

организаций - переводчик (полн. и сокр.); аббревиатура ЦООНТИ/ВНО

Всесоюзный центр переводов (ВЦП)

(02) № перевода	Е-37452	(11) Рег. №	
(03) Москва	(04) 289 (СССР)	(12) УДК	53.31
Город	Страна	(13)	индексы Рубрикатора ГАСНТИ/МСНТИ
(05) Дата выполнения перевода	30.11.83	(14)	организация - поставщик копии
(06) Язык оригинала	английский	(15)	шифр хранения
(07) Переводчик	А.В. Гужавин	(16) СТАРЬЯ ИЗ ЖУРН.	(17) 570 (рус)
(08) Редактор		вид оригинала	язык перевода
(09)	(10)	(18) 22	(19) 10
Полн. Уч.-изд. л.	указатель	кол-во стр.	кол-во изд.
		(20)	I
			кол-во библиогр.

(21) Автор(ы) Райт К.В.

(22) Заглавие перевода Аммоноидеи мелового периода

(23) Аннотация (реферат) Представлен краткий обзор основных изменений в классификация и предполагаемой эволюции аммонитов мелового периода

(24) Ключевые слова классификация, аммониты, период, отряд, род, семейство, эволюция

(25) Заглавие перевода на рус. языке Аммоноидеи мелового периода

(31) Автор(ы) Wright C.W.

(32) Заглавие оригинала Cretaceous Ammonoidea

(33) Коллективный автор/коллективный организатор мероприятия

(34) наименование и номер мероприятия

(35) Systematics Association Special Volume 18 "The Ammonoidea"  
основное заглавие источника

(36) обозначение серии; заглавие серии

(37) The Great Britain  
место проведения мероприятия

(38) Дата 1980  
издания, проведения меропр.

(39) том (41)

(42) 157-174  
стр

(43) номер переиздания; характер переиздания

. Редактор, ФИО

Заполняется на языке перевода

Для МСНТИ  
(кроме СССР)

Заполняется на языке оригинала

Сведения об источнике

### Краткое содержание

Представлен краткий обзор основных изменений в классификации и предполагаемой эволюции аммонитов мелового периода, происшедших после 1957 года, со времени первого издания части "Трактата по палеонтологии беспозвоночных". Перечислены таксоны<sup>ОНА!</sup> аммонитов мелового периода вплоть до уровня подсемейства, с объяснениями и диаграммами, показывающими предполагаемый филогенез.

### Введение

Классификации — это не более чем гипотезы, которые необходимо подтвердить, либо признать недействительными в свете открытия новых форм или переоценки известных. Экспериментальный<sup>У</sup> подход может раздражать лиц, использующих классификацию (которые сами не являются систематиками), но это — единственный путь возможного прогресса таксономии. Более того, идея по классификации, как ни в чем ином, это идея людей и основа классификации уместна для определения и обоснованности классификации.

В начале 50-х годов, когда "Трактат" начинал свое существование, ожидалось, что описание аммонитов на английском языке будет представлено Л.Ф.Спатом, старейшиной английской школы аммонитологов и автором огромного количества работ по аммонитам в те-

---

\* Университетский Музей, Оксфорд, Великобритания.

чение 40 лет. Однако, Спат находился уже в пожилом возрасте (он родился в 1882 году) и его здоровье и зрение стали ухудшаться. Он не проявил желания взяться за дело "Трактата" при сформулированных условиях. В свете этого, ответственность за аммониты мезозоя взял на себя В.Дж.Аркелл при условии, что Каммел возьмет на себя описание таксонов триаса, а я - таксонов мелового периода.

В то время мое представление об аммонитах мелового периода ограничивалось небольшим числом групп, но Аркелл и я, мы оба подумали, что всё, что требуется, - это тщательный анализ определений из опубликованных работ, особенно работ Спата. Это явилось серьезной недооценкой задачи. Существовали не только отдельные серьезные различия во мнениях по общим идеям классификации аммонитов мелового периода, но фактически в литературе можно было обнаружить адекватные краткие описания лишь для крайне малой части родов. Четкая дифференцировка характеристик была очень редкой. В "Трактате" при публикации было около 540 родов и подродов мелового периода, которые были обоснованными, и около 150 синонимов, отличавшихся от чисто номинальных, всего около 700. Я видел и имел дело примерно лишь с половиной из них. Таким образом, только ко времени опубликования первого издания я начал считать себя квалифицированным для данного написания.

Фактически, опубликованная в течение ряда лет информация по аммонитам из англо-американских, французских и русских научных трудов дала большой стимул для исследований аммонитов. Простое перечисление в единичном линейном порядке семейств, подсемейств и родов стимулирует образование различных, если не всегда лучших, решений для понимания проблемы. За 20 лет после 1957 года опубликовано свыше 300 новых родов мелового периода, не считая многих

предложенных пересмотров классификации.

Наиболее важной из гипотез ~~Спата~~<sup>Спата</sup> (по крайней мере в отношении аммонитов мелового периода) была гипотеза о повторяющейся эволюции, разработанная по идеям Бальфельда и других. Например, в целом гладкие Desmosceratidae он рассматривал включающими "последовательные волны Phylloceratidae и Lytoceratidae, приобретающими "аспект Desmosceras" и теряющими листовидный характер линии шва". Сходным образом, считалось, что Hoplitidae содержали последовательные волны десмоцератид, которые приобрели сильный гоPLITИДНЫЙ орнамент.

К 1957 году я сделал вывод, что в отличие от точки зрения ~~Спата~~<sup>Спата</sup>, Desmoscerataceae были монофилетическими. Многие из них были реликтами, объединявшими в качестве гоPLITИД фактически все сильно орнаментированные таксоны мелового периода с бороздчатыми <sup>об</sup> или <sup>плоской</sup> ~~пластинчатыми~~ <sup>брюшной</sup> ~~брюшными~~ <sup>сторонами</sup> ~~брюшками~~. Спат и другие издавна отделяли Neosomitidae, включая Berriasellinae, как выживших Perisphinctaceae, но в первом издании "Трактата" Pulchelliidae, Deshayesitidae, Parahoplitidae и Douvilleiceratidae по-прежнему были помещены, с определенными трудностями, в Hoplitaceae.

Кэйси в своей монографии по аммонитам Lower Greensand в начале 60-х годов отделил последние три из этих семейств как Douvilleicerataceae и описал в общих чертах их связи с литоцератинами, отмечая, например, первичный шов у Rolobosceras. Между тем, Бидман<sup>5</sup> приступил к окончательному уничтожению "ложных гоPLITИД" и к созданию более высокой классификации аммонитов мелового периода на основе онтогенеза <sup>лопатной линии</sup> ~~два~~. Из четырех "нелегких" семейств рода Hoplites 1957 года лишь Pulchelliidae остаются как ответвленные Desmoscerataceae. Остальные три удалены в но-

ый подотряд Видмана Ancyloceratina, где они присоединились к гетероморфам как вторично закрученные внутри члены, все они характеризуются <sup>лопастной</sup> <sup>признаков</sup> ~~четырёхлопастным~~ ~~норвичным~~ ~~швом~~.

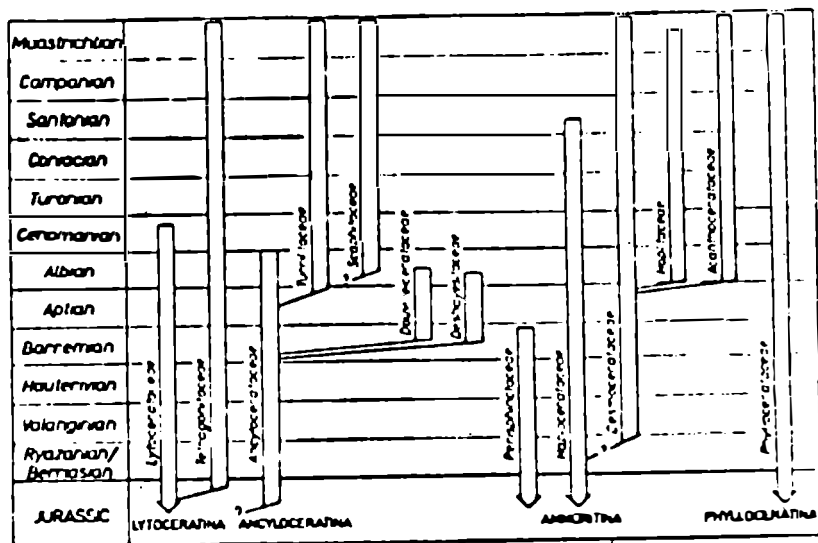


Рис. I. Подотряды и подсемейства надотряда Ammonoidea мелового периода.

Это основное оперативное вмешательство, которым мы обязаны Тюбингену, одним взмахом решает многие из проблем таксономии, которые вляяли на аммонитологов в течение десятилетий.

