

РАННЕМЕЛОВЫЕ  
АММОНИТИДЫ  
КРЫМА И  
КАВКАЗА И ИХ  
БИОСТРАТИ-  
ГРАФИЧЕСКОЕ  
ЗНАЧЕНИЕ



АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР  
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А. И. ДЖАНЕЛИДЗЕ

Труды, новая серия, вып. 98

И. В. ҚВАНТАЛИАНИ

**РАННЕМЕЛОВЫЕ АММОНИТИДЫ  
КРЫМА И КАВКАЗА И ИХ  
БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ  
ЗНАЧЕНИЕ**



«МЕЦНИЕРЕБА»  
ТБИЛИСИ  
1989

28.7

56

K32I

Монография является обобщающей сводкой по раннемеловым мономорфным аммонитам Крыма и Кавказа. Обработан, проанализирован и обобщен большой палеонтологический материал. Изучен полный морфогенез раковины - септальной линии, формы и скульптуры; особое внимание уделено внутреннему строению, исследованному под растровым электронным микроскопом. Установлены ранее неизвестные структурные элементы раковины и закономерное увеличение числа септ в филогенезе. Среди многочисленных признаков для систематики аммоноидей решающая роль отводится септальной линии, рассматриваемой в онтогенезе. Пересмотрена система и филогения - *Berriassellidae*, *Leymeriellidae*, *Venezuellidae*, *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae*, *Deshayesitidae*, стратиграфическое распространение которых лежит в основе расчленения нижнемеловых отложений. Установлено 16 новых видов, 5 родов - *Balkites*, *Tauricoceras* (*Berriassellidae*), *Venezella*, *Renziella* (*Venezuellidae*), *Chaschupseceras* (*Acanthohoplitidae*); 3 подсемейства - *Necosmoceratininae*, *Pomeliceratininae* (*Berriassellidae*), *Diadochoceratininae* (*Acanthohoplitidae*); I надсемейство - *Olcostephanoidea* и I подотряд - *Douvilleiceratina*. Рассмотрены вопросы биостратиграфии нижнего мела Крыма и Кавказа. Даны схема зонального расчленения нижнего мела этих регионов.

Книга рассчитана на широкий круг палеобиологов и геологов.

Монография посвящена раннемеловым аммонитам Крыма и Кавказа, изученным в широком диапазоне времени и обширной территории. Важнейшими являются морфологические признаки раковины, исследованные под растровым электронным микроскопом. Установлены ранее неизвестные структурные элементы раковины и закономерное увеличение числа септ в филогенезе. Среди многочисленных признаков для систематики аммоноидей решающая роль отводится септальной линии, рассматриваемой в онтогенезе. Пересмотрена система и филогения - *Berriassellidae*, *Leymeriellidae*, *Venezuellidae*, *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae*, *Deshayesitidae*, стратиграфическое распространение которых лежит в основе расчленения нижнемеловых отложений. Установлено 16 новых видов, 5 родов - *Balkites*, *Tauricoceras* (*Berriassellidae*), *Venezella*, *Renziella* (*Venezuellidae*), *Chaschupseceras* (*Acanthohoplitidae*); 3 подсемейства - *Necosmoceratininae*, *Pomeliceratininae* (*Berriassellidae*), *Diadochoceratininae* (*Acanthohoplitidae*); I надсемейство - *Olcostephanoidea* и I подотряд - *Douvilleiceratina*. Рассмотрены вопросы биостратиграфии нижнего мела Крыма и Кавказа. Даны схема зонального расчленения нижнего мела этих регионов.

Книга рассчитана на широкий круг палеобиологов и геологов.

Редактор д-р геол.-мин. наук, проф. Т. А. Ломинадзе

Рецензенты: д-р геол.-мин. наук, проф. Н. Г. Химшиашвили

д-р геол.-мин. наук М. В. Карабадзе

К И804040000  
М 607 (06) - 89 I7 - 89

© Издательство "Мечникофф" 1989

ISBN 5-520-00269-X

## В В Е Д Е Н И Е

Детальные биостратиграфические и палеонтологические исследования нижнемеловых отложений Крыма и Кавказа, используя современные методы изучения, в настоящее время приобретают особо важное теоретическое и практическое значение.

В основе расчленения нижнемеловых отложений лежит глобальное распространение стенохронных представителей надсемейств *Olcostephanoidea*, *Hoplitoidea*, *Douvilleiceratoidea* и *Deshayesitoidea*. Наши научно-исследовательские работы были направлены в сторону уточнения и детализации существующей универсализированной биостратиграфической схемы нижнего мела. Вместе с тем большое внимание было удалено глубокому исследованию аммонитов. Несмотря на хорошую изученность внутреннего строения раковин и изменения септальной линии, формы и скульптуры в онтогенезе некоторых нижнемеловых аммонитид, значительная их часть еще остается не исследованной, поэтому недостаточно полно изучены вопросы их систематики и филогении. По-разному оценивается таксономическое значение внутренних и внешних морфологических признаков раковины аммонитид.

Настоящее исследование ставит перед собой такие задачи, как изучение морфогенеза внутренних и внешних признаков раковины аммонитид, установление таксономического значения отдельных признаков для систематики; изучение скелетных образований раковин под электронными микроскопами (СЭМ и РЭМ); интерпретацию сейнограмм головоногих; разработку филогenetической систематики некоторых представителей надсемейств *Olcostephanoidea*, *Hoplitoidea* и *Douvilleiceratoidea* и установление филогенетических взаимосвязей; ревизию и описание семейственных категорий; изучение наиболее важных разрезов нижнего мела Крыма и Кавказа; составление схемы биостратиграфического расчленения и ее корреляцию с соответствующими схемами некоторых регионов Западной Европы и Азии.

Материалом для данного исследования послужили личные послойные сборы фауны во время полевых работ на различных площадях Крыма и Кавказа. В работе также были использованы переданные в наше распоряжение аммониты из коллекций некоторых исследователей. В общей сложности располагаемая нами коллекция насчитывает около двух тысяч экземпляров аммонитов.

Большая часть описанных экземпляров хранится в Палеонтологическом музее им. Г.Д.Харatiшвили при кафедре геологии и палеонтологии Грузинского политехнического института им. В.И.Ленина (ГПИ) под коллекционными №№ 4, 8 и 12. Другая часть – в музее ГИН АН ССР под №№ 105 и 107; в музее ЦНИГР в г. Ленинграде под № 11949 и в г. Москве, в МГУ, на кафедре палеонтологии – № 230.

Основные положения монографии докладывались и обсуждались на конференциях и других форумах республиканского, союзного и международного значения. Геолого-палеонтологические исследования велись в тесном научном сотрудничестве с геологами кафедры палеонтологии МГУ, проф., докт. геол.-мин. наук В.В.Друцишвили и докт. геол.-мин. наук И.А.Михайловой, научным сотрудником М.В.Кнориной; кандидатами геол.-мин. наук: Т.Н.Богдановой (ВСЕГЕИ), Т.И.Добровольской и докт. геол.-мин. наук Н.И.Лысенко (Крым), проф., докт. геол.-мин. наук Г.Д.Харatiшвили, докт. геол.-минер. наук Т.А.Ломниадзе, канд. геол.-мин. наук: А.В.Квериадзе, М.З.Шарикадзе, старш. препод. Г.И.Магалашвили (кафедра геологии и палеонтологии

ПИИ им. В.И. Ленина); докт. геол.-мин. наук: Р.А. Гамбадзе, М.В. Какабадзе, Э.В. Котетишвили и канд. геол.-мин. наук Т.Ю. Назаришвили (ГИН АН РССР); канд. геол.-мин. наук: Д.Ю. Папава ("Грузнефть"), Е.И. Левдариани и Н.Н. Квахадзе (Геологическое производственное управление Грузии).

Автор настоящей работы пользовался советами и консультациями академиков АН ГССР Л.Ш. Давиташвили, А.Л. Цагарели, проф., докт. геол.-мин. наук В.В. Друшица, докт. геол.-мин. наук И.А. Михайловой, проф., докт. геол.-мин. наук Г.Д. Харатишвили, докт. геол.-мин. наук Т.А. Ломинадзе, канд. геол.-мин. наук М.З. Шарикадзе и считает своим приятным долгом всем названным исследователям выразить глубокую благодарность.

Фотоснимки фауны были выполнены сотрудником кафедры палеонтологии Ленинградского государственного университета Б.С. Погребовым и сотрудником Палеонтологического института в Москве В.Т. Антоновой. Фотографирование образцов на электронных микроскопах (СЭМ и РЭМ) произведены в МГУ А.С. Алешиной и П.А. Румянцевой, а в Республиканском центре электронной микроскопии в г. Тбилиси – зав. центром, докт. наук Э.Р. Кутелая и канд. наук О.Г. Харашвили; под микроскопом МББ-1-1969 – сотрудником кафедры палеонтологии МГУ – А.Б. Марковым.

Несколько экземпляров под коллекционным № 107 были сфотографированы в Словакии, в г. Братислава (ЧССР) в Геологическом институте им. Д.Штура – доктором Ф. Чано, при содействии директора института тов. М. Славкай и зав. секцией региональной геологии доктором И. Возар.

Пользуясь случаем названным лицам выражая искреннюю признательность.

## ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

### Материал

На протяжении двадцати лет работы автора на Кавказе и в Крыму собрана богатая коллекция головоногих, насчитывающая более 2000 экземпляров. Сохранность материала самая различная. Значительная часть аммонитов была использована для определения геологического возраста горных пород; изготовлено более 500 амплифов и большое число экземпляров развернуто до протоконха. На электронном (СЭМ и РЭМ) и в световом микроскопах всего было сфотографировано, отпечатано и проанализировано более 1200 положений.

Помимо собственного материала были использованы также любезно предоставленные нам образцы аммонитов из нижнего мела различных регионов Италии СССР А.С. Сахаровым, Н.И. Лысенко, Т.Н. Богдановой, М.В. Какабадзе и М.З. Шарикадзе. В качестве сравнительного материала была использована коллекция Т.А. Ломинадзе, имеющая прекрасную сохранность раковин аммонитов из верхнеюрских отложений Рязанской области и Приполярного Урала, а также коллекция Т.А. Богдановой и В.Б. Сапомникова из альбских отложений Закаспия. В целом весь этот материал позволил проследить изменение признаков раковины аммонитов в течение длительного геологического времени – от поздней юры до альба включительно.

Особенности изменения числа септ и межсептальных расстояний в медиальной плоскости у головоногих моллюсков с учетом фактора времени в литературе еще не освещались. С этой целью были изучены амплифы представителей почти

40 с лишним родов 18 семейств. Составлено более 150 кривых межспектальных расстояний. Для определения степени изменчивости изучены более 70 септограмм 20 родов 10 семейств.

С целью изучения муральных гребней в растровом электронном микроскопе исследование подверглись раковины 30 аммонитов, принадлежащих различным семействам.

#### Методы исследований

При изучении полного морфогенеза раковины аммонитов первоначально подбирался соответствующий материал и тщательно препарировался. Обработанные образцы фотографировались в различных положениях.

После фотографирования часть аммонитов в соответствии с существующей методикой подвергалась постепенному разворачиванию (Михайлова, 1982, 1983). Крупные фрагменты хранились в небольших коробках. По мере уменьшения диаметра раковины, во избежание потери отдельных мелких фрагментов, дальнейшая обработка производилась в камере Франке, которая закрывалась прозрачной лентой. Эта лента с помощью хорошо отточенной иглы прокалывалась и уже после этого под бинокуляром производилось последующее разворачивание вплоть до протоконха. К развернутому образцу аммонита прилагалась схема последовательности оборотов для постоянного хранения (рис. I). Мелкие фрагменты аммонитов

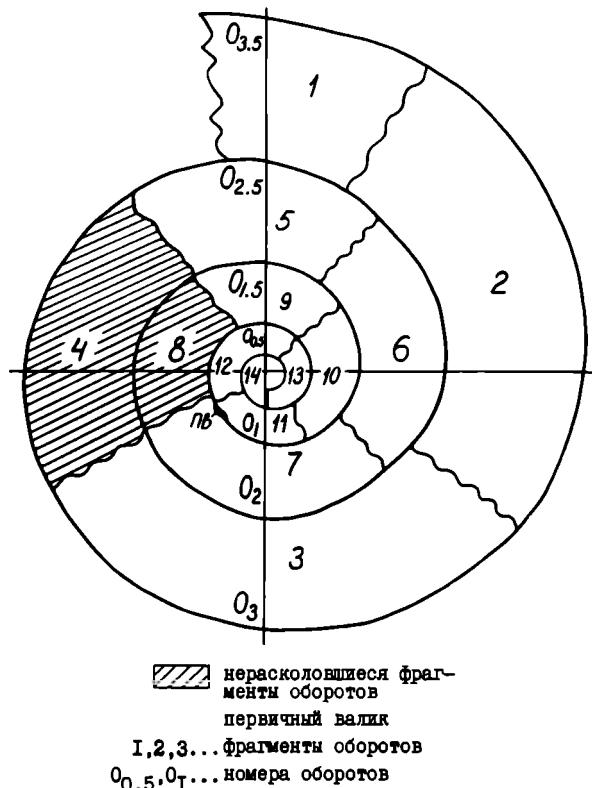


Рис. I. Схема расположения оборотов и привязка к ним фрагментов

помещались в камеры Франке, наклеенные попарно и закрывались прозрачной лентой. Всевозможные записи производились рядом с камерой с обязательным указанием принадлежности фрагментов к оборотам. Способ хранения в парных камерах более экономичен – они занимают ровно в два раза меньше места, а прозрачная лента позволяет экономить время – отдельные фрагменты скульптуры и септальной линии можно наблюдать непосредственно через ленту. В случае плохой сохранности образца и отсутствия возможности препарирования пушка, применялся второй способ (Михайлова, 1976б, 1982). Однако, по нашему мнению, этот способ не всегда надежен, так как в конечном счете протоконхи и первые обороты могут быть перекристаллизованными или вовсе отсутствовать и вся трудоемкая работа будет проведена впустую. Во избежание подобных случаев, мы прибегали к предварительной контрольной оценке возможности разворачивания оборотов или изготовления анилифров в медиальной плоскости. С этой целью не-отпрепарированный экземпляр предварительно разламывали молотком, по возможности, на две части с таким расчетом, чтобы линия разлома проходила через центр раковины, вскрывая протоконхи, а затем эти фрагменты надежно склеивались. После этого, не теряя последовательности оборотов, приступали к развертыванию вторым способом или к шлифованию. Качество пришлифованной поверхности и видимость элементов внутреннего строения при этом практически не снижались.

В процессе разворачивания оборотов последовательно замерялись диаметр раковины, высота и ширина оборотов, диаметр пушка и др. (рис.2а). Описывалась скульптура; с помощью рисовального аппарата РА-1, установленного на бинокуляре МБС-1 зарисовывалась септальная линия, структуры внутренних оборотов и т.д. в онтогенезе.

Зарисованные фрагменты монтировались, а затем полученные рисунки тщательно корректировались путем непосредственного сравнения с оригиналами и фотографировались на пленку. С помощью фотоувеличителя на чертежную бумагу стандартного формата (60 x 80 см) в соответствии с композицией в карандаше монтировались изображения, а затем тушью доводились до окончательного варианта. Таким образом чертеж был готов для демонстрационных целей. После этого производилось фотографирование чертежа и печатание фотоснимков с нужным увеличением для использования их в тексте.

В итоге иное строение значительной части раковин изучалось в анилифах в медиальной плоскости. Шлифование начиналось с грубозернистого порошка № 8. Крупные экземпляры, с целью ускорения работы, шлифовались на шлифовальном диске до определенного уровня, а затем на стекле; мелкие – прямо на стекле. После грубой обработки последовательно использовались более мелкозернистые порошки – № 6, № 40. Окончательная полировка производилась с помощью взвеси двуокиси хрома на сукне до получения зеркальной поверхности и отчетливой видимости всех элементов. Весь процесс шлифования контролировался под бинокуляром. Все замеры образцов (рис.3) производились с помощью измерительной линейки и сводились в соответствующие таблицы. В конце каждого оборота измерялась толщина септ в ее средней части и толщина раковины (в большинстве случаев для 4-х оборотов). Размеры в миллиметрах и кратность увеличений снимков в РОМе высчитывались с помощью специально составленных расчетных табл. 14 и 15.

Внутренняя структура раковины представителей родов *Cheloniceras* и *Epicheloniceras* изучалась с помощью СЭМ JSM-20 в МГУ; а всех остальных – в Республиканском центре электронной микроскопии в г. Тбилиси с помощью РЭМ Nanolab-7 фирмы Optron (ФРГ) 1979 года выпуска. Несколько экземпляров пред-

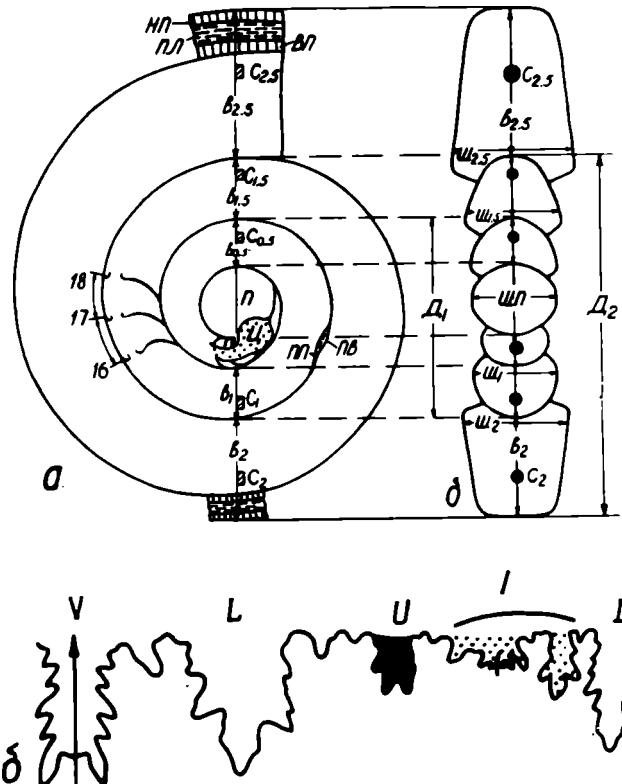


Рис.2. Схема измерения основных структур раковины (а, б) и элементы септальной линии (в).

Сечения: а - медиальное, б - поперечное.

Обозначения:  $b_1, b_2, \dots$  - внутренняя высота соответствующего оборота;  $B_1, B_2, \dots$  - внутренний призматический слой;  $D_1, D_2, \dots$  - диаметр соответствующего оборота раковины;  $W_1, W_2, \dots$  - наружный призматический слой;  $nb$  - первичные валик;  $pl$  - пластинчатый (перламутровый) слой;  $sh$  - первичный перегородка;  $C_1, C_2, \dots$  - диаметры сирона соответствующих оборотов;  $\pi$  - цекум;  $W, W_1, \dots$  - ширина соответствующего оборота;  $U$  - ширина протоконха;  $16, 17, 18, \dots$  - порядковые номера септ. Септальная линия (в):  $V$  - вентральная лопасть,  $L$  - латеральная лопасть,  $U$  - умбиликальная лопасть,  $I$  - интернилатеральная (дорзолатеральная) лопасть,  $D$  - дорзальная лопасть.

стителей родов *Leymeriella* и *Hoplites* были изучены в СЭМе типа Jeol JSM-840 (Япония) 1984 г. выпуск в г.Братиславе в Геологическом институте им. Д.Штура (Словакия, ЧССР).

Образцы, предназначенные для наблюдений в электронных микроскопах, предварительно обрабатывались согласно существующей методике (Друшциц, Догулаева, 1981). Непосредственно перед изучением пришлифованная и отполирован-

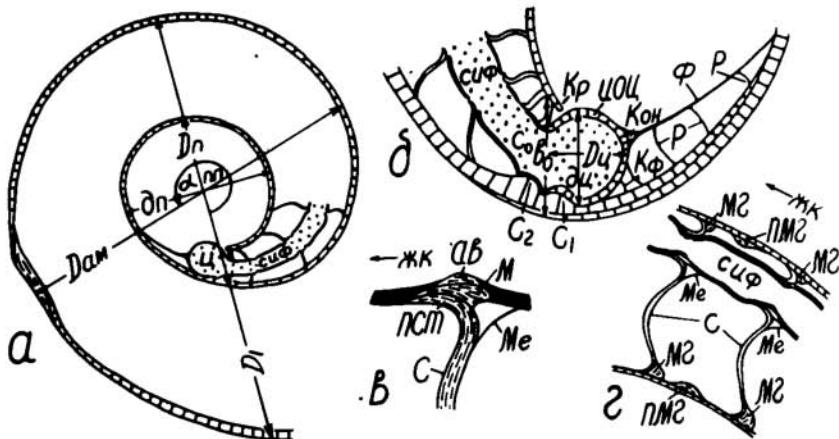


Рис.3. Схема внутреннего строения раковины аммонитов в междольном сечении и измерения основных структур: а - протоконхи и начало фрагмокона; б - цекум и фиксатор; в, г - септальные трубы.

Обозначения: ав - амбулярный валик; Дам - диаметр аммонитового тела;  $D_1$  - диаметр первого оброта;  $D_{\text{л}}$ ,  $d_{\text{л}}$  - диаметры протоконха;  $D_{\text{б}}$  - большой,  $d_{\text{л}}$  - малый;  $D_{\text{п}}$ ,  $d_{\text{п}}$  - диаметры цекума;  $\Delta_{\text{ц}}$  - вдоль спирали,  $\Delta_{\text{п}}$  - перпендикулярно расположенный к  $\Delta_{\text{ц}}$ ; ЖК - жилая камера; ио - известковая оболочка цекума; кр - крючок; кон - конус; кф - короткая связка фиксатора; м - манжета; ме - мембрана; мг - муральный гребень; пмт - промежуточный муральный гребень; ист - проходившая септальная трубка; р - распорки фиксатора; С<sub>1</sub>, С<sub>2</sub>, С... - септа, про-, примесепта и т.д.; сиф - сифон; ф - фиксатор; ц - цекум;  $\angle_{\text{пп}}$  - угол первого переката в градусах.

ная поверхность раковины проравливалась 1-2% соляной кислотой до появления слабого, едва заметного под бинокуляром рельефа. Далее на проравленный аммофор в вакуумных напылителях типа S-150 Edwards (Англия) наносился токо-отводящий слой золота или углерода в SEE-4B/4c (Япония), толщиной от 150 до 200 Å. Затем образцы помещались в РЭМ на особый держатель и исследуемая поверхность ориентировалась под разными углами – между 15 и 30° по отношению к пучку электронов. Раковины исследовались при ускоряющем электронном напряжении 15, 26 и 30 квт.

Фотографирование в РЭМе производилось с использованием обычных черно-белых фотопленок (24 x 36 или 6 x 7) чувствительностью 32, 45 и 65 ед ГОСТ фотоаппаратами типов Contax RTC, или в СЭМе - Мамиуа (Япония). Под микроскопом МББ-І-1969 образцы были сняты в отраженном свете на черно-белую пленку "Микрат-200" (2,7 ед ГОСТ) фотоаппаратом "Зенит-В". Объект освещался одним осветителем марки ОИ-21 УИ.2. Время экспозиции определялось экспериментальным путем.

Рисунки, иллюстрирующие внутреннее строение раковин аммонитов, выполнены на основе полученных фотоснимков и при непосредственном просмотре в бинокуляре МБС-І родов *Cheloniceras* и *Epicheloniceras* совместно с В.В.Друшцем, М.В.Кнориной и М.З.Шарикадзе, а для всех остальных – автором.

Изменение числа септ и межсептальных расстояний у аммоноидей отображено в виде графиков – септограмм.

Септограммы строились для каждого рода отдельно взятого семейства.

При построении графиков для раковин планоспирально свернутых головоногих, в прямоугольной системе координат на ось ординат в миллиметрах наносились расстояния между септами, которые замерялись наentralной стороне вдоль сифона в плоскости симметрии, а на ось абсцисс – порядковый номер септ в масштабе: 1 мм на ось ординат соответствует 0,02 мм расстоянию между септами; септы на ось абсцисс откладывались через каждые 2 мм для аммонитов (Друшци, Догужаева, 1981), а для наутилоидей – через 4 мм. Над кривой линией ставился порядковый номер оборота и количество септ на обороте. В конце линии буквой Ф указывалась финальная или последняя септа и ее порядковый номер (буквосочетанием Обл. – если обороты неполные, т.е. фрагмент обломок). Дополнительно были введены индексы о геологическом возрасте экземпляра. Составлялись также совмещенные графики для 2–3 родов отдельно взятого семейства. Сравнение числа септ производилось поэтапно, последовательно – оборот за оборотом или по сумме септ для определенного количества оборотов. Для проверки степени изменчивости кривых межсептальных расстояний для родов были изучены пределы вариаций, иллюстрируемые кривыми для экстремальных значений (см.рис. 40г, 41в, г, 42в, г, 43б, в, 44б).

В систематической части работы с учетом литературных и собственных данных приводятся описания преимущественно новых или малоизвестных, а также (в отдельных случаях) известных таксонов, в диагностику которых внесены изменения.

Для биостратиграфического расчленения в Крыму и на Кавказе были изучены разрезы нижнемеловых отложений, наиболее полно охарактеризованные фауной, особенно головоногими. Как правило, эти исследования завершались составлением схем расчленения отложений. В работе приведены схемы, принятые автором, в соответствии с которыми даются описания разрезов нижнего мела. Исторические данные о биостратиграфическом расчленении и корреляции отложений нижнего мела Крыма и Кавказа и некоторых других регионов приведены в виде таблиц в конце книги (табл. 8–13).

Наблюдения как в полевых, так и в камеральных условиях сопровождались записками схем и фотографированием различных объектов исследований.

### Т е р м и н о л о г и я

В работе использованы термины, разработанные как советскими, так и зарубежными исследователями. Ниже в алфавитном порядке даются несколько новых или малоизвестных терминов.

