

УДК 564.581

В. А. ГУСТОМЕСОВ

ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКИ БЕЛЕМНОИДЕЙ

Рассматривая струи нарастания и всю скульптуру фрагмоконов, строение септальных пекков и разные признаки ростров, автор приходит к заключению, что *Belemnitida* и *Aulacocerida* являются родственными таксонами, составляющими надотряд *Belemnnoidea*. При сравнении разновозрастных представителей, от камешпоугольных до меловых, обнаруживается направленность развития борозд ростра, отражающая эволюцию структуры мантии и плавников в филогенетически единой группе. Гиперболярные поля конотеки белемнитид обычно со специфичной продольной скульптурой у асимптот, а также перегибы липий нарастания часто с гребнями у аулакоцерид, расположенные на спиннобоковых сторонах фрагмоконов, отражают положение плавников. Эти признаки отличают белемноидей, в том числе полифилетических «безростровых» их представителей, от бактритоидей. Выделены новое семейство *Nematitidae* (карбон) и новый род *Volgobelus* (нижний мел).

Представления об эволюции ж систематике белемноидей претерпевают в настоящее время большие изменения. Описание сначала одного представителя (Flower, 1945), а затем открытие многочисленных белемноидей в карбоне Северной Америки (Flower and Gordon, 1959) поставили по-новому проблему развития этой группы. Ю. А. Елецкий (Jeletzky, 1965, 1966) считает, что главные подразделения белемноидей, которым он придает ранг отрядов (*Belemnitida* и *Aulacocerida*), возникли независимо и поэтому упраздняет таксон, именованный как *Belemnnoidea*. Работы Ю. А. Елецкого, В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой, а также других специалистов усовершенствовали систематику юрских и меловых белемнитид. Многое, однако, еще остается неясным в эволюции и систематике рассматриваемых внутреннераковинных, а некоторые современные выводы, даже самые основные, дискуссионны. При выяснении филогении белемноидей встает ряд задач, в том числе такие узловыe вопросы, как: 1) отношение юрских представителей (отряд *Belemnitida*) к триасовым и другим *Aulacocerida*; 2) отношение раннекаменноугольных белемноидей к более поздним; 3) являются ли «безростровые» белемноидей сборной или филогенетически единой группой; 4) какой состав и ранг следует придавать подразделению, именуемому *Belemnnoidea*, если оно не искусственно; 5) какая группа является предковой для белемноидей.

СООТНОШЕНИЕ БЕЛЕМНИТИД С АУЛАКОЦЕРИДАМИ

Соотношение белемнитид и аулакоцерид — основной вопрос при выяснении филогении белемноидей, и ему в этой статье будет уделено главное внимание. Сначала предполагалось происхождение юрских *Belemnitidae* (теперь отряд *Belemnitida*) от триасовых *Aulacoceratidae* (теперь отряд *Aulacocerida*) (Naef, 1922; Крымгольц, 1948, 1958). Вместе с последними они объединялись в один подотряд *Belemnnoidea*. Позднее появились

другие мнения. Ж. Роже (Roger, 1952), хотя также объединял названные группы в подотряд *Belemnoida*, показывал на схеме филогении корни каждой из групп входящими глубоко в палеозой, не связывая их. Очевидно, на изменение взглядов повлияло описание из каменноугольных отложений *Eobelemnites caneyensis*, чрезвычайно похожего на юрских белемнитов (Flower, 1945). Другие исследователи стали считать, что *Belemnitida* и *Aulacoscerida* произошли независимо и представляют собой конвергентные группы.

Т.О. А. Елецкий (Jeletzky, 1966) провел детальное изучение фрагмоконов и привел веские аргументы, показывающие большие различия между белемнитидами и аулакоцеридами. Он полагает, что эти два отряда независимо возникли от бактриоидей, что они не связаны друг с другом и *Aulacoscerida* из-за их специфичности в дальнейшем, возможно, будут возведены в ранг надотряда, тогда как *Belemnitida* будут объединены с остальными внутреннераковинными в другой надотряд. Основными различиями между белемнитидами и аулакоцеридами Елецкий считает следующие.

1. У аулакоцерид имеется жилая камера, длина которой может достигать длины шести-семи воздушных камер ($\frac{1}{3}$ раковины); край апертур не сильно изогнут, с небольшим выступом на спинной стороне и еще меньшим на брюшной — отсутствует длинный проостракум; на конотекке нет гиперболярных полей и асимптот, а вместо них имеются спиннобоковые гребни. Начиная жилой камеры аулакоцериды напоминают больше прямых наружнораковинных, чем белемнитид, у которых отсутствует жилая камера, а на спинной стороне сохранился лишь рудимент ее в виде проостракума.

2. Дорсальные части септальных нечков на средних септах у аулакоцерид проохоанитовые, тогда как у белемнитид ретроохоанитовые.

3. Ростр аулакоцерид (*telum*) — только аналог ростра белемнитид. Он состоит преимущественно из органического вещества, а не из карбоната кальция, более грубослойный, чем ростр белемнитид, и радиально-кристаллическая структура у него редка.

Такие признаки, как большая длина камер и малый вершинный угол фрагмокона, особо подчеркивавшиеся прежде в характеристиках аулакоцерид, Елецкий считает лишь дополнительными, так как среди аулакоцерид встречаются представители с ширококонической раковиной (*Metabelemnites*, *Zugmontites*, *Mosisovicsteuthis*), ж, наоборот, у некоторых белемнитид (*Chondroteuthis*) вершинный угол очень мал. Длина камер изменчива как у белемнитид, так и у аулакоцерид, хотя в общем у последних она больше.