Можно предположить, какой была бы реакция Спата; по литературе оппозиции между так называемыми английской и немецкой школами можно создать определенное впечатление. Сейчас из исследований сына Спата, Ф.Е.Спата, ясно, что сам Спат родился в Германии и стал натурализованным гражданином Британии; этот факт он держал в секрете. Возможно, что его личное происхождение окрашивало его реакции на работу немецких коллег.

Другой ведущей гипотезой Спата была гипотеза <sup>признаков</sup> ~~целогенетичес~~кого появления новых ~~характеристик~~ и эволюции новых таксисов путем распространения на зрелых мутовках отличительных свойств,

впервые появившихся в "пластичной молодости". Поскольку дело касается по меньшей мере характеристик моллюсков, все больше <sup>подтверждается</sup> корректность этой точки зрения.

В конечном итоге, <sup>интереса</sup> оживление в диморфизме за последние 20 лет начинает четко влиять на классификации на уровне рода.

### Классификация Ammonoidea мелового периода

Последующий обзор основных изменений, происшедших после 1957 года в классификации аммонитов мелового периода, изложен против рассмотренной выше общей основы.

#### I. Phylloceratina и Lytoceratina .

В устойчивых Phylloceratina с их характерной закругленной внутренней долей нет большого изменения, но подотряд больше не рассматривается "освежающим" другие линии через меловой период. Однако, Lytoceratina подверглись некоторой хирургии. Во-первых, гетероморфы, характеризующиеся вторично <sup>лопастной</sup> четырехдольчатой <sup>прика-</sup>первич-<sup>симметрией</sup> ~~симметрией~~, были удалены из по существу <sup>лопастных</sup> ~~пятидольчатых~~ Lytoceratina в новый подотряд Ancyloceratina, обсуждаемый ниже. В пределах оставшихся Lytoceratina существует хорошая возможность для проделанного Видманом <sup>на</sup> ~~под~~семейства Lytocerataceae и Tetragonitaceae на основе размножения элементов шва в последнем.

#### 2. Ammonitina .

Среди Ammonitina отнесение Aconeceratidae к Naplocerataceae уже было осуществлено Кэйби до 1957 года. Впоследствии была оценена прямая связь между Falciferella, напоминающим

Naploceras членом Aconeceratidae , и аномальным карликовым семейством Binneyitidae , с интересной радиацией в сеноманский и туронский века в западной внутренней области Соединенных Штатов. В меловом периоде существуют другие реликты Naploceratacean ; Streblitinae продолжают относиться к ~~Valangian~~<sup>Баланжени</sup> и Naploceratidae к ~~Barremian~~<sup>Баррему</sup>. Видимо, возможно, что малоизвестное Tropitoides туронского века, помещенное ~~Спратом~~<sup>Спрэтом</sup> в Schloenbachidae , может оказаться другим таким ~~выжившим~~ организмом.

Большинство самых ранних фаун мелового периода принадлежат к Perisphinctaceae и в течение последних лет, особенно в Советском Союзе, были установлены большие количества родов. Сейчас, видимо, существуют многие перемещения в орнаменте между Craspeditidae и Polyptychitinae , ранее помещенных в Olcosterphaniidae и отсюда в Simbirskitinae. Незначительные различия в числе вспомогательных элементов ~~уже~~<sup>покабной линии</sup> едва ли могут перевесить многие другие сходства, и даже различия на уровне подсемейства сомнительны. Однако, Spiticeratinae и Olcosterphaniinae , видимо, уже образуют явный ряд поколений с началом в меловом периоде.

У Neosomitidae также бурно возникают новые рода. Очень необходима обзорная точка зрения на ~~теплицейской и арктический таксоны~~<sup>таксоны Голца</sup> ~~и~~, чтобы создать более рациональную классификацию. Шиндевольф установил семейство Endemosceratidae , отличающееся от Neosomitinae и более ранних Berriasellinae , на основе незначительных онтогенетических различий в пупочной ~~доле~~<sup>лопастях</sup>; этот участок ~~два~~<sup>лоп. л.</sup> колеблется в филогенезе Perisphinctaceae и сомнительно, чтобы подобные различия отвергнут четкие сходства в форме раковины.

Главным образом барремские Holcodiscidae в 1957 году рассматривались как сильно ребристые ответвления Eodesmosceratinae ,

несмотря на явные сходства некоторых родов с *Olcosterphaninae* , из-за связей между *Eodesmosceras* и *Spitidiscus* в раннем готеривском веке Спитона. Вадман впоследствии продемонстрировал перисфинтидную природу швов некоторых голкодисцид, и лучше переместить *Spitidiscus* и его ближайшее окружение в *Desmoscerataceae* , вернув оставшуюся часть *Holcodiscidae* к ветви олкостерфанид в *Perisphinctaceae*

Кругло-мутовчатые, гладкие или мелкорребристые десмоцератидные аммониты характерны для мелового периода и, таким образом, их происхождение представляет собой особый интерес. Спат считал, что они включают ряд последовательных производных *Phylloceratidae* и, возможно, *Lytoceratidae* . В 1957 году я считал, что они имели монофилетическое происхождение в *Phylloceratidae* на основе мелового периода. Кэйзи полагал, что они содержат смесь ответвлений *Phylloceratidae* и *Lytoceratidae* . Возврат Вадмана к старой точке зрения о единичной точке происхождения в *Harposcerataceae* теперь выглядит наиболее разумным предположением.

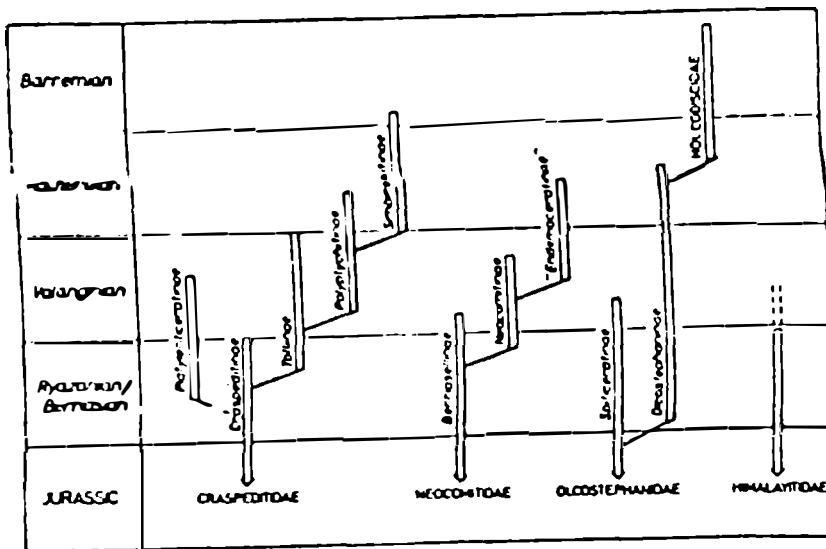


Рис.2. *Perisphinctaceae* мелового периода.



В "Трактате" Desmoscerataceae и Hoplitaceae использовались как отдельные надсемейства, хотя классификация по-прежнему частично основывалась на идее Спата о том, что Hoplitidae состояли из ряда сильно орнаментированных линий; выведенных из различных родов Desmosceratidae. Видман правильно указал, что это привело к парам близкородственных родов: одного, помещенного в Desmoscerataceae, второго - в Hoplitaceae; поэтому он объединил оба надсемейства. Распутывание Кэйзи ранней эволюции Hoplitidae предполагает монофилетическое происхождение семейства, которое должно оправдать сохранение принятого теперь деления надсемейства, хотя здесь имеется признанное близкое сходство щвов.

У Desmoscerataceae, видимо, должно существовать два основных периода эволюционной радиации. Первый в позднем готеривском и раннем барремском веках породил широкий диапазон морфотипов, от оксиконических Torcapellinae до раздувшихся и кругломутовчатых десмацератоидных типов, равно как и более сильно орнаментированных Silestidae и Pulchelliidae. От центральной линии возникает Puzosiinae, которое в течение альбского века дает начало Beudanticeratinae, возможно, единственному источнику Hoplitidae, самому Desmosceratinae и предшественникам главным образом позднего мелового периода Koszmaticeratidae и Rasydiscidae.

Это последнее семейство включает как ряд небольших буторчатых родов, так и более крупных небуторчатых родов. Первые теперь рассматриваются как микрораковины последних, но у них простые, невыступающие устья раковин, тогда как у близкородственных Puzosiinae у микрораковин, по крайней мере у некоторых форм, есть типичные выступы.

