

УДК 564.581

В. А. ГУСТОМЕСОВ

О ДОЮРСКИХ КОРНЯХ БЕЛЕМНИТИД И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ БЕЛЕМНОИДЕЙ НА РУБЕЖЕ ТРИАСА И ЮРЫ

На рострах триасовых и пермских аулакоцерид наблюдаются те же или близкие типы рисунков боковых борозд, что и у белемнитид. Как и у последних, они сочетаются преимущественно с определенной формой ростра. Очень характерные для белемнитид альвеолярные и вершинные борозды начинают появляться у триасовых аулакоцерид. Из этих данных следует, что белемнитиды произошли от аулакоцерид на рубеже триаса и юры, причем подотряды белемнитид (*Belemnitina* и *Belemnorseira*) ведут начало от разных триасовых групп и развивались параллельно. Большие изменения белемноидей и ряда других групп совпадают во времени (конец триаса — начало юры) и были вызваны крупнейшими геологическими событиями. Выделено новое семейство аулакоцерид *Dictyoconitidae*.

В настоящее время меловые и юрские белемниты объединяются в отряд *Belemnitida*, а триасовые и более ранние (но также некоторые юрские) — в отряд *Aulacoscerida* (Jeletzky, 1966). Стратиграфическое положение и сходство в ряде особенностей этих групп, отмечавшееся уже в ранних работах (Gümbel, 1861; Mojsisovics, 1871, 1902), позволяли рассматривать аулакоцерид предками белемнитид. Особенно сходны с белемнитидами по широкому углу расширения фрагмокона, коротким воздушным камерам и гладкой поверхности ростра те аулакоцериды, которые относились к роду *Atractites* (в прежнем широком его понимании). Поэтому наиболее вероятным предком белемнитид считал я именно этот род (Naef, 1922). Такая точка зрения принимается и в некоторых современных работах (Крымгольц, 1948, 1958).

Г. Штейнманн (Steinmann, 1910) обратил внимание на большое сходство некоторых триасовых и более поздних видов белемнитов. Он пришел к заключению, что аулакоцериды не только являются предками белемнитид, но что разные их представители положили начало разным филогенетическим ветвям белемнитид. Среди триасовых белемнитов Штейнманн выделял три ствола, а внутри них различал пять филогенетических линий, ряд которых протягивался от триаса до позднего мела или даже палеогена.

Эти представления не были приняты в последующее время. Действительно, Штейнманн слишком далеко заходил в протягивании филогенетических связей. Но в его сравнениях есть и рациональная сторона, на которую пока еще не обратили внимания и которая могла быть понята только при соответствующем накоплении фактов. Его построения скорее оттолкнули от себя, чем привлекли внимание, вызывая иронические высказывания (Naef, 1922), так как содержали поистине фантастические вещи. Например, Штейнманн считал, что каждый ствол белемнитов ведет свое самостоятельное начало от одной из трех групп *Orthoceras* со сходной скульптурой.

Интересно, что позже М. Лиссажу (Lissajous, 1925) тоже придерживался точки зрения полифилетического происхождения белемнитид от аула-

коцерид. На схеме филлации линию *Hastites* он связывал в предположительной форме с *Aulacoceras reticulatum*, линию *Pseudobelus* с *Aulacoceras haueri*, а *Prototeuthis* (= *Nannobelus*) и *Pachyteuthis* (в понимании Лиссажу) уже более уверенно с разными видами *Atractites*.

В дальнейшем какие-либо исследования конкретных связей между триасовыми и юрскими белемнитами, насколько известно автору, не проводились. Традиционная, но слабо обоснованная и поэтому уязвимая точка зрения о происхождении белемнитид от аулакоцерид оказалась поколебленной после появления новых данных о временном (стратиграфическом) распространении белемнитид и о степени различия между белемнитидами и аулакоцеридами. В 1945 г. Р. Флауер описал из валуна миссисипского возраста в США фрагмокон белемнита *Eobelemniter caneyensis*, не отличающийся от фрагмоконов юрских белемнитов (Flower, 1945). Эта находка сразу повлекла за собой пересмотр представлений о филогении белемноидей. Ж. Роже (Roger, 1952) предположил, что белемнитиды появились почти так же рано (в среднем палеозое), как и аулакоцериды, т. е. эти группы развивались параллельно. Находка *Eobelemnites caneyensis* могла сначала вызвать сомнения, но когда были обнаружены многочисленные ростры белемноидей, отнесенные затем к аулакоцеридам, в нижнем карбоне Северной Америки (Flower and Gordon, 1959), достоверность этой находки и возможность параллельного развития белемнитид и аулакоцерид стала как будто убедительной. Вывод о независимом развитии белемнитид и аулакоцерид возобладал в последнее время. Во всяком случае, против него не было возражений. Однако коренное изменение прежних взглядов на основе находки единственного экземпляра фрагмокона из валуна, возраст которого еще требует подтверждения, кажется преждевременным. Во-первых, довольно странно, что из доюрских отложений не известно больше ни одной находки белемнитид. Во-вторых, удивительно, что такая прогрессивная ветвь, какой являются белемнитиды, если они появились в раннем карбоне, не имела расцвета до юры, тогда как несомненно более примитивные аулакоцериды испытали относительный расцвет за это время и известны по многочисленным находкам особенно из триаса. Конечно, прогрессивные группы могут чрезвычайно долго оставаться в тени. Но в течение этого времени они испытывают кардинальные перемены. Однако строение фрагмоконов *Eobelemnites caneyensis* и юрских белемнитид совершенно тождественно. Напрашиваются два объяснения возникающих вопросов: либо геологический возраст *E. caneyensis* указан ошибочно, либо *E. caneyensis* — представитель прогрессивной ветви, достигшей удивительного сходства с белемнитидами, которая не получила развития и вымерла (пример неудавшегося прогресса).