Сравним главные различия между белемнитидами и аулакоцеридами, которые, по мнению Елецкого, не позволяют связать их генетически. Наличие жилой камеры у аулакоцерид, очевидно, нельзя оспаривать. Она наблюдалась непосредственно в виде трубки без септ (Jeletzky, 1966). Однако не столь определенно можно отрицать ее наличие у всех белемнитид — у них она может быть значительно меньшей по размерам или в разной степени редуцированной. Обычно приводятся данные, указывающие на отсутствие у белемнитид жилой камеры и наличие лишь рудиментов ее стенки: длинного выступа (проостракума) на спинной стороне и очень короткого остатка в остальной части (Naef, 1922). По новейшим данным, брюшная стенка конотекки у белемнитид выступает вперед от последней септы меньше, чем на высоту последней газовой камеры фрагмокона (Jeletzky, 1966, стр. 109). Между тем нужно подчеркнуть, что есть данные и другого рода, а именно: известен один вид белемнитид — *Conoteuthis dupiniana* Orb., у которого четко выражена вся жилая камера; брюшная стенка ее составляет $\frac{1}{3}$ длины всего фрагмокопа, боковые стенки, естественно, еще больше, а узкий проостракум, как обычно для белемнитид, выдвинут далеко вперед (Roger, 1952; Крымгольд, 1958). Этот пример показывает, что не только аулакоцериды, но и некоторые белемнитиды

также имеют жилую камеру. Однако данные о длине стенок этой камеры, за исключением проостракума, очень ограничены. Наличие длинного проостракума у белемнитид, по крайней мере у многих и, очевидно, большинства представителей, является установленным фактом. Известны единичные находки белемнитов из Англии и ФРГ с сохранившимся проостракумом. Эти находки использовал А. Нэф (Naef, 1922) в своих реконструкциях. Принимая проостракум за рудимент и только рудимент стенки жилой камеры, как это делает часть исследователей, естественно считать, что длина проостракума свидетельствует о степени редукции жилой камеры, так как величина выступа проостракума связана с глубиной выемки остальной части конотеки. Вероятно, этот вывод справедлив лишь отчасти. У некоторых белемнитид известны настолько длинные проостракумы, как, например, у *Chondroteuthis* (Jeletzky, 1966), что их, очевидно, нельзя считать простым рудиментом жилой камеры. В ряде случаев проостракум, видимо, является образованием, удлинившимся в результате дополнительного самостоятельного роста. Длина проостракума у ряда белемнитид была, очевидно, не столь уж большой, как принято считать, о чем можно судить по линиям нарастания на поверхности конотеки. Сведения о линиях нарастания содержатся в ряде работ (Voltz, 1830; Orbigny, 1842; Quenstedt, 1846—1849 и др.). Знаки роста конотеки образуют специфичный рисунок. На спинной стороне фрагмокона они дугообразно изогнуты в виде «парабол». По бокам спинной (параболярный) сектор ограничен бороздами (спиннобоковыми асимптотами), которые как бы прерывают линии нарастания. На спиннобоковых сторонах следы нарастания более или менее сильно наклонены кзади и образуют так называемые гиперболярные поля, снизу зачастую ограниченные боковыми асимптотами. Затем линии нарастания круто разворачиваются и идут по вентральной стороне поперек раковины. Асимптоты, ограничивающие спинной сектор, принимаются за место резкого перегиба линий нарастания (Naef, 1922), по существу за края сильно выдававшегося проостракума (Jeletzky, 1966). Проследить переход струек роста спинной стороны в струйки гиперболярных полей обычно не удается. Однако было замечено, что знаки роста спинной стороны и гиперболярных полей идут навстречу друг другу (Phillips, 1865—1870), подходят к спинным асимптотам под секущими углами (рис. 1, г). Сходное соотношение знаков нарастания наблюдал автор на конотеке *Hibolites hastatus* Blv. Эти факты могут свидетельствовать о значительно меньшей длине проостракума, чем она представлялась ранее на некоторых реконструкциях, по крайней мере, на средних стадиях развития части белемнитид. Встречаются случаи, когда гиперболярные поля очень узки, как, например, у «*Belemnites*» *enygmaticus* (Orbigny, 1842, табл. 22, фиг. 1), а струйки роста, подходящие к полям со спинной и брюшной сторон, как бы противостоят друг другу. По-видимому, в этом случае длина проостракума особенно невелика. Довольно определенно можно говорить о небольшой длине проостракума у «*Belemnites*» *colossicus* Jasikov — вида, отнесенного к этой статье к новому роду *Volgobelus*, у которого наклон линий нарастания на гиперболярных полях очень мал (рис. 2). А. П. Павлов (1965) наблюдал у этого вида непосредственный переход линий роста гиперболярных полей в линии роста спинного сектора. В данном случае относительная длина проостракума, видимо, такая же, как и у аулакоцерид. Проостракум у *V. colossicus* мал, поэтому можно ожидать у него и развитие жилой камеры.

Иллюзию весьма длинного проостракума у белемнитид часто создает пересечение линий роста с продольными ребрышками и бороздками, развитыми на гиперболярных полях у асимптот (рис. 1, в, з). Особенно такое впечатление создается, когда линии роста плохо видны, а продольная скульптура, принимаемая за линии роста, наоборот, четко выступает (Orbigny, 1842, табл. 9, фиг. 2). Эта скульптура отличается от скульптуры других секторов конотеки. Ребрышки здесь довольно широкие, а разде-

