родовые названия сохранились для горизонтальных группировок параллельных ступеней.

Discoplites и *Hypoplites*

Очень возможно, что анализ многих предполагаемых линий откроет нам такую же сложность и по меньшей мере микрофилетический (если не макрофилетический) состав родовых, подродовых и даже семейственных таксонов. Некоторые примеры в семейственном ранге даны в филогенетических картах (рис.149-151). Прекрасным примером для родового или подродового ранга является *Discoplites* и *Hypoplites* из верхнего альба и нижнего се-

номии (Райт и Райт, 1949). Предполагают, что два вида *Discocepholites* дали начало в результате параллельной эволюции двум группам *Nurphoplites*. Признаки, которые возникли в обоих линиях и преобразовали *Discocepholites* в *Nurphoplites* - правильная бугорчатость на периферии, по крайней мере на ранней части взрослой жилой камеры, с вытекающим отсюда угловатым сечением оборота, и большая четкость первичной части сарковидных ребер. Так, эти два рода являются полифилетическими ступенями в двух родственных параллельных линиях.

Cadoceras, *Macrcephalites*, *Kosmoceras* и связанные с ними формы

Преобразование *Cadoceras* в *Quenstedtoceras* и предполагаемое происхождение *Cadoceras* от представителя макроцефалий иллюстрирует протерогенетическое приобретение склоновой формы (рис. 154). Предполагают, что еще одна ветвь от *Macrcephalites* произвела *Kepplerites* и *Kosmoceras* с помощью протерогенетического приобретения бугорчатости на вентральной стороне. Это был один из первых примеров протогенезиса, который когда-либо приводился (Павлов, 1901, стр. 62) (см. сноски, стр. 116) (рис. 154).

Фринкманн (1929) на основе разрушенных раковин (собранных в Oxford Clay brickpits at Peterborough, England) произвел детальный и тщательный их статистический анализ рода *Kosmoceras*. В результате этого анализа он выделил 5 подродов: *Kosmoceras s.s.*, *Gulielmiceras*, *Gulielmites*, *Zugokosmoceras* и *Spinikosmoceras*, которые развивались бок о бок и характеризуются различиями в форме оборота, ребристостью и бугорчатостью и строением устья (присутствием или отсутвием вистов) (рис. 155).

Gallizoniceras и *Leymeriellidae*

Еще один интересный филогенетический ряд был найден Бринкманом в мелу нижнего альба, ^Нших выходящих на поверхности в канале между Ганновером и Лейне в Германии. Этот ряд показывает эволюцию *Gallizoniceras* (*Wollenmanniceras*) *keilbacki*, *Leymeriellidae* (рис. 156). У начала этого ряда обороты имеют много четких пережимов, пространства между которыми плоские, на которых на более высоких горизонтах развиваются простые ребра. Затем появляется срединный вентральный желобок и развивается дальше, имея различную глубину и ширину в двух параллельных ветвях этого ствола.

Расшифрование этих рядов благоприятствует необычная смесь на литологии и поэтому, вероятно, почти полная непрерывность развивающейся фауны, необходимая предпосылка для верных выводов в этом отношении. Там, где стратиграфия неблагоприятна, отмечена широкими изменениями в литологии, частым отсутствием аммонитов обязанным неблагоприятной среде окружющей среде и т.д., расшифровка эта может быть столь фрагментарной, что классификация поневоле является горизонтальной и таксоны поэтому более или менее полифилетические.

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

Столь велико их разнообразие в размере, форме, способе свертывания, толщине раковины, внешней скульптуры и внутренней сложности дополнительных линий, что аммониды, по-видимому, представляют приспособление к очень широкому кругу морских ниш. Заметно отсутствие аммонитов (или они встречаются как редкость,

обычно разрушенные) в породах коралловых рифов и быстро отложившихся ложно-слониных песков и солитов (Джексон, 1933, стр. 562-567) дает анализ распределения аммонитов в британской кре в отношении этих пород). В такую обстановку аммониты могли попасть присосавшись

ей воли при жизни либо после смерти. Практически, почти все другие типы отложений могут дать аммонитов в изобилии, хотя часто неизвестно почему, они бедны ими.