**М о р ц и н и с т ы й с л о й** (*Stratum rugosum*) – слой, напоминающий дактилоскопический отпечаток, имеющийся у наружнораковинных головоногих моллюсков, помимо трех известковых слоев. Вентральной стенке фрагмокона и в жилой камере он занимает положение между перламутровым и внутренним призматическим слоями, а в дорсальной, при двуслойном строении – между наружной поверхностью раковины предыдущего оборота и внутренним призматическим. При жизни поверхность мягкого тела животного соприкасалась с этим слоем.

**М у р а л ь н ы й г р е б е н ь** – тонкая кольцевая полоса (обод) из карбоната кальция, прикрепляющаяся к стенке раковины с внутренней стороны на месте будущей септы. На радиографических снимках наутилуса они видны в виде тонких, со временем прогрессивно углышающихся линий.

**П р о м е ж у т о ч н ы й м у р а л ь н ы й г р е б е н ь** – гребень, образованный с внутренней стороны раковины в межсептальном промежутке, по всей вероятности, в результате кратковременных остановок тела животного

при очередном подтягивании внутри жилой камеры. Термин предложен нами (Кванталиани, 1983в).

Распорки - интегидные ленточки, подпирающие фиксатор, отходящие от него и прикрепляющиеся к внутренней стенке протоконха с вентральной стороны. Термин предложен нами (Кванталиани, 1984в).

Септограмма (от лат. Septum - перегородка, ограда и от греч. ...gramma - линия, запись) - кривая, отображающая межсептальные расстояния и число септ. Термин предложен нами (Кванталиани, 1982, 1984а).

Стенохронные (от греч. Stenos - узкий, Chronos - время) - организмы и растения быстро эволюционирующие (в узкий, небольшой отрезок геологического времени). Синоним: тахитические формы.

Термины, не нуждающиеся в дополнительной характеристике, в работе поясняются рис. 2 и 3.

При описании септальной линии (рис.2б) в онтогенезе употребляется индексация и терминология, используемая рядом советских исследователей (Руженцев, 1960, 1962; Друшниц, 1956а и др.).

В процессе работы, однако, нередко возникали трудности, связанные с использованием того или иного термина, тем более, что существуют многочисленные синонимы. Разноречивые вопросы терминологии элементов септальной линии неоднократно затрагивались в многочисленных работах (Давиташвили, 1949; Руженцев, 1949, 1960, 1962, 1964; Шиманский, Куравлева, Безносова, 1959; Попов, 1959; Шевырев, 1962; Лупцов, 1977; Михайлова, 1983; Schindewolf, 1928, 1929, 1961, 1966; Kullmann, Wiedmann, 1970 и др.). Ниже коснемся одного из наиболее спорных терминов "перегородочная линия" и употребляемых индексов I и U, а также строчных букв - v и d.

Помимо терминов "перегородочная линия" и "лопастная линия", имеется еще и другие синонимы, как например, "сугурная линия", "сугура" и т.д. Из них наиболее употребительные первые два. Ряд исследователей рекомендует термин "лопастная линия" (Руженцев, 1960; Шевырев, 1960 и др.). И.А.Михайлова (1983) для аммоноидей предлагает термин "лопастная линия", а для наутилоидных форм - "перегородочная линия". По нашему мнению, термин "лопастная линия" не совсем удачен, хотя бы потому, что у края перегородки, или, что то же самое, у края септы, изображаемой в виде линии, имеется как лопасти, так и седла. Ограничить же термин только наутилоидными формами, очевидно, не следует - это внесет определенную путаницу. Наиболее правильным кажется употребление термина "перегородочная линия", предложенного ранее (Давиташвили, 1949; Лупцов, 1977 и др.) и пригодного не только для аммоноидей, но и для всех наружнораковинных головоногих моллюсков. Что же касается термина "септальная линия", появившегося недавно (Друшниц, Кванталиани, Кнорина, Пашридзе, 1982), то он не должен вызывать особой тревоги, так как представляет собой лишь латинизированный вариант термина "перегородочная линия". Полагаем, что употребление термина "септальная линия" всегда, как и при употреблении "перегородочная линия", будет подразумеваться только очертание края перегородки (септы) наружнораковинных головоногих моллюсков. По-прежнему употребляем прочно укоренившиеся в литературе термины "просутура", "просепта" (первая линия или первая септа) и "примасутура", "примасепта" (вторая линия или вторая септа).

В большинстве случаев для новых лопастей при их индексации используется цифровые обозначения, которые указывают не только на место, но и на последовательность (время) появления новых элементов. В последнее время для характеристики рассеченности лопастей стали употреблять, предложенные Р.Ведекиндом (Wedekind, 1916а, б), прописные латинские буквы v и d. Указанная

индексация была использована в основном для обозначения элементов, возникших в области умбилика в пределах интернилateralной (дорзодорзальной) лопасти I - IV, Id, Ivv, Ivdd и т.д. (Михайлова, 1972, 1973, 1983 и др.). При такой индексации конечно видно в какой части закладывается новая лопасть, но из-за громоздкости формулы довольно трудно воспринимается, а главное то, что при таком обозначении почти невозможно произвести сравнение с теми сходными линиями аммониоидей, индексы которых обозначаются цифрами. Помимо этого теряется весьма важная информация о времени закладки новых элементов и об образовании симметрично или асимметрично расположенных лопастях, что может иметь большое значение при установлении отдельных таксономических категорий. В связи с этим считаем целесообразным при индексации вместо прописных букв употреблять цифровые обозначения.

Следующее замечание касается термина "фиксатор". Этим термином обозначается структурный элемент, расположенный в протоконхе. Начиная с Е. Минье-Шальма (Munier-Chalmas, 1873) он описывался многими исследователями (Grandjean, 1910; Шульга-Нестеренко, 1926; Вильмер, 1936; Богословская, 1959; Егебен, 1964; Друшц, 1956а и др.). По представлению некоторых из них (Munier-Chalmae, 1873; Шульга-Нестеренко, 1926) связка, существующая в виде ленты или пяты между протоконхом и цекумом, должна была играть роль сифона в эмбриональной камере; она получила название "просифон" (Munier-Chalmas, 1873). С этой точки зрения не соглашались В. В. Друшц (1956а) и М. Ф. Богословская (1959). Они считали, что просифон служил только для прикрепления, фиксации тела эмбриона к раковине в определенном положении и возникал в виде связки между мантией и внутренней стенкой протоконха после освобождения последнего. Поэтому вместо термина "просифон" В. В. Друшцем (1976) был предложен новый термин "фиксатор", отражающий функциональное значение рассматриваемой структуры как прикрепительного органа. В дальнейшем этот термин все чаще стал употребляться советскими исследователями (Друшц, Догужаева, Ломинадзе, 1977; Друшц, Кванталиани и др., 1981, 1982; Ломинадзе, 1982; Друшц и др., 1983 и др.). Однако И. А. Михайлова (1983) отдает предпочтение термину "просифон", так как, по ее мнению, "фиксатор" является его младшим синонимом. По нашему же мнению, допустимо употреблять оба термина.

## ГЛАВА II. МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТИД

Подробные сведения или отдельные моменты истории изученности аммонитид, в частности структур внутреннего строения раковины, можно найти почти в каждой работе, упоминаемой далее.

Историю изученности внутреннего строения раковины аммонитид условно можно разделить на три основных этапа.

На первом этапе, длившемся с серединой прошлого века до 60-х годов 20-го столетия, изучались отдельные структуры раковины и разрабатывалась соответствующая терминология (Buch, 1832; Hyatt, 1872, 1894, 1897; Munier-Chalmae, 1873; Branco, 1879, 1880; Smith, 1897, 1901; Nettling, 1906; Шульга-Нестеренко, 1926; Вильмер, 1936; Miller, Unkleebeey, 1943; Руженцев, Шиманский, 1954; Друшц, 1956; Шиманский, Журавлева, 1961; Богословская, 1959 и др.). Это был период накопления фактического материала. Публикации указанных авторов содержат описание внутреннего строения раковин, преимущественно палеозойских и триасовых аммонитов с различной степенью

детальности. Юрские и меловые аммониты с достаточной полнотой никем не изучались.

Второй этап исследований охватывает период с конца 60-х годов и характеризуется широким применением электронных микроскопов (СЭМ, РЭМ), благодаря чему уровень изученности внутреннего строения раковин аммонитов значительно повысился. К этому этапу относятся работы многочисленных исследователей (Mutvei, 1964, 1969, 1972; Birkelund, 1967; Birkelund, Нансен, 1968, 1974; Erben, Flaje, Siehl, 1968, 1969; Друшиц в соавторстве с многочисленными исследователями, 1969–1983; Барков, 1971, 1973; Erben, 1971; Захаров, 1970–1972, 1974, 1978; Kulicki, 1974, 1975, 1979; Tanabe и др., 1979, 1980; Ломинадзе, 1982 и др.). Особо следует отметить первую обобщающую монографию В.В.Друшица и Л.А.Логужаевой (1981), ставшей для палеонтологов настольной книгой.

С конца 70-х годов наметился третий этап, на котором широко используется комплексный метод с охватом изучения полного морфогенеза раковины аммонитид. К этому этапу можно отнести работы ряда исследователей (Захаров, 1978; Друшиц, Кванталиани, Кнорина, Шарикадзе, 1981, 1982; Ломинадзе, 1982; Друшиц, Кванталиани, Кнорина, 1984; Ломинадзе, Кванталиани, Шарикадзе, Харашвили, 1984; Кванталиани, Шарикадзе, Харашвили, Ломинадзе, 1986; Ломинадзе, Кванталиани, Харашвили, 1985; Ломинадзе, Кванталиани, 1986 и др.).

Настоящая глава содержит описание фактического материала, послужившего основой для построения последующих глав. Даётся морфогенетическое исследование раковины представителей некоторых раннемеловых аммонитид.

#### ОТРЯД AMMONITIDA HYATT, 1889

Подотряд Perisphinctina Beaufort et I. Michailova, 1983

Надсемейство Olcostephanoides Pavlov, 1892

Семейство Berriasellidae Spath, 1922

Подсемейство Berriasellinae Spath, 1922

Род Dalmasiceras Djanelidze, 1921

Табл. I, II; рис. 4, 5, I0a, 37

Материал. Анишлифы в медиальной плоскости: D. punctatum Djan. – I экз. 4(3025/I-6). Развернут до протоколла D. elegans Kvant.-экз. 4(3021/3-I) и D. ex gr. houssei Le Hégarat – экз. 4(3026/I-4) – 2 экземпляра. Горный Крым, окрестности с. Балки, берриас, зона Dalmasiceras dalmasi.

Протоколы. Сохранность протоколла не позволяет произвести его зарисовку. Судя по фрагментам стенки он средней величины, в медиальном сечении почти круглой формы –  $D_p=0,57$ ;  $d_p=0,53$ .

Фиксатор и пекум не сохранились.

Сифон можно наблюдать с третьего оборота. Его диаметр в конце 3-го оборота равен 0,30; 4-го – 0,53; 5-го – 0,72. В септальных трубках сифон смат. Относительный диаметр сифона с ростом раковины уменьшается быстро и закономерно: в конце 3-го оборота он равен 0,22; 4-го – 0,11, 5-го – 0,06. Как видим, относительный диаметр предыдущего оборота в два раза больше последующего. На третьем обороте сифон привентральный, затем на остальных оборотах он плотно прилегает к стенке раковины (см. рис. 38).

Септы, септальные трубы и манжеты. Септы состоят из пластинчатого слоя. Количество септ и расстояния между ними показаны на рис. 42.

Септальные трубы первых трех оборотов не сохранились; на 4-м и 5-м оборотах они прохонитовые, короткие. Манжеты расположены внутри септальных трубок, их задний конец незначительно выступает назад. Привентральная часть септальной трубы несколько короче придорсальной – в середине 5-го оборота они, соответственно, равны 0,20 и 0,25; 0,30 и 0,32. Иногда сохраняются мембранны.

**С т е н к а р а к о в и н ы.** Стенка протоконха двухслойная и до первичного валика состоит из призматических кристаллов. Первичный валик длиной 0,17 имеет толщину 0,02. Первичный пережим выражен четко. Структура первичного валика в результате вторичных процессов кристаллизации изменена и невозможно различить призматические и пластинчатые слои (табл. I, фиг. 1e). Стенка раковины на четвертом обороте состоит из трех слоев — внутреннего призматического (в свою очередь состоит из двух прослойков — внутреннего призматического и морщинистого), толстого перламутрового и тонкого наружного призматического слоев (табл. II, фиг. 1a). Соотношение слоев примерно следующее: 1:4:2.

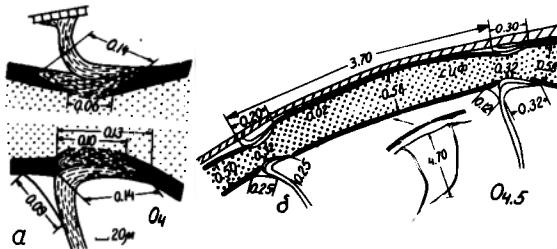


Рис.4. Строение и размеры септальных трубок и сиона у *Dalmatisceraspis punctatum* D j a n. экз. № 4 (3025/1-6). Крым, окрестности с. Балки, р. Сарысай, берриас. Рисунки составлены по снимкам в РЭМе.

Ф о р м а р а к о в и н ы и р а з м е р ы . Раковины мелких и средних размеров с умеренно возрастающими оборотами с разной степенью инволютности. Форма поперечного сечения оборотов у третьей септы широко-овальная; такое же сечение сохраняется до 4-го оборота. Начиная с 4-го — высота оборота увеличивается несколько быстрее, чем ширина и сечение приобретает форму овала, вытянутого в высоту с чуть уплощенной наружной стороной. У других экземпляров — 4(3025/I-6), высота оборота, по сравнению с шириной, возрастает значительно быстрее, и обороты становятся сильно уплощенными, вытянутыми в высоту с почти параллельными боковыми сторонами (табл.I, фиг.Ia-в). Внутренняя высота в конце I-го оборота равна 0,27, 2-го — 0,55, 3-го — 1,05, 4-го — 3,70, 5-го — 9,2, 6-го — 18,0.

Скульптура. Первые два с половиной оборота гладкие. С серединой 3-го — в средней части боковых сторон появляются точечные небольших размеров бугорки, выдерживающиеся почти до середины 4-го оборота, где они присутствуют на главных ребрах и вытянуты вдоль спирали. Затем они, как правило, исчезают. Ветвление ребер может происходить как в боковых, так и в умбрикальных бугорках. Между главными ребрами редко могут присутствовать вставные одиночные, промежуточные ребра. На поздних оборотах ребра на боковых сторонах сглаживаются или сильно поникаются и вновь усиливаются у наружного перегиба. На вентральной стороне ребра прерываются с образованием гладкой поверхности. На последних оборотах скульптура упрощается, ослабляет-

ся, иногда почти до полного исчезновения. Характерной особенностью являются наиболее четкие и постоянно присутствующие умбиликальные бугорки. Мелкие наружные бугорки, находящиеся на концах прерывающихся ребер, также могут быстро исчезать.

**Септальная линия.** Изучить первые две линии не удалось. Третья линия пятилопастная -  $(V_1 V_1) L U I D$ , при этом лопасть U уже смешена к наружной стороне (рис.5). В конце  $O_2$  интернилатеральная лопасть делится на две асимметричные части -  $I_{2,1}, I_{2,1}$ . Затем в начале  $O_3$  лопасть  $I_2$ , в свою оче-

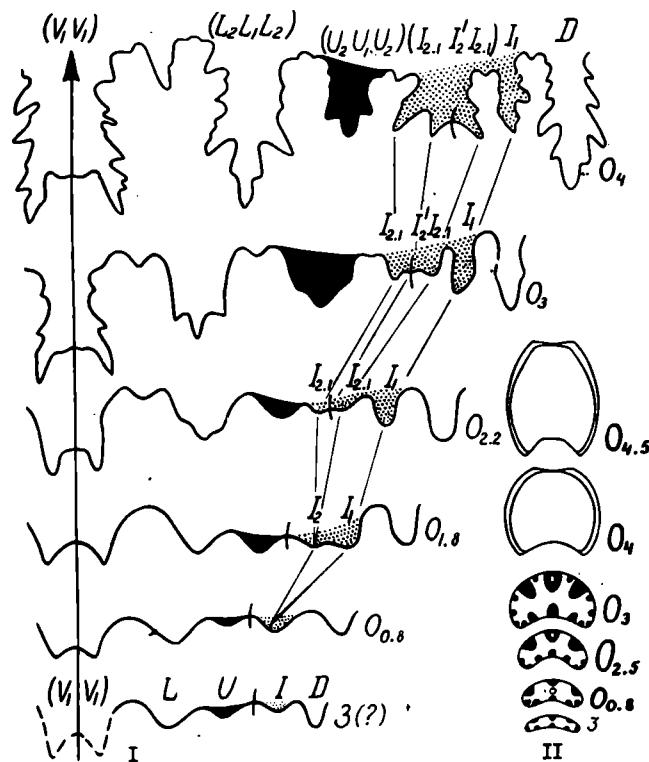


Рис.5. *Dalmasiceras ex gr. housai* Le Mégard, экз.4(3026/I-4).  
I - изменение септальной линии, II - формы поперечного сечения обогоротов в онтогенезе. Обозначения: I, 2 - про- и примасутура;  $O_1, O_2 \dots$  - положение септальной линии или сечения на обороте.

редь, делится на две симметричные лопасти, а латеральная L - на три. Позднее, на 3-м обороте, на седле  $I_{2,1}/I_{2,1}$  появляется небольшая вспомогательная лопасть  $I_2$ , а умбиликальная лопасть делится на три части. Развитие септальной линии в онтогенезе можно выразить следующим образом:  $(V_1 V_1) L U I D \rightarrow (V_1 V_1) L U I_2 : I_1 D \rightarrow (V_1 V_1) (L_2 L_1 L_2) U I_{2,1} : I_{2,1} I_1 D \rightarrow (V_1 V_1) (L_2 L_1 L_2) (U_2 U_1 U_2) (I_{2,1} I_{2,1} I_{2,1}) I_1 D$ .

Род *Berriasella* Uhlig, 1905

Табл. III, рис. 6

Материал. Аммилии в медиальной плоскости: *Berriasella* sp. -

- экз. 4(3025/4-4), 4(3012/2-8) и изученный в РЭМе - экз. 4(3017/2-I3). Горный Крым, гора Чатырдаг, берриас; окрестности с. Балки, берриас, зона *Spitioceras spitiense*; с. Барабаново, берриас, зона *Tauricoceras crassicostatum*. Сохранность материала не позволяет изучить онтогенез септальной линии, скелеттуры и формы поперечного сечения оборотов.

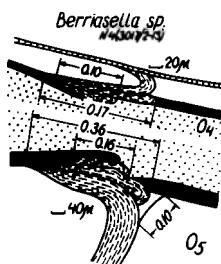
Протоконх в плоскости симметрии имеет почти круглое сечение:  $D_p = 0,42$ ;  $d_p = 0,40$  (табл. III, фиг. 1б).

Фиксатор, цекум и сифон из-за плохой сохранности не изучены.

Септы, септальные трубы и манжеты. Количество септ в онтогенезе изменяется следующим образом - на I-м обороте - 10-13, на 2-м - II-15, 3-м - I2, 4-м - I2-I3, 5-м - I3-I4 и 6-м - I7. Расстояния между септами на I-м обороте колеблется от 0,15 до 0,30, на 2-м - 0,15-1,0, 3-м - 0,28-1,5, 4-м - 0,88-3,2, 5-м - 1,75-4,59 и 6-м - 4,25-5,95.

Септальные трубы короткие, проходящие, наблюдались с конца 3-го по 5-й оборот. С вентральной стороны длина трубы несколько короче (рис. 6).

Рис. 6. Септальная трубка у предсторонок рода *Berriasella* (Berriasellidae). Рисунок составлен по снимкам в РЭМе. Крым, окрестности с. Петрово, берриас, зона *Tauricoceras crassicostatum*.



чес с дорсальной - в конце  $O_4$ , соответственно, 0,18 и 0,23, в конце  $O_5$  - 0,23 и 0,40. Манжеты обычно не выступают за пределы септальных трубок. Адоральный конец оболочки сифона переходит в короткую манжету, а задний (апикальный) - входит в септальную трубку и прикрепляется к ней изнутри с помощью аннулярного валика.

Стенка раковины. Стенка протоконха двухслойная и до периферичного валика состоит из призматических кристаллов. Первичный валик короткий и равен 0,29 при толщине 0,03. Его структура сохранилась неудовлетворительно. Стенка раковины в конце пятого оборота трехслойная, состоит из двух тонких призматических (наружного и внутреннего) и значительно толстого, расположенного между ними, перламутрового слоев.

Род *Tauricoceras* Kvantaliani et Lyssenko, 1979  
1979. *Tauricoceras*, Кванталиани, Лысенко, с. 629.  
Табл. IV-XI, рис. 7-10c

**Материал.** Анилины в медиальной плоскости - 5 экземпляров: Т. petrovensis Kvant. et Lyss. - экз. 4(3017/I-15), Т. angulicostatum Kvant. et Lyss. - экз. 4(3017/2-I), Т. lyssenkoi Kvant. - экз. 4(3017/2-2), 4(3017/I-12). Развернуты до протоконха - Т. lyssenkoi Kvant. - экз. 4(3017/2-8), Т. crassicostatum Kvant. et Lyss. - экз. 4(3017/I-9) и Т. irregularis Kvant. et Lyss. - 4(3017/I-14). Горный Крым, бассейн р. Сарысу, окрестности с. Петрово, верхний берриас, зона *Tauricoceras crassicostatum*.

Протоконк веретеновидной формы в сечении круглый с уплощенной вентральной стороной:  $D_p = 0,50-0,59$ ;  $d_p = 0,45-0,50$ .

Фиксатор не сохранился. У экз. 4(3017/1-12) у цекума наблюдается начало фиксатора, судя по его положению фиксатор должен быть длинным - около 0,28 (рис.76).

*Tauricoceras lyssenovi* Kvant.  
№ 3017/1-12)

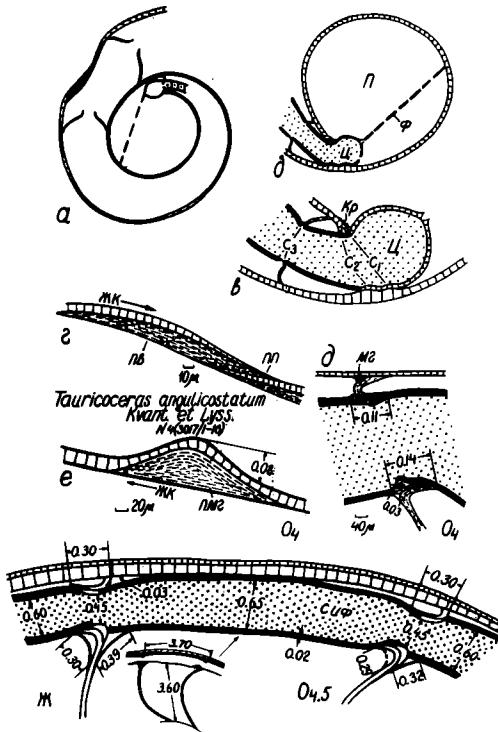


Рис.7. Схема строения и размеры внутренних структур раковины у представителей семейства *Bergiasellidae*: а-в - протоконх, цекум и первый оборот; г - первичный велик; д, ж - септальные трубы и сифон (ж - экз. 4(3017/1-16); е - промежуточный муральный гребень. Крым, берега р. Фундуклы, окрестности с. Петрово. Рисунки составлены по снимкам в РЭМе. Обозначения см. на рис. 3.

Це к у м сохранился только у одного экземпляра - 4(3017/I-12); он окружен известковой оболочкой:  $D_{\text{ц}} = 0,10$ ,  $d_{\text{ц}} = 0,10$  (рис.7в, табл.IV, фиг. Iг-е,з).

Сифон на первой четверти I-го оборота слегка сдвинут к дорсальной стенке (расстояние от вентральной стенки 0,08, от дорсальной - 0,07), в середине  $O_1$  - центральный, с конца  $O_1$  - сифон сдвигается к вентральной стенке и к концу  $O_2$  становится привентральным, местами плотно прилегая к вентральной стенке фрагмокона (рис. 38).

Диаметр сифона увеличивается постепенно: в первой половине  $O_1$  он равен 0,08, в конце  $O_1 - 0,10$ ; 2-го - 0,17-0,18, 3-го - 0,25-0,34, 4-го - 0,41-0,62, в середине 5-го - 0,53-0,70, в конце 5-го - 0,80. Отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота соответственно уменьшается: 0,32, 0,29, 0,26-0,21, 0,17-0,16, 0,14-0,12, 0,11-0,10, 0,10.

С е п т и , с е п т а л ь н ы е т р у б к и и м а н ж е т ы . На I-м, 2-м и 3-м оборотах насчитывается по II-II2 септ., на 4-м - I4-I5, на 5-м - I8-24, 6-м - у экз. 4(30I7/I-I5) на 3/4 оборота - 22 септы, у экз.