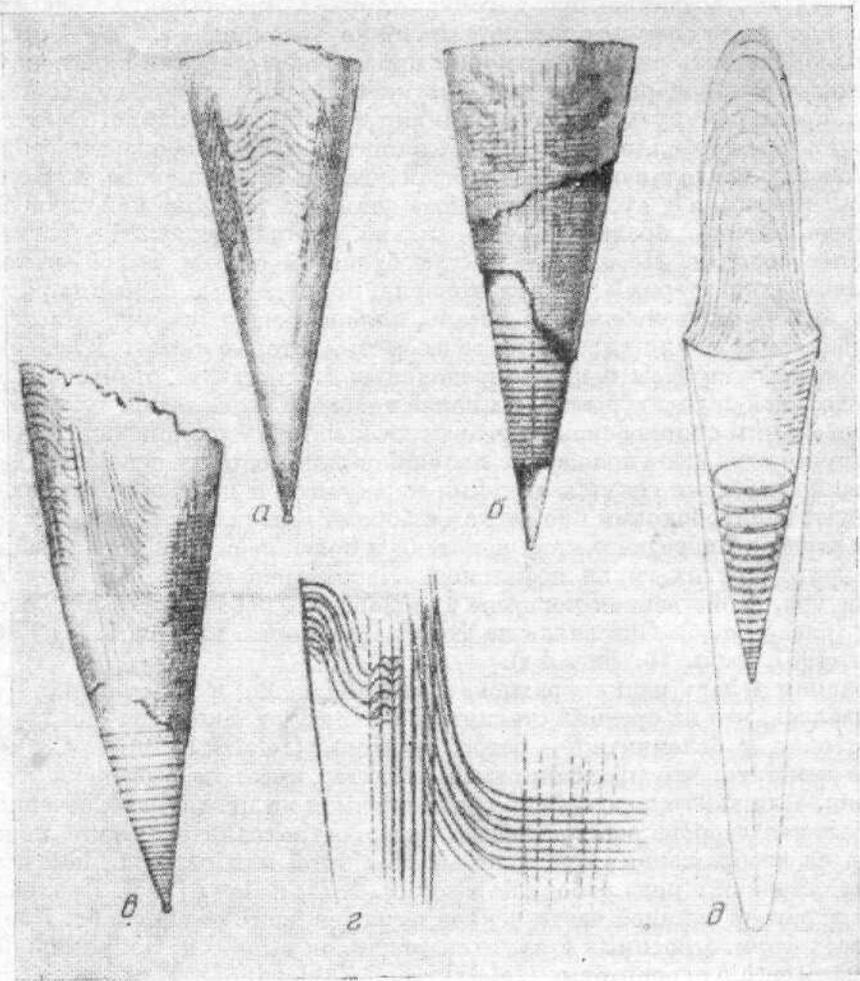


Рис. 1. *Passaloteuthis paxillosus* Schlotheim; а — г — фрагмокон: а — со спинной стороны, б — с брюшной стороны, в, г — с правой боковой стороны; линии нарастания, идущие со спинной и брюшной сторон, секут продольную скульптуру гиперболярных полей; Англия, Илминстер; средний лейас (Phillips, 1865—1870, стр. 48, рис. 19, а); д — реконструкция фрагмокона и проостракума (там же, стр. 23, рис. 14)

ляющие их бороздки узкие. Последние напоминают асимптоты, по выражены менее резко. Каждое из ребрышек (их насчитывается два-три и больше) по форме напоминает ребрышко, оконтуривающее сбоку по краю спинной сектор. Характер всей этой скульптуры заставляет думать, что каждая спинная асимптота является только условным запечатленным краем проостракума, а по существу вместе с прилежащими продольными бороздками эти асимптоты отражают местоположение спиннобоковых плавников.

Подытоживая сказанное, следует принять, что реконструкция раковины белемнитид с небольшой жилой камерой и не очень длинным проостракумом, данная Д. Филлипсом (рис. 1, д), кажется довольно реальной. Конечно, у большинства белемнитид брюшная и боковые стенки жилой камеры редуцированы гораздо сильнее, а спинной выступ значительно больше, чем у аулакоцерид. Однако это не дает оснований для отрицания филогенетической связи между этими группами. При эволюции совершен-

но естественно возникновение довольно длинного проостракума белемнитид из короткого спинного выступа конотекы аулакоцерид.

Можно отметить ряд гомологичных признаков в строении конотекы белемнитид и аулакоцерид. Спинной выступ конотекы аулакоцерид соответствует проостракуму белемнитид. Линии нарастания спинного сектора подходят к гиперболярным полям белемнитид и спиннобоковым ребрам аулакоцерид под одинаковыми в общем углами и одинаково выгнуты. И у белемнитид, и у аулакоцерид ниже спинного выступа конотекы расположена выемка, правда, обычно сильно различающаяся по размеру в разных отрядах. Небольшой выступ брюшной стенки жилой камеры (конотекы), характерный для аулакоцерид, но, вероятно, не всегда развитый у них, — лишь небольшая деталь, осложняющая выемку конотекы. Гиперболярные поля или, точнее, то их части, которые прилегают к спиннобоковым асимптатам и несут продольную скульптуру, отличающуюся от продольной скульптуры других полей конотекы белемнитид, гомологичны продольным спиннобоковым ребрам на конотеке аулакоцерид, так как те и другие отражают положение плавников или места их основного прикрепления, ибо они секутся линиями нарастания и по положению соответствуют спиннобоковым площадкам и бороздам на рострах. Такого сходства в строении переднего края конотекы и полей ее стенки мы не найдем ни у каких других групп цефалопод. Характерно также, что сетчатая скульптура, свойственная конотеке аулакоцерид, наблюдается и у белемнитид (рис. 1, а, б). Она видна на фотоизображении, данном Г. К. Кабановым (1967, табл. 16, фиг. 4 в).