Отношение формы раковины к условиям отложений

Не раз пытались, по методу, предложенному Vaughan'ом (1940), связать форму раковин с особенностями литологическими условиями (например, Миллер и Фордем, 1937; Скотт, 1940). Работа Скотта содержит очень много интересных наблюдений и предположений, но большинство из его выводов применимы только к изученным им площадям и формациям, и при попытке применить его выводы к другим площадям и формациям немедленно наталкиваешься на противоречия.

Не раз уже высказывалась мысль, что дискоидальная, с острым краем, форма раковин с гладкой поверхностью, по-видимому, идеально приспособлена для быстрого плавания, и обращено внимание на то, что такие формы часто ассоциируются с глинами и мергелями, в то время как как более или менее одновременные им впадины и сильно скульптурированные формы якобы склонны приурочены к более маловодным, известковым и дегритовым, изобилующим раковинами, фациям. Примеры этого в байосе приводились Вестерманном (1954, стр. 30-37). Быстро приходят на ум и другие

например, господство дискоидального рода *Amaltheus* во всей Европе в нижнем домере, представленном главным образом глинями, и его замещение планулятным шиповатым *Pleureceras* в верхнем домере, причем это сопадает в большинстве площадей со сменой литологии к известнякам и железнякам; или же преобладание дискоидального *Oxuscerites* в ~~бакенхаймерской~~ (Fuller's Earth facies); или изобилие плоского *Kozmoceras* ~~оксфорда~~ в оксфорде и т.д. Но имеется ~~ши~~ много препятствий для того, чтобы сделать из этого какой-то общий вывод. Например, ~~ши~~ изобилие *Oxysticeras* в глинистых отложениях нижнего лиаса ("Oxysticerasatum") было временем явлением, т.к. такие же, более мощные глины (также нижний лиас), образованные ранее и позднее, содержат все другие аммониты, но никаких оксиконов. Опять же, оксикон *Oxuscerites* больше всех других аммонитов встречается в известково-железистой фации в батоне Германии, хотя он ~~редко~~ в той же фации в Англии; оксикон *Clydoniceras* встречается в изобилии в батонских ~~ши~~ изобилующих раковинами известняках; а в ~~ши~~ глинистых отложениях среднего оксфорда имеется зона, характеризуемая и названная по одному из наиболее вздутых стефanoцератитовых типов раковин, *Euglyptoceras sagonatum* и его родственникам, и характеризуемая также вздутым шиповатым *Reinbeckia avaseri* и родственными ему формами. Кроме того, именно оксиконы обычно показывают упрощенный, регressiveный, даже псевдоцератитовый тип лопастной линии, что объяснялось как признак длиной жизни на дне (454, 455).

Связь размера с окружающей средой

Были предприняты попытки также связать размеры раковин с осадочными фаунами (Ройтер, 1908) и был сделан вывод, что скопления карликовых форм указывает на какую-нибудь неблагоприятную обстановку, недостаток аэрации, солености, температуры (246). С другой стороны, крупный размер (гигантизм) был провозглашен как эволюционное направление, независимое от окружающей обстановки (314), т.к., в самом деле, они встречаются в любой группе в любое время и независимо от литологии, хотя, может быть, большинство гигантских аммонитов найдено в известняках. Присвоить различия в размере у аммонитов какой-нибудь особой окружающей обстановке невозможно, поскольку маленькие и крупные формы слишком часто преуспевают вместе. (Амплитуда колебания в размере у взрослых аммонитов примерно от 1 см до 3 м, или же отношение 1:300, но огромное большинство являются промежуточными, примерно от 10 до 30 см.).