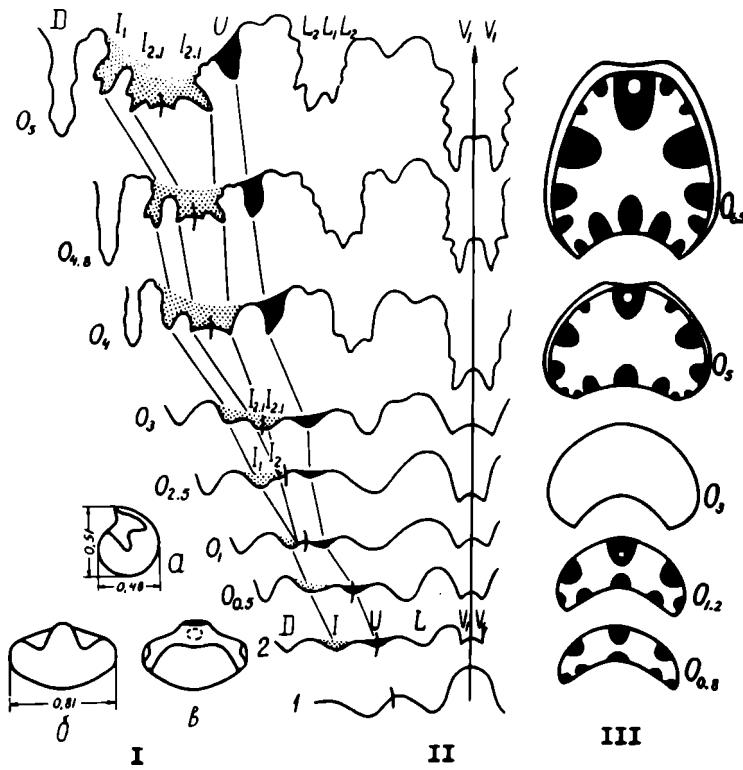


Рис. 8. *Tauricoceras lyssenkovii* Kvant., экз. 4(3017/2-8).  
I – протоконх: а – вид сбоку, б – вид сверху, в – вид спереди  
(х22). Изменение септальной линии (II) и формы поперечного сече-  
ния оборотов (III) в онтогенезе. Обозначения см. на рис. 5.

4(3017/2-I) – на I/2 оборота – 15 септ., у экз. 4(3017/I-I2) аммонит на I/4 оборота построил 5 септ., а затем следует жилая камера, сохранившаяся на I/2 оборота.

Расстояние между септами возрастает на I-м обороте приблизительно до 0,45, на 2-м – до 0,63, на 3-м – до 1,30, 4-м – 2,1, 5-м – 2,75, 6-м – 4,5 (всего 5 септ у экз. 4(3017/I-I2).

Септальные трубки на I-м обороте не сохранились. На последующих оборотах они короткие, проходяковитые. Задний конец манжеты очень короткий и часто не выступает за пределы септальной трубки. В конце  $O_2$  длина септальной трубки и выступающего заднего конца манжеты составляет 0,7, 3-го – 0,14, 4-го – 0,22 (в том числе выступающий конец манжеты – 0,01), 5-го – 0,42–0,49 (длина манжеты 0,07, септальной трубки – 0,42), в середине 6-го – 0,50–0,63. Отношение обызвествленной части сифона к органической в камере от 0,09 до 0,17.

**Стенка раковины.** Стенка протоконха двухслойная, состоит из призматических кристаллов. Кромка упирается в цекум. Структура стенки раковины не меняется до первичного валика. Перламутровый слой впервые появля-

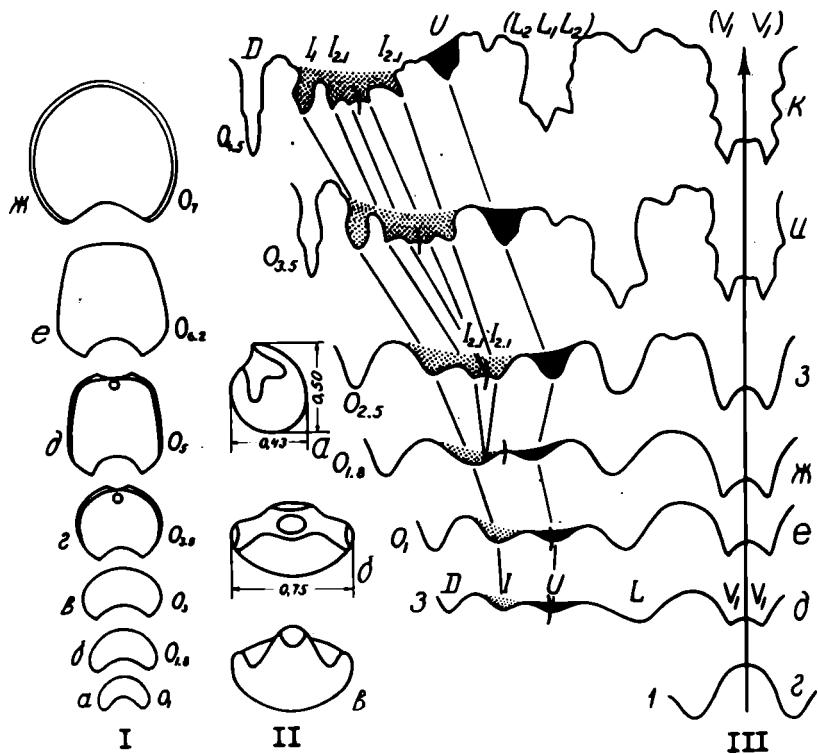


Рис. 9. *Tauricoceras crassicostatum* Kvant. et Lyss., экз. 4 (3017/I-9). Изменение формы поперечного сечения оборотов (I) и септальной линии (III) в онтогенезе.

Ца-в: протоколы - а - вид сбоку (x30), б - вид спереди (x27), в - вид сверху (x27). Обозначения см. на рис. 5.

ется в первичном валике. Он имеет нечетко выраженное начало и более четкое окончание — первичный переким; длина валика 0,21–0,28, максимальная толщина — 0,03. Угол первичного перекима —  $315^{\circ}$  — экз. 4 (3017/I-12), у остальных экземпляров точно измерить не удалось. После первичного перекима раковина двухслойная, состоит из наружного призматического и перламутрового слоев. Третий, внутренний призматический слой появляется несколько позднее, как видно на втором обороте; на 3-м — по сравнению с наружным, толщина его небольшая, а на 4-м — несколько увеличивается, но он все же в 2 раза тоньше наружного. Толщина перламутрового слоя всегда в несколько раз больше толщины призматического. На 5-м обороте соотношение слоев составляет 1:6:1 (табл. II, фиг. 16). Толщина стенки раковины от 0,01 на 1-м обороте увеличивается до 0,35–0,49 в конце 5-го (0,35 между ребрами, 0,49 — на ребре).

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителли 0,99–1,08, 1-го оборота — 1,15–1,23, 2-го — 2,32–2,45, 3-го — 5,0–5,1, 4-го — 10,8–11,1, 5-го — 23,7–24,2 — данные по двум экземплярам — 4 (3017/I-12) и 4 (3017/I-15). Форма поперечного сечения у примасепти серпо-

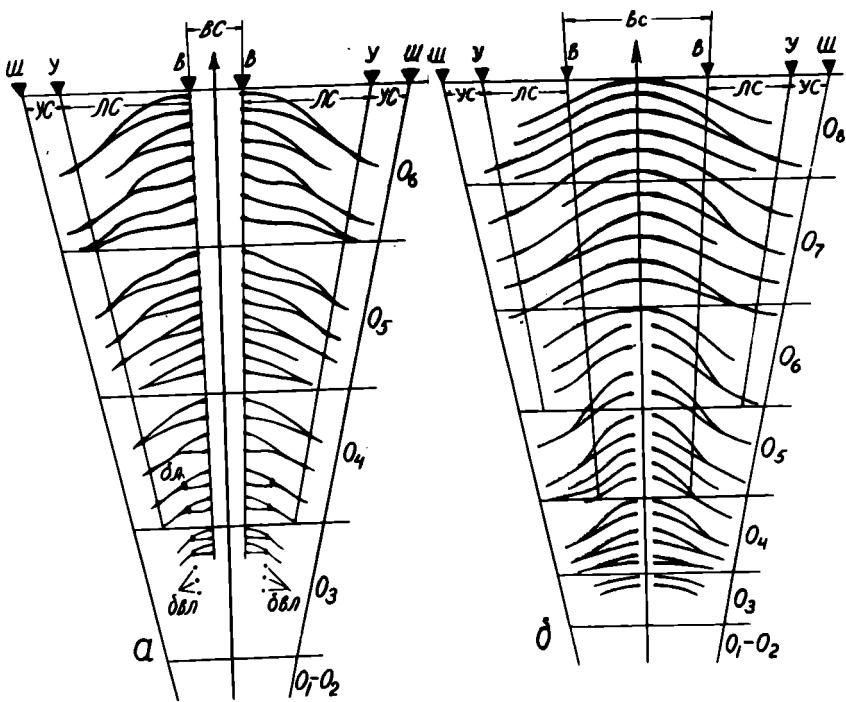


Рис.10. Схемы изменения скульптуры в онтогенезе: а - у *Dalmasiceras* ex gr. *lopusal* Le Negarai, экз. 4(3026/I-4); Крым. Енисарейский овраг, зона *Dalmasiceras dalmacei*; б - у *Tauricoceras crassicoecatum* Kvant. et Lyas., экз. 4(3017/I-9), Крым, окрестности с.Петрово, берег моря, зона *Tauricoceras crassicoecatum*. Обозначений: бл - бугорки латеральные; вл - бугорки вентро-латеральные; 0<sub>1</sub>, 0<sub>2</sub>... - номера оборотов; вс - вентральная сторона; перегибы: в - вентральный, у - умбиликальный; стена: лс - латеральная, ус - умбиликальная; ш - шовная линия.

видная, далее изменяется от широко-овального до округло-трапециевидного (см.рис.8,9).

**Скульптура.** Протоконхи и почти три оборота гладкие. Скульптура в виде прерывающихся ребер на наружной стороне появляется в конце 3-го оборота (рис.10б). На 4-м и последующих оборотах появляются одиночные и двураздельные субрадиально направленные ребра; иногда они, раздваиваясь в средней части одной стороны, на другой не соединяются. Прерывистость ребер сохраняется почти до 7-го оборота. Между прерванными ребрами на наружной стороне образуется гладкая поверхность, а окончания ребер сопровождаются бугорковидными вздутиями. Последний, 8-й оборот, характеризуется относительно толстыми ребрами, общее число которых колеблется в пределах 42–46. На пупковом перегибе имеется 22–24 ребра. Главные ребра начинаются с середины стенки пупка. Промежуточные ребра по одному, иногда вставляются между главными. Они начинаются с середины боковых сторон, за редким исключением, ниже этого уровня. Все ребра на этой стадии развития наружную сторону пересекают без перерыва и с выгибом вперед. На умбиликальном перегибе в виде гребней имеются небольшие вдольреберные утолщения. По обе стороны сифона на ребрах присутствуют едва различимые бугорковидные утолщения (рис.10б, табл.IV, фиг. Ia-b; табл.IV, фиг. Ia-b; табл.IX, фиг. Ia-b).

**Септальная линия.** Просутура с высоким срединным седлом. Примасутура пятилопастная –  $(v_1 v_1)_{LU}^{I_1 D}$ . Дорсальная лопасть одноконечная. Появление новых элементов приурочено к интернилатеральной лопасти (I). В результате расщепления лопасти I образуется сутуральная лопасть. На стадии развития в 2,5 оборота, на внешнем склоне лопасти I, в виде небольшого изгиба, образуется лопасть  $I_2$ . Она быстро углубляется и, в свою очередь, делятся на две симметричные части. Процесс деления этой лопасти продолжается и на последующих оборотах. На самых поздних стадиях развития умбиликальная лопасть I также, как и лопасть I, вовлекается в процесс промежания. Лопасть I на три части начинает делиться несколько позднее – на 4-м обороте. Вентральная и дорсальная лопасти господствуют над остальными элементами. Седла по сравнению с лопастями широкие (см.рис.8-II, 9-II). Формулу септальной линии можно представить в следующем виде:  $(v_1 v_1)_{LU}^{I_1 D} \rightarrow (v_1 v_1)_{LU}^{(I_{2.1}:I_{2.2})_{I_1 D}} \rightarrow (v_1 v_1)_{(L_2 L_1 L_2)U(I_{2.1} I_{2.1}:I_{2.1} I_{2.1} I_1)D}$ .

Надсемейство Hoplitoidea H. Douville, 1890

Семейство Leymeriellidae Breistroffer, 1951

Род *Mathoceras* Casey, 1964

Табл.XIII-XV, табл.XVI, фиг.1a, б; 2a-з, рис.38

**Материал.** Антиклиры в медиальной плоскости: *M. diabolus* Casey – экз. 4(500/I0), 4(500/II); *M. regularis* (Brug.) – экз. 4(500/9), 4(500/I04), 4(503/2-3), 4(503/2-5); *M. sp.*, экз. 4(500/7-I), 4(500/8), 4(500/I07), 4(500/5), 4(503/24), 4(75/I73). В РЭМе удалось изучить 4 экземпляра – экз. 4(500/II), 4(500/I04), 4(500/I07) и 4(503/2-3). Развернуты до протоконха: *M. diabolus* Casey – экз. 4(500/7-3) и 4(500/48) – 2 экземпляра и *M. sp.* – экз. 4(500/7-4). Восточная Грузия, окрестности с. Чумателети, Биджениси, нижний альб, зона *Leymeriella tardefurcata*.

Протоконх мелкий, валиковидный,  $D=0,44$ ,  $W=0,60$ ; отношение ширины к диаметру 1,36. В медиальном сечении – круглый –  $D_p=D=0,44$ .

Фиксатор начинается в виде конуса и далее переходит в тяг средней длины – 0,20. Отчетливо наблюдаются распорки фиксатора, увеличивающие его прочность и фиксатор с короткой связкой в апикальной части цекума (табл.XIII, фиг.4; табл.XIV, фиг.1б; табл.XV, фиг.1а).

Цекум мелкий, каплевидной формы,  $D_p=0,12$ ,  $d_p=0,09$ . Он окружен известковой оболочкой и со стенкой протоконха не соприкасается. Кромка находится на определенном расстоянии от цекума (табл.XIII, фиг.4).

Сифон по положению его в просепте и фрагменту в конце I-го оборота занимает центральное положение, затем постепенно смещается к вентральной стенке и с конца 3-го оборота вплотную прилегает к ней (см.рис.38). Абсолютный диаметр сифона в онтогенезе непрерывно возрастает: на I-й половине I-го оборота составляет 0,08, в конце I-го оборота – 0,09, в середине 3-го – 0,14, в конце 3-го – 0,18, 4-го – 0,38 (см.рис.38). Соотношение диаметра сифона с внутренней высотой оборота в процессе онтогенеза уменьшается. На первом обороте оно равно 0,29, на 2-м – 0,18, 3-м – 0,14, 4-м – 0,13.

**Септы, септальные трубки и манжеты.** Количество септ в онтогенезе изменяется следующим образом: на I-м обороте приблизительно насчитывается 12 септ., на 2-м – 11, на 3-м – 13, 4-м – 16, 5-м – 2 и далее фрагменты обломан. Расстояния между септами на первом обороте не замеряются. На втором – 0,30–0,95, на 3-м – 0,75–1,25, 4-м – 1,30–2,65, а на 5-м – 3,5–5,0.

Септальные трубки проходялитовые. В онтогенезе они постепенно увеличива-

вается, но всегда остаются короткими. В строении септ принимают участие манжеты, мембранны и аниулярные валики (рис. IIг; табл. XV, фиг. 2а, б).

**Стенка раковины.** Стенка протоконха двухслойная и состоит из призматических кристаллов, окруженных органическими слоями. Кромка не соприкасается с цекумом. Структура стенки раковины более поздних оборотов, в результате вторичных процессов кристаллизации, не сохранилась. Длина первичного валика 0,18, толщина 0,03. Угол первичного перегиба  $\sim 280^\circ$ .

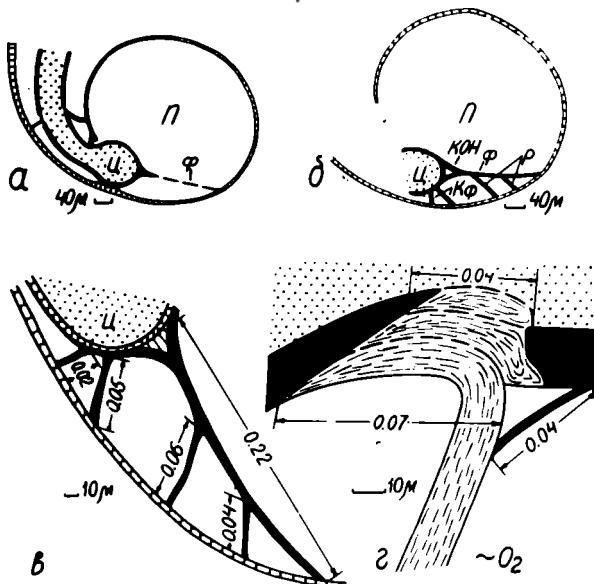


Рис. II. Схема строения и размеры внутренних структур раковины по данным снимков в РЭМе у представителей рода *Mathoceras* (семейство Leuceriellidae): а, б - протоконх и начало первого оборота у *Mathoceras regularis* (Brug.) (x75); в - цекум и фиксатор того же вида (x250); г - септальная трубка с дорсальной стороны у *Mathoceras diabolus* Cas. (x650). Обозначения см. на рис. 3.

**Форма раковины и размеры.** Раковины уплощенные или умеренно толстые, обычно мелких размеров с умеренно возрастающими, полуволнистыми или почти эволюционными (на поздних стадиях развития) оборотами. Поперечное сечение первых оборотов широко-овальное со значительным превышением ширины над высотой. Примерно с третьего - начала четвертого оборота высота начинает возрастать несколько быстрее и на последних оборотах значительно опережает ширину. Форма поперечного сечения поздних оборотов становится субтрапециевидной или субгексагональной (см. рис. I3-I4). Пупок умеренно широкий или широкий, ступенчатый, средней глубины или глубокий; стени дужка низкие или высокие, выпуклые с постепенным переходом в боковые стороны.

Диаметр раковины аммонителлы приблизительно равен 0,87, I-го оборота - 1,05, 2-го - 2,18, 3-го - 4,3 и 4-го -  $\sim 9,0$ . Диаметр каждого последующего оборота по сравнению с предыдущим возрастает приблизительно в два раза.

Скульптура. До конца четвертого оборота раковины гладкие (см.рис.12). С конца 4-го – появляются тонкие ребра. Они начинаются от шва, от пупкового перегиба или чуть выше этого уровня. На 5-м и последующих оборотах многочисленные ребра усиливаются и усложняются. На боковых сторонах они слегка изогнуты либо S-образно, либо саблеобразно и наклонены вперед. С серединами боковых сторон в направлении к наружной стороне ребра уплощаются. На их уплощенной части хорошо развита срадинная борозда. Перекимы редкие, иногда располагаются с равномерным интервалом и чаще наблюдаются в геронтической стадии развития. Наружные бугорки возникают на верхних (центральных) окончаниях ребер и под разным углом по отношению к плоскости симметрии, повернуты вперед, либо почти прямые. На наружной стороне они занимают противолежащее положение, а между ними располагается бороздка или гладкая поверхность. На очень ранней стадии развития, на втором обороте, появляются очень толстые, массивные боковые бугорки, что нам отмечается выше (табл.ХЛП, фиг.2г,д). Они присутствуют не в всех экземплярах. Затем быстро исчезают. Вновь боковые бугорки появляются несколько позже; они вытянуты вдоль ребер, часто шиповаты. Наружные более мощные, остроконечные и сильно развиты по сравнению с боковыми. Иногда у умбрикального перегиба на самых поздних стадиях развития можно наблюдать едва различимые вдольреберные утолщения. Угол разворота ребер (по данным изученных образцов) на наружной стороне колеблется в пределах 38–67°.

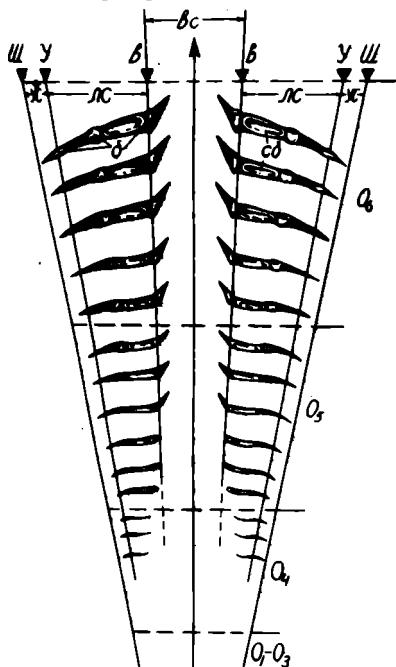


Рис.12. Схема изменения скульптуры в онтогенезе у *Matoceras diabolus* (Casey) (монтаж экз.4(500/7-3) и 4(500/48). Окрестности с.Чумателети, Восточная Грузия, нижний альб, зона *Leymeriella tardifurcata*. Обозначения: б – бугорки; cb – срединные бороздки. Остальные обозначения см.на рис.10.

две асимметричные части –  $I_2$ ,  $I_1$ . В конце 3-го оборота боковая лопасть L делится на три части. На следующей стадии, в конце 4-го и на 5-м обороте на седле  $I_2/I_1$ , по обе стороны от швовой линии появляются две симметрично расположенные небольшие вспомогательные лопасти (см.рис.13-1). Лопасть Ч делятся на три ветви, а остальные элементы становятся более заузренными. Формула септальной линии –  $(v_1 v_1)(L_2 L_1 L_2)(U_2 U_1 U_2)I_2 I_1^1 : I_2^1 I_1 D$ .

Септальная линия. Просутура двухлопастная. Примасутура пятилопастная –  $-(v_1 v_1)LUID$ . На очень ранней стадии онтогенеза умбрикальная лопасть II смещается к наружной стороне, а лопасть I делится на

На очень ранней стадии онтогенеза умбрикальная лопасть II смещается к наружной стороне, а лопасть I делится на

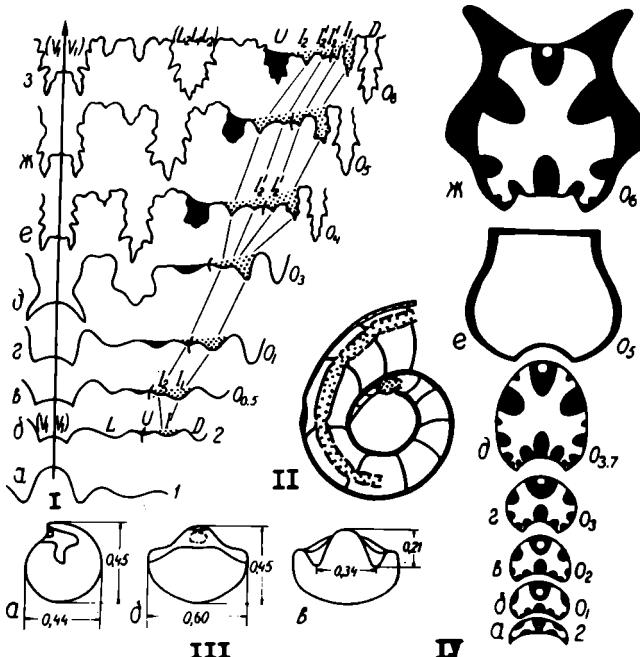


Рис.13. *Mathoceras diabolus* (Casey). Изменение септальной линии 1а-г, е - экз.4(500/7-3); 1д, 1е, 1з - экз.4(500/48) и формы поперечного сечения оборотов 1уа-е - экз.4(500/7-3), 1ух - экз.4(500/48) в онтогенезе. II - строение протоконка и первого оборота в медиальном сечении, экз.4(500/104, х 30). IIIа-в - протоконка (х 27): а - вид сбоку, б - вид со стороны просепты, в - вид сверху. Окрестности с. Чумателети, Восточная Грузия, нижний альб. Обозначения см.на рис. 5.

Род *Leymeriella* Jacob, 1907

Табл.XVI, XVII, фиг.За-з, рис.38,5I

**М а т е р и а л.** Амнион в медиальном сечении: *Leymeriella tardefurcata* Leym., экз. IO7(I9/I), IO7(I/20), IO7(I/I3), IO7(I/IO); *L. bogdanovi-tschi* Glas. - экз. IO7(I9/2), IO7(5/3), IO7(I/4), IO7(I/22), IO7(I/9), IO7(3/I), IO7(I/5), IO7(I/I), IO7(4/3), IO7(5/I); *L. matzkyi* Glae. - экз. IO7(4/2), IO7(4/I); *L. cf. renascens* Seitz., - экз. IO7(I0/2); *L. astrica* Glas. - экз. IO7(I/14), IO7(I/15), IO7(I/II), IO7(I/7). Развернуты до протоконка: *L. tardefurcata* Leym. - экз. IO7(20/I), IO7(20/2); *L. brevicostata* Sav. - экз. IO7(20/3), *L. sp.* - экз. IO7(20/5). Западный Копетдаг, ущ. Чалсу, зона *Leymeriella tardefurcata* (коллекция В.Б.Сапожникова).

Протоконк мелкий, великоногий,  $D_p = 0,40-0,50$ ,  $d_p = 0,39-0,48$ ,  $H = 0,52$ ; отношение ширины к диаметру 1,30. В медиальном сечении почти круглой формы (табл.XVI, фиг.I).

Фиксатор средней длины имеет вид тонкой нити -  $\Phi = 0,12-0,17$ .

Цекум окружен органической оболочкой, почти округлой формы и следующих размеров:  $D_p = 0,14-0,15$ ,  $d_p = 0,11-0,12$  (табл.XVI, фиг.2).

Сифон на первом обороте занимает центральное положение, затем

субцентральное и, приблизительно, с конца второго оборота – вентрально-крайнее. Диаметр сифона в начале первого оборота равен 0,05–0,08, конце I-го – 0,08–0,10, 2-го – 0,18–0,25; 3-го 0,25–0,32; 4-го – 0,68. Изменение расстояния сифона от вентральной стенки раковины в онтогенезе показано на рис. 38.

Септы и септальные трубы. Все септы за исключением просепты, пластинчатого строения. Септальные трубы проходящие короткие (табл. XVI, фиг. 4–6). Изменение количества септ на обороте в онтогенезе приводится на рис. 51.

Форма раковины и размеры. Раковины мелких размеров от умеренно до быстро возрастающих, со слабо или едва объемлющими оборотами. Поперечное сечение разных оборотов широко-овальное со значительным превышением ширины над высотой. Приблизительно с конца 4-го оборота высота превышает ширину, и сечение становится высоко-овальным. Форма поперечного сечения поздних оборотов может быть различной – трапециевидной, субтрапециевидной (редко иной формы). Наружная сторона часто с гладкой поверхностью, вогнутая в виде буквы У. Боковые стороны плоские, слабо склоненные. Иногда нижняя часть боковой стороны слабовыпуклая, а верхняя слабовогнутая. Пупок неглубокий, реже умеренно глубокий, широкий или умеренно широкий, ступенчатый. Стенки пупка умеренно крутые или средненаклонные, постепенно или резко переходят в боковые стороны. Жилая камера занимает половину или несколько больше последнего оборота.