Пересмотр представлений о филогенезе белемноидей был вызван не только находкой *E. caneyensis*, но также большим различием в строении белемнитид и аулакоцерид. Как показал Ю. Елецкий (Jeletzky, 1966), эти группы отличаются рядом признаков: а) составом ростра — преимущественно органическим у аулакоцерид и кальцитовым у белемнитид, б) структурой ростра — более грубослойной и рыхлой у аулакоцерид; радиально-кристаллическая структура, обычная у белемнитид, редка у аулакоцерид; в) наличием жилой камеры у аулакоцерид и отсутствием ее у белемнитид; у последних развит длинный остаток ее на спинной стороне в виде проостракума, а у аулакоцерид присутствует лишь небольшой спинной выступ стенки жилой камеры; г) построением сифональных некков — у аулакоцерид спинная часть некка направлена вперед, а у белемнитид весь некк обращен назад (ретрохоанитовый), д) углом расширения фрагмокона — значительно меньшим у большинства аулакоцерид, е) длиной газовых камер фрагмокона — в разной степени большей у аулакоцерид.

Отличия эти действительно достаточно большие, но они несколько акцентировались Елецким, тогда как признаки сходства не рассматривались с такой же подробностью. Между тем, черты сходства, которые имеются у

белемнитид и аулакоцерид, свидетельствуют об их непосредственных родственных связях, а направленность развития признаков позволяет считать аулакоцерид предками белемнитид. Такие признаки, как структура и состав ростров, величина угла расширения фрагмокона и длина камер, столь изменчивы, что крайние их значения у разных отрядов или весьма близки, или перекрывают друг друга (Густомесов, 1976а). Разная направленность спинной части септальных некков (назад у белемнитид и вперед у аулакоцерид) не имеет того значения, которое ей иногда придается, как не имеет решающего значения направленность сифональных трубок в систематике аммоноидей, у которых наблюдается превращение ретроанонитовых сифонных трубок в проанонитовые в ходе эволюции. И это было правильно оценено уже К. Циттелем, что видно по работе Штейнманна (Steinmann, 1910). Характер изгиба линий нарастающих конотек и ее продольной скульптуры скорее отличается количественно, чем качественно (Густомесов, 1976а). Даже наличие жилой камеры не является абсолютным отличием аулакоцерид от белемнитид, так как белемнитиды не все лишены или не совсем лишены этой важной особенности (Густомесов, 1976а).

Но факт остается фактом — белемнитиды и аулакоцериды являются крупными таксонами, между которыми имеется морфологический разрыв. Корни белемнитид теряются на границе триаса и юры.

Для выяснения генетических взаимоотношений между белемнитидами и аулакоцеридами важно найти связующие признаки и их закономерное изменение. Очень важную информацию дают борозды, развитые на рострах. Чтобы оценить ее, нужно иметь в виду, что борозды являются важнейшим признаком в современной систематике белемнитид (Густомесов, 1977а, б). У наиболее древних белемнитид (аулакоцерид) в раннем карбоне развиты многочисленные одинаковые или малодифференцированные борозды на всех сторонах ростра по всей его длине (*Nematites*, *Bacritritomitus*, *Paleoconus*). В ранней перми встречены ростры уже с развитыми специфическими боковыми бороздами (*Stenoconites*). У всех последующих белемнитов эти борозды имеются, исключая немногочисленные уклоняющиеся формы. С триаса появляются белемниты, у которых в дополнение к вышеуказанным развиваются борозды в спиннобрюшной плоскости (брюшные и спинные, вершинные и альвеолярные). В триасе, однако, эти борозды слабо намечены и имеются лишь у редких видов. Зато они становятся весьма развитыми и обычными у многих юрских и меловых белемнитов, т. е. уже у белемнитид. Борозды, свойственные наиболее примитивным представителям, развитые на всех сторонах ростра, сохраняются в том или ином виде у пермских и многих триасовых аулакоцерид и в меньшей степени у юрских белемнитид. Все эти факты — веские аргументы в пользу происхождения белемнитид от аулакоцерид в конце триаса — начале юры, и их нельзя игнорировать.

