

Перевод  
нака 10

*W. J. Arkell*

**MESOZOIC AMMONOIDEA**

**by W.J.Arkell**

**pp. 81-124**

**Treatise on Invertebrate Paleontology**

**Part I**

**Mollusca 4**

**Cephalopoda**

**Ammonoidea**

**1957**

# МЕЗОЗОЙСКИЕ АММОНОИДЕИ

## Введение

В.Дж. Аркелл

Несмотря на то, что аммоноидеи 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 аммоноидей, и даже их положение в *Tetrabranchiata* в большой степени являются предположительными и построенными по догадке. Тем не менее, их чрезвычайное изобилие, широкое мировое распространение, разнообразие форм и быстрота эволюции делают их почти идеальными руководящими ископаемыми и оправдывают то огромное внимание, которое им уделяется.

## Морфология

### Общие признаки раковины

Раковина одностворчатая, 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

~~представляет собой~~ ~~орудийный~~ конус, который 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 наutilus и судя по тому, что раковины ископаемых аммоноидей 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 аммоноидей были из арагонита. Обычно арагонит замещается вторичным кальцитом, но изучение некоторых раковин с помощью рефракции (39а, стр.323) и лучей-х (375а) 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 *Lytocera*, 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 киями 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, ~~образующая~~ ~~мат~~ ~~последним~~ оборотом, называется умбо, и свертывание бывает эволютным или инволютным, в зависимости от того, является ли умбо широким или узким. Эти термины неопределенны и относительны, меняющиеся с типом свертывания, нормального для ~~многих~~ различных семейств или родов. Иначе их можно определить ~~как~~ по степени, до которой обороты покрывают друг друга. Типичная свернутая раковина аммоноидей - ни эволютная, ни инволютная, ни сжатая, ни вздутая, - называется planulate. Более вздутые формы - сфероконны или кадиконны; более сжатые формы - платиконны или оксиконны (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 разворачиваться. Эти и другие более отклоняющиеся формы известны как гетероморфные (рис. 126). Определения основных форм можно найти в глоссарии - циртоконы, гироконы, 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 стен 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 наutilus - 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 наutilus, устье нормально должно было быть расположено внизу, хотя оно было направлено горизонтально или вверх (523). Измерения обычно те же, как и для мезозойских, так и палеозойских аммоноидей, и были объяснены 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, **во-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 лопастные 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 беструнтурной карбонатной массы (? конхиолин). Сифон начинается луковичеобразным 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 трубки 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 трубки выступают по направлению к макушке и называются ретрохоанитовыми; у более продвинутых форм сифонные трубки с ранних юношеских стадий начинают выступать по направлению к устью (прохоанитовые)

### Жилая камера

Жилая камера отличается от остальной части раковины тем, что она не разделена перегородками (рис. 124). Она очень изменяется **ж** 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 *planulites*. 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 начинается с дорсальной стороны. Вследствие этого, обычно вентральная (наружная) поверхность продолжает свертываться в нормальную спираль, в то время как внутренний край последнего оборота (умбональный шов) отходит от спирали и идет тангенциально, либо постепенно, либо резко. На вентральной стороне также может развиваться выступ или коленчатый перегиб. Такое эксцентрическое свертывание 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 (*Oesortyschius*; 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 быть было сильно ограничено. У других (*Ebrauceras*, 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 <sup>очень</sup> ~~близки~~ 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, Оггом, 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 немного 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 (*Mastocerphalitidae*), 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

#### Регистрат

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 (*ligae*) 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 (пурсирадиатные). 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 *bullae*, 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 трехкилевой-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 становиться с перегородкой и наоборот, но никогда эта перегородка не простирается над жилой камерой. У некоторых форм киль в ранних ~~периодах~~ 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 (*Styracoseras*, 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 оборота, главным образом в оксиконах; 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 (Plasenticeras, Хайэтт, 1903, стр.222, табл.47) и у батонских и оксфордских оппелиид (Вааген, 1869, табл.18, фиг.5; Птиклер, 1918) и наблюдалась Аркеллем 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, фрагмент 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 ректирадиатные, прорсирадиатные, сигмоидные или угловатые. У филлоцератид они могут показывать коленчатый, направленный назад, перегиб на сторонах оборота и заметный синус, выпуклый вперед, - на вентральной 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 обеих сторонах косым простым ребром, или же простое ~~хикки~~ 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-батон) и *Spitidiscus* (неокомский ярус). Такие особые наклонные ребра выделяются как параболические ребра; вместе с сопутствующими им признаками и неправильностями они известны под общим названием парабол.