Сравним теперь неkki фрагмокопов аулакоцерид и белемнитид. Подчеркивалось, что на средних стадиях развития у аулакоцерид они проохоанитовые, а у белемнитид — ретроохоанитовые (Jeletzky, 1966). Сначала нужно заметить, что проохоанитовый характер имеет не весь некк аулакоцерид, а лишь его дорсальная часть, видимая на продольных сечениях. Вентральная сторона некков всегда четко ретроохоанитовая, что можно видеть на изображениях фрагмокопов со спятой или разрушенной вентральной стенкой в ряде работ (Mojsisovics, 1871; Bülow, 1915). Проохоанитовый характер спинной части псчков выражен часто очень слабо. Далее, не у всех форм, относимых к аулакоцеридам, он выражен. Например, неkki *Austroteuthis* ахоанитовые (Jeletzky and Zapfe, 1967). В процессе онтогенеза неkki меняют свою форму. Если у аулакоцерид на средних стадиях они на дорсальной стороне проохоанитовые, то на более ранних стадиях становятся ахоанитовыми (Jeletzky, 1966), и не исключено, что на самых ранних стадиях они ретроохоанитовые (неkki начальных стадий недостаточно изучены). У белемнитид на ранних стадиях неkki четко ретроохоанитовые (Jeletzky, 1966; Густомесов, 1972), а на более поздних стадиях отогнутость септы становится малой, и неkki все более похожи на ахоанитовые. У некоторых аулакоцерид, у которых спинная часть некка четко проохоанитовая (Jeletzky, 1966, стр. 19, фиг. 1А), наблюдается в то же время ретроохоанитовый отросток. Вся отмечаемая изменчивость некков не позволяет считать отличия в них у аулакоцерид и белемнитид принципиальными, указывающими на их независимое происхождение, на отсутствие непосредственных генетических связей между ними. Еще более подчеркивает генетическую общность отсутствие ясно выраженного цекума и просифона в обоих отрядах.

Таким образом, и топография переднего края конотекы (включая проостракум), и скульптура конотекы, и внутренние особенности строения фрагмокона аулакоцерид и белемнитид свидетельствуют скорее о прямой генетической связи между этими отрядами, чем о независимом происхождении и конвергентном развитии. К такому же выводу можно прийти и на основе сравнения ростров. Ни состав, ни структура ростров не являются признаками, принципиально разделяющими аулакоцерид и белемнитид. У аулакоцерид состав ростров сильно изменчив. Органические

слои могут быть разными по толщине, что отражается и на радиальной структуре ростра. У *Chitinoeuthida*, которые являются боковой ветвью аулакоцерид (Крымгольд, 1958) и включаются в состав *Aulacoscerida* (Jeletzky, 1966), ростр полностью был органическим, хитиновым. С другой стороны, такие аулакоцериды, как *Metabelemnites*, *Belemnococeras*, *Paleoconus* и некоторые другие роды, видимо, имели преимущественно карбонатные ростры. Грубая слоистость ростра является также неустойчивым признаком аулакоцерид. Так, у *Austroteuthis* ростр состоит из довольно тонких слоев (Jeletzky and Zapfe, 1967, табл. 3, фиг. 1 а). У белем-ЕИТИД темнокрашенные слои (с органическим веществом) также довольно сильно различаются по толщине. Иногда они так тонки, что слоистое сложение ростра почти исчезает; в других случаях они довольно толсты. Отмечалась волокнистая структура у аулакоцерид, но она, по имеющимся данным, присутствует не у всех их представителей. Подлинная структура ростров, которая только начинает проясняться (Spaeth, 1971; Барсков, 1971), определенно претерпевала изменения в процессе эволюции.

Елецкий считает, что фрагмоконы являются более консервативными, чем ростры, а признаки ростра весьма изменчивыми, появляющимися независимо в разных отрядах и подотрядах в результате конвергенции. Он полагает, что признаки ростра пригодны для характеристики видов, родов, семейств, но не более высоких рангов, и лишь наличие или отсутствие альвеолярного канала может служить дополнительным признаком подотрядов в отряде *Belemnitida* (Jeletzky, 1966).

Нельзя не согласиться с тем, что действительно ростры весьма изменчивы и явление конвергенции среди них очень распространено. Однако вместе с тем ростры несут признаки самых крупных таксонов, в том числе подразделений группы отрядов. Весьма важны боковые борозды (Густомесов, 1962), весь комплекс борозд, отражающих структуру мантии и плавниковой системы животного. Эволюция имеющих на рострах борозд в ходе развития аулакоцерид и белемнитид от раннего карбона до конца мела обнаруживает направленный единый, хотя и сложный процесс, в котором каждая группа занимает свое место, является определенным звеном в разветвленном филогенетическом древо с единым исходным корнем. Эта направленность выявляется прежде всего в развитии продольных борозд на рострах, у наиболее древних, каменноугольных, представителей мы находим педиформенные или слабо дифференцированные борозды на всех сторонах ростра (*Hematites*, *Bactritimimus*, *Paleoconus*). У пермских и триасовых форм уже резко выражены боковые борозды (*Stenocoenites*, *Aulacosceras*, *Atractites* и др.), у некоторых начинает развиваться альвеолярная брюшная борозда (*Austroteuthis*). Наконец, у юрских и меловых форм, кроме боковых, особенно большое развитие получают борозды в спиннобрюшной плоскости. Это, конечно, отражает направленность, совершенствование плавниковой системы, изменение структуры мантии в единой группе и противоречит идее независимого возникновения ростров у аулакоцерид и белемнитид. Многочисленные продольные вершинные борозды, особенно характерные для аулакоцерид, развиты, хотя и в меньшей степени у ряда раннеюрских белемнитид. Это еще одно свидетельство происхождения белемнитид от аулакоцерид. Конкретные связи между этими отрядами, однако, еще не установлены. Причина заключается, видимо, в том, что пока остается неизвестным все многообразие доюрских белемнитид, многообразие их фрагмоконов, в частности скульптуры конотеки, а также боковых борозд ростра.