Сравнение борозд аулакоцерид и белемнитид позволяет не только дать такой общий вывод, но приводит также к заключению, что белемнитиды происходят от разных триасовых предков. Белемнитиды с хорошо развитым ростром разделяются в настоящее время на подотряды *Belemnitina* и *Belemnopseina* (Jeletzky, 1965, 1966). Для белемнитин характерны вершинные борозды на ростре, для белемнопсеин — альвеолярные. Эти же борозды имеются, как уже выше отмечено, и у некоторых аулакоцерид. Например, у триасового *Austroleuthis* есть альвеолярная брюшная борозда; у некоторых триасовых видов, относившихся к роду *Atractites*, развита, хотя и слабо выраженная, брюшная вершинная борозда (Smith, 1914, табл. 96, фиг. 4). Все эти борозды, однако, встречаются у триасовых белемнитов редко и слабо выражены. Поэтому вершинные и альвеолярные борозды мало пригодны для поисков предков юрских белемнитов среди триасовых форм.

Значительно лучшие возможности в этом отношении дают боковые борозды. Они обычно четко выражены у пермских и триасовых аулакоцерид

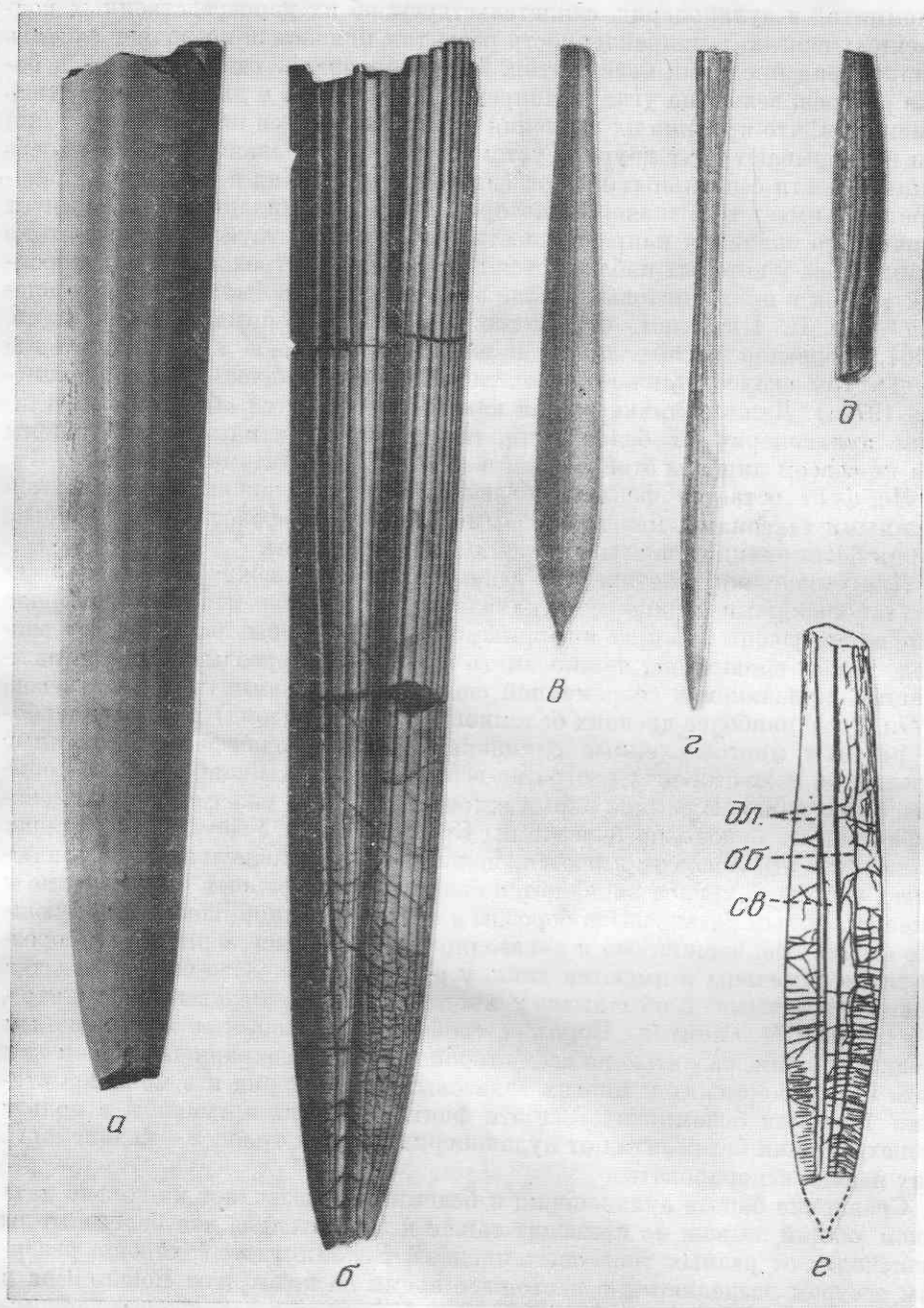


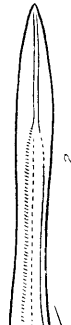
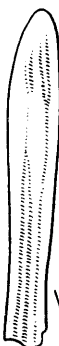
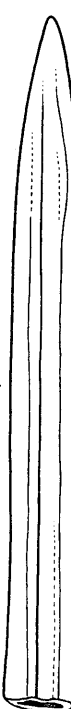
Рис. 1. Боковые борозды некоторых белемнитид и аулакоцерид; а, б — широкие, расходящиеся борозды; а — *Lagonibelus magnificus* (Orb.); Среднее Поволжье: волжский ярус (Густомесов, 1962); б — *Aulacoceras sulcatum* Hauer var. *timorensis* Wanner; Тимор; верхний триас (Bülow, 1915 табл. LVIII, фиг. 1); в — е — двойные борозды (линии) или их гомологи; в — *Hibolites subfusiformis* Rasp.; Франция, Кастеллян; нижний мел (Quenstedt, 1846—1849, табл. 29, фиг. 43); г — *Actinoconites acus* Hauer; Югославия, Сараево; средний триас (Hauer, 1892, табл. 1, фиг. 1); д — *Dictyoconites reticularis* Hauer; Австрия, Аусзе; верхний триас (Mojšisovičs, 1871, табл. 1, фиг. 9); е — *Dictyoconites reticulatus* Hauer; Австрия, Хальштатт; верхний триас; дл — двойные линии, бб — брюшнобоковая борозда, св — срединный валик (Steinmann, 1910, фиг. 1)

и весьма характерны для белемнитид. У последних имеется два типа боковых борозд, каждый из которых свойствен только определенному подотряду. Для белемнитин характерны три обычно довольно широкие борозды, тянущиеся по всему ростру (рис. 1, *a*), для белемнопсеин — так называемые двойные линии: две тонкие борозды, идущие параллельно друг другу на большем или меньшем отрезке (рис. 1, *в*); в передней части ростра иногда может присутствовать по одной альвеолярной брюшнобоковой борозде. Хотя боковые борозды у белемнитид слабо заметны и их можно выявить часто лишь на массовом материале, выяснено, что они являются главнейшими признаками подотрядов (Густомесов, 