У многих перисфинктид 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 перисфинктид (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 вентральную сторону вперед в виде ровного угловатого клапана; а в середине, на умбональных краях, на каждой стороне находятся маленькие параболические бугорки. Эти бугорки помещаются на больших 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 перисфинктид 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), Паффу (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) *foliioles*.

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 суспенсивная лопасть, и ее подразделения как оксильярные лопасти. Суспенсивная 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 оксильярной других.

По мере того, как происходит усложнение, у более поздних аммонитов между первичными лопастями образуются более мелкие второстепенные лопасти. Такие <sup>↓</sup>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 оборотов и не просмотреть их онтогенез. Они называются адвентивными лопастями (рис.142).

Номенклатура седел очень непостоянна в литературе. Первичные седла на каждой стороне вентральной лопасти часто называются вентральными или наружными седлами, но в данном "Трактате" решено было называть их (следуя некоторым авторам) 1-ми боковыми седлами, и оставить термин "вентральное седло" для единичного срединного вторичного седла, образуемого при подразделении вентральной лопасти. 2-ое боковое седло, таким образом, - это седло между боковой и умбональной лопастями. На внутренней лопастной линии используется термин дорсо-латеральный 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 вентральная 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 некото-



рых семейств в ранней перми; встречаются очень сложные, типично аммонитовые лопастные линии; цератитовые лопастные линии появляются у некоторых семейств ранне-миссиссиппского возраста; гониатитовые лопастные 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 объясняют как обратные, или атавистические, изменения нормальных аммонитов (рис. 142-144).

Общее направление и ход лопастной линии в большой степени связан 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 ~~дам~~ *depressed* сечение оборота обычно связано с немногими и удлиненными элементами, и, обычно, с сильно *retracted* суспенсивной 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 различения 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 обороте на длину полной камеры, так что складки новой перегородки строятся внутри старой, вместо того, чтобы образовываться у стенки раковины (195). У некоторых *Lytoceras* форма такого процесса - обычна и становится признаком, имеющим систематическое значение. У этих аммонитов двураздельное продолжение внутренней лопасти поднимается наполовину вверх по поверхности предшествующей 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 регрессивных 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 в виду необходимости изобразить 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 двубок овая 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 пелеципода. Когда они находятся вместе с аммонитом, то общее очертание пластинок почти точно соответствует устью. Вогнутая гладкая поверхность направлена внутрь; выпуклая скульптурированная 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). Анаптихи 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 крышечка образованная в результате слияния пластинок двустворчатых аптихов.

Множество находок всех видов аптихов говорит о том, что когда они не служат в качестве крышечки, аптихи втягиваются в 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 орме 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, <sup>не</sup> имеющих виды, с которыми когда-либо были найдены аптихи, в то время

как в других группах, не более богатых видами и особями, такая ассоциация вовсе не является необычной (напр., *Aspidoceratidae*, *Oppeliidae*). Таксоны, с которыми не были найдены аптихи, столь многочисленны (например, все *Cluveniina* 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 аммоноидей, занимавшие протоконх, 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, протококн представляет отдельный этап в истории жизни животного, совершенно отличный от всех **предыдущих**.

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 **отдыхает** в то время, когда выделяется перегородка. При каждом продвижении вперед ранее образованная камера (но не сифон) покидается полностью животным - процесс, который сравнивали с molting (ecdysis) артропод и личинок артропод, с той лишь разницей, что покидаемые 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 (?непони-ческая стадия Хайэтта, 1889, стр.18). Подобные же изменения имеют место через различные интервалы во всем фрагмаконе. У многих раковин они отмечены параболлами, 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 вентрального желобка в киль и наоборот, развитие или исчезновение бугорков и шипов, изменение узких частей ребер в огромные вздутые 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 объема 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 объяснение частому расположению нарего-родок 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, рост-ров 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 окружаются одной 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 темп 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 трюизмом 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 объяснение и оправдание той классификации, которая принята в систематическом разделе.

### Происхождение мезозойских аммоноидей

Наиболее древние бесспорные аммоноидеи - *Anarcestaceae*, которые встречаются в нижнем девоне. От них палеозойские аммоноидеи разделились на три основных ствола. Один из них - *Cluvenina*, 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) - *Prolesanitina*, которые продолжались за границу палеозоя и мезозоя и дали начало всем мезозойским аммоноидеям.