Диаметр раковины аммонителлы равен 0,90–0,98, I-го оборота – 0,96–1,05, 2-го – 2,07–2,18. Диаметр каждого последующего оборота по сравнению с предыдущим возрастает приблизительно в два раза.

Скульптура. В начале четвертого оборота начинает появляться на боковых сторонах гофрировка, у некоторых экземпляров (или с конца  $O_2$  или с начала  $O_4$ ), как и у некоторых представителей рода *Mathoceras* намечается ранее неизвестные боковые бугорки, которые с возрастом становятся мощными и крупными, но затем они быстро исчезают и больше не появляются (табл. XIII, фиг. 3к, д). В конце  $O_4$  ребра вполне отчетливы, простые, начинаются от пупкового перегиба. На боковых сторонах слабо S-образно, интегралообразно, либо саблеобразно изогнуты, наклонены вперед. Перекимы отсутствуют. Наружные бугорки возникают на верхних окончаниях ребер и под разным углом по отношению к плоскости симметрии повернуты вперед, либо почти прямые. На наружной стороне они занимают противолежащее положение, а между ними располагается борозда или гладкая поверхность. В геронтической стадии наружные бугорки поникаются, позднее исчезают, а на их месте ребра, соединяясь, образуют острые шевроны.

Септальная линия. Просутура двухлопастная. Примасутура пятилопастная –  $(v_1 v_1) L_1 D$ . Дальнейшее развитие линии идентично с развитием ее у представителей рода *Mathoceras*. Конечная формула септальной линии:  $(v_1 v_1) (L_2 L_1 L_2) (U_2 U_1 U_2) I_2 I_2^1; I_2^1 I_4 D$ .

Подотряд *Ancyloceratina* Wiedmann, 1966 (emend. Beszovov and I. Michailova, 1983; emend. Kvantaliani, 1985)

Надсемейство *Deshayeeitoidea* Stoyanow, 1949

Семейство *Deshayesitidae* Stoyanow, 1949

Род *Turkmeniceras* Tovbina, 1963

Табл. XIX; рис. 54, 55

1963. *Turkmeniceras*, Товбина, с. 100.

1971. *Turkmeniceras*, Богданова, с. 65.

**Материал.** 2 экземпляра *T. turkmenicum* Tovb. – экз. 2307/50, I8/10367 (коллекция Т.Н.Богдановой). Туркмения, нижний алт., зона *Turkmenicaseras turkmenicum*.

Онтогенез септальной линии и формы поперечного сечения оборотов дан в работах авторов, указанных в синонимике. О внутреннем строении представителей данного рода, до настоящего времени ничего не известно. Из-за неудовлетворительной сохранности, нами в РЭМе изучен фрагментарно (экз. 2307/50).

Протоконхи и первые три оборота изучить не удалось. Приблизительно на четвертом обороте было сделано несколько снимков септ.

Септы, септальные трубы и манжеты. Количество септ на первых трех оборотах подсчитывалось приблизительно; количество септ и расстояния между ними даны на рис.54,55.

На четвертом обороте септальные трубы прохоранитовые, с вентральной стороны несколько длиннее, чем с дорсальной и, соответственно, равны 0,25 и 0,22. Манжеты короткие и слегка выступают назад за септальные трубы. Присутствуют небольшие аннулярные валики (табл.XIX, фиг.16-г).

Род *Deshayesites* Kasansky, 1914

Табл.XX; рис.I4a,I6a,32a,38,54

1981. *Deshayesites*, Друшциц, Догумаева, с.ИИЗ.

**Материал.** Ампулы в медиальной плоскости: D. dechyi Papp – 4 экземпляра, D. formosus Bogd., Kvant., Scharik. – 4 экз., D. babaschensis Bogd. – 3 экз., D. inconsuetus Kvant. – 1 экз., D. rarecostatus Bogd., Kvant., Scharik. – 1 экз. и D. sp. – 18 экз. В РЭМе изучен экз.8(К/I-15).

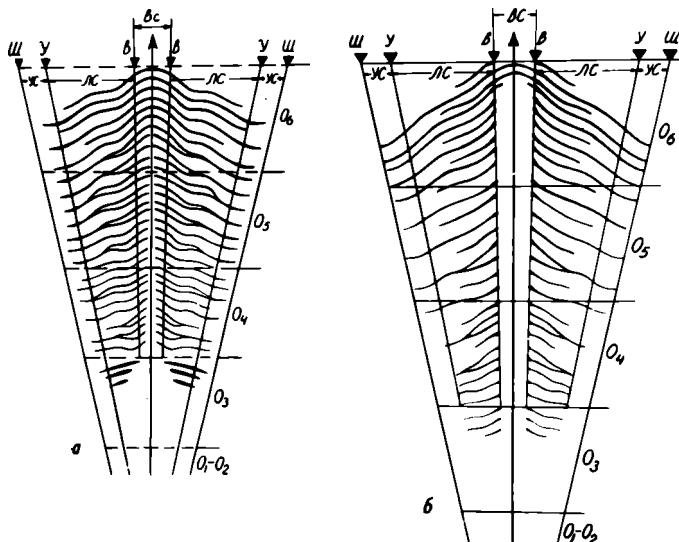


Рис.14. Схема изменения скульптуры в онтогенезе: а – *Deshayesites formosus* Bogd., Kvant. et Scharik., экз.4(3054/a-10: б – *Dufrenoy's caseyi* Kvant., экз.4(3057/5-3). Дагестан, с.Тандо (а) и с.Левашин (б), в основании среднего алта (гарраз) в первоначальном состоянии. Обозначения см.на рис.10.

Развернуты до протоконха: *D. formosus* Bogd., Kvant., Scharik. - 4(3054/a-10), *D. caseyi* Kvant. - 4(3057/5-3), 4(3057/5-30) и *D. sp.* - 4(3055/6-19). Северный Кавказ, рр. Белая, Кубань, нижний альт, зона *Deshayesites dechyi*; Дагестан, сс. Ходжалмаки, Пудахар и Леваш - в переотложенном состоянии в основании зоны *Epicheloniceras subnodosocostatum* (средний альт).

Между наблюдениями В.В.Друшлица и Л.А.Догумазовой (1981, с. II3) и нашими нет существенных отличий, поэтому описание признаков внутреннего строения опускается и приводятся лишь данные фактического материала в виде таблиц и рисунков.

Онтогенез септальной линии рода *Deshayesites*, скелетуры и формы по - перечного сечения оборотов детально изучены И.А.Михайловой (1957, 1976).

#### Род *Dufrenoya* Burckhardt, 1915

Табл. XXI, XXII; рис. I4б, I5, I6г, 27а, 31б, 38, 54, 55

1986. *Dufrenoya*, Кванталиани, Шаржадзе, Харашвили, Ломинадзе, с. 57.

**Материал.** Амелифи в медиальной плоскости - 12 экземпляров: *D. turgata* (Sow.) - 4(3057/5-61), *D. mackeeoni* Casey - 4(3057/5-29), *D. sp.* - 4(3057/5-27), 4(3057/5-44, 4(3057/5-45), 4(3057/5-56), 4(3057/5-57), 4(3057/5-58), 4(3057/5-59), 4(3057/5-60), 8(I04/7), 8(I04/8), 4(XB/3-2). В РЗМе изучены - 4(3057/5-61) и 4(3057/5-29). Развернуты до протоконха - *D. caseyi* Kvant. - 4(3057/5-3), 4(3057/5-30). Дагестан, с. Леваш, в основании среднего альта (гаргаз) в переотложенном состоянии.

Протоконхи средней величины шаровидный, в сечении круглый (рис. I5-Ша, I6г; табл. XXI, фиг. 2а).

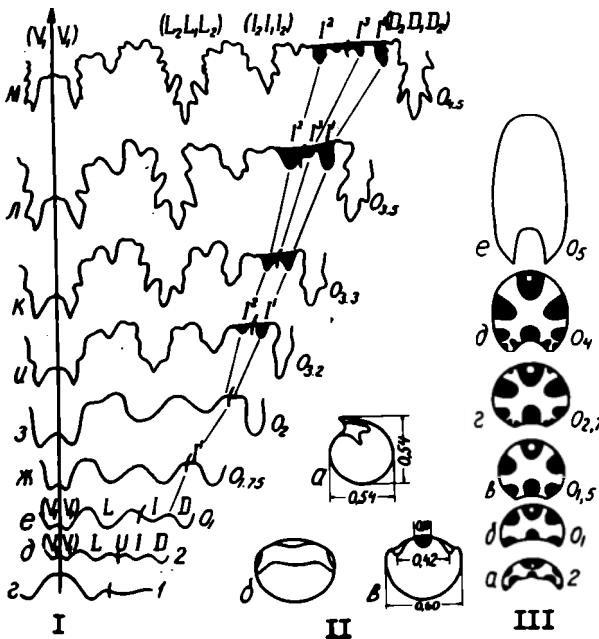


Рис. I5. *Dufrenoya caseyi* Kvant., экз. 4(3057/5-3): I - изменение септальной линии и III - формы поперечного сечения оборотов в онтогенезе; IIa-b - протоконхи: а - вид сбоку (х 22), б - вид со стороны просеяты, в - вид сверху на просеяту (х 23). Обозначения см. на рис. 5.

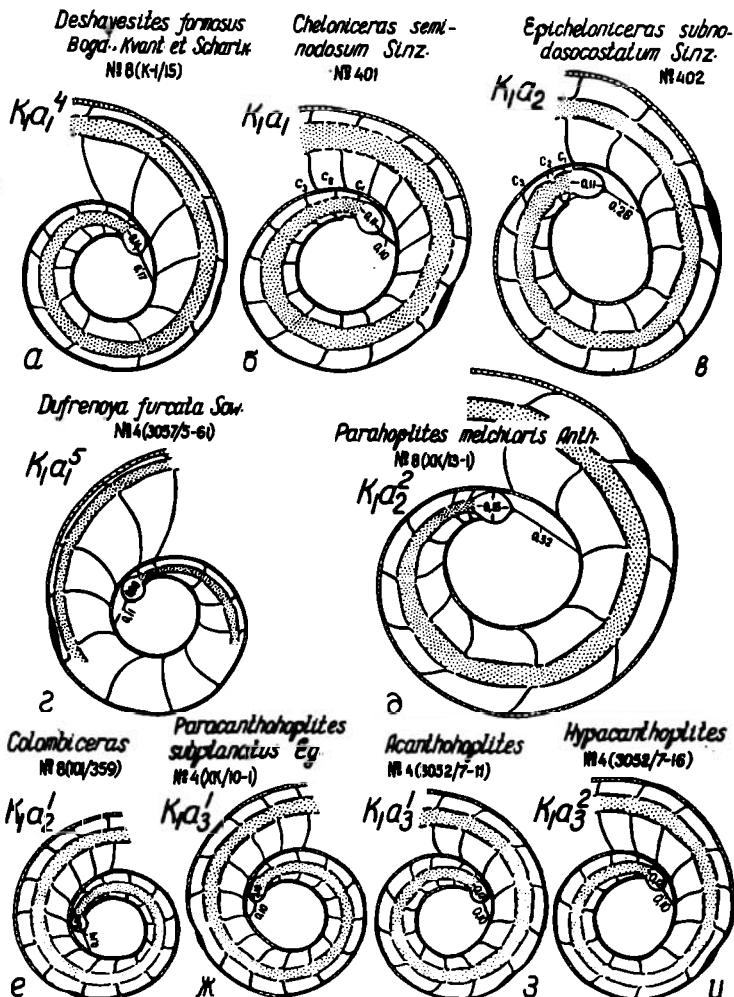


Рис. 16. Схема строения протоконка и первого оборота у представителей семейств: а, г - *Deshayesitidae*; б, в - *Douvilleiceratidae*; д - *Parahoplitidae*; е-и - *Acanthohoplitidae*. Северный Кавказ: а, б, г - нижний апт; в, д, е - средний апт; ж, з, и - верхний апт.

Фиксатор средней длины - 0,11 (рис. 16г).

Цекум мелкий, шаровидной формы;  $\Delta\text{ц} = \Delta\text{п} = 0,08$  (рис. 16г).

Сифон в начале I-го оборота центральный, в средней части сдвинут к вентральной стенке (расстояние от вентральной стенки 0,08, от дорсальной - 0,015), со второй половиной I-го оборота становится привентральным, а с конца 2-го оборота и до конца фрагмокона плотно прилегает к вентральной стенке (см. рис. 38).

Диаметр сифона увеличивается постепенно: в первой половине I-го оборота (по данным экз. 4 (3057/5-61) он равен 0,08, в конце I-го оборота - 0,09, 2-го - 0,15, 3-го - 0,33, 4-го - 0,57. В септальных трубках сифон

- 0,25 (экз. №400) при максимальной толщине 0,03-0,04. У экз. №400 наиболее толстая часть валика приходится на его середину и влияет на высоту оборота: до валика она равна 0,25, на выступе - 0,22, в конце валика - 0,27. Угол первичного переката составляет  $270\text{--}280^\circ$ , сам перекат выражен нечетко.

Толщина стёны раковины увеличивается от 0,01 на I-м обороте до 0,35 на 4-м. Толщина дорсальной стенки, перекрывающей ребра, на 4-6-м оборотах очень изменчива: на вершинах ребер небольшая, а в межреберных промежутках увеличивается в 2-3 раза, иногда полностью заполняя пространство или образуя "мостики" между вершинами ребер (рис. I7г, е).

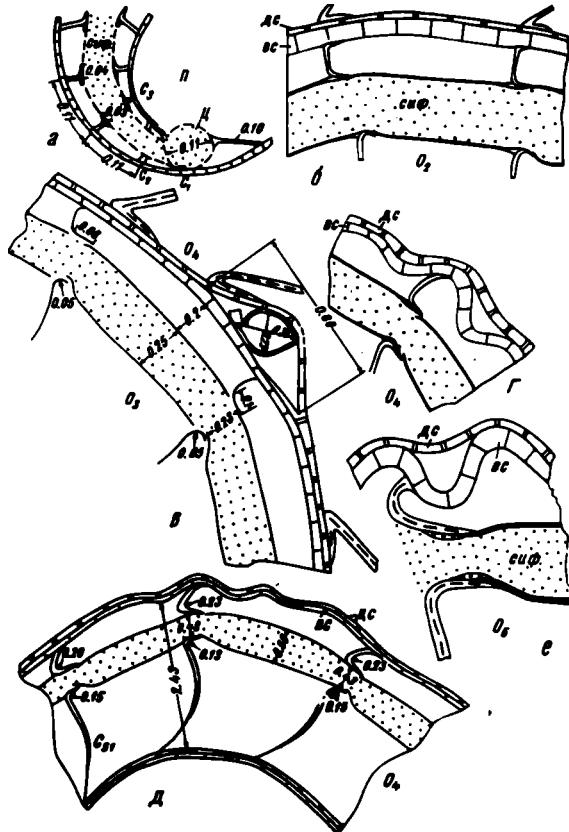


Рис. I7. Схема строения и размеры внутренних структур раковины у представителей рода *Cheloniceras*:  
а-б - *Cheloniceras seminodosum* Sinz.,  
экз. 401/230: а - цекум и начало  $O_1$ ; б - центральные трубы; в-е - *Cheloniceras cornicellatum* (d'Orb.),  
экз. 400/230: в - остатки раковины брахиоподы; г-е - сифон и центральные трубы.  
Часть рисунков составлена по снимкам в СЭМе. Обозначения см. на рис. 3.

В конце 4-го оборота между вентральной стенкой этого оборота и дорсальной стенкой 5-го оборота обнаружена раковина брахиоподы, принадлежащая отряду теребратулид. По-видимому, личинка брахиоподы поселилась на раковине аммонита и достигнув длины раковины 0,36, погибла, будучи перекрытой внутренним призматическим слоем 5-го оборота (см. рис. I7в; табл. XXV, фиг. 1а, б).

**Форма раковины и размеры.** Диаметр раковины аммонителлы 0,78 (экз. №401) - 0,87 (экз. №400), I-го оборота - 0,99-I,02, 2-го - 2,14-2,25, 3-го - 4,90-5,00, 4-го - II,0-II,2, 5-го - 24,6-27,0.

Форма поперечного сечения оборотов у примасепти серповидная, а в дальнейшем - широко-овальная, при ширине значительно превышающей высоту (см. рис. I8-III). Внутренняя высота оборота в конце I-го оборота равна 0,28-0,31,

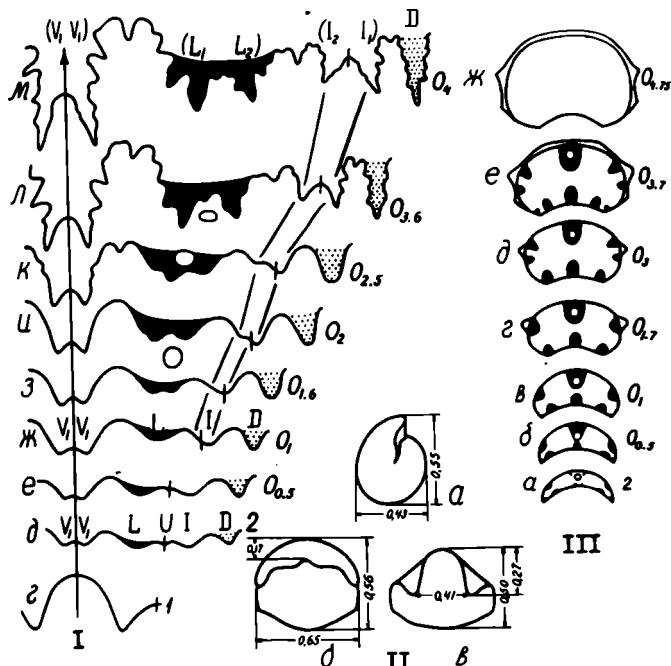


Рис. 18. *Chelonisceras seminodosum* Sinz., экз. 399/230.  
Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения  
оборотов (III) в онтогенезе. Пл-в - протоконх ( $\times 29$ ): а - вид  
сбоку при наличии 2-й септы; б - вид со стороны 2-й септы;  
в - вид сверху на просутуру. Обозначения см. на рис. 5.

2-го - 0,63-0,76, 3-го - I,44-I,47, 4-го - 3,43-3,93, 5-го - 7,35-9,80.

**С к у л ь п т у р а.** Протоконх и I-й оборот гладкие. После первично-  
го перекима на вентральном перегибе 2-го оборота появляются длинные острые  
шипы, уплощенные в радиальном направлении, от которых на ядре сохраняются  
конической формы бугорки; на 2-м обороте их 6, на 3-м - 14 (см. рис. 21а). Начиная с середины 3-го оборота от них отходят слабые валикообразные ребра,  
которые на боковых сторонах слабо наклонены вперед, но вентральную сторону  
переходят прямо; часть ребер впереди сопровождается перекимом. В конце 3-го  
оборота появляются умбрикальные вдольреберные утолщения. На 4-м - происходит  
дифференциация ребер и бугорков: от более крупных бугорков отходят си-  
льные главные ребра, сопровождающие спереди и сзади перекимами, из которых  
передний более глубокий; между главными расположены по 2-3 промежуточных  
ребра. Все ребра одиночные, прямые, на вентральной стороне образуют неболь-  
шой изгиб вперед. На 5-м обороте ребра, особенно промежуточные, усиливают-  
ся, но главные остаются несколько крупнее и сопровождаются двумя парами бу-  
горков: вентро-латеральными и умбрикальными; перекимы ослабевают; у неко-  
торых вентро-латеральных бугорков главное ребро делится на две ветви, бу-  
горки, от которых отходят промежуточные ребра, постепенно уменьшаются и исче-  
зают. На второй половине 5-го оборота (экз. №399) насчитывается 21 ребро,  
из которых 7 главных. Ребра образуются за счет изгибов стенки раковины (см.  
рис. 17г-е).

**С е п т а л ь н а я л и н и я.** Просутура с высоким средним седлом

ширины 0,4I при высоте 0,27. Примасутура пятилопастная -  $(v_1 v_1) L_1 ID$ . К концу I-го оборота умбиликальная лопасть U редуцируется, и линия становится четырехлопастной -  $(v_1 v_1) L_1 ID$ . Центральная лопасть всегда двураздельная, а дорсальная - одноконечная. На 2-м обороте боковая лопасть вторичным седлом разделяется на две части  $(L_1 L_2)$ . В начале 3-го оборота разделяется также и интернилатеральная лопасть на  $L_2$  и  $I_1$ . На более поздних стадиях центральная лопасть, боковое седло и лопасть L становятся крупнее всех остальных элементов (см. рис. I8-I). Формула септальной линии развивается следующим образом:  $(v_1 v_1) L_1 ID \rightarrow (v_1 v_1) L_1 ID \rightarrow (v_1 v_1) (L_1 L_2) (I_2 : I_1) D$ .

Подсемейство *Douvilleiceratinae* Parona  
et Bonarelli, 1897

Род *Epicheloniceras* Casey, 1954

Табл. XXXI-XXXIV; рис. I6в, I9а-г, 20, 21в, 22а, 23-25, 39, 56

1982. *Epicheloniceras*, Друшц, Квантальян, Кирюна, Шарикадзе, с. 56.

Материал. Е. *subnodosocostatum* Sinz.-I3 экз.: анатомы в медиальной плоскости - 10 экз. (№ 402-408), 4 (ХБ/4-8I), 4 (ХБ/4-40), 4 (ХБ/4-93); экз. № 407, 4 (ХБ/4-8I), 4 (ХБ/4-40) и 4 (ХБ/4-93) изучены в СЭМе и РЭМе; развернут до протоконха экз. 409; 406, 8 (10I/4II), 8 (10I/238) - Северный Кавказ, р. Кубань, все остальные - Дагестан, средний альт., зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*.

Протоконхи валиковидный, широкий 0,80, дп = 0,65; отношение ширины к диаметру 1,23 (см. рис. I6в, табл. XXXI, фиг. 2а; XXXII, фиг. Ia-b). В сечении круглый с уплощенной вентральной стороной; дп = 0,52-0,57, дп = 0,4I-0,46, у экз. 404 и 409 протоконх более крупный: дп = 0,65-0,69, дп = 0,55-0,58.

Фиксатор в сечении в виде тонкой нити длиной 0,14-0,2I (рис. I6в; табл. XXXII, фиг. Iг; табл. XXX, фиг. Iб; табл. XXXIII, XXXIV; фиг. Ia, б).

Цекум в продольном и поперечном сечениях овальный (рис. I9а, б; 20в) дп = 0,07-0,1I, дц = 0,07-0,1O.

Сифон в начале I-го оборота центральный, в конце оборота - субцентральный, приближенный к вентральной стороне, далее привентральный, иногда довольно плотно прилегающий к вентральной стенке. Расстояние между сифоном и стенкой раковины всегда меньше, чем у рода *Cheloniceras* (см. рис. 39). Диаметр сифона в начале спиралей равен 0,06-0,08, в конце I-го оборота - 0,08-0,13, 2-го - 0,11-0,22, 3-го - 0,27-0,4I, 4-го - 0,42-0,84. В септальных трубках сифон заметно сужается, особенно с конца 3-го оборота; на 3-м обороте при диаметре сифона 0,3I в септальных трубках он равен 0,24, на 4-м - 0,59 и 0,39. Относительный диаметр сифона в начале спиралей равен 0,47-0,57, в конце I-го оборота - 0,22-0,36, 2-го - 0,19-0,29, 3-го - 0,17-0,24, 4-го - 0,16-0,20.

Септы, септальные трубы и манжеты. Септальные трубы у 2-3-й септ проходя нитевые (рис. 20в, г) с коротким задним концом манжеты, общей длиной около 0,03 (у большинства экземпляров септальные трубы на I-м обороте сохранились плохо). В конце 2-го оборота длина септальных трубок и манжет равна 0,07-0,08, в конце 3-го - 0,15-0,23, 4-го - 0,2I-0,59 (септальная трубка - 0,49, конец манжеты - 0,1O). Привентральная часть септальной трубы обычно длиннее придорсальной. Относительный размер известкового футляра на первых трех оборотах не превышает 0,25, чаще 0,15-0,20, на 4-5-м оборотах сокращается до 0,1O. Иногда сохраняются мембранные, соединяющие заднюю органическую оболочку септы с оболочкой сифона. Септы и манжеты имеют

*Epicheloniceras subnodosocostatum* (Sinz.)  
N<sub>4</sub>(x6/4-93)

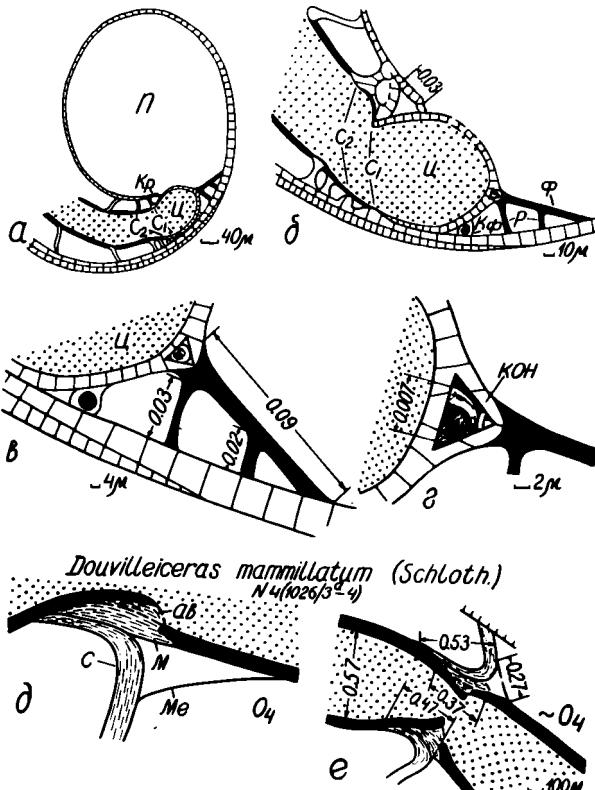


Рис.19. Схема строения и размеры внутренних структур раковины в медиальной плоскости по данным снимков в РЭМе у представителей семейства *Douvilleiceratidae*: а - протоконк (х 75); б - цекум и начало О<sub>г</sub> (х 200); в - фиксатор (х 500); г - конус, деталь в (х 1300); Дагестан, с.Ходжалимка, средний ант., зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*; д - центральные трубы с дорсальной стороны (х 70); е - септальная трубка (х 20); Восточная Грузия, с.Бидзиниси, нижний альб, зона *Leymerella tardefurcata*. Обозначения см. на рис.3.