1977б). Боковые борозды белемнитид испытывают эволюцию и изменчивость. Каждое семейство имеет некоторые особенности в их расположении. Однако число уклоняющихся форм невелико. Замечательно постоянство основного типа боковых борозд у подотрядов *Belemnitina* и *Belemnopseina* (рис. 2), который сохраняется и у древних их представителей из плинсбаха (из геттанга и синемюра, где белемнитиды очень редки, представители *Belemnopseina* пока достоверно не известны). Причем у древних форм не наблюдается схождения в этом признаке. Такая стабильность боковых борозд имеет особое значение в рассматриваемом вопросе. Она может означать, что своими основаниями оба ствола *Belemnitina* и *Belemnopseina* уходят к нижней границе юры (рис. 2), что корни каждого из них следует искать в триасе и что в триасе мы можем ожидать группы с такими бороздами. В триасе действительно встречаются формы, боковые борозды которых довольно сходны по основным особенностям с боковыми бороздами юрских белемнитид. По существу, боковые борозды всех триасовых, да и пермских аулакоцерид сводятся к тем же главным разновидностям, какие наблюдаются у юрских и более поздних белемнитид, хотя они, естественно, и различаются некоторыми чертами. Правда, существо и генезис борозд у ряда видов и родов предстоит еще выяснить, а немногие формы лишены боковых борозд. Но такие случаи встречаются и у белемнитид.

Двойные линии, подобные двойным линиям белемнопсеин, вместе с менее заметными и менее ровными брюшнобоковыми бороздами, как у *Belemnitellidae*, присутствуют у таких триасовых родов, как *Dictyoconites* (*D. reticulatus* и *Actinoconites* (*A. acus*) (рис. 1, *з—е*). Штейнманн (Steinmann, 1910) правильно отметил сходство в боковых бороздах и других признаках первого рода с меловым видом *Belemnitella mucronata*, а второго — с меловым *Actinocamax*. Сходство это говорит, конечно, не о прямой связи между ними, как считал Штейнманн, а лишь о принадлежности названных триасовых и меловых родов к одному и тому же филогенетическому стволу. Большое сходство в боковых бороздах триасовый *Actinoconites* имеет не только с меловыми белемнителлидами, но также, пожалуй, еще в большей степени с наиболее древними юрскими представителями семейства *Hastitidae*. Отмечаемая общность, очевидно, не случайна и может означать, что хаститиды и все белемнопсеины ведут свое начало от триасовых аулакоцерид с боковыми двойными линиями.

Боковые борозды иного облика имеются у рода *Aulacoceras*. Это широкие, непараллельные и дальше друг от друга отстоящие борозды, в которых можно усмотреть определенное сходство с боковыми бороздами юрских и меловых белемнитин (рис. 1, *б*), сходство, объяснимое преемственностью в ходе эволюции.