Первичное различие между *Prolesanitina* и *Goniatitina* основывается, согласно Шиндевольфу (419) на онтогенезе лопастной линии. У *Prolesanitina* боковая лопасть возникает вблизи умбонального шва и в ходе развития сдвигается к вентральной <sup>направлению</sup> стороне, пока не займет нормального положения ~~поперечное~~ между умбональным швом и серединой вентральной стороны; в то же самое время <sup>вблизи</sup> ~~в соседстве с~~ умбональным швом возникает

новая умбональная лопасть. Это нормальный ход развития для всех мезозойских аммоноидей, ~~и он~~ <sup>показывает</sup> указывает на то, что предками их были *Prolesanitina*. С другой стороны, у *Goniaticina* боковая лопасть <sup>находится</sup> остается маленькой и вблизи умбонального шва в течение всего развития, в то время ~~как~~ <sup>тогда</sup> 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 аммоноидей

В раннем триасе от ксенодисцид, группы, происходящей от *Prolesanitina*, произошла большая вспышка эволюционной радиации. Большая часть этих форм была объединена Каммелем (1952) в 8 надсемейств, составляющих вместе подотряд *Seraticina* (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 *Phylloseratina*, которые должны были быть 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 *Phylloserataceae*, 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, *Lytoseratina*, которая предположительно возникла от *Phylloseratina* 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 *Phylloseratina* (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 проследить вплоть до их исходной группы, что до сих пор еще практически необходимо сохранять полифилетический подотряд *Ammonitina* для всех этих аммонитов (огромное большинство), у которых нельзя четко определить родство их либо с устойчивыми *Phylloseratina*, либо с устойчивыми *Lytoseratina*; возможно, что исходной группой большинства тех аммонитов, которые появились после синемюра и до валанжина, были *Lytoseratina*, но также возможно и происхождение их от *Phylloseratina*, особенно для надсемейства *Harposerataceae* (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 оксиконны были объединены 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 *Phylloserratina* и *Lutoserratina* 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, определяя, что было в чем-то новым, тем самым мы ради 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 *Cymbites*, - 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*.

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

Возможности вариаций всех признаков аммонитовой раковины ограничены; также ограничены и возможности комбинации факторов окружающей среды, к которым аммониты должны были приспосабливаться. Соответственно, в течение мезозойского времени должно быть не раз повторялись сходные адаптации. Логический вывод, к которому приводит принятие этой гипотезы, - возрастающая "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 не-большое 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 представляют из себя "итеративные" связи. Более всего ставят в тупик как раз те семейства, к которым имеют относительно небольшую скульптуру; они всегда могут оказаться как

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

### Рекапитуляция

Примерно в течение полувека (1880-1930) эти трудности смущали 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. Внутренние работы Хайэтта (особенно, 1889 г) были основным источником этой доктрины, которая была принята целиком Букманом и большинством других авторов. Работы 2-ой и 3-ей декады XX века, написанные в духе теории рекапитуляции, кажутся теранными 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: "тахигенез", "брадигенез", "палингенез", "липопалингенез" 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, предпринятого 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, "об"единенные в роде *Oxynoticeras*, имеют различные типы развития лопастной линии и поэтому, возможно, возникли от различных родов или подсемейств *Argoetidae*, хотя он не мог указать, от каких именно. Подобные же выводы были получены на основе скульптуры и формы раковины 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 хайеттовской 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, гастропод 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 не у взрослых особей потомков, как твердый признак группы, является ~~еще~~ более важным элементом. Шиндевольф дал для этого процесса термин "протерогенез".

## Закон Долло

Еще одним "законом", на который очень опирались в первые декады XX 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 нормально 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 планулятному роду *Pleuroceras*, и об оксиконе *Cardioceras*, который развился в планулятный *Amoeboceras* и его подроды. В обоих этих случаях конечными формами этих диний и целых семейств являются типичные нормальные плануляты. Более того, меловые гетероморфы ни в коем случае не являются "конечными формами", предназначенными 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: протоконх и пресепты; жилая камера (большая или маленькая); форма устья (простое, суженное или со складками); наличие или отсутствие кия, характер кия (твердый, или полный и открытый, или полный 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 вентральные признаки появляются и исчезают в любой ветви и могут появиться внезапно в самом неожиданном месте, в семействе, не имеющем килей или бороздок ~~Жилищников~~; Зальцфельд (1921) правильно заявил, что "вентральные 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 линией, привело Букмана к такому сложному подразделению *Graphoceratidae*, что его монографией практически нельзя пользоваться; этот признак едва ли имеет даже варьететное 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 Шиндевольфом (410, 413, 417, 418), использовавшим детали раннего онтогенеза лопастных линий. В исследованных им родах он обнаружил, что в ранних лопастных линиях определенные детали умбональной лопасти в различных родах развиваются различным порядком (рис. 152). В одной группе ("гетерохроны", типично представленные *Stephanoceratidae*) первая ветвь умбональной 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 Шиндевольф по-новому классифицировал *Stephanocerataceae* и *Perisphinctaceae* из средней и верхней юры, внося решительные изменения и отделяя некоторые рода от всех, "по-видимому, родственных, одновременных форм, которые совпадают с ними по большинству других признаков. Он считает, что хотя эта особенность лопастной