Hoplitidae по-прежнему вызывают затруднения. Как упоминалось выше, сейчас считается, что оно, видимо, имеет единственное про-

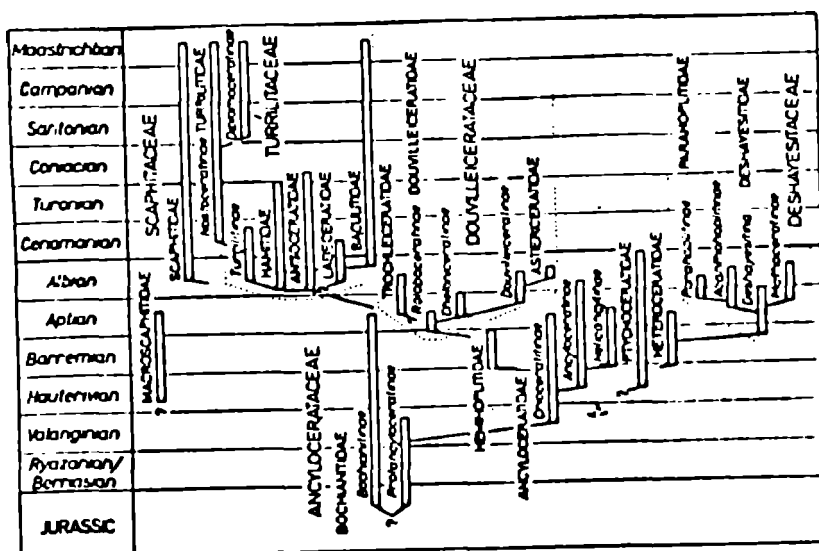


Рис.3. Ancyloceratina мелового периода.

исхождение в базальном альбском веке. Спат считал, что в пределах семейства сжатые и крайне слабо орнаментированные *Anaploplites* дали начало последовательности более сильно орнаментированных и часто раздутых форм. Мы оба, Кэйзи и я, считали, что имелась намного меньшая повторяющаяся эволюция и что, например, поздние *Ottoplites* раннего альбского века продуцировали как *Anaploplites*, так и сильно орнаментированных *Dimorphoplites*. Однако, как ясно сделал Спат, на каждом горизонте с многочисленными голплитидами существуют явные перемещения между большинством существующих морфотипов. Необходим намного более тщательный анализ, прежде чем мы сможем решить, представляет ли собой *Platystrophia* ряд гомеоморфных ответвлений, как утверждал Спат, группу родов, которая рано отделилась и развивалась параллельно, или даже сильно измечивое сплетение с *Neogastropilites*, описанные Риксайдом и Коббаном.

В 1957 году семейство *Schloenbachidae* было нечто вроде "корзины для ненужных бумаг". Само *Schloenbachia* было несомненно

производным от *Pleurohoplites* позднего альбского века, когда выступающее, но округленное брюшко превратилось в острый высокий киль. Связанными с этим родом были пять отличных от родов сеноманского и туронского веков, характеризовавшиеся киями определенного типа. Из них, *Pseudacompsoceras* оказывается синонимом *Acompsoceras* в *Acanthoceratidae*, *Tropitoides* может быть реликтовым оппелидом, *Prohauericeras* остаются неисследованными из-за отсутствия материала и *Euhystrihoceras* сейчас рассматриваются Кеннеди и мною как выживший представитель *Mortoniceratinae* с его родственным *Prionosucloides*

Из сжатых форм с высокоразвитыми псевдоцератическими швами *Placenticeratidae* теперь твердо связаны происхождением с *Hoplitinae* позднего альбского века, с рядом переходных форм от *Transasaria*. Происхождение *Engonoceratidae* все еще точно не установлено. Хотя здесь, видимо, существуют связи с *Placenticeratidae*, имеется весьма четкое свидетельство их появления до конца альбского века. Если это так, то они, возможно, произошли от *Deshayesitidae* и должны поэтому быть помещены в *Ancyloceratina*. Необходим новый анализ онтогенеза их шва.

В *Acanthocerataceae* есть некоторые изменения. *Flickiidae*, семейство карликовых с упрощенными швами, были условно помещены в это подсемейство по аналогии с другими гладкими карликовыми членами. Кеннеди и я недавно опубликовали лучшее решение проблемы, показав их происхождение в *Lyelliceratidae* <sup>7</sup>

Кэйзи показал, что дискоидное *Forbesiceratidae*, в 1957 году рассматривавшееся происшедшим от *Schloenbachiiidae*, фактически произошли от сжатого члена семейства *Lyelliceratidae*.

У Acanthoceratidae основной проблемой на уровне надсемейства было отделение и происхождение различных филетических тяжей, которые имели место в течение раннего туронского века. Результаты недавних исследований показаны на рис.4. Pseudotissotiinae теперь

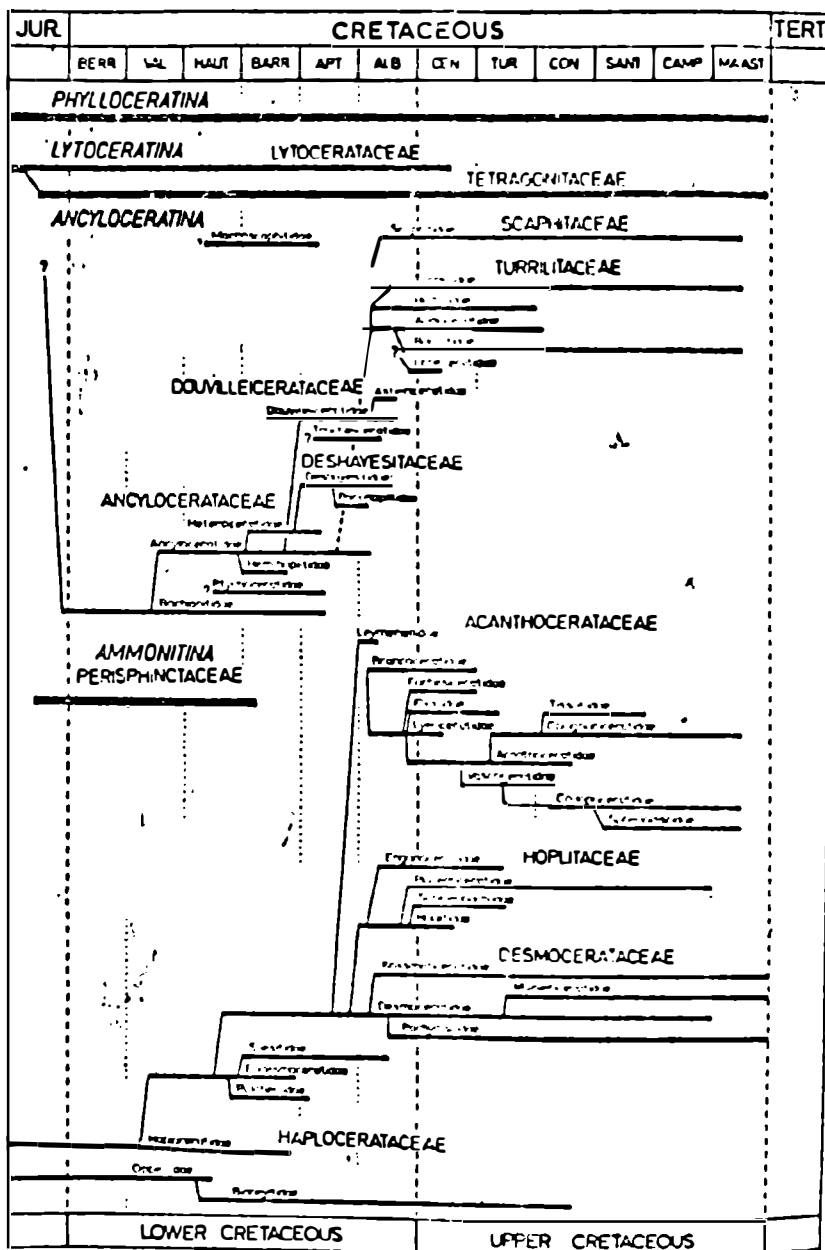


Рис.4. Предполагаемые эволюционные связи между семействами Ammonoidea мелового периода.

сгруппированы с *Vasoceratinae* , поскольку они больше не рассматриваются как непосредственные предшественники *Tissotiidae* последние теперь считаются выведенными внезапным развитием псевдоцератических швов от одновременных *Barroisiceratina* , посредством *Tissotioides* , где имелся орнамент *Barroisiceras* и шов

### 3. Ancyloceratina .

В подотряде *Ancyloceratina* Видман получил твердую основу для размещения вторично внесенных в список семейств, детальная систематика которых была хорошо разработана Кэйзи. Однако, остается многое сделать в гетероморфах. Сובлазняет желание безжалостно "свалить в одну кучу" массы установленных родов, но я подозреваю, что фаза анализа все еще не достигла достаточного прогресса для выполнения с полным успехом синтеза.

Видман<sup>6</sup> поместил все гетероморфы с четырехдольчатыми швами в единственное надсемейство *Ancylocerataceae* . Я склонен сохранить *Turrilitaceae* для этой вторичной радиации с двунадрезными взрослыми боковыми долями, что характерно для альбского века и позднего мелового периода. Немногочисленные *Ancylocerataceae* перекрывают *Turrilitaceae* во времени, но они достаточно различны и распознаваемы.