Кроме отмеченных двух разновидностей боковых борозд наблюдаются и другие, которые можно рассматривать как их производные или с ними связанные. Так, на боковых сторонах у аулакоцерид часто бывает видно только по одной широкой ложбинке, как, например, у *Atractites quadratoides* (Steinmann, 1910, фиг. 14). Аналогичные продольные впадины или просто уплощения развиваются и у белемнитин (особенно на поздних стадиях онтогенеза у множества видов) вместо трех борозд, как, например, у *Pachyteuthis*. Такие ложбинки возникают как бы от слияния боковых

		Подотряд	Belemnites	Подотряд	Belemnites	
Юра	ранняя					
	средняя					
	поздняя					
		ранний				
		поздний				
Мел						
						
						
						
						

борозд и являются отражением не частных особенностей структуры мантии, которые не пропечатываются, а огрубленными следами от шпательных или от их мускулистых тяжистых продолжений. Сливаться могут и широкие боковые борозды, и двойные линии.

Боковые борозды аулакоцерид, конечно, не вполне сходны с бороздами белемнитид. Они часто более резко выражены, более глубоки, что, очевидно, связано с резкой выраженностью всех продольных борозд у множества доюрских белемнитид. Двойные линии у аулакоцерид часто разделяются валиком или даже гребнем. С внешней стороны они бывают также ограничены часто ребрами, что опять-таки связано с общей ребристостью ростров соответствующих аулакоцерид. Сами линии могут расщепляться (рис. 1, *д, е*). Нет полного сходства и в бороздах другого типа. Например, у типового вида *Aulacocerat* — *A. sulcatum* (Hauser, 1860) имеется только одна широкая борозда, сдвинутая несколько к брюшной стороне, что не встречается у белемнитид. Но другие широкие борозды у этого типа боковых борозд аулакоцерид часто слабо намечены. Имеющиеся различия вполне объяснимы изменчивостью и эволюцией. Обращает на себя внимание не столько различие, сколько сходство боковых борозд аулакоцерид и белемнитид.

По характеру боковых борозд аулакоцериды с развитым ростром могут быть, как и белемнитиды, подразделены на два подотряда, не соответствующих тем двум семействам, на которые разделяются аулакоцериды в настоящее время.

Согласно современной систематике аулакоцериды с развитым ростром подразделяются на *Aulacoceratidae*, ростры которых по всей поверхности продольноребристы, и *Xiphoteuthidae* (ранее *Atractidae*) с гладкими рострами (Jeletzky, 1966). Такая систематика совсем не учитывает характера боковых борозд, что, конечно, нельзя признать удачным. Представляется, что семейство *Xiphoteuthidae* (как и включаемый в него род *Atractites*) является сборной группой, отдельные члены которой должны быть включены в разные подотряды, выделяемые с учетом боковых борозд. Сборность ксифотеутид видна уже из того, что в это семейство включаются роды и виды с весьма различным углом расширения фрагмента — от 5 до 38° (Jeletzky, 1966) и весьма различной длиной камер. У них имеются также разные боковые борозды. Например, у *Calliconites* видны две борозды, сдвинутые к спинной и брюшной сторонам (Gemmellaro, 1904), а на одном конце даже три (*Atractites drakei*; Smith, 1927, табл. 89, фиг. 15, 16). У других ксифотеутид на боковых сторонах видно по одной широкой ложбинке («*Atractites*» *quadratoideus*; Steinmann, 1910; «*Atractites*» *claviger*; Bülow, 1915). У ксифотеутид не отмечались двойные боковые линии, но одиночные борозды, развитые у *Atractites alpinus* (Jeletzky, 1966), возможно, возникли от их слияния, подобно тому как это наблюдается у некоторых юрских белемнитид из рода *Hibolites* (Густомесов, 1976б).

Хотя систематика с учетом боковых борозд, несомненно, более правильная, принятие ее в настоящее время было бы преждевременным из-за недостатка сведений о характере или генезисе боковых борозд ряда аулакоцерид. Это особенно относится к формам с гладкими рострами. Нужна еще большая работа по выявлению особенностей этого важного признака у ряда

Рис. 2. Выдержанность типов расположения боковых борозд на рострах основных филогенетических стволов белемнитид: *а* — *ж* — подотряд *Belemnopseina*: *а* — *Hastitidae* (под *Hastites*), *б* — *Belemnopseidae* (под *Hibolites*), *в* — *Duvallidae* (под *Rhopaloteuthis*), *г* — *Oxyteuthidae* (под *Oxyteuthis*), *д* — *Belemnopseidae* (под *Neohibolites*), *е* — *Dimitobelidae* (под *Dimitobelus*), *ж* — *Belemnitellidae* (под *Actiocamax*); *з* — *и* — подотряд *Belemnitina*: *з* — *Coeloteuthidae* (под *Nannobelus*), *и* — *Passaloteuthidae* (под *Passaloteuthis*), *к* — *Passaloteuthidae* (под *Gastrobelus*), *л* — *Mesoteuthidae* (под *Dactylotheuthis*), *м* — *Cylindroteuthidae* (под *Cylindroteuthis*).