линии 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 перисфинктид, и *Pseudoperisphinctes* от почти идентичной *Grossouvreia*, на том основании, что они "гетерохронные", если в шиндевольфовском списке "ортохронов" встречаются такие 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 "пластической молодой особи".

#### Макроэволюция, микроэволюция 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 поманывается с помощью устаревших цитат времен господства теории реканитуляции.

Эволюция прежде всего очень неровная. Некоторые периоды были необычайно продуктивны новыми и жизнеспособными формами, которые часто возникают как-будто бы ниоткуда (так называемые "криптогенные" типы Неймайра, 1878) и становятся господствующими почти одновременно в большой части мира. Это периоды палеоморфоза, макроэволюции, скачкообразной эволюции, взрывной радиации. И согласно терминологии различных биологов и генетиков. Определение того, как осуществляются такие внезапные многократные возникновения, - это дело будущего; был ли это процесс приспособления к тонким не географическим нишам, или объясняется ли это генетическими факторами и преадаптацией, или же это загадочное проявление "жизненного 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 климений) хорошо дан у Шиндевольфа (416, стр.42, рис.25).

Два других признака этого явления обычны: крупные нововведения происходят ценогенетически (новые формы различаются с самого начала их последичиночного 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.



ление; невозможно найти какую-либо последовательность индивидумов, о которой определенно можно было бы сказать, что они генетически связаны строгими предково-потомковыми отношениями. Когда мы стараемся расшифровать такую линию (Fogelmei-  
he Ваагена; *série génétique*, Павлова), мы в действительности имеем дело с рядом популяций, которые могут быть составлены из неопределенного числа линий, либо ~~развивающихся~~ <sup>развивающихся</sup> параллельно в одном течении (*pléiade*), либо ~~разветвляющихся~~ <sup>расходящихся</sup> на ряд направлений ("генетическая ветвь" Павлова, 1901, стр.59), что может и не быть явным, потому что часто не осуществляется, благодаря преждевременному вымиранию, либо просто это не заметно благодаря плохой сохранности материала или недостатка сборов. Из этих популяций, благодаря ~~случайности~~ <sup>случайности</sup> 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 ~~выявляющих~~ <sup>характеризующих</sup> всей действительной популяции для большого числа признаков, трудно быть уверенным в том, что ~~наши представления~~ <sup>наши представления</sup> 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 сборов, 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 взаимосвязей разрезов<sup>6</sup> пришлому литологической смене дал примеры эволюционных линий и радиаций, которые могут быть приняты с некоторой уверенностью. Интересно отметить, что эти примеры не только опровергают один или более из ранее принятых "законов", рассмотренных выше (морфогенез, необратимость и т.д.).

### *Liparoceratidae* и *Amaltheidae*

Лучший и наиболее подробный пример, который только можно привести, - это филогения семейства *Liparoceratidae* и *Amaltheidae*, охватывающих весь палеозойский ярус. *Liparoceratidae* из нижнего палеозоя были собраны в большом количестве Лэнгом в Дорсете и описаны монографически Л.Ф.Спеном (1938), а *Amaltheidae* из верхнего палеозоя (домерский ярус) были собраны из всех британских отложений Говартом, который подготавливает монографию и любезно предоставил в наше распоряжение свои результаты и рис. 153.