пластинчатую структуру. Количество септ и расстояния между ними приведены на септограммах (см.рис.55).

**Стенка раковины.** Стенка протоконка двухслойная и с первым оборотом до первичного валика имеет призматическую структуру. Полость протоконка изнутри выстлана органической пеликулой. Кромка не соприкасается с цекумом. Первичный валик удлиненный – 0,21–0,35, при максимальной толщине 0,03–0,04 имеет пластинчатую структуру; первичный перегиб выражен нечетко. Угол первичного перегиба 270–290°.

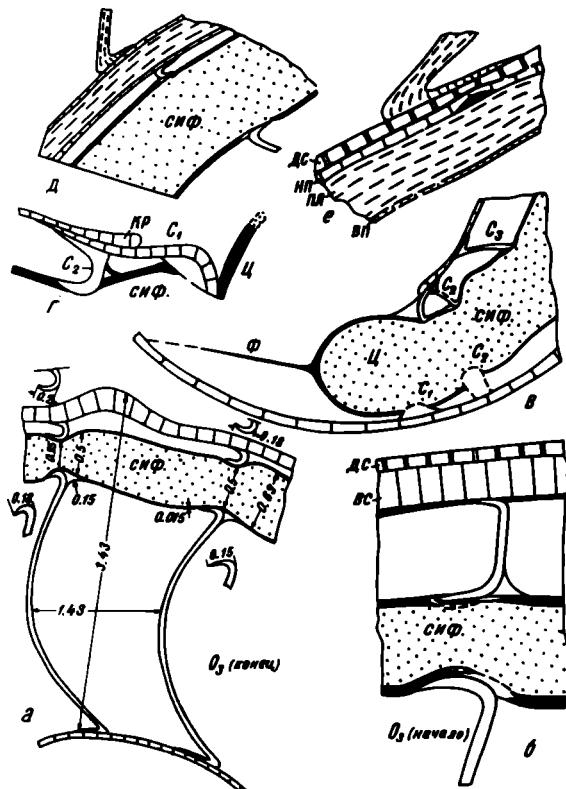


Рис.20. Схема строения и размеры внутренних структур раковины у представителей рода *Epicleloniceras*: а-е - *Epicleloniceras subnodososcoletatum* Sinz. (а - экз. 403/230, в - экз. 402/230); в - пекум и начало сифона (экз. 402/230); г - экз. 404/230, кромка, 1-я и 2-я септы; б-е - экз. 407/230; д - сифон, е - стена раковины, деталь д. Часть рисунков составлена по снимкам в СЗМе. Обозначения см. на рис.3.

Толщина стенки раковины увеличивается от 0,II на I-м обороте до 0,42 на 5-м. На 4-м обороте толщина раковинного слоя в ребрах увеличивается в 2-3 раза.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,94-1,02, у одного (экз. 404) - 1,20. Диаметр I-го оборота - 1,15-1,34, 2-го - 2,30-2,78, 3-го - 4,70-6,50, 4-го - 9,50-15,0, 5-го - 20,5-26,2.

Форма поперечного сечения у 4-й септы серповидная, в последней четверти I-го оборота ширина несколько меньше, чем у 4-й септы, на последующих оборотах сечение широко-овальное с шириной, превышающей высоту (см.рис.23-III, 24-II). Позднее, к концу 7-го - в начале 8-го оборота при  $D = 150$  у некоторых экземпляров высота становится почти равной ширине (см.рис.24-II) и соответственно изменяется сечение оборота. Внутренняя высота оборотов в начале

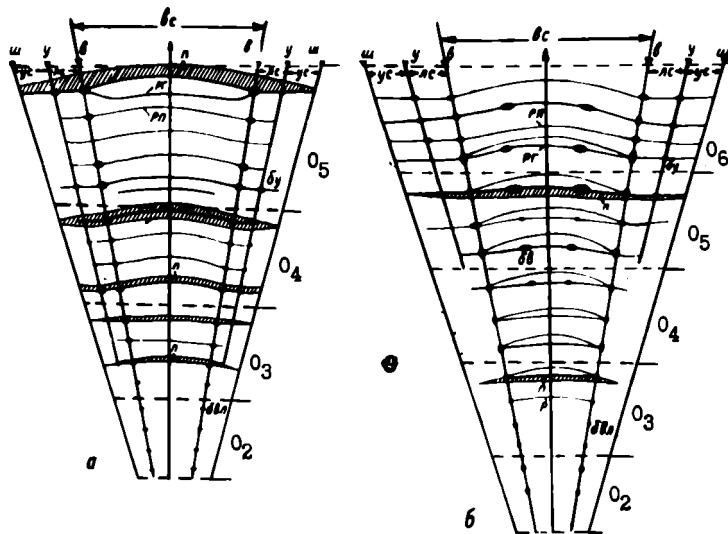


Рис.21. Схема изменения скulptуры в онтогенезе: а - *Cheloniceras seminodosum* Sinz., экз.399/230; Западная Грузия, с.Цица, нижний алт; б - *Epicheloniceras subnodosocostatum* Sinz., экз.404/230; Дагестан, с.Шудахар, нижний алт.

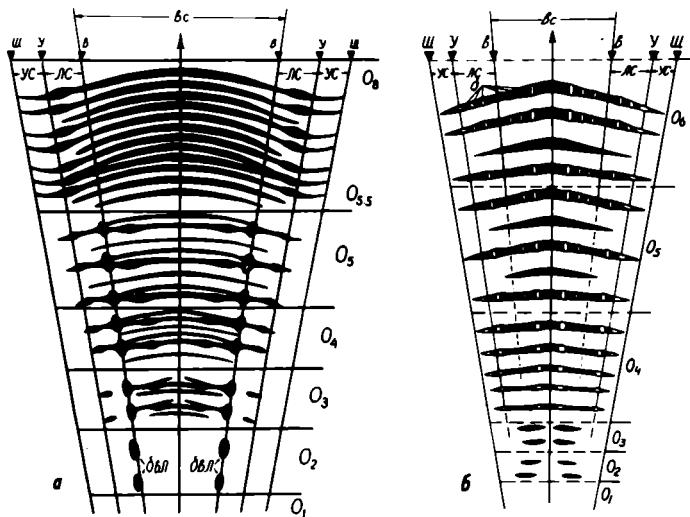


Рис.22. Схема изменения скulptуры в онтогенезе: а - *Epicheloniceras subnodosocostatum* (Sinz.), экз.8 (IOI/411); Дагестан, с.Ходалимхай, средний алт, зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*; б - *Douvilleiceras mammillatum* (Schlotheim.), экз.4 (503/2-6), 4 (II0/73); Восточная Грузия, сс.Бидиаси и Чуматалети, нижний алб, зона *Leymeriella tardefurcata*. Обозначения: бугорки: обл, облк - вентролатеральные, вл - вентральные, бу - умбиликальные, п - перекрестные; гребни: г - главные, рп - промежуточные. Остальные обозначения см. на рис.10.

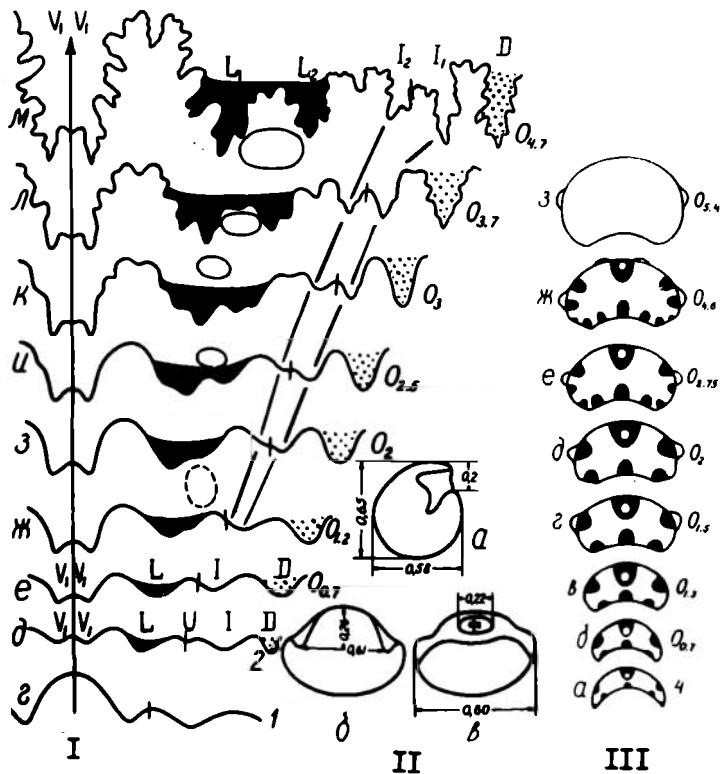


Рис. 23. *Epicheloniceras subnodososcostatum* (Sinz.),  
экз. 409/230. Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (III) в онтогенезе. На-в – протоконхи:  
а – вид сбоку (х32), б – вид сверху, в – вид со стороны  
1-й септы (х28). Обозначения см. на рис. 5.

спирали равна 0,14–0,15, в конце I-го оборота – 0,35–0,49, 2-го – 0,62–0,81, 3-го – 1,26–2,18, 4-го – 2,58–4,85. Почти все максимальные значения относятся к экз. 404, минимальные – к экз. 402.

**Скульптура.** Протоконхи и 1-й оборот гладкие. После первично-го пережима или с серединой 2-го оборота на вентрально-латеральном перегибе появляются длинные шипы (от 4 до 11 на обороте), основание которых вытянуто вдоль спирали. На 3-м обороте шипы дифференцируются на более сильные и слабые. В середине 3-го оборота появляются слабые валикообразные ребра, отходящие по одному или по два от шипов; во втором случае передняя ветвь несколько слабее задней, сопровождаемой иногда пережимом. На 4-м обороте у некоторых экземпляров (см. рис. 22а) намечаются умбрикальные утолщения на ребрах; у экземпляра 409 насчитывается 12 шипов; выделяются главные типы с основанием, вытянутым вдоль спирали и промежуточные с радиально вытянутым основанием; от первых отходят главные ребра, от вторых – промежуточные. От главного шипа, как правило, отходят два ребра, из которых заднее более сильное, на вентральной стороне на нем появляются слабые вдольреберные утолщения. Все ребра на вентральной стороне образуют изгиб вперед. К концу 4-го оборота появляются ребра на боковых сторонах. На ядрах под утолщенными ребрами воз-

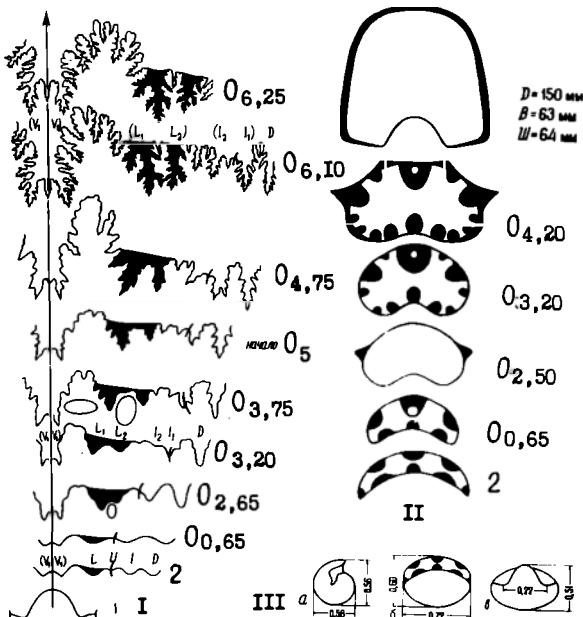


Рис. 24. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (S 1 п. в. с. в.), экз. 8 (ЮІ/411). Изменение септальной линии и формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе. Ша-в - протоконхи: а - вид сбоку ( $\times 16$ ), б - вид со стороны 2-й септы ( $\times 18$ ), в - вид сверху на просутуре ( $\times 17$ ). Обозначения см. на рис. 5.

никают пережимы. На 5-м обороте скульптура грубоет; на главных ребрах вентральные утолщения превращаются в бугорки, которые иногда крупнее вентро-латеральных, на умбрикальном перегибе появляются вдольреберные утолщения. Промежуточные ребра очень редко сопровождаются вентральными бугорками. На 6-м обороте (жилая камера) скульптура ослабевает - ребра учащаются, становятся одиночными, вентральные бугорки уменьшаются и исчезают, а вентро-латеральные и умбрикальные имеют вид вдольреберных утолщений (см. рис. 21б, 22а). У других экземпляров со второй половины 6-го оборота полностью исчезают наружные и боковые бугорки, остаются следы умбрикальных утолщений. Все ребра на наружной стороне одинаковой толщины, выпгибаются вперед и не прерываются. Иногда у умбрикальных утолщений они раздваиваются; большей частью - одиночные, короткие вставные, заканчиваются у середины боковых сторон (см. рис. 21б, 22а). На наружной стороне последнего оборота насчитывается около 75, а на умбрикальном перегибе 40 ребер.

**С е п т а л ь н а я л и н и я.** Просутура с высоким вентральным седлом и низким дорсальным; высота вентрального седла 0,26, ширина 0,61. При масутура пятилопастная - ( $V_1 V_1 L V_1 D$ ). Умбрикальная лопасть U в конце I-го оборота редуцируется и число лопастей сокращается до четырех. В латеральной лопасти в конце 2-го оборота появляется небольшое седло, которое разделяет ее на две ветви; вторичное седло постепенно увеличивается и достигает половины высоты наружного седла. Одновременно с латеральной лопастью происходит

разделение интэрнилатеральной лопасти на две части. На 5-м обороте вся септальная линия мелкорасщепленная. Наружное седло становится самым крупным элементом (см.рис.23-I, 24-I). На внешней стороне раковины боковые шипы расположены вначале против углубления латеральной лопасти, а позднее под вторичным седлом этой лопасти (см.рис.23-I). Характерной особенностью для экз. 8(101/4II) является полное смещение лопасти  $L_2$  в сторону седла  $L_2/L_2$  за счет быстрого вздыбления седла  $L_1/L_2$ ; причем это и расположение рядом седло одинаковой высоты, а первая латеральная лопасть  $L_1$  делится на три ветви, что ранее у представителей этого рода не отмечалось (см.рис.24-I). Развитие септальной линии можно выразить формулой:  $(v_1v_1)LUID \rightarrow (v_1v_1)L^1ID \rightarrow (v_1v_1)L_1L_2I_2^1I_1D$ .

Род *Douvilleiceras Grossouvre, 1894*

• Табл. XXXV-XXXVI; рис. I9д, е; 22в, 25, 26, 32к, 39, 56

**М а т е р и а л.** Аммилии в медиальной плоскости: D. mammillatum (Schloth.) - 16 экз. Изучены в РЭМе: 4(1026/За-4), 4(500/4) и 4(110/73) - 3 экз. Развернуты до протоконха 4 экземпляра того же вида: 4(501/4), 4(500/I-II7), 4(503/2-6). Восточная Грузия, сс. Чумателети и Биджиниси, нижний альб, зона *Leymuriella tardifurcata*.

Протоконх крупный, веретенообразный, имеет почти круглов сечение; отношение ширины к диаметру 1,45 (рис.26-II); дп = 0,61, дп = 0,42.

Фиксатор не наблюдается.

Цекум в сечении широкий, крупный; дц = дц = 0,14.

Сифон в просепте занимает сперва придорсальное положение, затем центральное; со второй половины первого оборота привентральное. Со второго оборота вентрально-краевое, но никогда плотно не прилегает к вентральной стенке (см.рис.39). Абсолютный диаметр в начале I-го оборота равен 0,06, в конце того же оборота - 0,08, 2-го - 0,18, 3-го - 0,30, 4-го - 0,65 и 5-го - 1,35. В септальных трубках сифон слат. Соотношение диаметра сифона с внутренней высотой в начале I-го оборота равно 0,50, в конце того же оборота - 0,23, в конце 2-го оборота - 0,26, 3-го - 0,23, 4-го - 0,20 и 5-го - 0,18.

Септы, септальные трубы и манжеты. Из-за неудовлетворительной сохранности материала количество септ подсчитано приблизительно. Количество септ и расстояния между ними приведены на рис.56. Сохранность септальных трубок первых двух оборотов не позволяет произвести наблюдения в РЭМе. В начале 3-го и на последующих оборотах можно наблюдать трубы, манжеты и анкулярные валики (табл.XXXVI). Основная часть манжет расположена внутри септальной трубы, а небольшой задний конец несколько выступает назад, к которому прикрепляется оболочка сифона. Иногда сохраняются мембранны (см.рис.I9д, е; табл.XXXVI, фиг.1в). Привентральная часть септальной трубы чуть длиннее придорсальной: на 6-м обороте они, соответственно, равны 0,75 и 0,50 (см.рис.I9д, е; 32к). На всех оборотах септальные трубы проходящие.

Стенка раковины. Стенка протоконха до первичного валика состоит из призматических кристаллов. Толщина первичного валика длиной 0,60 незначительная - 0,04; угол первичного переката  $\sim 270^\circ$ . Первичный перекат выражен нечетко. В результате вторичных процессов кристаллизации невозможно наблюдать микроструктуру валика и стенки раковины.

Форма раковины и размеры. Обороты сильно вздутые, наполовину объемлющие и медленно возрастающие. Диаметр раковины аммониты равен  $\sim 1,02$ , диаметр I-го оборота - 1,29, 2-го - 2,40, 3-го - 4,75,

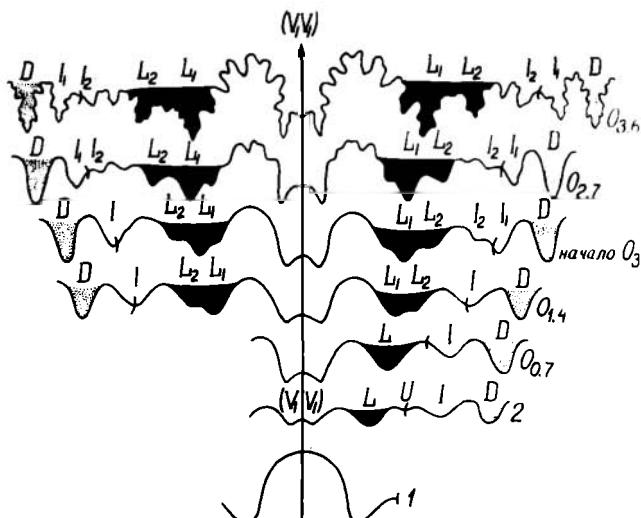


Рис. 25. Изменение септальной линии в онтогенезе у *Bracheloniceras pusillum* (Kasan.), экз. 8(101/238).  
Обозначения см. на рис. 5.

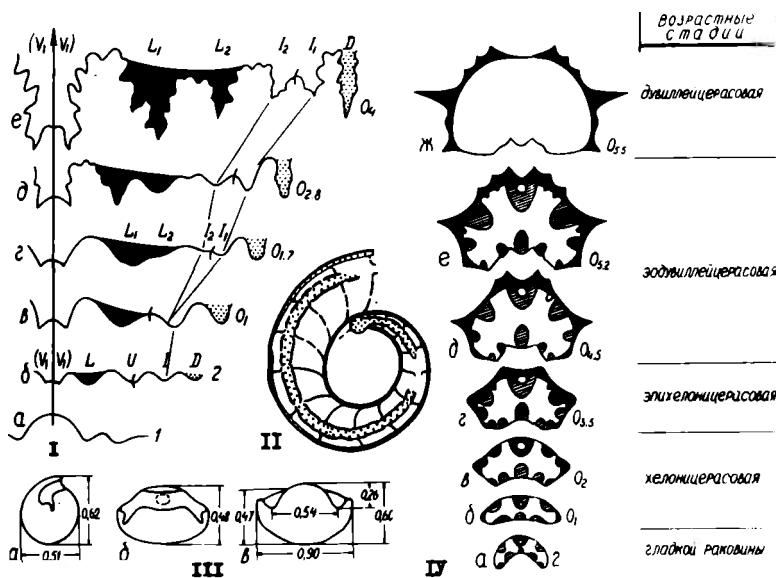


Рис. 26. *Douvilleiceras mammillatum* (S. P. L o t h.):  
Ia-d - экз. 4(503/2-6); Грузия, с. Биджниси, Ie - экз. 4(500/I-II17);  
Грузия, с. Чумателети, нижний альб. Изменение септальной линии (I) и  
формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе; II - строение  
протоконха и первого оборота, экз. 4(110/73, х30), с. Биджниси, ниж-  
ний альб. Шa-в - протоконх (x19): а - вид сбоку, б - вид со стороны  
проспекта, в - вид сверху. Обозначения см. на рис. 5.

4-го - 10,3, 5-го - 22,95. Диаметр каждого последующего оборота по сравнению с предыдущими возрастает почти в два раза. Внутренняя высота оборота в начале 1-го оборота равна 0,12, в конце того же оборота - 0,35, в конце 2-го - 0,68, 3-го - 1,30, 4-го - 3,25 и 5-го - 7,70.

Поперечное сечение оборотов в процессе онтогенеза изменяется незначительно: на самых ранних стадиях развития полудуинное; позднее, за счет некоторого ускорения роста в высоту, принимает форму широкого овала с широкой выпуклой или слегка уплощенной вентральной стороной, постепенно переходящей в выпуклые боковые стороны, которая сохраняется на всех стадиях развития. Через главное ребро сечение округло-полигональное. Пупок умеренно широкий, довольно глубокий, ступенчатый. Стенки пупка вертикальные, высокие с отчетливым перегибом к боковым сторонам (рис. 25-IУ).

Скульптура. Протоконк и первый оборот до первичного перекима гладкие (см. рис. 22б). Сразу же после первичного перекима на боковых сторонах появляются тупые бугорковидные утолщения, располагающиеся на середине боковых сторон (хелонище расовая стадия развития). В конце третьего оборота намечается появление ребер, отчетливо наблюдаемых на боковой стороне до указанного бугорка. В первой половине четвертого оборота (иногда несколько позже) появляются наружные бугорки; вскоре между ними и боковыми бугорками возникают ребра, несколько позднее - умбрикальные вдольреберные утолщения, и ребра становятся трехбуторчатыми (эпихелонище расовая стадия). На пятом и в начале 6-го оборота между боковыми и наружными бугорками появляется еще один, а затем и второй ряд дополнительных бугорков (эпиллелище расовая стадия). Наконец, примерно с серединой шестого оборота появляется шестая пара бугорков (дувиллелище расовая стадия). Общее число бугорков на этой последней стадии развития у различных видов может доходить до 8 пар. Вдоль сифональной стороны, в результате резко выраженных бугорков образуется седловидное понижение. Помимо главных бугорчатых ребер присутствуют также более тонкие промежуточные вставки.

Септальная линия. В проспиртуре вентральное седло довольно широко, а латеральная лопасть узкая. Примаспиртура пятилопастная; как правило, умбрикальная лопасть I сидит на шве - ( $V_1 V_1$ )L<sup>1</sup>ID. Лопасть I быстро редуцируется и со второй половиной I-го оборота формула принимает следующий вид: ( $V_1 V_1$ )L<sup>1</sup>ID. К концу второго оборота латеральная лопасть I и интернилатеральная - I, начинают делиться на две асимметричные части. Развитие септальной линии можно выразить формулой: ( $V_1 V_1$ )L<sup>1</sup>ID → ( $V_1 V_1$ )L<sup>1</sup>ID → ( $V_1 V_1$ )L<sub>1</sub>L<sub>2</sub>I<sub>2</sub>:I<sub>1</sub>D. В дальнейшем новые элементы не возникают, лишь происходят усложнение существующих за счет появления многочисленных зубцов (рис. 26-I).

#### Семейство Acanthoplitidae Stoyanow, 1949

#### Подсемейство Colombiceratinae Tsvibina, 1979

#### Род Colombiceras Spath, 1923

Табл. XXXVIII-XL II; рис. I6e, 27б-г, 32в, 40, 57, 58

1981. Colombiceras, Друшциц, Догужаева, с. II9.

Материал. Амплифы в медиальной плоскости: C. tobleri (Jac. et Tobl.) - 3 экз., C. tobleri discoidalis (Sinz.) - 1 экз., C. crassicostatum (d'Orb.) - 3 экз., C. crassicostatum angulata Eg. - 1 экз., C. caucasicum Lupp. - 1 экз. и C. sp. - 15 экз. Из них в РЭМе изучены 2 экземпляра - C. crassicostatum angulata Eg. - 8(K/8-26) и C. sp. - 8(ICI/359).

Северный Кавказ, рр. Кубань, Хокодзъ; Дагестан, с. Ходжалмаки, средний апт., зоны *Epicheloniceras eubnodosocoetatum* и *Parahoplites melchioris*.

Фиксатор у представителей данного рода в ископаемом состоянии сохраняется редко. Он состоит из короткой связки и колеблется в пределах 0,07–0,09. При большом увеличении четко наблюдаются отходящие от фиксатора в сторону стенки протоконка с внутренней стороны нити, имеющие вид распорок и, по-видимому, увеличивавшие прочность фиксатора (рис. 276, б).