Все изображения, кроме фиг. *е*, из работ автора (Густомесов, 1962, 1968, 1973), фиг. *е* — по Whitehouse, 1924

представителей, выяснению его изменчивости, преобразований, филогении доюрских белемнитов (которая еще по сути не изучалась) для того, чтобы диагнозы подотрядов аулакоцерид были достаточно убедительно обоснованы, а принадлежность к ним всех аулакоцерид можно было бы с определенностью устанавливать.

И все же можно в целях рассмотрения филогении предварительно отметить признаки двух подотрядов аулакоцерид, о которых говорилось выше.

Для одного из них характерно наличие признаков, общих с подотрядом *Belemnitina*, а именно: широкие боковые борозды, расходящиеся к передней части ростра, преимущественно субконическая и субцилиндрическая форма ростра, вершинная брюшная борозда у части представителей (типично семейство *Aulacosceratidae*). Другому подотряду свойственны признаки, общие с белемнопсеинами: боковые борозды типа двойных линий, преимущественно веретеновидная форма ростров (хотя может быть разпой), альвеолярная брюшная борозда у части представителей (типично новое семейство *Dictyoconitidae*, диагноз которого дается ниже).

Отмеченная выше общность между белемнитидами и аулакоцеридами, в частности между юрско-меловыми белемнитидами и триасовыми аулакоцератидами, с одной стороны, и между юрско-меловыми белемнопсеинами и пермо-триасовыми диктиоконитидами — с другой, может означать, что белемнитиды произошли от триасовых аулакоцерид и что подотряды белемнитид берут начало от разных ветвей аулакоцерид, т. е. белемнитиды дифилетичны и представляют, возможно, горизонтальный таксон.

Существующие факты показывают, что белемнитиды возникли на рубеже триаса и юры. В триасе они не известны, а в геттанге крайне редки и малы. Таким образом, белемнитиды возникают как бы внезапно. Это обычный (хотя и не единственный) путь появления крупных таксонов в ходе эволюции.

Важно подчеркнуть, что на том же рубеже возникают таксоны отрядной группы не только у белемоидей, но и у аммоидей и наутилоидей. Среди аммоидей исчезают ператиты и появляются *Ammonitida* и *Lytoceratida* (Руженцев, 1962). У наутилоидей выпирают *Tainoceratina*, *Centroceratina* и *Liroceratina* и появляются *Nautilina* (Шиманский и Журавлева, 1961). Время кризисов совпадает у всех этих групп.

На этом же рубеже большие перемены в развитии испытывают и враги белемнитов — ихтиозавры. Одни их семейства сосуществовали с аулакоцеридами, другие — с белемнитидами (Татаринов, 1964). Наибольшее число ихтиозавров и самые опасные их представители жили и развивались уже после кризиса в эволюции белемоидей.

По существу то же можно сказать и о рыбах, используя данные о них (Ромер, 1939; Гликман, 1964; Берг, Казанцева и Обручев, 1964; Казанцева, 1964). В триасе было мало морских акул; бурное развитие морских высших или более прогрессивных акул (*Carcharhini*, часть *Hybodonti*, *Lamnae*) идет только с поздней юры. Из лучеперых рыб в триасе и юре были распространены *Palaeonisci* и *Holostei*. Палеониски (из *Chondrostei*) «к концу триаса... были в значительной степени вытеснены... *Holostei*» (Ромер, 1939, стр. 73). Аулакоцериды, сосуществовавшие с палеонисками, наоборот, получали в триасе все большее развитие, так что связывать прогресс белемнитов с этой группой нельзя. *Holostei*, появившиеся в поздней перми, к концу триаса достигли большого разнообразия. Но все же их триасовые представители являются довольно примитивными формами или часто узкоспециализированными. Более совершенные *Holostei* обильно представлены уже в юре (Ромер, 1939), а в триасе они немногочисленны и только начинают в это время свою родословную (*Lepidotes*, *Caturus*). В конце триаса не было вспышки в видообразовании у *Holostei*, как не было, по имеющимся данным, и взрыва численности каких-либо их представителей, которые могли бы решительно повлиять на эволюцию белемнитов и цефалопод вообще.

Что касается Teleostei, этих наиболее высокоорганизованных рыб, то их бурное развитие начинается только с поздней юры, причем, как и развитие в это время акуловых, оно не сказалось заметно на эволюции белемнитов, хотя последние, по-видимому, и шли им в пищу в большом количестве.

Важно отметить, что угасание аулакоцерид, имевших широчайшее географическое распространение (хотя они и не были многочисленными организмами), происходило в то время, когда белемнитиды или еще не существовали, или были крайне редки и слабо развиты. Таким образом, угасание аулакоцерид не зависело от развития более прогрессивных белемнитид.