С другой стороны, у различных гетероморфных ракушечных форм есть тенденция к повтору. Существует, например, необычайное постоянство прямых аммонитов в меловом периоде. *Woschianitis* появляется уже в самом позднем юрском периоде, характеризуясь четырехдольчатым швом с трехнадрезными долями. Они существовали до позднего аптского века. В позднем альбском веке появляется вторая, и

на мой взгляд, полностью отчетливая и Turrillitacean, линия -  
- Vasculitidae, с наличием двунадрезной боковой доли. Они нахо-  
дились среди наиболее многочисленных форм позднего мелового пери-  
ода и существовали до конца периода.

### Выводы

Мои общие замечания по итогам 45-летнего исследования аммо-  
нитов мелового периода таковы:

- 1). Онтогенез шва имеет большое значение для классификации,  
но не всегда преобладает; должны учитываться все характеристики.
- 2). Для всех практических целей любая индивидуальная особен-  
ность может быть изменена на противоположную в эволюции, хотя  
всегда существуют ключи на некоторой стадии онтогенеза к связям  
аммонитов.
- 3). Диморфизм имеет широкое распространение, но он неодноро-  
ден и по-прежнему неясно, является ли он универсальным, или по-  
ловым.
- 4). Большинство аммонитологов являются как "разделителями",  
так и "объединителями" на различных этапах своей карьеры и в от-  
ношении различных групп аммонитов; и отдельные аммонитологи и ис-  
следование отдельных групп аммонитов проходят сначала через фазу  
анализа, а затем через фазу синтеза.
- 5). Чьи-либо наиболее прочно обосновавшиеся идеи по класси-  
фикации всегда подвержены ниспровержению новыми открытиями или  
лучшим объяснением известного материала.

### Литература

<sup>1</sup> Arkell, W. J. (1957). Mesozoic ammonoidea. In "Treatise on Invertebrate  
Paleontology. Part L., Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea" (R. C. Moore,  
ed.), pp. L80-490. Geol. Soc. Am. and Univ. Kans. Press.

- 2 Basse, E. (1952). Anunonoidea. In "Traité de paléontologie" (J. Pivcau, ed.), ii, pp. 522-555, 581-688. Paris.
- 3 Casey, R. (1961). A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. *Palaeontogr. Soc. [Monogr.]*, Part iii, 119-216.
- 4 Orlov, Yu. A. (ed.) (1958). "Principles of Palaeontology. 6, Mollusca: Cephalopoda ii, Ammonoidea (ceratite and ammonites), Dibranchiata". 359 pp. Moscow (In Russian).
- 5 Wiedmann, J. (1966). Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick. *Neues Jb. Geol. Paläont., Abh.*, Part 1, 125, 49-79; Part 2, 127, 13-81.
- 6 Wiedmann, J. (1970). In Kullmann, J. and Wiedmann, J. (0000). Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. *Palaeont. Contr. Univ. Kans.* 47, 32 pp.
- 7 Wright, C. W. and Kennedy, W. J. (1979). Origin and evolution of the Cretaceous micromorph ammonite family Flickiidae. *Palaeontology*, 22, 685-704.

## Приложение. Группа семейств и более высоких таксисов аммонитов мелового периода

### Order Ammonoidea Zittel, 1884

#### Suborder Phylloceratina Arkell, 1950

##### Family Phylloceratidae Zittel, 1884

Subfamily Phylloceratinae Zittel, 1884 [Phyllopachyceratinae Collignon, 1937; Pseudophylloceratinae Beznosov, 1957]

Subfamily Calliphylloceratinae Spath, 1927 [Ptychophylloceratinae Collignon, 1956; Holcophylloceratinae Drushchitz, 1956]

#### Suborder Lytoceratina Hyatt, 1889 [nom. correct. Arkell, 1950 (pro suborder Lytoceratinae Hyatt, 1889)]

Superfamily Lytocerataceae Neumayr, 1875 [nom. transl. Arkell, 1950 (ex Lytoceratinae Neumayr, 1875)]

Family Lytoceratinae Neumayr, 1875 [Thysanoidae Hyatt, 1867;

Hemilytoceratinae Spath, 1927; Ammonoceratinae Brunnenschweiler, 1966; Carinolytoceratinae Wiedmann, 1962]

?Family Macroscaphitidae<sup>(1)</sup> Hyatt, 1900

?Family Cicatritidae<sup>(2)</sup> Spath, 1927

Superfamily Tetragonitaceae Hyatt, 1900 [nom. transl. Wiedmann, 1970 (ex Tetragonitidae Hyatt, 1900)]

Family Protetragonitidae Spath, 1927

Family Gaudryceratinae Spath, 1927 [Hypogaudryceratinae Shimizu, 1934; Kossmatellinae Breistroffer, 1953; Vertebritinae Wiedmann, 1962]

Family Tetragonitidae Hyatt, 1900 [Gabbiceratinae Breistroffer, 1953]

#### Suborder Ammonitina Hyatt, 1889 [nom. correct. Arkell, 1950 (ex suborder Ammonitinae Hyatt, 1889)]

Superfamily Haploceratidae Zittel, 1884 [nom. transl. Arkell, 1957 (ex Haploceratidae, Zittel, 1884)]

Family Oppeliidae Bonarelli, 1894 [nom. correct. Arkell, 1957 (pro Oppelidae Bonarelli, 1894)]

Subfamily Streblitinae Spath, 1925

Subfamily Aconeceratinae<sup>(3)</sup> Spath, 1923

- Family Haploceratidae Zittel, 1884  
 Family Binneyitidae Reeside, 1927  
 Superfamily Perisphinctaceae Steinmann, 1890 [*nom. correct.* Arkell, 1957 (ex section Perisphinctoidea Wedekind, 1917, *nom. transl. ex* Perisphinctinae Steinman, 1890)]  
 Family Olcostephanidae Haug, 1910  
     Subfamily Spiticeratinae Spath, 1924 [?Provalanginitinae Fatmi, 1972]  
     Subfamily Olcostephaninae Haug, 1910 [Taraisitinae Cantu Chapa, 1966]  
 Family Holcodiscidae<sup>(4)</sup> Spath, 1923  
 Family Himalayitidae Spath, 1925 [*nom. transl.* Callomon, here]  
 Family Neocomitidae Salfeld, 1921 [*nom. transl.* Spath, 1923] [Palaeohoplitidae Roman, 1938]  
     Subfamily Berriasellinae Spath, 1922  
     Subfamily Neocomitinae Salfeld, 1921  
     Subfamily Endemoceratinae<sup>(5)</sup> Schindewolf, 1966 [Leopoldiinae Thieuloy, 1971]  
 Family Oosterellidae Breistroffer, 1940 [*nom. transl.* Wright, 1957 (ex Oosterellinae Breistroffer, 1940)]  
 Family Craspeditidae Spath, 1924  
     Subfamily Craspeditinae Spath, 1924  
     ?Subfamily Platylenticeratinae<sup>(6)</sup> Casey, 1973  
     Subfamily Tollinae Spath, 1952 [*nom. correct.* Arkell, 1957 (ex Tollinae Spath, 1952)] [Suritidae Sazonova, 1971; Menjaitinae Sazonova, 1971]  
  
     Subfamily Polyptychitinae<sup>(6)</sup> Spath, 1924 [*nom. transl.* Spath, 1931 (ex Polyptychitidae Spath, 1924)]  
     Subfamily Simbirskitinae Spath, 1924 [*nom. transl.* Spath, 1931 (ex Simbirskitidae Spath, 1924)]  
 Superfamily Desmocerataceae<sup>(9)</sup> Zittel, 1895 [*nom. transl.* Wright and Wright, 1951 (ex Desmoceratidae Zittel, 1895)]  
 Family Eodesmoceratidae Wright, 1955 [*nom. transl.* Wiedmann, 1971 (ex Eodesmoceratinae Wright, 1955)]  
     Subfamily Eodesmoceratinae Wright, 1955 [?Melchioritinae Beskovski, 1977 (*nom. correct.* Wright, here, ex Melchioritinae); Barremitinae Beskovski, 1977; Abrytusitinae Beskovski, 1977 (*nom. correct.* Wright, here, ex Abrytusitinae)]  
     Subfamily Torcapellinae Beskovski, 1977 [*nom. correct.* Wright, here (ex Torcapellinae Beskovski, 1977)]  
     ?Subfamily Pseudosaynellinae Casey, 1961  
 Family Silesitidae Hyatt, 1900  
 Family Pulchelliidae<sup>(10)</sup> Hyatt, 1903 [Heinziidae Hyatt, 1903]  
 Family Desmoceratidae Zittel, 1895  
     Subfamily Puzosiinae Spath, 1922 [*nom. correct.* Wright, 1955 (ex Puzosinae Spath, 1922)]  
     Subfamily Beudanticeratinae Breistroffer, 1953  
     Subfamily Silesitoidinae Breistroffer, 1953  
     Subfamily Desmoceratinae Zittel, 1895  
     Subfamily Hauericeratinae Matsumoto, 1938  
 Family Kossmaticeratidae Spath, 1922 [*nom. transl.* Spath, 1923 (ex Kossmaticeratinae Spath, 1922)]  
     Subfamily Marshallitinae Matsumoto, 1955  
     Subfamily Kossmaticeratinae Spath, 1922