Предок липароцератид - эволютная, тонкоребристая бугорчатая форма, которая все еще показывает большое сходство с аполитными *Eodoloceratidae*, от которых происходит эта группа. В том же горизонте (нижняя *jamewold* зона) имеются формы с такой же ребристостью и бугорками, но отличающиеся большей инволютностью (рис. 153, 1а, б) и поэтому более похожие на более поздних типичных *Liparoceras*. Эти последние дали начало в немного более высоком горизонте той же зоны еще более инволютным сферическим, с более грубыми и более длинными первичными ребрами и с отсутствующими внутренними и четко выраженными внеш-



ними бугорками (рис. 153, 2, b). Отсюда разделились две группы одна из которых (*Aragosoceras*, *Beeheisoceras*) представляет резко выраженные сферокони, главным образом, с тонкой ребристостью, другая (*Andegunoceras*) имеет грубые и простые ребра на внутренних оборотах (рис. 153, 3a, b, 4). В этой замечательной линии внутренние обороты - *sarçisoceras*, и если их отделить, вряд ли можно предположить, что они родственны с предками сфероконнов, или даже кемносфероконнам и тонко ребристым внешним оборотам дяди той же самой особи. У последовательных видов, однако, *sarçisoceras* стадия постепенно распространяется (с помощью протерогенеза) на средние и в конечном счете на внешние обороты, так что в конце концов в средней *давеей* зоне создаются полные наприкорны (рис. 153, 5a, b).

Вблизи или на самой вершине *давеей* зоны наприкорны *Andegunoceras* или сменяются наприкорном *Oistoceras* который неразличим, если смотреть сбоку, но отличается значительными развитиями на вентральной стороне. Вместо проходящих прямо по вентральной стороне и оставшихся простыми ребер, ребристость *Oistoceras* (рис. 153, 6a, b) выдвигается вперед, образуя вентральные *chevrons*; а у некоторых морфологически продвинутых видов эти ребра имеют тенденцию к раздвоению и вентральная сторона поднимается к эмбриональному полю. Это самые ранние проявления основных признаков последующего семейства *Amaltheidae*. Обнажения переходных слоев от нижнего к верхнему плечевому, в которых происходят эти изменения, являются достаточными, и интенсивные сборы Говарта и его предшественников не могли указать каких-либо других аммонитов, от которых могли бы произойти амальтеиды.

Самые ранние формы, у которых был обнаружен протокиль, — это самые ранние обороты ( *nuclei* ) из самой верхней подзона зоны *davosi* (Слет, 1938, табл. 26, фиг. 16). В нижней подзоне следующей зоны ( *margaritatus* ) имеются переходные формы (рис. 153, 7) от *Oistoceras* 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 кила и сжатие оборотов, образующее нервные окисконы ( *Amaltheus stokesi* ) происходят на средних или внешних оборотах, в то время как внутренние обороты ( *nuclei* ) остаются плотными и подобными *Oistoceras*.

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

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

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

Эта история иллюстрирует эволюцию планулат в сферокони, диморфы и каприкорны; каприкорнов в килеватне и ребристые сферокони; и этих последних обратно к планулатам.

#### *Macroscephalitidae* и *Cardioceratidae*

Вся эта история была повторена *Macroscephalitidae* и *Cardioceratidae* из средней и верхней юры. ~~Эти~~ Обычно предполагают, что сферокони *Macroscephalites* и *Tulites*, произошедшие <sup>от</sup> существованию планулатной группы *Strophoceras* из байоса-батона, дали рядовых *Cadoceras* и оксиконны *Quenstedtoceras* и *Cardioceras*, которые снова вернулись к планулатному *Amoeboceras*, и прежде чем исчезнуть в нижнем киммеридже, в конце концов дали произвели различные отклоняющиеся конечные формы, включая гладкий, почти без кила карликовые формы (*Nannoceras*), аналогичные *Amaloceras*. 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) *Quenstedtoceras* (s.s.) - *Cardioceras* (s.s.) - *Amoeboceras* (s.s.) и *Amoebites*.

Ход эволюции *Amaltheidae*, описанный выше по данным М.К.Говарта, отличается существенно от хода эволюции *Cardioseratidae* (Аркелл, 1948, стр.380-382 и Аркелл и Мей-Томас 1940). у *Cardioseratidae* ряд различных линий развивалось более или менее параллельно, причем каждая линия проходила через ряд сходных ступеней в отношении главных признаков (формы оборота, стиля ребристости, развития кля и т.д.) и давала повторно боковые линии; поэтому в морфологически определенные рода *Cardoseras*, *Quelatedoseras*, *Cardioseras* и *Amoeboseras* представляют собой полифилетические ступени, а именно - поперечные сечения сплетения (plexus) и его боковых ветвей. Определенные таким образом таксоны имеют большую стратиграфическую ценность и менее гипотетические, чем если ~~предлагать таксоны~~ давать названия линиям и определять вертикально. Где возможно, использовались подроковые названия для линий и старшие родовые названия сохранялись для горизонтальных группировок параллельных ступеней.