Боковые борозды отражают строение важнейших частей белемнитид — боковых плавников. Эволюция белемнитид шла по пути увеличения подвижности, маневренности, а это достигалось увеличением мягкого тела, разрастанием его впереди за пределы жилой камеры, появлением и совершенствованием боковых (спиннобоковых) плавников, развитием мускулатуры плавников, мантии и воронки. Последнее отражалось на

жилой камере, в определенных филогенетических ветвях шло бок о бок с редуцированием ее стенок. Между признаками фрагмокона и боковыми бороздами роstra, видимо, существует коррелятивная связь. Так, у *Dityuocoonites* (*Aulacoceratidae*) в соответствии с характером борозд мы находим на конотекке спиннобоковые гребни. У *Xiphoteuthidae*, у которых борозды имеют другой характер, на конотекке, как указывает Елецкий (Jeletzky, 1966), нет гребней. У белемнитид боковые борозды отличаются от борозд аулакоцерид, и у них мы находим своеобразные спиннобоковые гиперболярные поля. Дальнейшее изучение боковых борозд роstra и особенностей скульптуры конотекки ряда триасовых белемноидей позволит выявить промежуточные звенья, соединяющие аулакоцерид и белемнитид. Звенья, связывающие их, вероятно, находятся среди триасовых видов,

Этому утверждению, однако, противоречит находка раннекаменноугольного *Eobelemnites caneyensis* Flower, у которого, хотя и неизвестны внешность роstra и имеющиеся на нем борозды, выявлен рисунок конотеккальных струек нарастания; они чрезвычайно сходны со струйками юрских белемнитов (Flower, 1945; Найдин, 1969, стр. 13, рис. 5). Такое сходство, отмеченное М. Гордоном (Gordon, 1966), заставляет исследователей искать истоки *Belemnitida* в каменноугольном или еще более раннем периоде. Однако чрезвычайно большое сходство *Eobelemnites caneyensis* и строения конотекки, проостракума и низких камер фрагмокона с юрскими и меловыми представителями заставляет усомниться в достоверности датировки геологического возраста единственного образца этого вида, найденного в валуне. Образец был найден не автором, описавшим его, а другим лицом. Автор же мог сослаться лишь на этикетку, из которой, однако, не видно, что валун был взят *in situ*. Обоснованием возраста служит то, что литологический состав валуна сходен с составом галек и валунов среднемиссисипского возраста из сланцев Кейпи. Ошибка в возрастной датировке вполне могла закрасться. Сомнение возрастает, если учесть тот временной разрыв (от нижнего карбона до начала юры), который не заполнен ни одним звеном, связывающим хоть как-нибудь *Eobelemnites* со сходными с ним юрскими формами. В настоящее время миссисипский возраст *Eobelemnites* указывается специалистами со знаком вопроса (Jeletzky, 1966; Stevens, 1973).

СООТНОШЕНИЕ РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ БЕЛЕМНОИДЕЙ С БОЛЕЕ ПОЗДНИМИ

Обнаружение в нижнем карбоне Северной Америки большого числа роств белемноидей было настоящей сенсацией (Flower and Gordon, 1959). Эти древнейшие белемниты до настоящего времени относятся к ранее известным систематическим подразделениям. Авторы, описавшие их и выделившие среди них три рода (*Hematites*, *Bactritimimus* и *Paleoconus*), отнесли их к семейству *Belemnitidae*. Они понимали объем этого семейства очень широко и включали в него *Aulacoceratidae* (= *Aulacocerida* Елецкого). В дальнейшем каменноугольные роды были отнесены к отряду *Aulacocerida* (Gordon, 1966; Jeletzky, 1966), причем *Paleoconus* отнесен к *Xiphoteuthidae*, а *Hematites* и *Bactritimimus* — к *Aulacoceratidae*.

Правильности отнесения названных родов к отряду *Aulacocerida* не приходится отрицать и в настоящее время. И типичные аулакоцериды из триаса и перми, и раннекаменноугольные представители имеют многочисленные продольные борозды на всех сторонах роstra, что указывает на их родство. Вместе с этим каменноугольные представители обладают весьма важным различием: у них нет дифференцированных боковых борозд, что свидетельствует об их примитивности и архаичности. Общая направленность развития борозд на рострах белемноидей, отмеченная

выше, подтверждает такой вывод. С полным правом можно считать каменноугольных белемноидей, выделяемых здесь в новое семейство, предками последующих аулакоцерид, составляющих семейство *Aulacosceratidae*.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ БЕЗРОСТРОВЫХ ФОРМ

Представители, у которых вместо развитого ростра имеется лишь тонкий чехол, покрывающий в основном заднюю часть фрагмокона (иногда отсутствует и такой чехол), встречаются в различных по возрасту отложениях — от верхнепалеозойских до меловых, т. е. в том же интервале, что и белемноидей с развитым ростром. Лучше известны мезозойские представители. Относительно их систематического и филогенетического положения имеются разные точки зрения. Обычно всех их (роды *Belemnoteuthis*, Pearce, 1845; *Phragmoteuthis*, Mojsisovics, 1882; *Conoteuthis*, Orbigny, 1942; *Diplobelus*, Naef, 1927) объединяют в одно семейство *Belemnoteuthidae* (Roger, 1952; Крымгольц, 1958). Однако еще Э. Мойсисович (Mojsisovics, 1882) выделил род *Phragmoteuthis* в особое семейство *Phragmoteuthidae*, т. е. в подразделение одного ранга с *Belemnitidae*. А. Нэф (Naef, 1922) также считал *Phragmoteuthis* представителем особого семейства, а *Belemnoteuthis*, с одной стороны, *Conoteuthis* и *Diplobelus* — с другой, представителями иных семейств — соответственно *Belemnoteuthidae* и *Diplobelidae*. Для сравнения отметим, что Нэф, как и другие исследователи, в одно семейство (*Belemnitidae*) включал почти всех рострофорных белемнитов горы ж мела. Близкую систематику принимает Елецкий (Jeletzky, 1966). Однако он выделяет подразделения более высокого ранга — отряд *Phragmoteuthida* и подотряд *Diplobelina* в составе отряда *Belemnitida*.

Филогенетические связи белемноидей с неразвитым ростром установить трудно, особенно при фрагментарности имеющегося материала, и поэтому они до настоящего времени остаются неопределенными.

Нэф (Naef, 1922) выводил *Phragmoteuthidae* из аулакоцератид, а *Belemnoteuthidae* и *Diplobelidae* сближал с белемнитидами, но генетические связи их представлялись неясными. Елецкий (Jeletzky, 1966) не исключает происхождения пермо-триасовых фрагмотеутид от аулакоцерид, но считает более вероятным, что *Phragmoteuthida* отделились очень рано от бактритоидей, а все юрские и меловые представители со слабо развитым ростром возникли от раннеюрских белемнитид с развитым ростром.