- Family Pachydiscidae Spath, 1922 [*nom. transl.* Spath, 1923 (ex Pachydiscinae Spath, 1922)]
- Family Muniericeratidae Wright, 1952 [Pseudoschloenbachinae Van Hoepen, 1965]
- Superfamily Hoplitaceae H. Douville, 1890 [*nom. transl.* Wright and Wright, 1951]
- Family Hoplitidae H. Douville, 1890 [ICZN Op. 353, 1955; *nom. correct.* Böhm, 1895] [Anahoplitidae Breistroffer, 1947]
- Subfamily Cleoniceratinae V. Hitchcock, 1926 [Sonneratiinae Destombes, Juignet and Rioult, 1973]
- Subfamily Hoplitinae H. Douville, 1910 [*nom. transl.* Wright, 1952] [Semenovitinae Mirzoev, 1967; Vnigriceratinae Saveliev, 1973]
- Subfamily Gastroplitinae Wright, 1952
- Family Schloenbachidae Parona and Banarelli, 1897 [*nom. correct.* Wright and Wright, 1951 (pro Schloenbachidae Parona and Bonarelli, 1897)]
- Family Placenticeratidae Hyatt, 1900
- ?Family Engonoceratidae<sup>(11)</sup> Hyatt, 1900 [Knemiceratidae Hyatt, 1903]
- Superfamily Acanthocerataceae Grossouvre, 1894 [*nom. correct.* Wright and Wright, 1951 (pro Acanthoceratida Hyatt, 1900, *nom. transl.* ex Acanthoceratidae Hyatt, 1900, *nom. correct.* ex Acanthoceratides Grossouvre, 1894)]
- Family Leymeriellidae<sup>(12)</sup> Breistroffer, 1952 [*nom. transl.* Wright, 1955 (ex Leymeriellinae Breistroffer, 1952)]
- Family Brancoceratidae Spath, 1900 [under Rules Art. 40(b) Brancoceratidae Spath, 1934, introduced before 1960 because *Hystatoceras* Hyatt, 1900 was thought to be a synonym of *Brancoceras* Steinmann, 1881 and widely accepted, takes date of Hystatoceratidae Hyatt, 1900]
- Subfamily Brancoceratinae Spath, 1960 [*nom. transl.* Wright, 1957] [Erioliceratidae Van Hoepen, 1955]
- Subfamily Mojsisovicziinae Hyatt, 1903 [*nom. transl.* Wright, 1952 (ex Mojsisovicziinae Hyatt, 1903)] [Dipoloceratidae Spath, 1921; Cechenoceratidae Van Hoepen, 1941; Drepanoceratidae Van Hoepen, 1941]
- Subfamily Mortoniceratinae H. Douville, 1912 [*nom. transl.* Spath, 1934 (ex Mortoniceratidae Spath, 1925, *nom. correct.* ex Mortoniceratines H. Douville, 1912)] [Inflaticeratidae Spath, 1925; Pervinquieridae Spath, 1926; Arestoceratidae Van Hoepen, 1942; Cainoceratidae Van Hoepen, 1942]
- Family Lyelliceratidae Spath, 1921
- Subfamily Lyelliceratinae Spath, 1921
- Subfamily Stoliczkaiinae Breistroffer, 1953
- Family Flickidae Adkins, 1928
- Family Forbesiceratidae Wright, 1952 [*nom. transl.* Wright 1955 (ex Forbesiceratinae Wright, 1952)]
- Family Acanthoceratidae Grossouvre, 1894 [*nom. correct.* Hyatt, 1900 (ex Acanthoceratides Grossouvre, 1894)]
- Subfamily Mantelliceratinae Hyatt, 1903 [*nom. transl.* Wright and Wright, 1951 (ex Mantelliceratidae Hyatt, 1903)] [Utaturiceratinae Matsumoto, 1969]

- Subfamily Acanthoceratinae Grossouvre, 1894 [*nom. transl.* Wright and Wright, 1951 (ex Acanthoceratidae Grossouvre, 1894)]
- Subfamily Euomphaloceratinae Cooper, 1978
- Subfamily Mammitinae Hyatt, 1900 [*nom. transl.* Wright and Wright, 1951 (ex Mammitidae Hyatt, 1900)] [Metiococeratidae Hyatt, 1903; Buchiceratidae Hyatt, 1903; Fallotitinae Wiedmann, 1960]
- Family Vascoceratidae H. Douvillé, 1912 [*nom. correct. et transl.* Spath, 1925 (ex Vascoceratites H. Douvillé, 1912)]
- Subfamily Vascoceratinae H. Douvillé, 1912 [Neoptychitinae Collignon, 1965]
- Subfamily Pseudotissotiinae Hyatt, 1903 [*nom. transl.* Wright, 1952 (ex Pseudo tissotiidae Hyatt, 1903)] [Hemitissotiinae Parnes, 1964]
- Family Collignoniceratidae Wright and Wright, 1951 [*nom. substit. pro* Prionotropidae Zittel, 1895 (ex Prionotropis Meek, 1876 non Fieber, 1853, = *Collignonicerus* Breistroffer, 1947,)] [Prionocygnidae Breistroffer, 1947]
- Subfamily Collignoniceratinae Wright and Wright, 1951
- Subfamily Barroisiceratinae<sup>(13)</sup> Basse, 1947 [Diaziceratinae Basse, 1947]
- Subfamily Peroniceratinae Hyatt, 1900 [*nom. transl.* Wright, 1957 (ex Peroniceratidae Hyatt, 1900)] [Gauthiericeratidae Van Huysen, 1955]
- Subfamily Texanitinae Collignon, 1948 [*nom. transl.* Wright, 1957]
- Family Tissotiidae Hyatt, 1900
- Family Coilopoceratidae Hyatt, 1903 [Hoplitoidinae Wright, 1952, *nom. correct.* (ex Hoplitoidines H. Douvillé, 1912)]
- Family Sphenodiscidae Hyatt, 1900
- Suborder Ancyloceratina Wiedmann, 1960
- Superfamily Ancylocerataceae Gill, 1871 [*nom. transl.* Wright, 1957 (ex Ancyloceratidae Gill, 1871)]
- Family Bochiianitidae<sup>(14)</sup> Spath, 1922 [?Baculinidae Gill, 1871 (ex Baculina *nom. dub.*)]
- Subfamily Bochiianitinae Spath, 1922
- Subfamily Protancyloceratinae Breistroffer, 1947 [*nom. transl.* Wright, 1952 (ex Protancyloceratidae Breistroffer, 1947)] [Leptoceratinae Manolov, 1962]
- Family Ancyloceratidae Gill, 1871
- Subfamily Crioceratitidae Gill, 1871 [*nom. transl. et correct.* Wright, 1952 (ex Crioceratidae Gill, 1871, based on *Crioceras* d'Orbigny, 1842, invalid emendation of *Crioceratites* Leveille, 1837)] [Toxoceratidae Gill, 1871; Pedioceratidae Hyatt, 1900; Himantoceratidae Dimitrova, 1970]
- Subfamily Ancyloceratinae Gill, 1871
- Subfamily Helicancylinae Hyatt, 1894 [*nom. transl.* Casey, 1960 (ex Helicancyllidae Hyatt, 1894)] [?Leptoceratoidinae Thieuloy, 1966]
- Family Ptychoceratidae Gill, 1871 [Anahamulininae Breistroffer, 1952]
- Family Heteroceratidae Hyatt, 1900
- Family Hemihoplitidae Spath, 1924

Superfamily Douvilleicerataceae Parona and Bonarelli, 1897 [*nom. transl.* Luppov, 1958 (ex Douvilleiceratidae Parona and Bonarelli, 1897)]

Family Douvilleiceratidae Parona and Bonarelli, 1897

Subfamily Roloboceratinae Casey, 1961

Subfamily Cheloniceratinae Spath, 1923 [*nom. transl.* Breistroffer, 1953]

Subfamily Douvilleiceratinae Parona and Bonarelli 1897

Family Astiericeratidae Breistroffer, 1953

Family Trochleiceratidae Breistroffer, 1953

Superfamily Deshayesitaceae Stoyanow, 1949 [*nom. transl.* Wiedmann, 1966 (ex Deshayesitinae Stoyanow, 1949)]