### *Discohoplites* и *Hypheoplites*

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

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

### *Cadoceras*, *Macrocserphalites*, *Kozmosceras* и связанные с ними формы

Преобразование *Cadoceras* в *Euastodoceras* и предполагаемое происхождение *Cadoceras* от представителя макроцефалитид иллюстрирует протерогенетическое приобретение оксиконной формы (рис. 154). Предполагают, что еще одна ветвь от *Macrocserphalites* произвела *Kerplerites* и *Kozmosceras* с помощью протерогенетического приобретения бугорчатости на вентральной стороне. Это был один из первых примеров протогенезиса, который когда-либо приводился (Павлов, 1901, стр. 62) (см. вноску, стр. 116) (рис. 154).

Бринкманн (1929) на основе разрушенных раковин (собранных в Oxford Clay brickpits at Peterborough, England) произвел детальный и тщательный статистический анализ рода *Kozmosceras*. В результате этого анализа он выделил 5 подродов: *Kozmosceras* s. s. *Gulielmiceras*, *Gulielmites*, *Zugokozmosceras* и *Spilkozmosceras*, которые разбивались боком о бок и характеризуются различиями в форме оборота, ребристостью и бугорчатостью и строением устья (присутствием или отсутствием вистов) (рис. 155).

## Callizoniceras и Leuheriellidae

Еще один интересный филогенетический ряд был найден Бринкманном в мелу нижнего альба, выходящим на поверхность в канале между Ганновером и Лейпцигом в Германии. Этот ряд показывает эволюцию Callizoniceras (Wollmanniceras) keilhackeri Leuheriellidae (рис. 156). У начала этого ряда обороты имеют много четких перегибов, 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 благоприятствуется необычная смена литологии и поэтому, вероятно, почти полная непрерывность развивающейся фауны, необходимые предпосылки для верных выводов в этом отношении. Там, где стратиграфия неблагоприятна, отмечена сменами в широкой литологии, частым отсутствием аммонитов, обязанным неблагоприятной окружающей 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 скульптуре и внутренней сложности допастных линий, что аммонидеи, по-видимому, представляют приспособления к очень широкому кругу морских ниш. Заметно отсутствие аммонитов (или они встречаются как редкость,

обычно разрушенные) в породах коралловых рифов и быстро отложившихся доломитовых известняках и известняках (Арвелл, 1933, стр. 562-567) дает анализ распределения аммонитов в британской пре в отношении этих пород). В такую обстановку аммониты могли попасть ~~при жизни~~

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<sup>1</sup> (1940), связать форму раковины с особыми литологическими условиями (например, Миллер и Фёрниш, 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 нежелательно при попытке применить его выводы к другим площадям и формациям немедленно наталкиваются на противоречия.

Не раз уже высказывалась мысль, что дискоидальная, с острым краем, форма раковины с гладкой поверхностью, невидимому, идеально приспособлена для быстрого плавания, и обращая внимание на то, что такие формы часто ассоциируются с глинами и мергелями, в то время как как более или менее одновременные им вздутые и сильно скульптурированные формы ~~характерны~~ приурочены к более мелководным, известковым и детритовым, изобилующим раковинами, фациям. Примеры этого в байосе приводились Вестерманном (1954, стр. 35-37). Быстро приходят на ум и другие

например, господство дискондального рода *Amaltheus* во всей Европе в нижнем домере, представленном главным образом глинами, и его замещение планулятным шиповатым *Pleuroceras* в верхнем домере, причем это совпадает в большинстве площадей со сменой литологии с известняком и железняком; или же преобладание дискондального *Oxycerites* в <sup>глинах батона</sup> ~~известняках~~ (*Fuller's Earth facies*); или изобилие плоского *Kosmoceras* <sup>и *Nesticoceras* в глине</sup> ~~известняку~~ оксфорда и т.д. Но имеется ~~много~~ много препятствий для того, чтобы сделать из этого какой-то общий вывод. Например, ~~известное~~ изобилие *Oxycerites* в глинистых отложениях нижнего лиаса ("*Oxyceritacata*") было временным явлением, т.к. такие же, более мощные глины (также нижний лиас), образованные ранее и позднее, содержат все другие ammonites, но никаких оксикон. Опять же, оксикон *Oxycerites* больше всех других ammonites встречается в известково-железистой фации в батоне Германии, хотя он редок в той же фации в Англии; оксикон *Cladoceras* встречается в изобилии в батонских ~~известняках~~ изобилующих раковинами известняках; а в ~~известняках~~ глинистых отложениях среднего оксфорда имеется зона, характеризующаяся и названная по одному из наиболее вздутых стефанокератитовых типов раковин, *Eugoniatites* ~~согнаты~~ и его родственникам, и характеризующаяся также вздутым шиповатым *Reinbeckia* ~~авсера~~ и родственными ему формами. Кроме того, именно оксикон обычно показывают упрощенный, регрессивный, даже псевдоцератитовый тип лопастной линии, что объяснялось как признаком ~~длинной~~ жизни на дне (454, 455).