Представители мезозойских белемноидей со слабо развитым ростром настолько близки к парабактритидам по строению фрагмокона, что В. Н. Шиманский (1957) высказывал мысль о возможности происхождения некоторых из них непосредственно от бактритоидей. Данные, имеющиеся в настоящее время по юрским и меловым представителям, не подтверждают этого. Фрагмоконы их типично белемпоидные: они имеют гиперболярные поля или их гомологи на конотеке при одновременном присутствии проостракума на спинной стороне и выемки стенки ниже проостракума.

Триасовый *Phragmoteuthis*, несомненно, очень специфичен. Длинный проостракум его состоит из одинаковых по ширине спинной и боковых пластин, отделенных узкими желобками, соответствующими гиперболярным полям конотеки типичных белемнитид, а струи нарастания на всех трех пластинах выгнуты кпереди, из-за чего край проостракума имеет три выступа. Брюшная стенка жилой камеры у *Phragmoteuthis* редуцирована. Очевидно, эволюция фрагмотеутид шла по пути развития мускулатуры, связанной с деятельностью воронки (отчего и редуцировалась брюшная стенка жилой камеры), при сохранении относительно слабой мускулатуры боковых плавников, которые были килевидными и опирались на проостракум (их следы — желобки между пластинами). Хотя фрагмо-

теутиды имеют фрагмокон с очень короткими камерами (как у белемнитид), представляется вероятным происхождение этого отряда от аулакоцерид и именно от тех представителей, у которых уже были развиты боковые плавники. Узость следов опоры этих плавников у фрагмотеутид подтверждает данную точку зрения. Кроме того у вершины раковины *Phragmoteuthis* виден венец довольно длинных борозд (Mojsisovics, 1882), свойственных аулакоцеридам. Наряду с *Phragmoteuthis* в триасе встречаются и другие безростровые формы, такие, как изображенные Елецким (Jeletzky, 1966, табл. 5, фиг. 1) и другие с очень тонким чехловидным ростром, которые, очевидно, являются тесно связанными с обычными ростофорными аулакоцеридами. Это, по-видимому, свидетельствует о долифилетическом происхождении безростровых белемнойдей вообще. Об этом же говорят и другие факты, касающиеся юрских и меловых представителей. Их фрагмоконы и проостракумы, хотя и довольно различны, принципиально построены так же, как и у типичных белемнитид, что указывает на непосредственную связь с последними. В частности на это указывает наличие гиперболярных полей, полностью ретрохоанитовых сифональных некков и обычно типичный для белемнитид угол расширения фрагмокона. Интересным примером может служить «*Belemnites*» *colossicus* *Jasikov* из нижнемеловых глин окрестностей г. Ульяновска (Павлов, 1965). Этот вид до сих пор по отнесен ни к одному из родов. Он отличается от всех известных представителей как *Diplobelina*, так и *Belemnoteuthidae*, и его следует относить к новому роду *Volgobelus*, описание которого приведено ниже.

* * *

В итоге следует подчеркнуть следующее. Белемнитиды и аулакоцериды образуют крупную, филогенетически единую группу, существовавшую от конца девона до середины палеогена. Эта группа составляет надотряд *Belemnoidea*. Среди внутренираковинных цефалопод наряду с *Belemnoidea* надотрядами являются их потомки *Sepioidea* и *Teuthoidea*. Различия между этими подразделениями не менее велики, чем между надотрядами наружнораковинных. Надотряд *Belemnoidea* характеризуется наличием ростра, редуцированного у некоторых представителей в разных филогенетических ветвях; фрагмокона с жилой камерой, которая редуцируется в разной степени у белемнитид; спинного выступа стенки жилой камеры — проостракума разной величины и следов от плавников на ростре и фрагмоконе. Особенно важны боковые (спиннобоковые) следы. Соответствующие им плавники тянулись вдоль тола значительно далее к передней части животного, чем показано на некоторых реконструкциях (Naef, 1922, стр. 186, рис. 67). Большинство специалистов считают, что белемнойдей произошли от бактритоидей (Шиманский, 1954; Крымгольц, 1958; Jeletzky, 1966 и др.). Особенно близки к белемнойдеям парабактритиды. До тех пор, пока не были известны ращнекаменноугольные белемнойдей, связь белемнойдей с парабактритидами, достоверно известными по существу только из ранней перми, казалось особенно вероятной. Теперь же, когда ясно, что белемнойдей появились еще в девоне, эта связь не столь очевидна. Из девона приводился лишь один монотипический род парабактритид — *Cochleiferoceras*, причем к парабактритидам он отнесен с сомнением (Шиманский, 1962). Очевидно, остаются еще неизвестными звенья, связывающие белемнойдей с их предками.

ОТРЯД AULACOCERIDA STOLLEY, 1919

СЕМЕЙСТВО NEMATITIDAE GUSTOMESOV, FAM. NOV.

Д и а г н о з. Ростр на всех сторонах покрыт однотипными продольными бороздами, тянущимися от заднего конца до переднего края. У разных родов эти борозды варьируют по ширине и глубине. Большие

по размеру борозды могут выделяться чаще на брюшной стороне (брюшные, *брюшнобоковые*) и менее резко на *спинной* (*спиннобоковые*). Отсутствуют дифференцированные боковые борозды. Перегородки фрагмокона прямые или наклонные вперед от спинной к брюшной стороне, ровные или слабо изогнутые (с дорсальной лопастью, *спиннобоковыми* седлами и V-образной брюшной лопастью).

Состав. Три рода: *Nematites* Flower et Gordon, 1959, *Bactritimimus* Flower et Gordon, 1959, *Paleoconus* Flower et Gordon, 1959 из нижнего карбона Северной Америки.

Сравнение. Отличается от *Aulacoceratidae* и *Xiphoteuthidae* отсутствием четко дифференцированных боковых борозд.