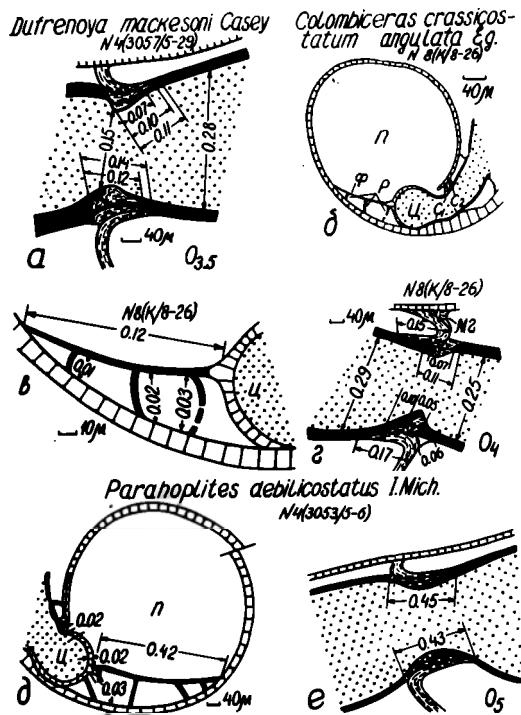


Рис.27. Схема строения внутренних структур раковины в медиальной плоскости по данным снимков в РЭМе у представителей семейств: а - *Deshaysesiidae*, б-г - *Acanthoplitidae* и д.е - *Paraloplitidae*: а - Дагестан, с.Леваши, в перестолченном состоянии в основании среднего апта (х 100); б-г - Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний апт (б - х 125, в - х 400, г - х 75); д.е - Дагестан, с.Хомалманхи, средний апт, зона *Paralopites melchioris* (д - х 60, е - х 70). Обозначения см.на рис.3.

Цекум круглого или овального сечения, чаще с равными диаметрами —  $D_1 = 0,07-0,10$ ,  $d_1 = 0,07-0,09$ . Иногда большой диаметр незначительно больше малого. Он окружен известковистой оболочкой. Описание остальных элементов см. в монографии В.В.Друшлица и Л.А.Догумаевой (1981).

Подсемейство Diadochoceratinae Kvantaliani, 1978  
 Род *Paracanthohoplites* Stoyanow, 1949  
 (= *Nodosohoplites* Egoian, 1965)  
 Табл. XL III-XL IX; рис. I6м, 28, 29, 32г, 40

I98I. *Nodosohoplites*, Друшин, Догумашева, с. I29.

**М а т е р и а л.** Анилины в медиальной плоскости: *P. subplanatus* (Egoian) - 2 экз., 8(XK/8-7), 4(XK/10-I), *P. sp.* - 1 экз. 4(XK/5-6), *P. subaschultaensis* (Eg.) - 1 экз. 4(K/5-7). Северный Кавказ, рр. Хокодзъ и Кубань, верхний алт., клансы, зона *Acanthohoplites nolani*.

**П р о т о к о н и х** в сечении круглый или слегка овальный с несколько уплощеннойентральной стороной;  $\Delta\pi = 0,53-0,54$ ,  $\Delta\pi = 0,41-0,43$ .

**Ф и к с а т о р** средней длины - 0,10-0,12 (см. рис. I6м, 28а; табл. XLIV, фиг. Ia).

**Ц е к у м** в сечении каплевидный  $\Delta\pi = 0,10$ ,  $\Delta\pi = 0,09$  (рис. 28а, табл. XLIV, фиг. Iб).

*Paracanthohoplites subaschultaensis* (Eg.)  
 № 4(K/5-7)

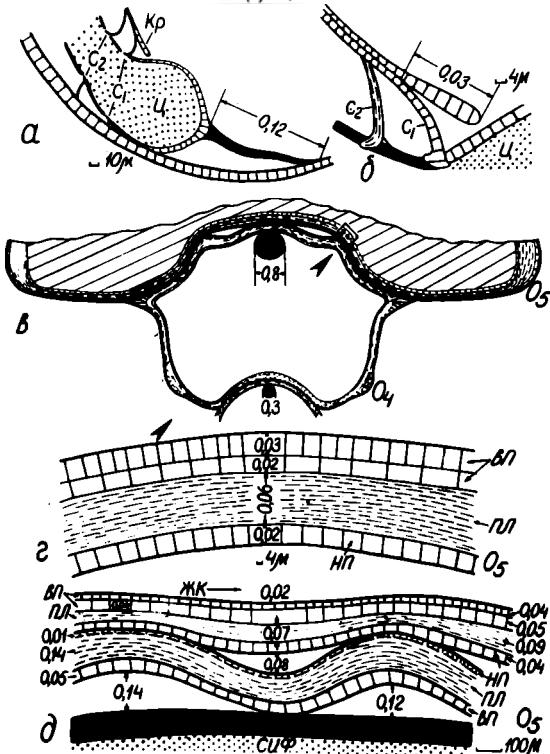


Рис. 28. Схема строения и размеры внутренних структур раковины в медиальном (а, б, д) и в поперечном (в, г) сечениях по данным снимков в РЭМе: а - х 400, б - х 1000, в - х 8, г - х 375, д - х 60. Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, верхний алт., клансы. Обозначения см. на рис. 3.

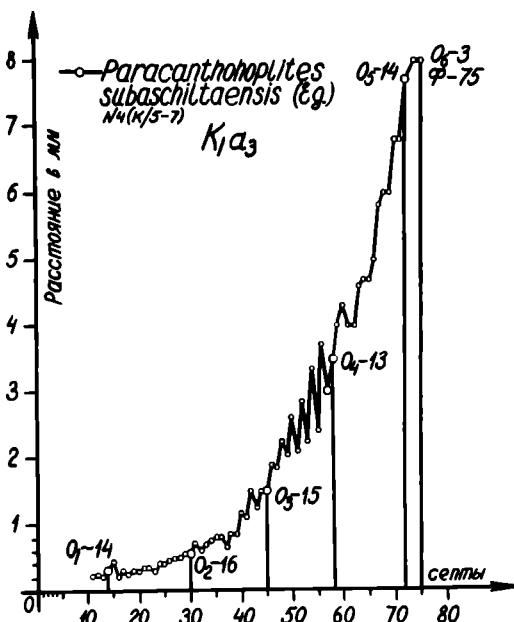


Рис.29. Септограмма рода *Paracanthohoplites*. Обозначения см.на рис.41,43.

Кромка по рисунку, изображенному в работе В.В.Друшца и Л.А.Догужаевой (1981, с.17), упирается в цекум. По нашим данным она находится и на определенном расстоянии от цекума (см.рис.28а, табл.XL IV, фиг.1в).

Стенка раковины на поздних стадиях развития с дорсальной стороны имеет трехлойное строение (см.рис.28г,д; табл.XL VI, фиг.1б; табл.XL VII-XL IX). Подробное описание см. в главе III.

Септальная линия в онтогенезе развивается сходным с другими акантогоплитидами путем. Данные об изменении расстояний между септами изображены в виде графика на рис.29.

Описание остальных признаков см. в монографии В.В.Друшца и Л.А.Догужаевой (1981).

Подсемейство *Acanthohoplitinae* Stoyanow, 1949

Род *Acanthohoplites* Sintzow, 1907

Табл. I - L II; рис. I6з, 30а-в, 3I, 32д, 40

1981. *Acanthohoplites*, Друшц., Догужаева, с. II6.

Материал. Антиклиры в медиальной плоскости: *A. nolani* (Seun.) - 7 экз., *A. ex gr. nolani* (Seun.) - 1 экз., *A. ar.* - 3 экз. В РЭМе изучен *A. nolani* (Seun.) - 8 (I06/34). Разворнуты до протоконха *A. nolani planulata* Eg. - 4 (III/5-40). Северный Кавказ, рр. Пшека и Хокодзъ; Дагестан, ос. Ходжалмаки, Мекеги, Муги, верхний апт, клановой, зона *Acanthohoplites nolani*.

Протоконхи валиковидной формы, в поперечном сечении эллиптический, яйцевидный или почти круглый. Большой диаметр протоконха колеблется

в пределах 0,33–0,60, малый – 0,28–0,46 (см.табл. I, фиг. 2а, б).

**Фиксатор** короткий и средней длины 0,07–0,17. У цекума фиксатор с конической воронкой, переходящей в тонкий тяж, прикрепляющийся к протоконху с внутренней стороны. Иногда сохраняются 2–3 связки (см.табл. I, фиг. 2в).

**Цекум** от мелких до средних размеров, в медиальном сечении круглый или эллиптический:  $D_{\text{ц}} = 0,07$ – $0,13$ ,  $d_{\text{ц}} = 0,07$ – $0,12$ . Стенка цекума, видимо, окружена известковой оболочкой. В апикальной части с вентральной стороны он сливается со стенкой протоконха (рис.30а, б).

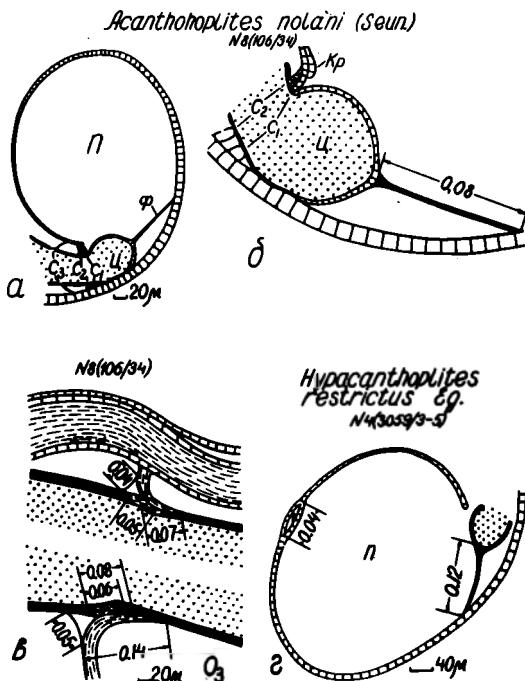


Рис. 30. Схема строения внутренних структур раковины в медиальной плоскости по данным снимков в РЭМе у представителей семейства Acanthoplitidae: а-в - Дагестан, верхний апт, зона Acanthoplites nolani (а - х 100, б - х 385, в - х 100); г - Дагестан, с. Муги, верхний апт, зона Hypoacanthoplites jacobii (х 100). Обозначения см. на рис. 3.

**Сифон** в первой половине I-го оборота занимает почти центральное положение (несколько сдвинут к вентральной стороне). В конце первого оборота смещается еще больше. Со второй половины 2-го оборота и на последующих занимает привентральное и вентрально-краевое положение, но никогда плотно не прилегает к стенке раковины. Абсолютный диаметр сифона в начале I-го оборота варьирует в пределах 0,05–0,08, в конце – 0,10–0,14, в конце 2-го – 0,14 – 0,20, 3-го – 0,31–0,37, 4-го – 0,43–0,60. Задний конец органической оболочки сифона входит в септальную трубку и прикрепляется к аннулярному валику; адоральный конец – к манжете. Соотношение диаметра сифона с внутренней высо-

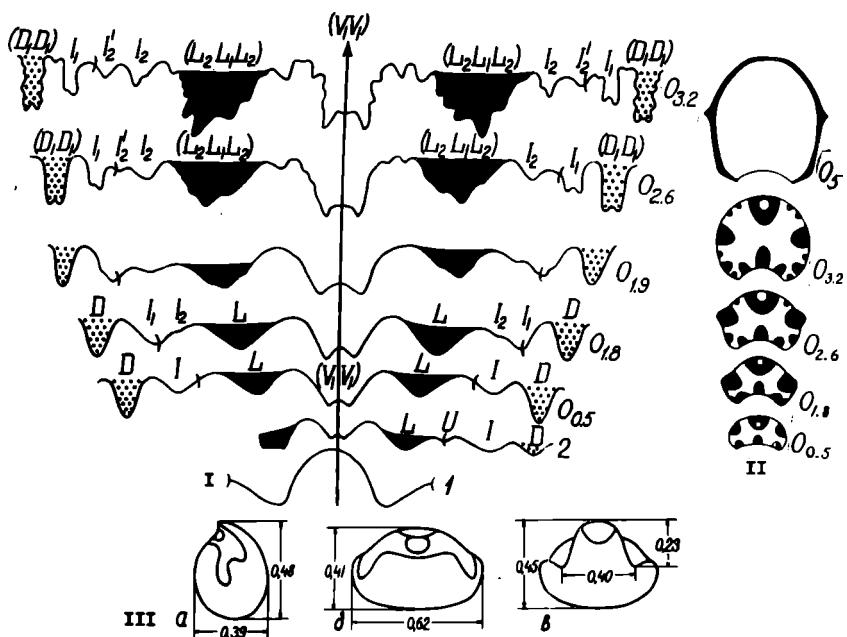


Рис.31. Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе у *Acanthoceropites nolani planulata* вкз. 4(Ш/5-40); Северо-Западный Кавказ, бассейн р.Шеки, верхний арг, клансый. Ш-в - протоконх (х 35): а - вид сбоку, б - вид со стороны просепты, в - вид сверху. Обозначения см.на рис.5.

той оборота в онтогенезе уменьшается: на 1-м обороте оно равно 0,26-0,38, в конце 2-го оборота - 0,20-0,30, 3-го - 0,17-0,20, 4-го - 0,12-0,18 и 5-го - 0,06-0,11.

**Септы, септальные трубки и манжеты.**  
Количество септ в онтогенезе и расстояние между ними показаны на рис.30В.

Направление септальных трубок про- и примасепты не установлено. Остальные проходящие, короткие (см.табл.I II, фиг.1). В строении септ принимают участие манжеты, ангулярные валики различной длины и мембранны (см.табл. III, фиг.1).

**Стенка раковины.** Структура стенки протоконха призматическая, состоящая из двух выклинивающихся и взаимозамещающихся слоев. Перламутровый слой впервые появляется в первичном валике. Первичный валик линзовидной формы длиной 0,13-0,28 при толщине 0,02-0,04. Первичный перегородка выражен нечетко и расположен на расстоянии 270-280° от просепты. После первичного валика на 2-м обороте раковина состоит из двух, примерно равных по толщине, наружного призматического и пластинчатого слоев. В начале 3-го оборота появляется внутренний призматический слой, и раковина становится трехслойной. Толщина перламутрового слоя быстро увеличивается и на последних оборотах в 3-4 раза превышает толщину призматического слоя. Вентральная стенка предыдущего оборота перекрывается одним довольно тонким (по отношению к толщине вентральной стенки) дорсальным призматическим слоем следующего оборота. В медиальном сечении, как и у представителей рода *Colombiceras*, можно наблюдать

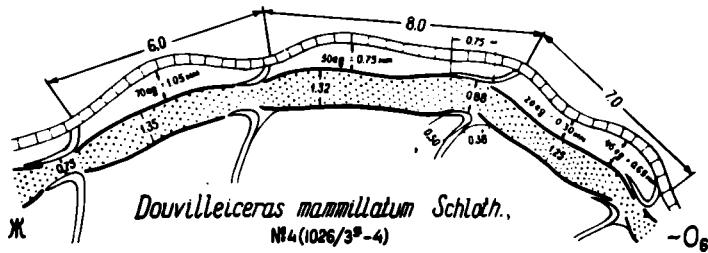
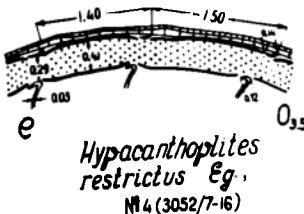
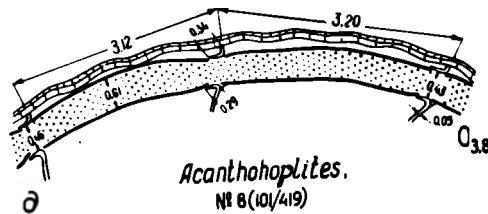
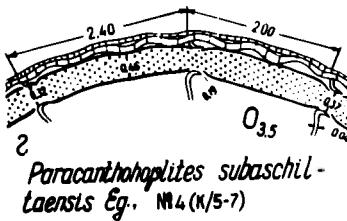
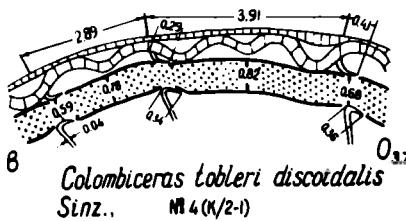
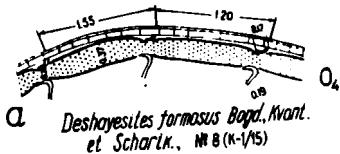


Рис. 32. Септальные трубы и сифон у представителей семейств Deshayesitidae - (а, д); Acanthonoplitidae - (в-е) и Douvillei-  
scratidae (ж).

свообразные небольшие "мостики", сглаживающие внутреннюю поверхность раковины (см.табл. II, фиг.1б). В жилой камере дорсальная стенка постепенно утоняется.

Форма раковины и размеры. Раковины от слегка вздутых до сжатых с боков. Обычно они более или менее сжаты (см.рис.31-II). Обороты от быстро- до умеренно возрастающих, наполовину перекрывающих преды-

дущие. Поперечное сечение в онтогенезе изменяется от широко-овального до высоково-овального. Наружная сторона уплощенная или округленная. Пупок ступенчатый, различной глубины и величины - от узкого до умеренно широкого.

Диаметр раковины аммонителлы колеблется в пределах 0,62-1,02. Диаметр 1-го оборота - 0,77-1,22, 2-го - 1,54-2,67, 3-го - 3,85-6,3, 4-го - 10,0 - 13,4, 5-го - 23,1-25,2. Размеры следующих оборотов могут колебаться в значительных пределах.

Скульптура. Почти два первых оборота гладкие. У различных видов развитие скульптуры в онтогенезе происходит по-разному плану. Суммируя имеющиеся данные, можно дать общую характеристику развития скульптуры.

С конца второго оборота на месте боковых ребер возникают микроскопических размеров бугорковидные вадутия, вслед за которыми появляются тонкие, едва различимые ребра; часто на ранней стадии онтогенеза наблюдается их ослабление наентральной стороне. На более поздних оборотах ребра усиливаются. Они всегда имеют умбрикальные утолщения и (у большинства форм) боковые бугорки, в которых происходит деление на две-три ветви. Иногда присутствуют очень мелкие наружные бугорки. Число промежуточных ребер, доходящих иногда до пупка - от 1 до 6. Обычно они лишены бугорков. Часто наблюдается раздвоение ребер у пупкового перегиба. Ребра на наружной стороне прямые или слегка выгибаются вперед. С ростом раковины бугорки исчезают, ветвление ребер прекращается, и скульптура представлена чередованием главных ребер с более короткими (от одного до нескольких) промежуточными.

Септальная линия. В просутуре вентральное седло относительно широкое, а латеральная лопасть узкая. Примасутура пятилопастная -  $(V_1 V_1) L : ID$ . В первой половине I-го оборота умбрикальная лопасть U редуцируется -  $(V_1 V_1) L : ID$ , и далее развитие септальной линии происходит без этого элемента. В конце 2-го оборота интерниллатеральная лопасть делится на две асимметричные части -  $I_2$  и  $I_1$ . Лопасть  $I_2$  быстро смещается в сторону вершины седла  $L / I$ . Вслед за этим латеральная лопасть I начинает делиться на три вспомогательные лопасти. Конечная формула септальной линии  $(V_1 V_1) (L_2 L_1 L_2) I_2 : I_1 (D_1 D_1)$ . Дальнейшее усложнение происходит за счет появления новых зубцов то на седле, то в пределах лопасти (см.рис.3I-I).

Род *Chaschireceras* Kvantaliani, 1968

Табл. I-II, фиг. 2a-b, 3a, б, рис. 33, 34

1968. *Chaschireceras*, Кванталиани, с. 65

1983. *Chaschireceras*, Кванталиани, Шарикадзе, с. 39.

Материал. В медиальном сечении в РЭМе у *C. daghestanicum* Kvant. et Scharik., экз. 8(I05/49) наблюдалась лишь структура септы и стекки раковины на 4-м обороте. Развернут до протоколка *C. bogdanovae* Kvant. et Scharik., экз. 8(I05/50). Остальные экземпляры - 8(I05/49), *C. abchasicum* Kvant., 4(3/8) и *C. caucasicum* Kvant. et Scharik., экз. 4(III/5-I) - изучены с более поздних оборотов (с 0<sub>2,5</sub>). Северный Кавказ, р.Пшека; Дагестан, с.Муги, верхний апт, клинсы, зона *Hypacanthoplites jacobii*; Грузия, с.Менделеево, верхний апт, клинсы.

Форма. Раковины сильно вздутые с умеренно возрастающими, незначительно объемлившими, почти эволюционными оборотами. Поперечное сечение ранних оборотов трапециевидное или поперечно-овальное; оно сохраняется на всем протяжении онтогенеза, причем ширина всегда значительно превышает высоту оборота (см.рис.33-I). Широкая наружная сторона на всех стадиях развития выпуклая, постепенно переходит в низкие, выпуклые боковые стороны. Пупок довольно широ-

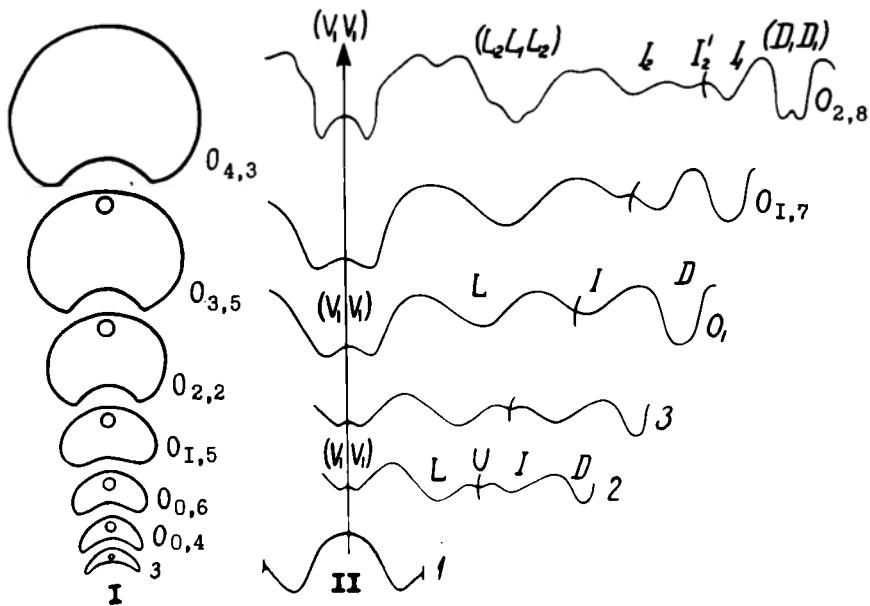


Рис. 33. *Chascurseceras bogdanovae* Kvant. et Scharik.,  
акз. 8(105/50): I – изменение формы поперечного сечения обо-  
ротов и II – изменение септальной линии в онтогенезе.

кий, ступенчатый, глубокий.

С к у л ь п т у р а. Первые два оборота гладкие. В начале 3-го оборота у границы наружного перегиба появляются шиловатые бугорки, основание которых слегка вытянуто в радиальном направлении. На 3-м обороте насчитывается 8 таких бугорков; в конце этого же оборота они становятся более мощными, удлиненно-шиловатыми. Их заостренные кончики слегка оттянуты назад. На наружной стороне между бугорками появляются слабые валикообразные ребра, ограниченные спереди и сзади углублениями. В начале 4-го оборота ребра появляются на боковой стороне. Они начинаются у шовной линии I, постепенно усиливаясь, сливается с основанием бугорков. В бугорках, смешенных уже к верхней трети боковых сторон, ребра раздваиваются (у некоторых экземпляров главные ребра делятся на три ветви в единственной паре боковых бугорков). Главная ветвь прямолинейная и более сильная, чем передняя и изгибается в сторону устья. Между главными ребрами иногда располагается одно (реже два) вставное более слабое ребро. В середине вентральной стороны все ребра поникаются, создавая впечатление бугорковидных впадин, расположенных по обе стороны сифона. На боковой стороне ребра слегка изгибаются или S-образно или субрадиально. 4-й и последний обороты сопровождаются многочисленными ребрами. Они начинаются с шовной линии и без перерыва переходят на наружную сторону, где образуют едва заметные наружные вдольреберные утолщения. В первой трети последнего оборота главные ребра в бугорках делятся на две ветви, затем они становятся одиночными. Главные ребра сопровождаются одной парой мощных бугорков, расположенных на границе между боковыми и наружными сторонами. Они выдерживаются на протяжении 3 последнего оборота, а затем исчезают. Одиночные главные ребра

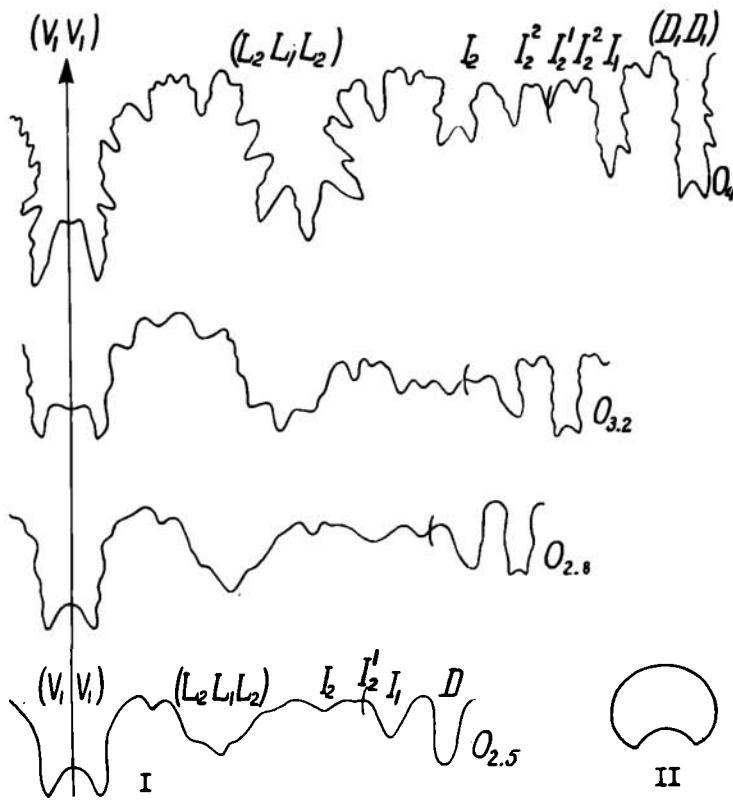


Рис.34. Изменение септальной линии в онтогенезе (I) и попечечного сечения оборота (II) в конце  $O_4$  при  $D = 18,5$  мм,  $B = 7,9$  мм,  $W = 8,3$  мм ( $\times 2,4$ ) у *Chasmodisceras daghestanicum* Kvant. et Scharik., экз. 8(105/49). Обозначения см.на рис.5.