### Связь размера с окружающей средой

Были предприняты попытки также связать размеры раковины с осадочными фациями (Ройтер, 1908) и был сделан вывод, что скопления карликовых форм указывает на какую-нибудь неблагоприятную обстановку, недостаток аэрации, солености, теплоты (246). С другой стороны, крупный размер (гигантизм) был провозглашен как эволюционное направление, независимое от окружающей обстановки (314), т.е., в самом деле, они встречаются в любой группе в любое время и независимо от литологии, хотя, может быть, большинство гигантских аммонитов найдено в известняках. Приписать 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), Сольджера (1901, 1902), Геккеля (1902), Бенке (1905, стр. 544), Джона (1909), Ротплетца (1909), Динера (1912), Долло (1912), Скупина (1912), Фреха (1915), Прелла (1921), Стилера (1923), Г. Шмидта (1925, 1930), Берри (1928), Вейрлена (1928), Трумана (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 <sup>или такого дна</sup> ~~нижних~~, в котором никаких следов не могло сохраниться - например, в морской траве. Стилер (1922) полагает, что обладание 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 илом. Берри (1928) приписывал свертывание самой раковины той же самой причине, когда ~~таких~~ прямые предки оставили 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. Скептические 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 фрагмакон аммонита развилась как побочный продукт, так как только живая камера на каждой стадии роста могла играть какую-то роль в защите животного (рис. 124). Если фрагмакон функционировал как гидростатический аппарат, то газ должен был бы иметь возможность проходить через сифон в камеры и из камер; а это мог-

до осуществиться только, если по крайней мере в более крупных позднее образованных камерах сифонная трубка не становилась твердой при жизни. Возможно, ототавание 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 "одевать 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 кв. дм на глубине 1000 саженей. Поэтому, если аммониты опускались более чем на половину этой глубины, их раковины (судя по экспериментам, проведенным над более мелкими, а поэтому более живыми) должны были бы быть

*Spirula* <sup>должны были бы быть</sup> раздавлены, если только давление внутреннего газа не увеличивалось для того, чтобы уравновесить внешнее давление воды. При условии, что газ мог проходить через неответственные 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 внезапном 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 приращение 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 или передвижение. Это согласуется с тем фактом, что некоторые из наиболее сложных лопастных линий - это лопастные линии всех филоцератид и литоцератид, для которых всегда постулировалось на общих основах свободное плавание в открытых морях.

Новое в вопрос о нормальном положении раковин в течение жизни было внесено Труменом (1941), который вычислил положения центра тяжести и центра пловучести у ряда родов. Он обнаружил, что у эволютных со многими оборотами раковин центры тяжести и пловучести столь близки друг к другу, что животное легко могло значительно изменять свое положение, хотя нормальное положение при отдыхе было с устьем, направленным наполовину вверх (рис. 157, 158). Однако инволютные формы должны были быть более устойчивыми, и у них устье было почти полностью направлено вверх, как у современного наutilus. Вывод таков, что большинство аммонитов не были, вероятно, кривыми ползающими формами, некоторые могли ползать довольно легко, а третьи 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 или неподвижное существование среди ила и трав. Всего вероятнее, что большинство аммонитов парили невысоко над дном, отдыхая вблизи его, но не дотрагиваясь до него, как наutilus. Шипы могли служить им для уравнивания или как защита против врагов.

Вычисления Трумена подтверждают отпечатки перифинитид на золенгофенских сланцах. Ротплетц (1909) показал, что некоторые из перифинитид, ~~лиштеры~~ лежат на плоскости напластовани<sup>я</sup> 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, ~~в~~ <sup>на</sup> плоскость его спирали находилась в вертикальном положении, и что он дотро- нулся 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 Трумена. Отпечаток на нем 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<sup>м</sup> в раковине, возможно, что оно было мертвым.