Все эти данные указывают, что возникновение белемнитид в начале юры является закономерным следствием этапности (неравномерности) развития органического мира и причиной тому послужили не взаимоотношения между разными группами организмов, а изменения неорганической среды в планетарном масштабе. По времени они совпадают с крупнейшими изменениями в структуре земной коры (началом нового мезозойско-кайнозойского этапа развития океанов, заложением ранних прогибов мезозойско-кайнозойского этапа развития Средиземноморского геосинклинального пояса и дальнейшим рифтогенезом на континентах), сопровождавшимися мощной магматической деятельностью в море и на суше. Вероятно, эти события послужили толчком к преобразованию органического мира.

Крайняя редкость белемнитид в начале юры показывает не только то, что их возникновение произошло именно на рубеже триаса и юры, но и то, что «прорыв» на более высокий эволюционный уровень происходит в условиях ограниченного района (у белемнитид в Западной Европе) при немногочисленности зарождающейся прогрессивной группы, а также означает, что ароморфоз вызывается и реализуется в «найденных точках» филогенетического древа направленно, а не отбором неопределенных многочисленных мутаций.

Важнейшим преобразованием в скелете белемнитид при переходе от аулакоцерид к белемнитидам было уменьшение или даже полная редукция жилой камеры, что связано с освобождением мягкого тела от сковывающих стенок раковины, увеличением в размерах и разрастанием его за пределы жилой камеры, что вместе взятое вело к более активному образу жизни. Параллельно с этим и, вероятно, благодаря этому происходит и уменьшение длины камер фрагмокона и увеличение их числа, чем достигалась большая компактность фрагмокона, а также изменяется ростр — увеличивается его многослойность, плотность и т. д. Увеличение подвижности потребовало развития дополнительных плавников или килевидных выступов. Поэтому меняется структура мантии, что отражается в возникновении или развитии одних борозд (вершинных и альвеолярных) и исчезновении других (многочисленных продольных).

Хотя названные черты в той или иной мере приобретаются еще аулакоцеридами, полностью как радикальные усовершенствования они реализуются только у белемнитид.

При всех важных изменениях, происходящих при этом, интересно, что боковые борозды, а значит и боковые плавники, структуру которых они как-то отражают, может быть не прямо, а косвенно, не испытывают резкого метаморфоза.

СЕМЕЙСТВО DICTYOCONITIDAE GUSTOMESOV, FAM. NOV.

Д и а г н о з. Ростры средней величины или небольшие, с более или менее выраженной веретеновидностью. Вся их поверхность покрыта довольно тонкими ребрышками и бороздками. На боковых сторонах развиты борозды типа двойных линий, ниже которых в передней части ростра могут быть развиты более тонкие брюшнобоковые бороздки, по одной с каждой стороны.

С о с т а в. Три рода: *Dictyoconites* Mojsisovics, 1902; *Actinoconites* Steinmann, 1910; *Stenoconites* Gordon, 1966.

Сравнение. Отличается от *Xiphoteuthidae* наличием двойных линий и более выраженных продольных бороздок на поверхности всего ростра.

Замечания. Нужно подчеркнуть, что еще Э. Мойсисович (Mojsisovics, 1902) обратил внимание на специфику рода *Dictyoconites* и подразделил аулакоцерид на три группы — *Aulacosceras*, *Dictyoconites* и *Atractites*. Две из них ныне рассматриваются в ранге семейств, но группа *Dictyoconites* не получила таксономического статуса и была неоправданно включена в состав *Aulacosceratidae* (Naef, 1922; Jeletzky, 1966).

Геологическое и географическое распространение. Нижняя пермь — верхний триас; юг Западной Европы и другие части Средиземноморского пояса вплоть до Индонезии, Гренландия, США.

* * *

Итак, выводы статьи таковы. Имеются свидетельства того, что белемнитиды наследуют такие важные признаки, как типы боковых борозд, от триасовых аулакоцерид и что у последних начинают вырабатываться некоторые признаки, которые разовьются затем у юрских и меловых белемнитид (вершинная и альвеолярная брюшные борозды).

Отсюда следует, что белемнитиды возникли не в карбоне, как сейчас принимается, а в конце триаса — начале юры от аулакоцерид, как это считалось ранее, в результате быстрых направленных преобразований.

Подотряды белемнитид (*Belemnitina* и *Belemnopseina*) возникли независимо в разных ветвях филогенетического древа белемнитидей. В результате параллелизма в развитии они приобрели черты сходства, что и заставляет их выделять в горизонтальный таксон.