с бугорками редко чередуются с промежуточными безбугорковыми. В конце последнего оборота наблюдается отчетливый выгиб ребер на наружной стороне вперед. Расстояние между ребрами в несколько раз превышает толщину ребер. В конце, особенно в пределах жилой камеры, наблюдается некоторое изменение скульптуры. Ребра становятся одиночными, а бугорки исчезают.

**С е п т а л ь н а я л и н и я.** Примасутура, вторая и третья линии пятилопастные - *VLIUD* (см.рис.33,34). В конце первого оборота происходит редукция лопасти *U*. В конце 2-го - у шовной линии в пределах лопасти I отчетливо наблюдается появление нового элемента - *I<sub>2</sub>*. Дальнейшее развитие септальной линии идет путем усложнения седла, расположенного между лопастями *I<sub>2</sub>* и *I<sub>1</sub>*. Лопасть *I<sub>2</sub>* смещается на боковую сторону. Лопасть *L* трехраздельная. Септальная линия изучена также с двух сторон; она явно асимметрична - элементы правой стороны не соответствуют очертаниям элементов левой. Формула септальной линии -  $(V_1 V_1)(L_2 L_1 L_2)I_2 I_2^1 : I_1 (D_1 D_1)$ .

Род *Nurasanthoplites* Spath, 1923

Табл. LIII, LIU; рис. I6и, 30г, 32е, 40, 57, 58

1981. *Nurasanthoplites*, Друшиц, Догужаева, с. I24.

Материал. Амплифы в медиальной плоскости: *N. microtuberculatus* Eg. - экз. 4(III/5-8), *N. restrictus* Eg. - экз. 4(3052/7-16), 4(3059/3-5), *N. tscharlickensis* Glas. - экз. 4(III/5-6), *N. sp.*, экз. 4(3059/3-10), 4(K/6-2). В РЭМе изучены экз. 4(III/5-8) и экз. 4(3059/3-5). Разворнут до протоконха *N. restrictus* Eg. - экз. 4(III/5-12). Северный Кавказ, рр. Кубань, Шешха; Дагестан, сс. Мекеги, Муги, верхний альт, клансы, зона *Nurasanthoplites jacobi*.

Протоконх валиковидной формы. В плоскости симметрии почти круглой, овальной или яйцевидной формы; Ди = 0,38-0,58, ди = 0,31-0,43. У исследованного нами образца *N. restrictus* Eg., экз. 4(3059/3-5) на стенке протоконха, против фиксатора с дорсальной стороны было обнаружено валиковидное вздутие линзовидной формы, представляющее утолщение призматического слоя (см. табл. LIII, фиг. Iг-ж). По-видимому, это эмбриональное, патологическое изменение.

Детальное описание других признаков см. монографию В.В.Друшица и Л.А. Догужаевой (1981).

Семейство *Parahoplitidae* Spath, 1924

Род *Parahoplites* Anthula, 1899

Табл. LY-LXI; рис. 27д, е, 32г, 35-37, 39

1981. *Parahoplites*, Друшиц, Догужаева, с. I32.

Материал. Амплифы в медиальном сечении: *P. melchioris* Anth. - 5 экз., *P. debilicostatus* I. Mich. - 4 экз. и *P. sp.* - 3 экз. Изучен в РЭМе - *P. debilicostatus* I. Mich. - 4(3053/5-6). Разворнуты до протоконха: *P. tumidus* Eg. - 4(XK/3-2), *P. debilicostatus* I. Mich. - 4(3053/5-3), 8(I03/42), *P. transitans* Sims. - 4(3052/5-13) и *P. suboampischei* Sinz. - экз. 8(I03/47). Северный Кавказ, р.Хокодэ, в переотложенном сос-тоянии в клансе (верхний альт). Дагестан, ос. Чугчи, Ходжалмаки, Акуша, Мекеги, средний альт, зона *Parahoplites melchioris*.

Подробное описание см. синонимику. Здесь приводятся в основном новые данные.

Фиксатор от среднего до очень длинного - 0,18-0,49, у наших образцов колеблется в пределах 0,30-0,42. У экз. 4(3053/5-6) он наблюдается в виде небольшого обрубка длиной 0,03 и его продолжение. Имеется также фиксатор и с короткой связкой начинающейся от цекума чуть ниже обрубленного (см. табл. LY- LXI). Более подробное его описание см.главу III.

Цекум в сечении круглый или слегка овальный; по данным В.В.Друшица и Л.А.Догужаевой (1981) Ди = 0,13-0,17, ди = 0,08-0,15 и окружен тонкой органической оболочкой.

По нашим данным Ди = 0,10-0,15, ди = 0,10-0,15, большой и малый диаметры равны между собой. Цекум окружен известковой оболочкой, состоящей, по-видимому, из призматических кристаллов арагонита, довольно внушительной толщиной - 0,02 по сравнению с толщиной стенки протоконха под фиксатором - 0,03. Такая же структура наблюдается и в начале фиксатора, у цекума (табл. LY).

Сифон, септальные трубы и манжеты. Про- и примаоепта с дорсальной стороны прикрепляются к внутреннему призматическому прослойку стенки протоконха, а внешний призматический прослойк обра-

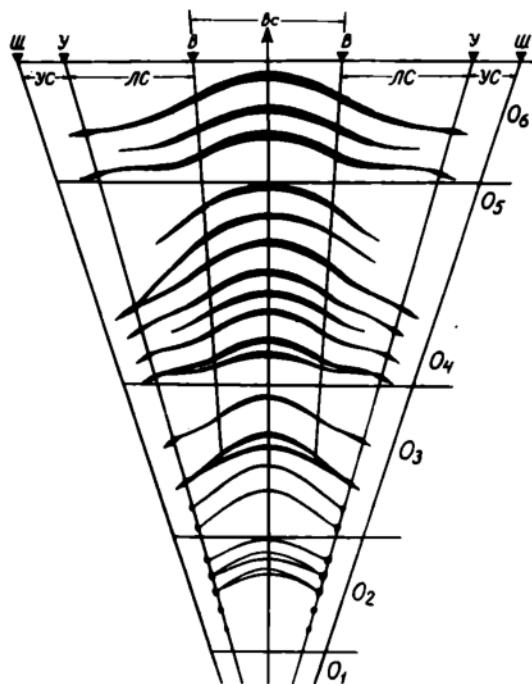


Рис.35. Схема изменения скульптуры в онтогенезе у *Parahoplites transitans* Sinz., экз. 4(3052/5-I3); Северный Кавказ, Дагестан, средний апт. Обозначения см. на рис.10.

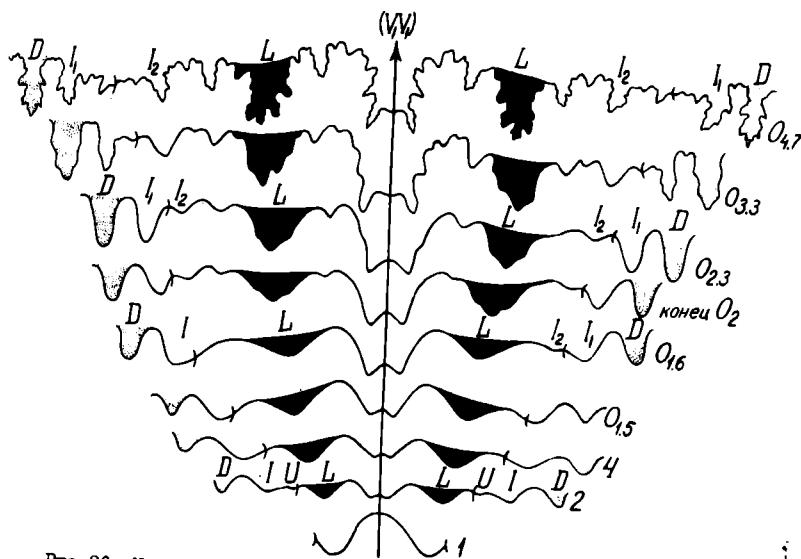


Рис.36. Изменение септальной линии в онтогенезе у *Parahoplites subcampischei* Sinz., экз. 8(103-47).

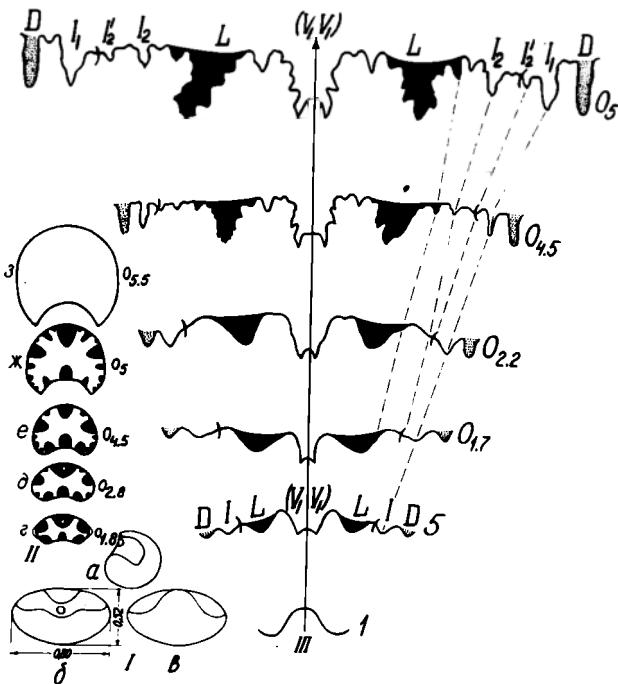


Рис. 37. *Parapoplitites debilicostatus* I. Mich.,  
ака. 8(103/42): 1а-в - протоконхи; а - вид сбоку ( $\times 22$ ),  
б - вид спереди ( $\times 22$ ), в - вид сверху ( $\times 22$ ). Измене-  
ние формы поперечного сечения оборотов (П-з) и септа-  
льной линии (Ш) в онтогенезе. Обозначения см. на рис. 5.

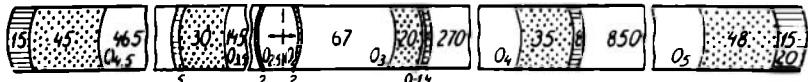
зует кромку небольшой длины (0,02), уширяющуюся в цекум (см.рис.27д, табл.LV,  
фиг.1а, табл. LV, табл. LIX, фиг.1а.1

Септальные трубки короткие, проходяниловые. Их длина в конце 3-го обо-  
рота (как с дорсальной, так и с вентральной стороны) одинаковая и равна 0,17.  
В конце 5-го оборота соотношение длины несколько меняется: трубка с вентраль-  
ной стороны несколько длиннее (0,45), чем с дорсальной (0,43). Манжеты коро-  
ткие, расположены внутри трубок. Адоральный конец органической оболочки си-  
фона соединяется с манжетой, а задний (апикальный) входит в трубку и плотно  
прилегает к манжете и аннулярному валику (см.рис.27е, табл. LX).

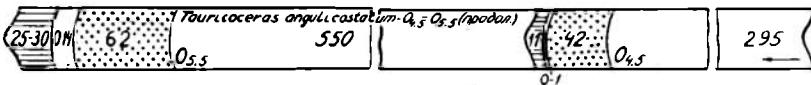
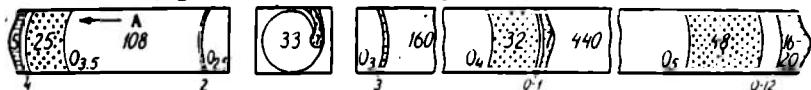
Стенки раковины - описание см. в монографии В.В.Друшлица  
и Л.А.Догужаевой (1981).

Форма раковины и размеры. Раковины от мелких  
до крупных размеров с умеренно (реже быстро) возрастающими довольно сильно  
объемными и широкими (редко высокими) оборотами. Поперечное сечение на вну-  
тренних оборотах широко-овальное, а на поздних - округло-прямоугольное, ок-  
ругло-субквадратное, иногда округло-трапециевидное (см.рис.37-II). Наружная  
сторона широкая (редко узкая), выпуклая, постепенно переходит в выпуклые или  
слегка выпуклые боковые стороны. Пупок довольно узкий, глубокий, ступенчатый.  
Стенки пупка почти вертикальные или круто опадающие с резким перегибом к боко-  
вым сторонам.

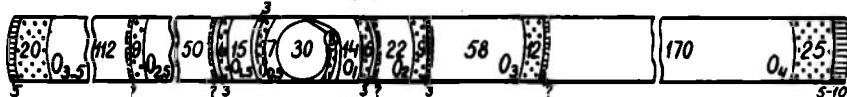
*Dalmasiceras punctatum* Djan., № 4(3025/1-6)



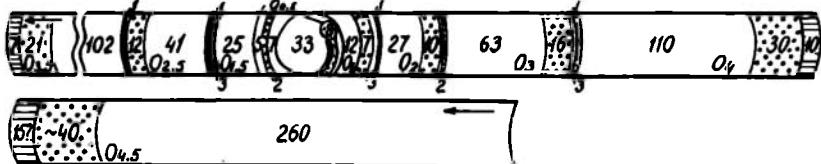
*Tauricoceras angulicostatum* Kvant. et Lyse., № 4(3017/1-6)



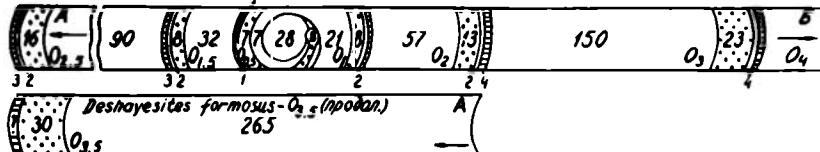
*Mathoceras diabolus* Casey, № 4(500/7-3)



*Leymeriella bogdanovitschi* Glas., № 107(5/1)

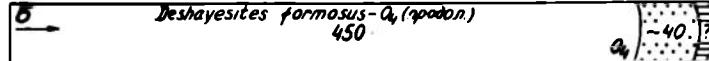


*Deshayesites formosus* Bogd., Kvant., Scharik.; № 8(K/1-15)



*Deshayesites formosus*- $O_{3.5}$ (mod. mod.)

265



*Dufrenoya furcata* (Sow.), № 4(3057/5-61)

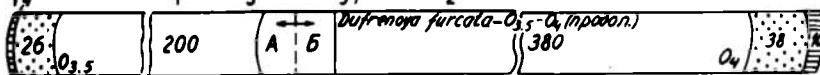
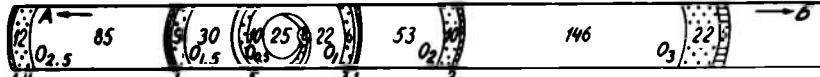
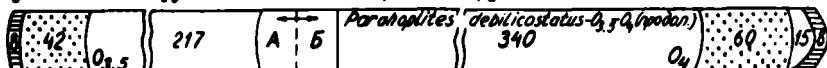
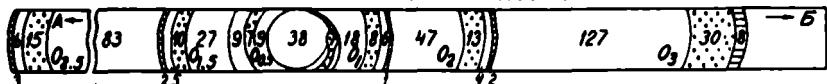
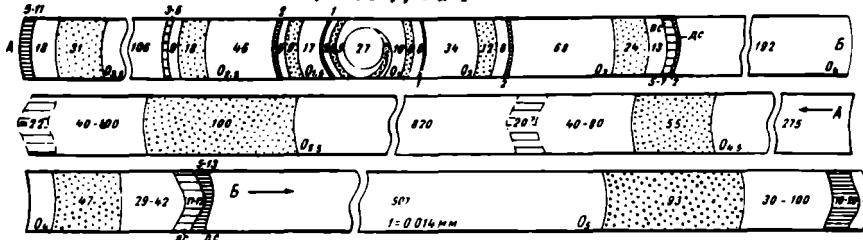


Рис.38. Сифонограммы представителей семейства Verriassellidae, Leymeriellidae и Deshayesitidae.

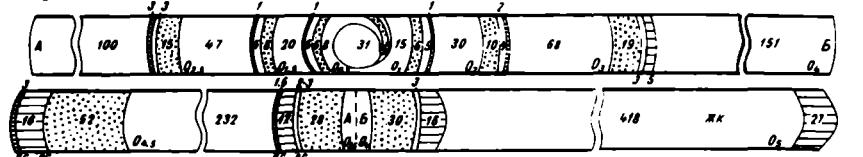
*Parahoplites debilicostatus* I. Mich., № 4(3053/5-6)



*Cheloniceras cornuelianum* (d'Orb.), № 400



*Epicheloniceras subnodosocostatum* Sinz. № 402



*Douvilleiceras mammillatum* (Schlothe.), № 110/73

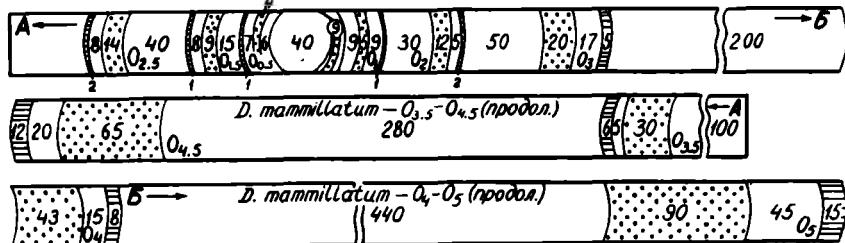


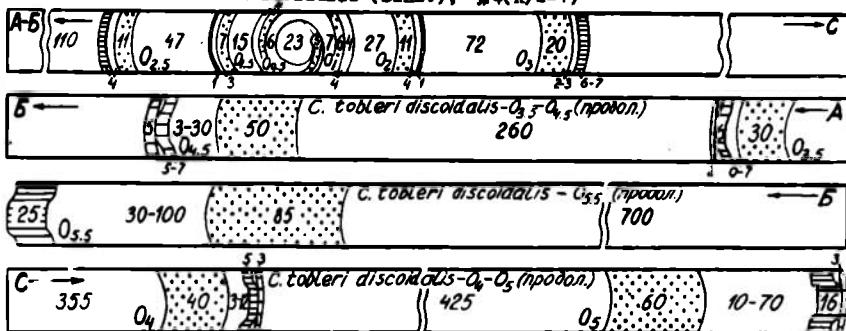
Рис. 39. Сифонограммы представителей семейств Parahoplitidae и Douvilleiceratidae.

Диаметр раковины аммонителлы колеблется в пределах I,25-I,42, диаметр I-го оборота - I,32-I,50, 2-го - 2,55-3,10, 3-го - 5,25-6,85, 4-го - 10,9-16,8 и у одного экз. 4(3053/5-6) на 5-м обороте - 35,7.

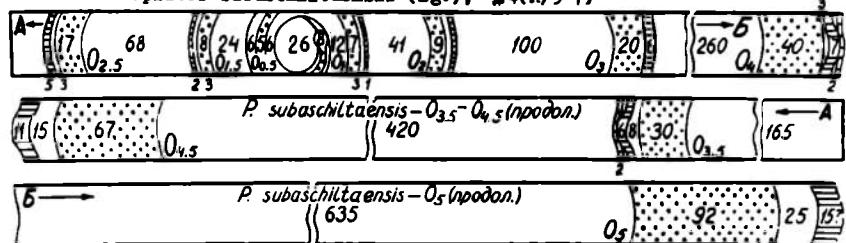
Внутренняя высота в начале I-го оборота колеблется от 0,12 до 0,18, в конце того же оборота - 0,40-0,42, в конце 2-го - 0,75-0,95, 3-го - I,65-2,35, 4-го - 3,57-5,78.

Скульптура. Протоконы и первый оборот гладкие. Скульптура в виде боковых бугорков, а затем и слабых ребер появляется в начале 2-го оборота. У некоторых экземпляров на втором обороте количество мелких боковых бугорков возрастает до 10. В них происходит деление ребер на две или три ветви. В конце 3-го оборота бугорки сглаживаются, превращаются в припупковые

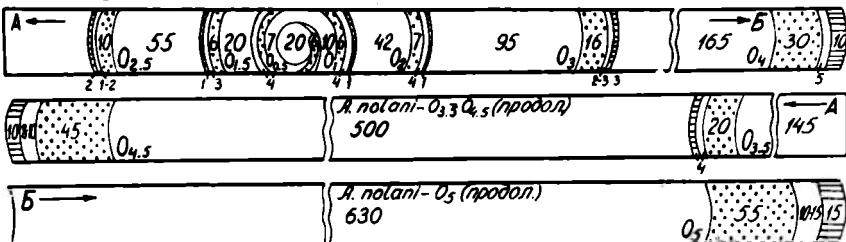
*Colombiceras tobleri discoidalis* (Sinz.), № 4 (K/2-1)



*Paracanthohoplites subaschilitaensis* (Eg.), № 4 (K/5-7)



*Acanthohoplites nolani* (Seun.), № 8 (105/133)



*Hypacanthoplites microtuberculatus* Eg., № 4 (III/5-8)

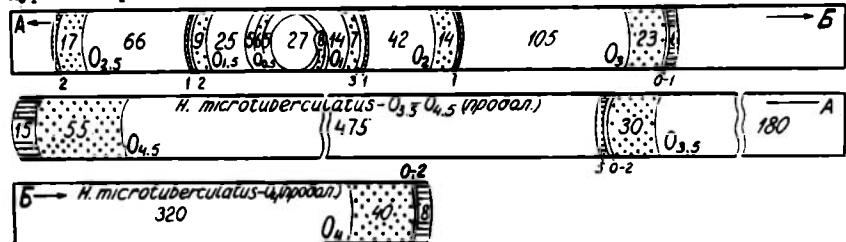


Рис.40. Сифонограммы представителей семейства Acanthohoplidae.

вдольреберные утолщения (гребни), в которых некоторые ребра разветвляются. На более поздних оборотах (4–6-й обороты) скульптура простая: присутствуют одиночные или двухраздельные на боковых сторонах и слегка S-образно изогнутые или субрадиальные "главные" ребра и расположенные между ними по одному, реже по два, одиночных промежуточных ребра. У пупкового перегиба "главные" ребра образуют вдольреберные гребневидные утолщения. Бугорки на поздних стадиях практически отсутствуют. Наружную сторону все ребра переходят без перерыва и образуют широкий и сильный выгиб вперед (см. рис. 35). У крупных экземпляров ребристость выражена слабее, скульптура сглаживается, упрощается.

Септальная линия. Последовательность образования элементов септальной линии у *Parahoplites* показана на рис. 36, 37. Просутура с довольно высокиментральным седлом и узкими латеральными лопастями. Примасутура состоит из пяти лопастей –  $(v_1 v_1) L_1 D$ . Умбиликальная лопасть и быстро редуцируется и уже с 4-й септы имеет вид –  $(v_1 v_1) L_1 D$ . В дальнейшем умбиликальная лопасть на протяжении всего онтогенеза отсутствует. Со второй половиной 2-го оборота интернелатеральная лопасть I начинает делиться на две асимметричные части –  $I_2$  и  $I_1$ , а лопасть I в некоторых случаях на две, в других – на три части. Последующее развитие септальной линии происходит следующим образом:  $(v_1 v_1) L_1 I_2 : L_1 D \rightarrow (v_1 v_1) (L_2 L_1 L_2) I_2 : I_1 D$ . Усложнение элементов линии на поздних оборотах осуществляется благодаря появлению многочисленных зубчиков.

### ГЛАВА III. МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ АММОНИТИД

Наружная раковина как вымерших, так и recentных головоногих моллюсков представляет собой сложный, так называемый, гидростатический аппарат, выполняющий функцию защиты и опорного скелета для мягкого тела животного, многообразие структур которого до конца еще не выявлено. Он состоит из трех основных частей – протоконха, фрагмокона и жилой камеры.

Последовательность образования первичных скелетных элементов раковины нами не рассматривается, так как довольно обстоятельно дается в ряде работ (Друшциц, 1956; Друшциц, Хиами, 1970; Друшциц, Богословская, Догужаева, 1976; Друшциц, Догужаева, Михайлова, 1977; Друшциц, Квантальми и др., 1981, 1982; Друшциц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982; Smith, 1901; Erben, 1964; Erben, Flajs, Siehl, 1969 и др.). Мы присоединяемся к мнению тех исследователей, которые полагают, что аммониты после выклева из яйцевой капсулы развивались прямым путем без метаморфоза (Друшциц, 1956; Догужаева, Михайлова, 1977; Ломинадзе, 1982 и др.). Как выясняется из анализа литературного материала, не все исследователи одинаково оценивают значение внутренних и внешних морфологических признаков раковин аммонитид.

A.K. Miller и A.G. Anklesbay (Miller, Anklesbay, 1943) пришли к выводу, что внутреннее строение раковины не имеет таксономического значения. В то же время Ю.Д. Захаров (1971, 1978), напротив, изучая внутреннее строение ранне-мелозойских аммоноидей, полученные данные использовал для систематики. Неко-

торые исследователи воздерживаются или придают определенное значение отдельным структурам внутреннего строения раковины (Друшиц, Догужаева, 1974; Догужаева, 1974; Друшиц и др., 1977; Друшиц, Догужаева, 1981; Догужаева, Михайлова, 1982 и др.). Детально изучив некоторые келловейские аммонитиды Кавказа, Т.А.Ломинадзе (1982) пришел к выводу, что микроструктура протоконха и последующих оборотов, строение первичного валика, изменение положения сифона в онтогенезе и его относительный диаметр, а также строение септальных трубок имеют таксономическое значение лишь на уровне отрядов, реже – надсемейств и не могут быть использованы для установления более низких таксономических категорий.