### **Исследования**

#### **Размножение**

(1941)

Свет был пролит Труменом 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 выводов. Были ли эти выводы сезонными или более частыми, неизвестно. Здесь последовательные выведения из личинок аммонитов, выраставших на месте, но возможно, что широкое мировое

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

### Питание

Непосредственные данные о том, какой пищей питались аммониты, очень скудны. Масса разрушенных миниатюрных аптихов и сегментов сифонов, найденных в жилой камере *Orpelia stegaspis* из Зеленгофена, первоначально истолковывались как остатки нерожденного потомства, но затем — как пережеванные молодые особи оппелиид, съеденные каннибалистически (Гюрк, 1924; Шварцбах, 1936).

### Враги, повреждения

Указания на то, какие враги преследовали аммонитов, менее редки. *Amaltheus* и белемниты были найдены в желудке ищеричного (Френтцен, 1936), а многие белемниты были обнаружены в желудке рыбы, *Huodius*. У многих халлоцератид и оппелиид из южной Германии вырваны языковидные кусочки, обычно из задней части жилой камеры, как будто они были кем-то укушены. Полагают, что все<sup>го</sup> вероятнее причиной этого были десятиногие ракообразные (Ролл, 1935).

Ущерб, наносимый жилой камере при жизни животного, были многочисленны. Если они были нанесены до достижения взрослого состояния, последующие части раковины могут до конца отражать различные виды искажения в форме, скульптуре и лопастных линиях, обычно сопровождаемые смещением сифона и хвоста 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), Спета (1945), Mauberge (1949), Drontschhine (1954) и Попова (1954). Эти аномалии могут продолжаться до конца взрослой раковины или, если они менее серьезные, 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 *Hustegoceras*, у которого пять последних линий ~~жилок~~ совершенно перевернуты, — лопасти обращены вперед, а седла — назад, без какого-либо искажения их элементов или деталей (Хаас, 1941). Все такие повреждения явно нанесены ~~позже~~ тем 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 аммониты, 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 аммонитов. Большинство палеозойских и мезозойских форм в значительной степени космопо-

литичны. 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 определенным частям мира.

Знания наши о юрской фауне продвинулись настолько, что можно составить карты, где с определенной точностью может быть указано распределение фауны (Аржелл, 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.

С келловеем началось <sup>вновь</sup> общее ~~наступление~~ продвижение, но в Европе можно проследить последовательные продвижения с юга и севера. В поздней юре обособляются две области - бореальная и область Тетиса-Тихого океана, и связь между ними становится ~~трудной~~ <sup>сложной</sup>. 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 оксфорде 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 ~~находились~~ "Liosceratus" подотряды ~~Phyllosceratina~~ и ~~Lutosceratina~~ всегда изображались как



характерны для Тетиса и для особых, глубоководных отложений, и слое, вмещающие их, противопоставляются мелководным отложениям, в которых жили *trachyostrocas* семейства. Правда, два лейостраконых ~~хитинизированных~~ подотряда обычно более часто встречаются в Тетисе, чем дальше на север, но в Восточной Европе, включая среднюю часть Средиземноморского района и Северную Африку, и на Кавказе и в восточной Африке, на различных горизонтах наблюдается полное смешение; *Phylloceratina* и *Lytocera* здесь обычны также, как и где-нибудь еще, и вместе с тем здесь изобилуют те же самые мелководные трахиостраки. Кроме того, теперь известны изолированные местонахождения *Phylloceratina* и *Lytocera* и в юрских и в меловых отложениях внутри Арктического круга, на севере Сибири и в Гренландии.

Мезозойская фауна аммоноидей арктических районов и богатая верхнемеловая фауна Антарктического континента доказывают, что в мезозойское время не было никаких полюсов холода (ice caps) — по крайней мере не было там, где они в настоящее время расположены. Единственно, где могли быть расположены полюса холода — это ~~хитинизированные~~ на севере Тихого океана и соответствующее положение в южной части Атлантического океана (Аркелл, 1956). Это согласуется с давно известным нахождением очень похожий юрской флоры умеренного пояса <sup>температуры</sup> в Грэнхэм Лэнд и в Восточной Гренландии. Это свидетельство настолько бесспорно, что с ним должны были бы больше считаться палеометеорологи и астрономы.