Замечания. У *Paleoconus* борозды значительно более пологие и малочисленные, чем у других родов. Возможно, его следует выделять в другое семейство, но его нельзя поместить в *Xiphoteuthidae* из-за отсутствия боковых борозд и наличия ряда других хорошо выраженных продольных борозд. У *Nematitidae* неизвестен рисунок конотекальных струй нарастания. Однако, по всей вероятности, он должен быть иным по сравнению с рисунком у *Eobelemnites*. Та скульптура, которая видна на конотекке *Eobelemnites*, может присутствовать, по-видимому, лишь у форм с хорошо развитыми боковыми плавниками, т. е. с развитыми боковыми бороздами на рострах.

ОТРЯД BELEMNITIDA ZITTEL, 1895

? ПОДОТРЯД DIPLOBELINA JELETZKY, 1955

? СЕМЕЙСТВО BELEMNOTEUTHIDAE ZITTEL, 1885

Род *Volgobelus* Gustomesov, gen. nov.

Название рода от р. Волги.

Типовой вид — *Belemnites colossicus* Jasikov, 1832; верхний готерив — нижний баррем; Среднее Поволжье.

Диагноз (рис. 2). Фрагмокон очень крупный, прямой, до 12 см в поперечнике и, вероятно, даже более, с углом *расширения* около 23°. Сифон узкий, пристенный, типично белемнитидный. Перегородки расположены часто. Длина камер составляет $1/_{20}$ и менее диаметра фрагмокона (в месте, где диаметр 6—7 см), причем в отличие от типичных белемнитид не наблюдается ее увеличение кпереди по крайней мере в пределах 15 камер взрослой стадии. Расстояние между перегородками фрагмокона при диаметре 3—7 см составляет 2—3 мм. Конотекка гладкая, с тонкими струйками нарастания, наиболее заметными на *спиннобоковых* сторонах, где расположены *гиперболярные* поля в виде полос. Эти полосы выделяются благодаря «штриховке» — очень четко видимым линиям нарастания, идущим под углом около 45° к границам полос. Полосы имеют ширину около 6 мм (при диаметре фрагмокона 6—7 мм) и ограничивают сектор, занимающий $1/_{4}$ поверхности фрагмокона на спинной стороне и соответствующий проостракуму. Ниже гиперболярных полей линии нарастания сразу становятся поперечными. По ходу знаков нарастания видно, что длина проостракума была небольшой. Ростр в виде очень тонкого чехла не на всем фрагмоконе. Борозды на нем не отмечались.

Видовой состав. Типовой вид и, возможно, *V. pacificus* (Anderson) из валаажина Северной Америки (Anderson, 1938).

Сравнение. Отличается от представителей *Diplobelina* отсутствием суженного проостракума и дорсального киля на фрагмоконе, а также четкого возрастания длины камер, от рода *Belemnoteuthis* (Makowski, 1952; Шиманский, 1962, рис. 220, б, в) — отсутствием продольных борозд на гиперболярных полях, наличием лишь на этих узких полях очень четких линий нарастания, а также, вероятно, меньшей относитель-

ной длиной камер, меньшей длиной проостракума и отсутствием гребней на спинной и брюшной сторонах ростра, от *Pavloviteuthis* — большими размерами фрагмокона, меньшей относительной длиной камер и отсутствием ребристости на тонком чехле ростра (сравнить скульптуру конотеки этих родов невозможно из-за отсутствия данных о ней у *Pavloviteuthis*).

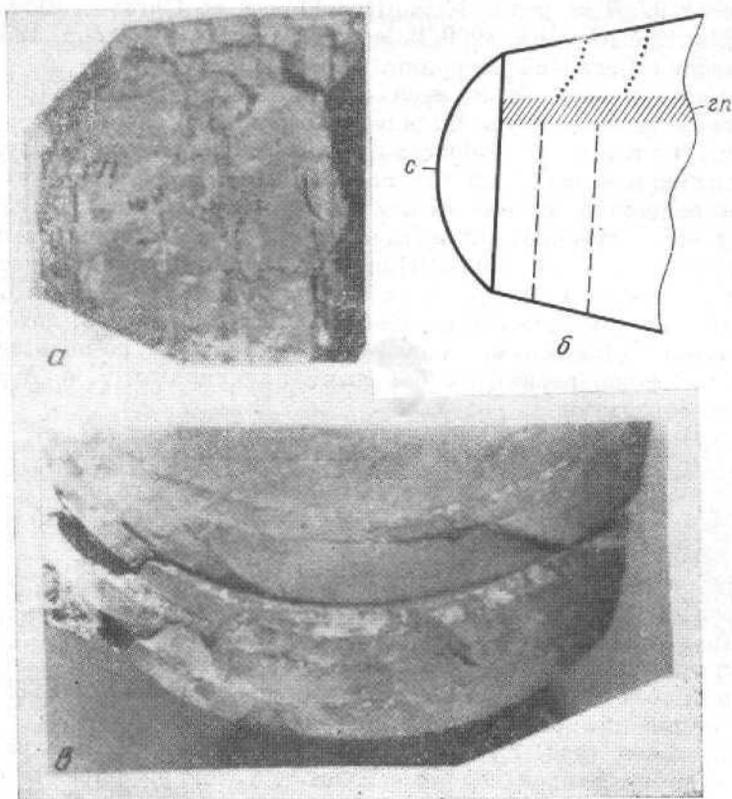


Рис. 2. *Volgobelus colossicus* (Jasikov); экз. № VI-Ф/б, фрагмокон; а — б — сбоку; а — участок конотеки (X 1,3), б — схема; в — сечение (X 1,3); г. Ульяновск; верхний готерив — нижний баррем. Обозначения: гп — гиперболярное поле, с — септа

З а м е ч а н и я. При диаметре фрагмокона 6—7 см чехол ростра полностью отсутствует; на одном экземпляре наблюдалось, как конотека хорошей сохранности кроется коркой вторичного кальцита той же структуры, что и кальцит, заполняющий камеры фрагмокона.