Family Deshayesitidae Stoyanow, 1949 [*nom. transl.* Wright, 1955 (ex Deshayesitinae Stoyanow, 1949)]

Subfamily Deshayesitinae Stoyanow, 1949

Subfamily Mathoceratinae Casey, 1964

Family Parahoplitidae Spath, 1922

Subfamily Acanthohoplitinae Stoyanow, 1949

Subfamily Parahoplitinae Spath, 1922 [*nom. transl.* Roman, 1938 (ex Parahoplitidae Spath, 1922)]

Superfamily Turrilitaceae<sup>(15)</sup> Gill, 1871 [*nom. transl.* Wright, 1957 (ex Turrilitidae Gill, 1871)]

Family Hamitidae<sup>(16)</sup> Gill, 1871

Family Anisoceratidae Hyatt, 1900 [Algeritidae Spath, 1925; Phlyctioceratidae Spath, 1926]

?Family Labeceratidae<sup>(17)</sup> Spath, 1925 [Aleteceratidae Whitehouse, 1928; Myloceratidae Spath, 1939]

Family Turrilitidae Gill, 1871

Subfamily Turrilitinae Gill, 1871 [Pseudhelicoceratinae Breistroffer, 1953]

Subfamily Nostoceratinae Hyatt, 1894 [*nom. transl.* Wiedmann, 1962] [Jouaniceratidae Wright, 1952; Hyphantoceratinae Spath, 1953; Bostrychoceratinae Spath, 1953; Proavitoceratinae Spath, 1953; Emperoceratinae Spath, 1953; Neocrioceratinae Spath, 1953]

Subfamily Diplomoceratinae Spath, 1926 [*nom. transl.* Wiedmann, 1962] [Polyptychoceratidae Matsumoto, 1938; Scalaritinae Ward, 1976]

Family Baculitidae Gill, 1871 [Eubaculitinae Brunnenschweiler, 1966]

Superfamily Scaphitaceae Gill, 1871 [*nom. transl.* Wright and Wright, 1951]

Family Scaphitidae Gill, 1871

Subfamily Scaphitinae Gill., 1871

Subfamily Otoscaphitinae<sup>(18)</sup> Wright, 1953

### Примечания

- (1) Macroscaphitidae включают нормально свернутые по спирали (макрораковины) Costidiscus и небольшие (микрораковины) Macroscaphites с крючковатой камерой тела; виды обоих родов

соперируют друг с другом в орнаменте. Имеются некоторые сходства с *Anahamulina*, но онтогенез шва и связь, если таковая существует, с *Ancyloceratina* все еще ждет прояснения.

(2) *Cicatricitidae*, установленные для единственного малоизвестного рода, *Cicatricites Anthula*, видимо, близкородственны *Macroscaphitidae*, но взрослый шов довольно отличается.

(3). *Aconecerasatidae*, установленное Слатом (1923) как семейство, были сведены к подсемейству *Orpeliidae* Райтом (1957), но восстановлены в статусе семейства Кэйзи<sup>3</sup> и Кеннеди и Клингером (1979). Имеется небольшой, но фалькоидный, выступающий вперед контур шва для различения их от других *Orpeliidae*.

(4). *Holcodiscidae* были отнесены Райтом (1957) к *Desmoscerataceae* из-за связей между *Spitidiscus* и *Eodesmosceras*. Видман<sup>5</sup> утверждал, что онтогенез шва различных голкодисцид означал происхождение в *Perisphinctaceae*. Если отделить *Spitidiscus* и ближайших к ним, то это семейство естественно выпадает как последователь *Olcosterphaninae*, как утверждал Слат (1939).

(5). *Endemosceratidae* здесь сведены к подсемейству *Berriasellidae*, поскольку различия в онтогенезе шва (на которых основывалось различие семейства) не выглядят особенно значительным у *Perisphinctaceae* в сравнении с четкими связями в форме раковин. Если (что выглядит вероятным) *Endemosceras* — это полный синоним *Lyticosceras*, и даже не подвид, то для таксона подходит название *Leopoldiinae Thieuloy*, 1971.

(6). *Platylenticeratinae* были приписаны их автором Кэйзи (1973) к *Berriasellidae*, но здесь вновь рассматривается сравнительно гомеоморфным ответвлением *Tolliinae*.

(7). *Tolliinae* трудно различить какими-либо строгими и логичными критериями от *Craspeditinae* , но сохранены условно.

(8). *Poluptychitinae* можно отличить от *Tolliinae* только тем, что оно имеет обычно одну или две более мелкие вспомогательные доли во внешнем шве, и сравнительно более постоянным наличием "полиптихиновой" ребристости.

(9). *Desmoscerataceae* здесь сохраняются как надсемейство, отличающееся от *Horlitaeeae* , несмотря на их сходный онтогенез шва.

*Horlitaeeae* (которое теперь считается имеющим единичное происхождение в *Desmoscerataceae* ) представляют собой новую радиацию с отличительной формой раковины и орнаментом.

(10). *Pulchelliidae* сохранены в *Desmoscerataceae* , хотя оно обладает совсем иным орнаментом. Друшчитц (Drushchitz , 1958) поднял их до статуса надсемейства как *Pulchelliaceae*

(11). *Engosceratidae* с некоторым сомнением сохранены в *Horlitaeeae* По мнению Кэйзи (1978) они могут встречаться в позднем аптском веке; если это так, то они происходят, вероятно, из *Deshayesitaceae* и принадлежат к *Ancyloceratina* , а не к *Ammonitina* .

(12). *Leuheriellidae* сохранены в *Acanthoscerataceae* по причинам, полностью объясненным Кэйзи (1978).

(13). *Barroisiceratinae* предложены Бассом (Basse , 1947) в довольно условной манере, но с этого времени рассматривается обоснованным.

(14). *Voschianitidae* обязаны своим появлением Спату (1922). Джилл создал в 1871 году семейство *Vasulinidae* , на основе *Vasulina* д'Обиньи, типичный вид которого - *V. rocyana* d'Obigny

очень сомнителен и игнорируется со времени его учреждения. Даже если *B. gouyana* и окажется главным синонимом *Boschianites*, то семейство под названием *Vasulinidae* должно быть подавлено; при необходимости обратившись к ICZN, ибо по всем имеющимся сведениям, оно никогда не использовалось после 1871 года.

(15). *Turrilitaceae* здесь сохранено как надсемейство, несмотря на противоположную точку зрения Видмана<sup>5</sup>, ибо оно представляет новую эволюционную радиацию, члены которой скоро путем онтогенеза разовьют устойчивую двунадрезную боковую долю.

(16). *Hamitidae* и *Anisoceratidae* здесь сохранены как отдельные семейства, нежели как подсемейства по Видману (1962).

(17). *Labeceratidae* рассматривались Видманом (1962) как подсемейство *Hamitidae*. Однако, оно очень различается по скручиванию, шву и орнаменту, хотя, возможно, и выведено из *Hamitidae*

## МЕЛОВЫЕ АММОНИТЫ

Содержание: Кратко пересмотрены главные изменения в классификации и предполагаемая эволюция меловых аммонитов со времени выпуска части I третизов, вышедших в 1957 году. Составлены списки до подсемейств (меловых аммонитов) с объяснительными замечаниями и построены диаграммы, поясняющие предполагаемую филогению.

### Введение

Классификации – это не более, чем гипотезы, которые должны либо подтвердиться, либо опровергнуться в свете открытия новых форм и переоценки известных. Экспериментальное достижение может <sup>и</sup>нулировать право приоритета классификации несистематика, но это именно тот путь, которым таксономия может развиваться.

В начале 1950г., когда Третизы готовились, ожидалось, что отчет по аммонитам в Англии напишет Спэт Л.Ф. – старейшина английской школы аммонитологов и автор необъятного выпуска работ по аммонитам (более, чем сорокалетнего труда). Однако, Спэт был человеком уже почтенного возраста – он родился в 1882г. – и его здоровье и зрение начали ослабевать. При сложившейся ситуации он не был расположен взяться за эту задачу. В результате, ответственность за описание мезозойских аммонитов взял на себя Аркелл при условии, что Куммел возмет на себя описание триасовых, а я меловых аммонитов.

Мои знания по меловым аммонитам ограничивались тогда несколькими группами, но и Аркелл и я думали, что все, что нужно сделать – это проанализировать диагнозы из опубликованных работ, в основном Спэта. Это было серьезной недооценкой задачи. Главные различия были не только во мнении по основным идеям классификации меловых аммонитов, но и по объемам родов, сжатые адекватные диагнозы кото-

рых, найденные в литературе, в действительности были очень малы. Отличительные черты были очень редко изложены ясно. В опубликованных третизах было около 540 меловых родов и подродов, считавшихся валидными и около 150 синонимов, в сумме около 700. Я видел и держал в руках лишь около половины их. Таким образом, такое положение сложилось к моменту опубликования первого (тома) выпуска, и я почувствовал себя слабым, чтобы писать об этом.