Образ жизни

Образ жизни аммонитов обсуждается бесконечно. Читатели особенно просят обратить внимание на работы Вальтера (1897), Сольдера (1901, 1902), Геккеля (1902), Бенеке (1905, стр.544), Джона (1909), Ротплетца (1909), Динера (1912), Додло (1912), Скупина (1912), Фреха (1915), Прелла (1921), Стилера (1923), Г.Шмидта (1925, 1930), Берри (1928), Бейрленга (1928), Трумэна (1941) и Аркелла (1949. По меньшей мере 90 % в этих работах относится к области догадок и предположений. Полное отсутствие следов, которых можно было бы отнести к аммонитам, с одним воз-

можным исключением (525), говорит о том, что большинство из них не были ползающими формами. Однако многие из них могли жить в ~~окружающей~~, в котором никаких следов не могло сохраняться - например, в морской траве. Стилер (1922) полагает, что обледение загнутым ростром может быть объяснено только как адаптация к такой жизни на дне, так как преимущество его состоит в том, что он приподнимал устье над льдом. Берри (1928) приписывал свертывание самой раковины той же самой причине, когда ~~таких~~ прямые предки составили нектонный образ жизни, перейдя к бентосному. Асимметрия лопастных линий или сифона у некоторых родов также предполагает жизнь на дне, с одной стороны, но возможны также и другие объяснения.

Выводы, к которым приходят различные авторы, удивительно противоречивы. Например, Бойрлен (1928) утверждает, что раковина аммонитов не выполняла защитной функции, как у гастропод, но служила в основном как гидростатический аппарат, в то время как Берри (1928) заявляет, что раковина в основном была защитной и мысль о гидростатическом аппарате - это миф. Същественства как-будто говорят в пользу предположения Бойрлена и Динера, который тоже придерживался подобных взглядов. Работы этого последнего (1912, 1922) написаны с большим опытом и очень убедительно. Трудно вообразить, чтобы такая структура как фрагма-кон аммонита разнилась как побочный продукт, так как только живая камера на каждой стадии роста могла играть какую-то роль в защите животного (рис. 124). Если фрагма-кон функционировал как гидростатический аппарат, то газ должен был бы иметь возможность проходить через сифон в камеры и из камеры; а это мог-

ло осуществиться только, если по крайней мере в более крупных позднее образованных камерах сифонная трубка не становилась твердой при жизни. Возможно, отложение в фосфатизации, о котором говорилось выше, имеет какое-то отношение к этому вопросу. Во всяком случае, камеры у современных *Nautilus* и *Spirula* действительно содержат газ (главным образом, азот). Если цель этого газа просто "сделать раковину пловучей раз и навсегда", как предполагают, аммониты не могли тогда жить на больших глубинах, так как их раковины были бы раздавлены. Давление морской воды достигает примерно тонны на один квадратный метр на глубине 1000 саженей. Поэтому, если аммониты опускались более чем на половину этой глубины, их раковины (судя по экспериментам, проделанным над более мелкими, а поэтому более вильными должны были бы быть *Spirula*) должны были бы быть раздавлены, если только давление внутреннего газа не увеличивалось для того, чтобы уравновесить внешнее давление воды. При условии, что газ мог проходить через неотверженную части сифона, это могло быть осуществлено просто пассивной генерацией газа, который втягивался в камеры частичным вакуумом. Раковина также могла быть укреплена с помощью ребристости.

При влезании поднятии вверх, к поверхности, раковина должна была бы разорваться. Наиболее эффективные средства, которые можно только вообразить, для противодействия этой тенденции к разрыву, - это ряд перегородок, каждая из которых имеет максимальное возможное прилегание к внутренней стороне раковины (Аркелл, 1949, стр.409). Если эти выводы верны, усложнение лопастных линий означало бы приспособление к активному плаванию

в глубоких водах, а упрощение лопастных линий предполагало бы изменение места обитания и образа жизни, т.е. переход к более мелким водам и медленное движение передвижение. Это согласуется с тем фактом, что некоторые из наиболее сложных лопастных линий - это лопастные линии всех флюоратид и лиофлоратид, для которых всегда постулировалось на общих основах свободное плавание в открытых морях.