Геологическое и географическое распространение. Валанжин; Северная Америка. Верхний готерив — нижний баррем; Среднее Поволжье.

М а т е р и а л. Два очень крупных образца хорошей сохранности с апикальной частью, найденных автором при проведении геологической съемки в 1952 г, около Ульяновска, но утерянных в том же году в складском помещении; два фрагмента в фондах музея им. Павловых (№ VI-Ф/б, Ф/7); эти фрагменты не имеют этикеток, но, вероятнее всего, происходят из верхнего готерива — нижнего баррема Ульяновска и не исключено, что они являются обломками оригинала А. П. Павлова.

В заключение выражаю большую благодарность В. Н. Шиманскому за полезные замечания, которые были учтены при подготовке статьи к печати.

- Барское И. С. 1971. Изучение скелета цефалопод при помощи электронного микроскопа. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 130, стр. 210—214.
- Густомесов В. А. 1962. О значении боковых борозд ростра для разработки систематики белемнитов. Палеонтол. ж., № 2, стр. 31—40.
- Густомесов В. А. 1972. Об использовании фрагмоконов белемнитов для систематики. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 47, вып. 1, стр. 121—125.
- Кабанов Г. К. 1967. Скелет белемнитид. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 114, стр. 1—100.
- Крымголец Г. Я. 1948. Генетические связи родов в семействе Belemnitidae Orbigny. Материалы Всес. н.-и. геол. ин-та, общ. сер., вып. 8, стр. 93—101.
- Крымголец Г. Я. 1958. Внутреннераковинные. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М., стр. 145—178.
- Найдин Д. П. 1969. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. Изд-во Моск. ун-та, стр. 1—228.
- Павлов А. П. 1965. Нижний мел и его фауна. В кн.: Академик А. П. Павлов. Сравнительная стратиграфия бореального мезозоя Европы. «Наука», стр. 204—289.
- Шиманский В. Н. 1954. Прямые наутилоиды и бактриоиды сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 44, стр. 1—154.
- Шиманский В. Н. 1957. Новый род меловых цефалопод. Материалы к «Основам палеонтологии», вып. 1. М., стр. 43—44.
- Шиманский В. Н. 1962. Надотряд Bactritoidea. Бактриоидеи, Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. М., стр. 229—239.
- Шиманский В. Н. 1962б. Подкласс Eudocochlia. Внутреннераковинные. В кн.: Палеонтология беспозвоночных. Изд-во Моск. ун-та, стр. 251—261.
- Anderson F. M. 1938. Lower Cretaceous deposits in California and Oregon. Geol. Soc. Amer., spec. pap. 16, p. 1—339.
- Bülow E. 1915. Orthoceren und Belemniten der Trias von Timor. Paläontol. Timor, № 4 (7), S. 1—72.
- Jeletzky J. A. 1960. Taxonomy and phylogeny of fossil Coleoidea (= Dibranchiata). Geol. Surv. Canada, Pap. 65—2, № 42, p. 72—76.
- Jeletzky J. A. 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. Univ. Kansas Paleontol. Contrib., art. 7, p. 1—162.
- Jeletzky J. A. and Zapfe H. 1967. Coleoid and orthocerid cephalopods of the Rhaetian Zlambach marl from the Fischerwiese near Aussee, Styria (Austria). Ann. Naturhistor. Mus. Wien, Bd. 71, S. 69—106.
- Flower R. H. 1945. A belemnite from a Mississippian boulder of Caney shale. J. Paleontol., vol. 19, p. 490—503.
- Flower R. H. and Gordon M. J. 1959. More Mississippian belemnites. J. Paleontol., vol. 33, № 5, p. 809—842.
- Gordon M. J. 1966. Classification of Mississippian coleoid cephalopods. J. Paleontol., vol. 40, p. 449—452.
- Makowski H. 1952. La faune callovienne de Lukow en Pologne. Paeontol. Polonica, vol. 4, p. 1—64.
- Mojsisovics E. 1871. Über das Belemniten Geschlecht Aulacoceras Hauer. Jahrb. Geol. Reichsanst. Wien, Bd. 21, S. 41—57.
- Mojsisovics E. 1882. Cephalopoden der mediterranen Trias-Provinz. III. Dibranchiata. Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien, Bd. 10, S. 295—307.
- Naff A. 1922. Die fossilcn Tintenfische. Jena, S. 1—322.
- Orbigny A. 1842. Paléontologie française. Terrains jurassiques. Vol. 1. Cephalopodes. Paris, p. 1—642.
- Phillips J. 1865—1870. A monograph of British Belemnitidae. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, p. 1—128.
- Quenstedt F. 1846—1849. Petrefactenkunde Deutschlands. Bd. 1. Cephalopoden. Tübingen, S. 1—580.
- Roger J. 1952. Sous-classe des Dibranchiata, Traité Paleontologie, t. 2. Paris, P. 689—755.
- Spaeth Ch. 1971. Aragonitische und calcitische Primärstrukturen im Schalenbau eines Belemniten aus englischen Untercreide. Paläontol. Z., Bd. 45, № 1, 2, S. 33—40.
- Stevens G. R. 1973. Jurassic belemnites. In: A. Hallam. Atlas of Palaeobiogeography. Amsterdam — London — New York. Eisevier Sci. Publ. Co., p. 259—274.
- Stolley E. 1919. Die Systematik der Belemniten. 11 Jahrsber. d. Niedersächs. Geol. Ver., S. 1—59.
- Voltz M. 1830. Observations sur les belcmnites. Mém. Soc. Mus. Hist. Nat. Strasbourg, vol. 1, p. 1—70.
- Zittel X. A. 1885. Handbuch der Palaeontologie, Bd. 2, München — Leipzig, S. 1—893.
- Zittel K. A. 1895. Grundzüge der Palaeontologie. München — Leipzig, S. 1—971.