Фактически, публикация в течение нескольких лет аммонитовых томов – англо-американских, французских и русских третизов дала сильный стимул к изучению аммонитов. Простое описание в однообразном линейном порядке семейств, подсемейств и родов стимулирует возникновение различных, не всегда лучших, однако, решений спорных проблем. В течение 20 лет, с 1957г. свыше 300 новых меловых родов было опубликовано в добавок ко многим предложенным ревизиям классификаций.

Самой важной гипотезой Спэта, по крайней мере насколько это имело отношение к меловым аммонитам, была гипотеза итеративной эволюции основанная на идеях Зальфельда и других. Например, обычно гладкие *Desmoceratidae* рассматривались им как содержащие в себе последовательные волны *Phylloceratidae* и *Lytoceratidae*, приобретшие десмоцероидный вид (" ~~phylloceratoid~~ <sup>Desmoceras aspect</sup> ") и утратившие филлоидный характер сутуральной линии ("sutura line"). Аналогично, как считали, *Horplitidae* включали в себя последовательные волны десмоцератид, что обусловило сильный гофлитидный характер скульптуры.

К 1957г. я заключил, что в противоположность взгляду Спэта *Desmocerataseae* были монофилетическими. С другой стороны, я отнес к *Horplitaseae* большое разнообразие родственных групп, которые как я всё ещё полагал, произошли из последовательных *Desmocerataseae*



Многое из этого было реликтом старой концепции, поэтому объединенные как гоплитиды, в действительности являются сильно скульптурированными меловыми аммонитами с уплощенным или желобковидным вентром. Спэт и другие авторы когда-то выделили *Neosomitidae*, относя к ним *Berriasellinae*, как сохранившиеся *Perisphinctaceae*, но в первом выпуске третизов *Pulchelliidae*, *Deshayesitidae*, *Parahoplitidae* и *Douvilliceratidae* всё ещё были помещены, как ни странно, в *Hoplitaceae*.

Кейси в своей монографии по меловым аммонитам начала 60-х годов, наконец выделил три последние семейства в надсемейство *Douvillicerataceae* и дал общее представление их литоцератидным связям, приведя в качестве примера *ITF*, примасутуры у *Roboboceras*. Тем временем Видман (1966) предпринял последнее уничтожение "фальшивых гоплитид" и создание более высокой классификации меловых аммонитов, основанной на сутуральной, онтогении. Из 4 "нелегких" семейств гоплитид в 1957г. только *Pulchelliidae* осталась как боковая ветвь *Deshmocerataceae*.

Другие три были отнесены Видманом в новый подотряд *Ancyloceratina* где они были присоединены к гетероморфам как вторично свернутые формы, характеризующиеся 4-х лопастной примасутурой.

Эта большая хирургия, которой мы обязаны Tübingen, одним взмахом разрешает многие таксономические проблемы, которыми занимались аммонитологи десятилетиями. Можно предположить, что должна была быть реакция Спэта. Существует мнение, вытекающее из литературной оппозиции между так называемой английской, и немецкой школами. Сейчас, из исследований сына Спэта, оказывается, что Спэт родился в Германии и стал англизированным горожанином — факт, который он держал в секрете. Вероятно его происхождение окрашивало его реакцию на работы немецких коллег.

Другая ведущая гипотеза Спэта заключалась в ценогенетическом появлении новых черт и эволюции новых таксонов в результате развития на взрослых оборотах особенностей, появившихся первыми в "пластичной юности".

Наконец, возросший интерес в последние 20 лет к диморфизму начинает заметно влиять на классификацию на родовом уровне.

### Классификация меловых аммонитов.

Следующий обзор основных изменений с 1957г. в классификации меловых аммонитов и противопоставлен основному опыту данному выше.

#### I. Phylloceratina и Lytoceratina

В устойчивых Phylloceratina с их типичной ~~ли~~лигуидной внутренней лопастью не наблюдается больших изменений, подотряд немногочисленный, хотя подкреплял другие стволы, в течение всего мела.

Lytoceratina, однако, подверглись ~~изменениям~~хирургии. Первыми гетероморфы, характеризующиеся вторично 4-х лопастной примасутой, были выделены, в основном, из 5-и лопастных Lytoceratina в новый подотряд Ancyloceratinae, (обсуждавшийся выше.) Внутри оставшихся Lytoceratina, (по-видимому, появлялась хорошая возможность для) Видмана выделить <sup>лет</sup> в надсемейства Lytocerataceae и Tetragonitaceae на основании увеличения сутуральных элементов в последнем.

#### 2. Ammonitina

Среди аммонитин приписывание Aconeceratidae к Harplocerataceae было сделано уже Кейси в 1957г. Впоследствии была воспринята прямая связь между Falsiferella — гапlocератоподобным членом Aconeceratidae и анамальным карликовым семейством Binneyitidae с интересной вспышкой в см и t внутреннего запада США.

Имеются другие реликты гапlocератаций в мелу. Streblitinae сохранились до val, а Harploceratidae до b. Возможно, что

малоизвестные туронские *Tropitoides* помещенные Спэтом в *Schloenbachidae* могут быть другими уцелевшими формами.

Большинство самой ранней меловой фауны принадлежит к *Perisphinctaceae* и большое число родов установлено в последние годы, особенно в России. Как теперь оказывается наблюдается много переходов в скульптуре между *Craspeditidae* и *Polyptychitinae* первоначально отнесенных к *Olcosterphanidae*, а оттуда в *Sibirskitinae*. Незначительные отличия в числе вспомогательных элементов сутуры едва ли могут быть более важными в сравнении со многими другими сходствами и даже отличия на уровне подсемейств сомнительны.

*Spiticeratinae* и *Olcosterphaninae*, однако, как оказывается, образуют различные линии уже к началу мела.

Количество новых родов *Neosomitidae* также быстро увеличивает ся. Необходим синоптический осмотр тетических и бореальных аммонитов для создания более разумной классификации.

Шиндевольф установил семейство *Erdmosceratidae*, отличное от *Neosomitinae* и более ранних *Berriasellinae* на основании незначительных онтогенетических различий в умбиликальной лопасти; этот участок сутуры колеблется в филогении *Perisphinctaceae* и кажется сомнительным из-за таких различий (отвергать) не принимать во внимание тесное сходство в форме раковины.

Большинство в голькодисцид трактовалось в 1957г. как сильно ребристые боковые ветви *Erdmosceratinae* из-за связей между *Erdmosceras* и *Spitidiscus* в  $h_L$  Спитона, несмотря на явное сходство нескольких родов с *Olcosterphaninae*. Позже Вадман показал перисфинктидную прифоду, сутур которых голькодисцид, и может быть было бы лучшим передвинуть *Spitidiscus* и его линии в *Desmoscerataceae*, возвратив остальных *Hoplodiscidae* алькостефанидно-

му стволу в *Perisphinctaceae*. Гладкие или слегка ребристые с округлыми оборотами десмоцератидные аммониты являются типичными для мела и их происхождение, таким образом, представляет значительный интерес.

Спэт предполагал, что они включают серии последовательных производных *Phylloceratidae* и может быть *Lytoceratidae*. В 1957г я думал, что они имели монофилетическое происхождение от *Phylloceratidae* в начале мела.

Кейси считал, что они состоят из смешения боковых ветвей *Phylloceratidae* и *Lytoceratidae*. Восстановление Видманом старой точки зрения — единственной точки происхождения от *Haplocerataceae* сейчас, по-видимому, является самым разумным предположением.

В третизах *Desmoscerataceae* и *Hoplitaceae* были рассмотрены как отдельные надсемейства, хотя классификация была всё ещё частично основана на идее Спэта, что *Hoplitidae* состояли из серии сильно скульптированных стволов, происшедших из различных родов *Desmosceratidae*. Видман справедливо указал, что в результате из каждой пары тесно связанных родов были помещены: один в *Desmoscerataceae*, другой в *Hoplitaceae*; он, следовательно, объединил два надсемейства.

Распутывание Кейси ранней эволюции *Hoplitaceae* предполагает монофилитическое происхождение семейства, которое подтверждает сохранение общепринятого сейчас деления, хотя предположительно, наблюдается тесное сутуральное родство (семейств).

По-видимому, существовало два основных периода эволюционного расцвета *Desmoscerataceae*. Первый — в позднем *h* и раннем *b* давший ряд морфотипов от оксиконов *Torcapellinae* до вздутых, с округленными оборотами десмоцератоидных типов, таких как наиболее сильно скульптированные *Silesitidae*

трального ствола произошли *Ruzosinae* которые в течение альба дали начало *Beudanticeratinae* возможно, единственному источнику *Horplitidae*, (собственно) *Desmoceratinae* и предкам главным образом, верхнемеловых *Kossmaticeratidae* и *Rachydiscidae*.