Новое в вопросе о нормальном положении раковин в течение жизни было внесено Трумэном (1941), который вычислил положения центра тяжести и центра пловучести у ряда родов. Он обнаружил, что у эволюционных со многими оборотами раковин центры тяжести и пловучести столь близки друг к другу, что животное легко могло значительно изменить свое положение, хотя нормальное положение при отдыхе было с устьем, направленным наполовину вверх (рис. 157, 158). Однако инволютные формы должны были более устойчивыми, и у них устье было почти полностью направлено вверх, как у современного наутилуса. Вывод таков, что большинство аммонитов не были, вероятно, криптически ползающими формами, некоторые могли ползать довольно легко, а третий могли ползать только, держась за дно. У развернутых форм, таких как скафитиды, действие пловучести камер должно было сделать почти невозможным ползание. Если такие гетероморфы жили на дне, они могли вести только ~~некоторое~~ неподвижное существование среди ила и травы. Всего вероятнее, что большинство аммонитов парились невысоко надо дном, отдыхая вблизи его, но не дотрагиваясь до него, как наутилус. Жили могли служить им для уравновешивания или как защита против врагов.

Вычисления Трумэна подтверждают отпечатки перисфинитид на золенгофенских сланцах. Ротплетц (1909) показал, что некоторые из перисфинитид, ~~которые~~ лежат на плоскости напластований в Золенгофене, имеют около себя отпечаток части вентральной стороны (рис. 158). Он указал, что единственная возможная интерпретация их - это то, что аммонит плавал пассивно в мелких водах, предположительно в водах отлива, ~~как~~ плоскость его спирали находилась в вертикальном положении, и что он дотронулся до дна сначала своей вентральной стороной, и затем, т.к. вода продолжала убывать, раковина упала на бок и в конечном счете осталась на сухом месте. В каждом образце отпечаток части вентральной стороны находится как раз там, где он должен быть согласно изображениям Трумэна. Отпечаток на иле столь ясный, что если какое-нибудь животное было высунуто из раковины, то оно также должно было бы оставить отпечаток. Вывод отсюда такой, что животное было целиком спрятано в раковине, возможно, что оно было мертвым.

Размножение

Размножение (1941)

Свет был пролит Трумэном также и на вопрос о размножении аммонитов. Измеряя огромные количества раковин, скопленных вместе в Марстон Марбл в Англии (нижний лиас), он обнаружил, что весь материал по размерам распадается на пять групп. Он интерпретировал их как показатель того, что все аммониты были убиты одновременно, и что представлено пять последовательных выводков. Были ли эти выводки сезонными или более частыми, неизвестно. Здесь последовательные выводения из личинок аммонитов, выраставших на месте, но возможно, что широкое мировое

распространение столь многих форм аммонитов обязано главным образом личинкам, которые разносимые морскими течениями; эта причина гораздо более убедительна, чем перенесение раковин после смерти.

Питание

Непосредственные данные о том, какой пищей питались аммониты, очень скучны. Масса разрушенных миниатюрных алтиков и сегментов сифонов, найденных в жилой камере *Oppelia asterias-pis* из Зеленгофена, первоначально истолковывались как остатки нерожденного потомства, но затем — как переваренные молодые особи опепелид, съеденные каннибалистически (Гюрих, 1924; Иварцбах, 1936).

Враги, повреждения

Указания на то, какие враги преследовали аммонитов, менее редки. *Amaltheus* и белемниты были найдены в желудке ящерицы (Френтцен, 1936), а многие белемниты были обнаружены в желудке рыбы, *Буроводя*. У многих халлоцератид и опепелид из южной Германии вырваны языковидные кусочки, обычно из задней части жилой камеры, как будто они были ком-то укушены. Полагают, что все ^{вероятнее} причиной этого были десятиногие ракообразные (Ролл, 1935).

Ущербы, наносимые жилой камере при жизни животного, были многочисленны. Если они были нанесены до достижения взрослого состояния, последние части раковины могут до конца отражать различные виды покажения в форме, скульптуре и лопастных линиях, обычно сопровождающие смещением сифона и жила и заметной