Эволюционные изменения белемнитидей в конце триаса — начале юры, приведшие к возникновению белемнитид, носили характер ароморфоза (арогенеза), т. е. коренных усовершенствований, в результате которых белемнитидей стали значительно более активными организмами, что привело к их процветанию, которого они не знали ранее. Казалось бы, что прогрессивные преобразования у белемнитидей легко объяснить как результат необходимости спастись от врагов и настигать добычу. Но такие факторы не обнаруживаются. Совпадение крупных изменений у белемнитидей и ряда групп организмов, как сородичей белемнитидей, так и других групп, в том числе их врагов, с крупнейшими событиями геологической истории (перестройкой структуры земной коры, а значит и физико-географических условий), показывает, что непосредственной причиной ароморфоза у белемнитидей послужили именно эти изменения абиотической среды. Даже простая констатация приведенных фактов делает этот вывод не лишним основанием, хотя, конечно, взаимоотношения белемнитидей с различными группами животных требуют подробного рассмотрения.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С., Казанцева А. А. и Обручев Д. В. 1964. Надотряд *Palaeoniscii*. Палеониски. Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., «Наука», стр. 336—370.
- Гликман Л. С. 1964. Подкласс *Elasmobranchii*. Акуловые. Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., «Наука», стр. 196—237.
- Густомесов В. А. 1962. О значении боковых борозд ростра для разработки систематики белемнитидей. Палеонтол. ж., № 2, стр. 31—40.
- Густомесов В. А. 1973. О хаститах и хаститоподобных белемнитидеях. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 48, вып. 2, стр. 113—119.
- Густомесов В. А. 1976а. Основные вопросы филогении и систематики белемнитидей. Палеонтол. ж., № 2, стр. 64—75.
- Густомесов В. А. 1976б. О верхнеюрских белемнитидеях рода *Hibolites* Русской платформы. Палеонтол. ж., № 4, стр. 51—60.
- Густомесов В. А. 1977а. К ревизии юрских белемнитидей. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 52, вып. 2, стр. 103—117.
- Густомесов В. А. 1977б. Основные направления развития и систематика юрских и меловых белемнитидей. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 52, вып. 5, стр. 138—153.

- Густомесова В. А. и Успенская Е. А. 1968. О роде *Rhopaloteuthis* (Belemnnoidea) и его крымских представителях. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 43, вып. 5, стр. 65—78.
- Казанцева А. А. 1964. Подкласс Actinopterygii. Лучеперые. Общая часть. Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., «Наука», стр. 323—335.
- Крымгольц Г. Я. 1948. Генетические связи родов в семействе Belemnitidae Orbigny. Материалы Всес. н.-и. геол. ин-та, общ. сер., вып. 8, стр. 93—101.
- Крымгольц Г. Я. 1958. Внутреннераквинные. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М. Госгеолтехиздат, стр. 145—178.
- Ромер А. Ш. 1939. Палеонтология позвоночных, М.—Л., стр. 1—416.
- Руженцев В. Е. 1962. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. М., Изд-во АН СССР, стр. 243—334.
- Татаринов Л. П. 1964. Подкласс Ichthyopteria. Ихтионтеригии или ихтиозавры. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., «Наука», стр. 338—354.
- Шуманский В. Н. и Журавлева Ф. А. 1961. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственной им групп. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 90, стр. 1—176.
- Bülow E. 1915. Orthoceren und Belemniten der Trias von Timor. Paläontol. Timor, № 4(7), S. 1—72.
- 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.
- Gemmellaro G. G. 1904. I cefalopodi del Trias superiore della regione occidentale della Sicilia. Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo, vol. 24, p. 1—322.
- Gümbel C. W. 1861. Geognostische Beschreibung des bayrischen Alpengebirges und seines Vorlandes. Gotha, S. 1—950.
- Hauer F. 1960. Nachträge zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Hallstätter Schichten. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl., Bd 41, S. 113—148.
- Hauer F. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden aus der Trias von Bosnien. 1. Neue Funde aus dem Muschelkalk von Han Bulo bei Sarajevo. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, mat.-naturwiss. Cl., Bd 59, S. 251—296.
- Jeletzky J. A. 1965. 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 fossils Coleoidea. Univ. Kansas Paleontol. Contrib., art. 7, p. 1—162.
- Lissajous M. 1925. Répertoire alphabétique des Bélemnites jurassiques précédé d'un essai de classification. Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, fasc. 8, mem. 7, p. 1—175.
- Mojsisovics E. 1871. Über das Belemniten Geschlecht Aulacoceras Hauer. Jahrb. Geol. Reichsanst. Wien, Bd 21, S. 41—57.
- Mojsisovics E. 1902. Das Gebirge um Hallstatt. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien, Bd 6, S. 175—356.
- Naef A. 1922. Die fossilen Tintenfische. Jena, S. 1—322.
- Quenstedt F. 1846—1849. Petrefactenkunde Deutschlands. Bd 1. Cephalopoden. Tübingen, S. 1—580.
- Roger J. 1952. Sous-classe des Dibranchiata. Traité Paléontol., t. 2. Paris, p. 689—755.
- Smith J. P. 1914. The Middle Triassic marine invertebrate faunas of North America. U. S. Geol. Surv., prof. pap. 83, p. 1—148.
- Smith J. P. 1927. Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America. U. S. Geol. Surv., prof. pap. 141, p. 1—135.
- Steinmann G. 1910. Zur Phylogenie der Belemnnoidea. Z. induct. Abstamm. Vererbungs., Bd 4, H. 2, S. 103—122.
- Whitehouse F. W. 1924. Dimitobelidae — a new family of Cretaceous Belemnites. Geol. Mag., vol. 61, № 723, p. 410—416.