Это последнее семейство несколько маленьких туберкулярных родов, также как и гораздо больших небулгорчатых родов. Сейчас считают, что первые являются микроконхами последних, но они имеют простые нескладчатые устья. тогда как у тесно связанных с ними *Ruzosinae* микроконхи, по крайней мере, у некоторых форм имеют типичные складки.

~~Но~~ *Horplitidae* все ещё ставят <sup>и</sup> проблемы.

Как упоминалось выше, они, как теперь оказывается, имели единственное происхождение в базальном альбе. Спэт считал, что в пределах семейства сжатый и чуть заметно скульптированный *Anahoplites* дал начало последовательности более сильно скульптированных и часто вздутых форм. Кейси и я <sup>Райт</sup> предположили, что было гораздо меньше итеративной эволюции, и) что (например), последний нижнеальбский *Otiorhoplites* дал как *Anahoplites* так и сильно скульптированный *Dimorphahoplites*. Однако, как Спэт ясно определил, в каждом горизонте с обилием гоплитид существуют явные переходы между основными морфотипами. Необходимы гораздо более тщательные анализы, прежде, чем мы сможем решить, представляют ли *Horplitinae* серии гомеоморфных, боковых ветвей (на чём настаивал Спэт) либо группу рано отделившихся родов и параллельно эволюционировавших (или даже широко изменчивого переплетения, сравнимого с *Neogastrolites* описанного Reeside и Cabban.)

(*Schloenbachidae* были корзиной для бумаг в 1957г) *Schloenbachia* произошла от верхнеальбского *Pleurohoplites* у которого <sup>он</sup> поднятый, но округленный <sup>для</sup> вентр <sup>одна сторона</sup> ~~есть~~ <sup>перешей в</sup> грубым высоким килем. Связан-

ные с этим родом пять других родов из см и т` характеризовались киллями того же вида. Из них *Pseudasomprerosceras* исключается, т.к. является синонимом *Asomprerosceras* в *Acanthoceratidae*, *Tropitoides*, возможно, является реликтом опеллиид, *Prohauericeras* остается неизученным из-за отсутствия материала, а *Euhystrichosceras* сейчас рассматривается Кеннеди и мной как уцелевший из *Mortoniceratinae* с его спутником *Prionocycloides*.

Из сжатых форм с сильно развитыми псевдоцератитовыми сутурами *Placenticeratidae* сейчас твердо связано с происхождением в верхнем альбе *Horplitinae* с сериями переходных форм из *Transcaspia*. *Engonoceratidae* до сих пор не определено в происхождении. Хотя, по-видимому, имеются связи с *Placenticeratidae* имеется хорошее доказательство их появления в конце апта. Если это так, то, возможно, они произошли от *Deshayesitidae* и, значит, должны быть помещены в *Ancyloceratina*. Необходимы новые анализы их сутуральной отогеннии.

Есть изменения и в *Acanthocerataceae*. *Flickiidae*, семейство карликов с упрощенными сутурами, были временно помещены в это надсемейство по аналогии с другими гладкими карликовыми членами. Кеннеди и я (только что опубликовали лучшее решение проблем) <sup>Рашт</sup> <sup>али</sup> показывающее их происхождение от *Lyelliceratidae* (Wright и Kennedy, 1979).

Кейси показал, что дискоидные *Forbesiceratidae* обработанные в 1957, как произошедшие от *Schloenbachiiidae* фактически, произошли от сжатых членов *Lyelliceratidae*.

Главной проблемой на уровне подсемейств в *Acanthoceratidae* было определение различных филетических нитей, которые встречаются в течение нижнего турона. Результаты последних изучений показаны на фиг. 4. *Pseudotissotiinae* сейчас сгруппирована с *Vascoceratinae*,

тогда как недавно они рассматривались как прямые предки *Tissotinae*; сейчас придерживаются мнения, что последние произошли благодаря внезапному развитию псевдоцератитовых сuture от *Barroisiceratinae* путем *Tessotioides*, который имеет скульптуру *Barroisicerat* и сuture *Tissotia*.

В подотряде *Ancyloceratina* Видман дал твердую основу для помещения (зарегистрированных) семейств, чьи деталь<sup>al</sup>ные систематики<sup>a</sup> были хорошо разработаны Кейси. У гетероморф, однако, много осталось сделать. (Соблазнительно смешать рода, что и было сделано, но я подозреваю, что аналитическая фаза ещё недостаточно продвинута для синтеза, чтобы его выполнить с полным успехом.)

Видман (1970) поместил всех гетероморф с 4-х лопастными сuture<sup>Райт</sup>рами в единственное подсемейство *Ancylocerataceae*. Я склонен сохранить *Turrilitaceae*, несмотря на вторичный расцвет (их) с двураздельными взрослыми латеральными лопастями, которые характеризуют альб и верхний мел.

Немногочисленные *Ancylocerataceae* частично совпадают по времени с *Turrilitaceae* но они совершенно отличаются друг от друга) и могут быть узнанными.) С другой стороны, многие гетероморфные формы раковин стремятся повториться. Наблюдается, например, необычная живучесть развернутых аммонитов в мелу. *Boschianitids* появляются уже в самых верхах юры, характеризующиеся 4-х лопастной сuture с 3-х раздельными лопастями. Они сохраняются до ар<sub>3</sub>.

В верхнем альбе появляются (вторые и на мой взгляд) совершенно отличные от туррилитаций, *Vasulitidae*, с двураздельной латеральной лопастью. Они были самыми распространенными среди верхнемеловых форм и существовали до конца мела.

### Заключение

Мои основные выводы 45-ти летнего изучения меловых аммонитов:

1). ~~Сутуральная онтогенеза~~ <sup>онтогенез по поперечным линиям</sup> ~~очень важна~~ для классификации, но не всегда принимается во внимание; все признаки должны приниматься ~~в расчет~~ в расчет.

2). Для различных практических нужд индивидуальные черты могут изменяться в эволюции, хотя всегда существуют ключи к аммонитовым взаимосвязям в некоторых стадиях онтогенеза.

3). Диморфизм встречается широко, но он не однороден, и является ли он всеобщим или половым до сих пор не установлено.

4). Большинство аммонитологов, с одной стороны, придают значение мелочам, с другой – рассматривают всё в целом в различные периоды их жизни и деятельности и по отношению к различным группам аммонитов; как отдельные аммонитологи, так и изучение особых групп аммонитов проходят через аналитическую, а затем синтетическую фазы.

5). Наиболее твёрдые идеи классификации – это идеи, всегда доступные для опровержения новыми открытиями или лучшим объяснением известного материала.

### Замечания

4). *Holcodiscidae* были отнесены Райтом (1957) к *Desmocerataseae* из-за связей *Spitidiscus* и *Eodesmoceras*.

Видман (1966) утверждал, что сутуральная онтогенеза различных голкодисцид показала на их происхождение от *Perisphinctaseae*.

Если бы *Spitidiscus* и его прямые линии убрать из *Holcodiscidae*, то семейство рассматривалось бы как приемник *Olcostephaninae*, как уже придерживался этого Спэт (1939).

9). *Desmocerataseae* сохраняются здесь как надсемейство, отличное, от *Horplitaseae*; несмотря на сходство их сутуральной онтогенеза. *Horplitaseae*, как теперь считают, имеют единственную точку происхождения в *Desmocerataseae*, представляют новый расцвет



с отличной формой раковины и скульптурой.

10). *Pulchelliidae* оставлены в *Dermocerataceae* хотя у них очень разная скульптура.

### Ссылки

1). Arkell W.J. (1957). Mesozoic ammonoidea. In "Treatise on Invertebrate Paleontology: Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea" (R.C. Moore, ed.), pp. L. 30-490. Geol. Soc. Am. and Univ. Kans. Press.

2). Basse E. (1952). Ammonoidea. In "Treatise de paleontologie" (J. Piveau, ed.). ii, pp. 552-555, 581-688. Paris.

3). Casey R. (1961). A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. Palaeontogr. Soc. Monogr., Part iii, 119-216.

4). Orlov Yu. A. (ed) (1958). "Principles of Palaeontology. 6, Mollusca. Cephalopoda ii, Ammonoidea (ceratite and ammonites). Dibranchidta". 359 pp.; Moscow (in Russian).

5). Wiedmann J. (1966). Stammesgeschichte und System der post-triadischen Ammonoideen. Ein Überblick. Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., Part I, 125, 49-79; Part 2, 127, 13-81.

6). Wiedmann, J. (1970). In Kullmann, J. and Wiedmann, J. (0000) Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. Paleont. Contr Univ. Kans. 47, 32pp.

7). Wright C.W. and Kennedy W.J. (1979). Origin and evolution of the Cretaceous micromorph ammonite family Flickiidae, Paleontology, 22, 685-704.