асимметрией. Эти искажения принимают различные хорошо известные формы, и обычно их можно узнать, имея достаточный опыт. Ряд их был изображен и рассмотрен в работах Фрааса (1863), Буна (1926), Дестомбса (1938), Спата (1945), Майбенга (1949), Droutchitchine (1954) и Попова (1954). Эти аномалии могут продолжаться до конца взрослой раковины или, если они менее серьезны, могут внезапно исчезнуть, становясь снова целиком нормальными раковинами. Если повреждение нанесено в ранних стадиях, вся раковина может иметь довольно различные признаки на противоположных сторонах, давая различия, которые, если они находятся изолированно, могли бы быть приняты за два различных вида, или даже рода. Наиболее замечательный пример этого дает *Hysteroscara*, у которого пять последних линий щитов совершенно перевернуты, лопасти обращены вперед, а седла — назад, без какого-либо искажения их элементов или деталей (Хаас, 1941). Все такие повреждения явно нанесены настичем частям раковины, которые были жилой камерой в то время. В противоположность некоторым утверждениям, неизвестно никаких данных, указывающих на то, что такие повреждения камер могли быть восстановлены.

Географическое распространение

Самые ранние амоноиды, найденные в нижнедевонских отложениях, известны пока только из центральной Европы, но знания наши пока еще слишком неполны, чтобы можно было с уверенностью считать ее колыбелью всех амонитов. Большинство палеозойских и мезозойских форм в значительной степени космопо-

личичин. Широта, а следовательно и какие-либо климатические зоны, по-видимому, мало оказывали влияния на их распределение. Тем не менее, некоторые комплексы более широко распространены, чем другие, и во всех фаунах имеются рода, подсемейства, или даже семейства, которые приурочены в своем распространении к определенной части мира.

Знания наши о юрской фауне продвинулись настолько, что можно составить карты, где с определенной точностью может быть указано распределение фауны (Аркелл, 1956). Выясняется, что в ранней юре фауна аммонитов имела широкое мировое распространение на родовом, и часто на видовом, ранге. В байосе они отступили из морей, расположенных по краям арктического океана. В батоне это отступление достигло своей наивысшей точки и аммониты стали очень ограничены в своем распространении.

^{вновь}
С келловея началось общее дальнейшее продвижение, но в Европе можно проследить последовательные продвижения с юга и севера. В поздней юре обособляются две области - boreальная и область Тетиса-Тихого океана, и связь между ними ~~оставалась~~ трудной. Для некоторых периодов возможно подразделение последней области на Тетис и область Тихого океана, и временами различные провинции характеризовались заметными признаками. Например, в тоарское время, в келловее и оxfordе некоторые особые семейства выделяли провинцию Индийского океана - Эфиопию из области Тетиса, хотя некоторые формы из этой провинции позднее были найдены в западном Тетисе.

В литературе 19 века находящиеся "Liostracina" подотряды Phylloceratina и Lytoceratina всегда изображались как

характерные для Тетиса и для особых, глубоководных отложений, и слож, имеющие их, противопоставлялись мелководным отложениям, в которых жили *trachyostracans* семейства. Правда, два лейостраковых ~~жилих~~ подотряда обычно более часто встречаются в Тетисе, чем дальше на север, но в Южной Европе, включая среднюю часть Средиземноморского района и Северную Африку, и на Кавказе и в восточной Африке, на различных горизонтах наблюдается полное смешение; *Phylloceratina* и *Lytoceratina* здесь обычны также, как и где-нибудь еще, и вместе с тем здесь изобилуют те же самые мелководные трахиостраки. Кроме того, теперь известны изолированние местонахождения *Phylloceratina* и *Lytoceratina* и в юрских и в меловых отложениях внутри Арктического круга, на севере Сибири и в Гренландии.

Мезозойская фауна аммоидей арктических районов и богатая верхнемеловая фауна Антарктического континента доказывают, что в мезозойское время не было никаких полюсов холода (*ice capa*) — по крайней мере не было там, где они в настоящее время расположены. Единственно, где могли быть расположены полюса холода — это ~~жили~~ на севере Тихого океана и соответствующее положение в южной части Атлантического океана (Аркелл, 1956). Это согласуется с давно известным находением очень похожий юрской фло-ры умеренного пояса^{семирегион} в Грэхэм Лэнд и в Восточной Гренландии. Это свидетельство настолько бесспорно, что с ним должны были бы больше считаться палеометеорологи и астрономы.