Разноречивые взгляды существуют и в отношении оценки таксономического значения внешних морфологических признаков – формы поперечного сечения оборотов, скульптуры и септальной линии, о чем более подробно будет сказано при рассмотрении соответствующих признаков. Имеющийся материал позволяет проследить в процессе исторического и индивидуального развития изменчивость разных признаков раковины аммонитид и использовать полученные результаты с целью выяснения и оценки таксономического значения каждого отдельно взятого признака.

#### Протоконхи

Типы, форма и размерные группы протоконха. Сведения о строении протоконха можно найти в работах опубликованных в разное время (Бланко, 1879–1880; Друшиц, 1956; Богословская, 1959; Falframan, 1966, 1967; Шевырев, 1968; Руженичев, 1962; Друшиц, Хами, 1969а, б; Догужаева, 1974; Захаров, 1978; Михайлова, 1973, 1975, 1983; Друшиц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982 и др.).

По форме прослойки как для юрских, так и меловых аммонитов характерен антигутистесиальный тип протоконха. Среди изученных аммонитид по наибольшему диаметру (Друшиц, Догужаева, 1981) протоконхи ( $D_p$ ) выделяются – I) очень мелкие  $D_p < 0,30$ ; 2) мелкие –  $D_p = 0,301\text{--}0,450$ ; 3) средние –  $D_p = 0,451\text{--}0,600$ ; 4) крупные –  $D_p = 0,601\text{--}0,750$ ; 5) весьма крупные –  $D_p > 0,751$  мм. В.В.Друшицем и Н.Хами (1969а, б) были предложены три типа протоконхов: а) шаровидный – при  $Ш\text{--}Д \leqslant 0,10$  мм, б) валиковидный – при  $Ш\text{--}Д = 0,101\text{--}0,200$  и в) веретено-видный – при  $Ш\text{--}Д \geqslant 0,201$ . Типы протоконхов изученных аммонитов сведены в табл. I.

Аммониты из семейства *Berriasellidae* также, как и дорзопланитиды, имеют веретено-видные и валиковидные протоконхи (см.рис.8,9), круглую или почти круглую форму сечения в плоскости симметрии. Они бывают как мелких (*Berriasella* – 0,42), так и средних размеров (*Dalmasiceras* – 0,57, *Tauricosceras* – 0,50–0,55). Этот тип протоконхов можно наблюдать на рис.8,9.

Семейство *Leymeriellidae* в основном характеризуется мелкими размерами (*Leymeriella* – 0,45), круглым сечением в плоскости симметрии и валикообразным протоконком; реже встречаются веретено-видные протоконхи (см.рис.13).

Валиковидные, веретено-видные, а также шаровидные протоконхи мелких, средних и крупных размеров отмечаются в семействе *Douvilleiceratidae* (*Cheiloniceras* – 0,45; *Epicheloniceras* – 0,52–0,69 и *Douvilleiceras* – 0,61). В медиальном сечении они имеют круглое или почти круглое сечение (см.рис.18, 23–26).

Семейство *Deshayesitidae* характеризуется постоянством формы протоконха. Здесь встречаются шаровидные протоконхи (см.рис.15) средних размеров с круглым сечением (*Deshayesitee* – 0,48–0,56; *Dufrenoya* – 0,54).

Таблица I

## Типы протоконков

Тип протоконка	Роды	Семейства	Надсемейства	Подотряды
Шаровидный, круглый (Ш-Д ≤ 0,10 мм)	Deshayesites Dufrenoya Cheloniceras	Deshayesitidae —“— Douvilleiceras	Deshays-oidea —“— Douvil-oidea	Aneyl-tina —“— Douvil-tina
Валиковидный (Ш-Д = 0,101- 0,200 мм)	Balkites Leymeriella Mathoceras Cheloniceras Epicheloniceras Hypacanthop-tes	Berriasellidae Leymeriellidae —“— Douvilleiceras —“— Acanthochop-dae	Olcost-oidea Hoplitoidae —“— Douvil-oidea —“— —“—	Perisp-tina —“— —“— Douvil-tina —“— —“—
Веретеновидный (Ш-Д ≥ 0,201 мм)	Tauricoceras Parahoplites Acanthochop-tes Douvilleiceras	Berriasellidae Parahoplitidae Acanthochop-dae Douvilleiceras	Olcost-oidea Douvil-oidea —“— —“—	Periep-tina Douvil-tina —“— —“—

У представителей семейства *Parahoplitidae* веретеновидные протоконхи средних и крупных размеров (0,55-0,70), а в медиальном сечении круглой формы (см.рис.37).

У всех изученных родов семейства *Acanthochoplitidae* протоконхи от мелких до средних размеров. Среди родов *Colombiceras* и *Hypacanthoplites* встречаются валиковидные, а среди *Acanthochoplites* – веретеновидные протоконхи. Они характеризуются овальной, эллиптической, яйцевидной или почти круглой формой в медиальной плоскости (см.рис.16-и; 27б, 30).

Некоторые особенности протоконха. Изучая аммоноидей раннего мезозоя, Ю.Д.Захаров (1971, с.35) показал, что формам со сравнительно крупными протоконхами, соответствуют крупные размеры цекума и аммонителлы. Коррелятивная связь между величиной протоконха и величиной аммонителлы, а также увеличение диаметра протоконха у потомковых родов по сравнению с анцепстральными, также была установлена у литоптератид, тетерагонитид и голлитид юры и мела (Друшци, Кнорина, 1981; Михайлова, 1983). Исследования Т.А.Ломнидзе (1982) подтверждают мнение Ю.Д.Захарова о коррелятивной связи величины протоконхов с размерами цекума и аммонителлы и в свою очередь показывают, что у форм с крупными протоконхами больший диаметр первого оборота.

Указанная закономерность действительно существует, что подтверждается и нашими наблюдениями, причем увеличение размеров не ограничивается диаметром только первого оборота (табл.3). Эти особенности в филогенезе были прослежены в семействах *Berriasellidae*, *Deshayesitidae* и *Douvilleiceratidae*.

Из берриаселлид изучены представители родов *Fauriella* и *Tauricoceras*. У первого диаметр протоконха меньше, чем у второго, возможно потому первого.

В семействе *Deshayesitidae* род *Deshayesites* изучен хорошо. Из-за плохой сохранности материала этого нельзя сказать о раковине представителей рода *Dufrenoya*, особенно не всегда удается проследить его отдельные элементы. Немногочисленный материал все-таки дает возможность уловить разницу в величинах протоконхов. У дегезитов протоконхи сравнительно меньших размеров чем у потомков, у дубреной (см.табл.3).

По своим крупным размерам протоконков представители семейства *Parahoplito*  
litidae относятся к семейству *Douvilleiceratidae* (см. рис. I.6).

Увеличение размеров протоконков в филогенезе, наблюдавшееся пока у небольшого числа родов различных семейств, конечно, не может послужить основанием для каких-либо окончательных обобщений и выводов, но с определенной долей осторожности можно отметить, что это качество, видимо, должно быть присуще всем аммонитам.

Таксономическое значение протоконха. Касаясь вопросов о систематики раннемеловых десмоцератид, В.В. Друшниц и Н.Хицми (1969) отмечали, что размеры и форма протоконха, возможно, имеют значение для семейственных категорий. Л.А. Догужаева (1974) полагает, что форма протоконха в медиальном сечении имеет таксономическое значение лишь в отдельных группах раннемеловых аммонитов. Так, например, в отряде *Ammonitida* форма протоконха изменчива в пределах надсемейства *Parahoplitoidea* и *Desmoceratoidea* и более устойчива у *Hoplitoidea*. Что же касается абсолютных размеров диаметров протоконха, то, по мнению этого исследователя, они, по-видимому, не имеют таксономического значения на семейственном и более высоких уровнях. Указанный признак, по предположению названного автора, возможно, имеет более узкую изменчивость в пределах отдельных родов. Приводимая характеристика протоконков показывает, что в одних случаях один и тот же тип протоконха, его форма и размеры встречаются в гетерогенных семействах (см. табл. I). В других случаях, в пределах одного семейства можно наблюдать один или два типа протоконков одинакового размера и формы. Учитывая изложенные данные мы приходим к выводу, что типы протоконков, их форма и величина не имеют таксономического значения для семейственных и более низких категорий.

#### Стенка раковины

Стенка протоконха. Раковинная мелеза на эмбриональной стадии развития секretировала стенку протоконха, пока еще недифференцированными тканями мантии организма. По данным Х.К. Эрбена и др. (Erben, Flasie, Siehl, 1969) стенка протоконха состоит из шести прослоев – двух субпризматических и четырех призматических, возникших на ранней стадии развития эмбриона. Т. Биркелунд и Х. Хансен (Birkelund, Hansen, 1968, 1974) у мезозойских аммонидей наблюдали протоконхи, стенка которых состояла из двух призматических слойков – внутреннего призматического и наружного субпризматического. В.В. Друшниц и Л.А. Догужаева (1981) полагают, что в описанных случаях из двух призматических слоев протоконха наружный является дорсальной стенкой первого оборота. По их данным многослойность стенки протоконха также не подтверждена. Они наблюдали однослойную стенку, состоящую из призматических кристаллов, выклинивавшихся в начале первого оборота. Призматический слой первого оборота появляется в последней четверти протоконха, который замещает выклинивающийся призматический слой протоконха. Исследования Т.А. Ломинадзе (1982) келловейских аммонитид заново подтвердили двуслойное призматическое строение стенки протоконха. Аналогичные результаты были получены также при изучении келловейских и волжских (Ломинадзе, Кванталиани, 1982; Ломинадзе, Кванталиани и др., 1984), а также раннемеловых аммонитид (табл. XXX, XXXI).

Один из призматических слойков, по нашим наблюдениям, у просепты выклинивается, а второй утолщается. Просепта с вентральной стороны образована за счет утолщения внутреннего прослойка отеки протоконха (см. табл. XXIII, фиг. 2б; XXIV, фиг. 1е). С дорсальной стороны она секretировалась в складке, имеющейся, очевидно, в теле животного (Ломинадзе, 1982). Апикальный конец стен-

ки протоконха — кромка то соприкасается с цекумом (*Tauricoceras*, *Deshayesites*), то находится на определенном расстоянии от него (*Mathoceras*, *Epicheloniceras*, *Parahoplites*, *Colombiceras*, *Hypanthoplites*).

Стенка первого оборота до первично-го валика. Наружный призматический микрослоек выклинивается приблизительно у третьей септы (*Epicheloniceras* и др.), а внутренний постепенно утолщается и до первичного валика его структура не меняется.

Первичный валик. В результате сильного утолщения стенки раковины, за счет появления перламутрового слоя, вокруг устья раковины аммонителлы образуется так называемый первичный валик неправильной линзовидной формы. За первичным валиком по ходу роста аммонита расположен первичный переким, местоположение которого на раковине определяется углом первичного перекима. Длина первичного валика наших образцов измеряется приблизительно, так как его границы фиксируются нечетко (табл.2).

Таблица 2

Размеры первичного валика, мм

Название семейства и рода		Длина	Толщина
<u>Berriasellidae</u>			
<i>Dalmasiceras</i> K <sub>1</sub> b <sub>2</sub>		0,17	0,02
<i>Berriasella</i> K <sub>1</sub> b <sub>2</sub>		0,28	0,03
<i>Tauricoceras</i> K <sub>1</sub> b <sub>3</sub>		0,21-0,28	0,03
<u>Leymeriellidae</u>			
<i>Leymeriella</i> K <sub>1</sub> al <sub>1</sub>		0,25-0,32	0,03
<i>Mathoceras</i> K <sub>1</sub> al <sub>1</sub>		0,18	0,03
<u>Douvilleiceratidae</u>			
<i>Epicheloniceras</i> K <sub>1</sub> a <sub>2</sub>		0,33	0,04
<i>Douvilleiceras</i> K <sub>1</sub> al <sub>1</sub>		0,47	0,04
<u>Parahoplitidae</u>			
<i>Parahoplites</i> K <sub>1</sub> a <sub>2</sub>		0,33-0,50	0,04
<u>Acanthohoplitidae</u>			
<i>Colombiceras</i> K <sub>1</sub> a <sub>2</sub> <sup>4</sup>		0,21	0,03
<i>Acanthohoplites</i> K <sub>1</sub> a <sub>3</sub> <sup>3</sup>		0,14	0,02
<u>Deshayesitidae</u>			
<i>Deshayesite</i> K <sub>1</sub> a <sub>2</sub> <sup>4</sup>		0,14-0,28	0,01-0,03
<i>Dufrenoya</i> K <sub>1</sub> a <sub>2</sub> <sup>4</sup>		0,23	0,04

У изученных семейств угол первичного перекима варьирует в следующих пределах: у берриасских берриаселлид от 260 до 315, алпских дегезитид от 300 до 325, алт-альбских дувиллейцератид от 270 до 290, парагоплитид от 300(?) до 330, акантогоплитид от 250 до 310 и албских леймериеллид ~280°.

Раковина аммонита. Аммонителлы принято называть постэмбриональную стадию в развитии аммонита, имеющего протоконхи и первый оборот, включая первичный валик (Друшци, Хиами, 1969). Выделяются следующие размерные группы раковины аммонителл: 1) весьма мелкие <0,60, 2) мелкие — 0,61-0,75, 3) средние — 0,76-1,00, 4) крупные — 1,00-1,50 и 5) весьма крупные — > 1,51 (Друшци, Догужаева, 1981).

Среди изученных аммонитид по размерам выделяются три группы аммонителл: мелкие, средние и крупные. Аммонителлы средних размеров встречаются у леймериеллид ( $\sim 0,87$ ); средних и крупных размеров – у берриаселлид ( $0,83\text{--}1,05$ ), дегезитид ( $0,85\text{--}1,12$ ), дувиллейцератид ( $0,78\text{--}1,20$ ); крупных – парагоплитид ( $1,13\text{--}1,29$ ); мелких, средних и крупных размеров – у акантогоплитид ( $0,60\text{--}1,02$ ).

Кильные камеры аммонителлы группируются следующим образом: дегезитиды, парагоплитиды характеризуются килью камерой средней длины; берриаселлиды – короткой и средней; дувиллейцератиды – короткой; акантогоплитиды – от весьма короткой до средней и, наконец, леймериеллиды – короткой.

Стенка раковины после первичного валика. В строении стенки раковины после первичного валика принимают участие три слоя. Наружный призматический слой, по данным ряда исследователей (Друшциц, Хиами, 1970; Birkelund, Hansen, 1975; Друшциц, Догужаева, 1981 и др.), закладывается под первичным валиком. Далее он выходит наружу, образуя внешнюю стенку раковины. Снаружи этот слой покрыт периостраком, образованным, по-видимому, одновременно с наружным призматическим слоем, сохранившимся только между оборотами спирали. Пластинчатый слой формируется и начинается там же, где и наружный призматический слой. Указанные авторы допускают также наличие третьего, но очень тонкого внутреннего призматического слоя, который мог и не сохраняться в процессе фоссилизации. Однако Х.К.Эрбен и др. (Erben, Flajs, Siebel, 1969) наблюдали случаи, когда внутренний призматический слой появляется в конце второго оборота.

По данным Т.А.Ломинадзе (1982) и нашим наблюдениям (Ломинадзе, Квантальянин, 1982) стенка раковины после первичного валика становится двухслойной. Внутренний призматический слой появляется позднее и не у всех точно можно зафиксировать время его появления. Например, у рода *Tauricoceras* он, как видно, появляется на втором обороте, у алтского рода *Acanthobolites* – в начале 3-го оборота. С момента появления внутреннего призматического слоя стенка раковины состоит из трех слоев; соотношение толщины слоев с ростом раковины меняется и может быть различным. Так у берриаселлид (*Dalmasiceras*) перламутровый слой в конце третьего оборота в 3–4 раза может превосходить призматические слои. У *Tauricoceras* на пятом обороте это соотношение  $1:6:1$ .

Таким образом, внешняя часть раковины построена тремя слоями, а внутренняя, как предполагали, всегда состоит из одного внутреннего призматического слоя (Birkelund, Hansen, 1968; Друшциц, Хиами, 1970; Друшциц, Догужаева, Ломинадзе, 1977; Друшциц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982 и др.), при этом наружный призматический и пластинчатый слои, выклиниваясь, прикрепляются к наружному призматическому слою предыдущего оборота.

Наши наблюдения над ранними стадиями развития раковин аммонитов подтверждают указанную особенность. Что же касается более поздних, то мы наблюдали несколько иную картину у представителей родов *Colombiceras* и *Paracanthobolites* в начале кильной камеры на внутренней части раковины (дорсальной стенке) в месте соприкосновения смежных оборотов, там где образуются так называемые "мостики". У представителей рода *Paracanthobolites* (табл. XI, фиг. Iг–е; табл. XLI, фиг. 1б; табл. XLII–XLIX; рис. 28в–д) в конце пятого оборота дорсальная стенка состоит из четырех слоев – наружного призматического, перламутрового, морщинистого и внутреннего призматического. Центральная стенка предыдущего 4-го оборота состоит из внутреннего призматического, морщинистого, перламутрового и наружного призматического слоев. Таким образом, стенка между смежными оборотами на поздней стадии онтогенеза у некотор-

Таблица 3

Диаметры протоконков, раковины аммонителли, I-го и 2-го оборотов,  
размеры цекума, фиксатора и угла первичного переката

Название семейства и рода	№ обр.	Дп	дп	Дам	Д <sub>I</sub>	Д <sub>2</sub>	Дп	дц	Ф	шп°
I	2	3	4	5	6	7	8	9	IO	II
<u>Barriac-dae</u> <i>Tauricoceras</i>	4(3017/I-I2)	0,55	0,49	I,05	I,23	2,40	0,10	0,10	?	315°
	4(3017/I-I5)	0,50	0,43	0,94	I,18	2,30	-	-	-	-
	4(3017/2-I)	0,55	0,48	-	I,26	2,55	-	-	-	-
<u>Dalmatioceras</u> <i>Fauriella</i>	4(3025/I-6)	-0,57	-0,53	0,90	0,96	I,89	-	-	-	-
	4(3026/I-6)	0,51	0,42	0,83	I,04	I,88	0,09	0,08	-	260°
<u>Leymer-dae</u> <i>Leymerieilla</i>	I07(5/I)	0,50	0,48	0,98	I,05	2,07	0,15	0,12	0,17	-
	I07(I/I4)	0,41	0,39	0,90	0,96	2,18	0,14	0,12	0,12	-
	4(500/I04)	0,45	0,42	-0,87	I,05	2,18	0,12	0,09	0,22	280°
<i>Mathoceras</i>	I07(I/6)	0,41	0,38	0,86	0,98	2,18	0,12	0,12	0,15?	-
	I07(I0/I)	0,45	0,38	0,90	0,98	2,30	0,15	0,12	-	-
	Deshayes-dae									
<i>Deshayes-s</i>	4(3053/a-4)	0,34	0,32	0,85	0,94	2,00	-	-	-	-
	4(3053/a-6)	0,49	0,46	I,07	I,17	2,35	-	-	-	325°
	4(3053/a-8)	0,56	0,46	I,04	I,22	2,22	0,10	0,08	0,10	300°
	4(3053/a-25)	0,51	0,46	I,02	I,19	2,40	-	-	-	320°
	4(3055/6-20)	0,53	0,43	I,02	I,19	2,40	0,08	0,08	-	320°
	4(3057/4-I)	0,50	0,41	I,00	I,09	2,15	-	-	-	320°
	8(K/I-15)	0,48	0,48	I,12	I,36	2,75	0,14	0,12	0,13	300°
<i>Dufrenoya</i>	4(3057/5-6I)	0,54	0,54	I,12	I,32	2,88	0,08	0,08	0,11	315°
<u>Douvil-dae</u> <i>Chalon-ras</i>	400/230	0,45	0,40	0,87	0,98	2,15	-	-	-	280°
	401/230	0,43	0,36	0,78	I,14	2,38	0,11	0,08	0,10	270°
	Epiob-ras									
<i>Epiob-ras</i>	402/230	0,52	0,41	0,98	I,12	2,25	0,11	0,08	0,15	280°
	403/230	0,52	0,45	I,02	I,20	2,50	-	-	-	-
	404/230	0,69	0,58	I,20	I,95	2,78	0,12	0,10	0,18	280°
	405/230	0,53	0,42	0,98	I,10	2,40	0,10	0,10	0,14	280°
	406/230	0,53	0,42	0,94	I,13	2,55	-	-	0,15	280°
	407/230	0,57	0,42	I,01	I,26	2,50	0,10	0,10	-	270°
	408/230	0,53	0,46	I,02	I,25	2,50	0,10	0,10	0,21	290°
<i>Douv-ras</i>	4(110/73)	0,61	0,42	I,02	I,29	2,40	0,14	0,14	-	270°
<u>Parabop-dae</u> <i>Parab-tes</i>	8(XK/I3-I)	0,58	0,55	I,29	I,43	2,75	0,15	0,15	0,32	320°
	4(3053/5-6)	0,70	0,65	-	I,50	3,10	0,15	0,15	0,42	325°
	8(I01/90)	0,55	0,50	I,28	I,32	2,55	0,10	0,10	-	315°
	8(XK/I8-3)	0,55	0,50	I,25	I,35	2,55	0,10	0,10	0,30	300°

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	II
<i>Acanthop-das</i>										
<i>Colombicer.</i>	8(I01/359)	0,50	0,40	0,85	I,00	2,I2	0,09	0,09	0,19	270°
<i>Parac-tes</i>	4(XI/5-6)	0,53	0,41	0,97	I,I4	2,25	0,10	0,09	0,12	298°
	4(XI/I0-I)	0,54	0,43	0,95	I,09	2,00	0,10	0,09	0,10	310°
<i>Acanth-tes</i>	8(I05/I33)	0,46	0,37	0,87	I,04	I,95	0,08	0,08	0,17	270°
	8(III/5-83)	0,60	0,46	I,00	I,22	2,30	-	-	-	275°
	8(III/5)	0,53	0,46	I,02	I,16	2,20	0,13	0,12	-	280°
	8(I06/34)	-	-	-	-	-	-	-	0,08	-
	4(3052/7-II)	0,53	0,41	0,92	I,I2	I,98	0,12	0,10	0,17	265°
<i>Hypac-tes</i>	4(3052/7-I6)	0,56	0,43	0,95	I,19	2,05	0,12	0,10	0,10	270°
	4(3059/3-5)	0,53	0,40	0,88	I,12	2,05	0,12	0,10	0,12	265°
	4(K/6-2)	0,51	0,40	0,92	I,05	2,05	0,12	0,12	-	275°

рых аммонитид состоит из 8, а не из 6 слоев, как это предполагалось раньше (Догужаева, 1980). Описанные слои, обнаруженные у перечисленных родов, особенно хорошо прослеживаются при наличии мостиков. Очевидно аммониты нуждались в укреплении раковины с дорсальной стороны, так как в этом месте смежные обороты не соприкасаются. Там, где обороты плотно прилегают друг к другу с дорсальной стороны, по нашему предположению, вполне достаточным оказывается один слой.

Таксономическое значение строения стенки раковины. Литературные данные (Догужаева, 1974; Друшц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1979, 1982 и др.) и собственные наблюдения над строение стенки раковины, длиной жилой камеры аммонителлы и первичного валика показали, что эти признаки не имеют таксономического значения.

#### Фиксатор

Форма и размеры фиксатора. Фиксатор (проекции) представляет органическое образование и характеризуется сложным строением и весьма многообразием форм и размеров, что было выявлено работами последних лет (Друшц, Хамки, 1970; Захаров, 1972, 1978; Ломинадзе, 1982; Друшц и др., 1983). В медиальном сечении раковины он имеет вид нити или тяжи, отходящего от цекума, обычно с небольшим коническим расширением у последнего (Друшц, Догужаева, 1981).

Рассматриваемый структурный элемент, начиная с Е. Минье-Шальма (Minier-Chalmes, 1873) описывался многими исследователями (Grandjean, 1910; Шульга-Нестеренко, 1926; Bolmers, 1936; Богословская, 1959; Erben, 1964; Друшц, 1956 и др.). По представлениям некоторых из них (Minier-Chalmes, 1873; Шульга-Нестеренко, 1926) связка, существующая в виде ленты или нити между протоконком и цекумом, должна была играть роль оифона в эмбриональной камере.

Фиксатор может иметь как короткую, так и длинную связку; его сочленение с цекумом может происходить различными способами (Захаров, 1972, 1978; Друшц и др., 1983).

У юрских и меловых аммонитид выделяют следующие типы: а) сложный фик-

сатор, состоящий из многочисленных коротких связок или тяжей, б) простой, состоящий из бокала, охватывающего цекум и связки, или тяжа, в) фиксатор, имеющий вид одинарной или раздвоенной трубы, отходящей от цекума, г) фиксатор, имеющий вид широкой ленты, отходящей от цекума, д) фиксатор, имеющий вид широкого конуса. Сравнительно недавно было еще выявлено большое разнообразие форм фиксаторов (Друшц, Догунаева, 1981; Друшц и др., 1983).

По длине связки различают четыре группы фиксаторов (Захаров, 1978; Друшц, Догунаева, 1981; Т.А.Ломинадзе, 1982) по соотношению длины ленты фиксатора к диаметру цекума рассматривает 3 типа фиксатора. Мы, в основном, принимаем размерные группы фиксаторов, предложенные Ю.Д.Захаровым (1978), но, в свою очередь, добавляем еще одну, таким образом, различаем 5 групп фиксаторов: 1) фиксатор с весьма короткой связкой - 0,06, 2) короткой - 0,06I-0,100, 3) средней - 0,10I-0,200, 4) длинной - 0,20I-0,300 и 5) весьма длинной - 0,300 и более.

У *Mathoceras* был обнаружен длинный фиксатор (0,22). Короткую связку фиксатора имели представители *Cheloniceras* (0,10), короткую и длинную - *Epicheloniceras* (0,09-0,21). Параглоситиды характеризуются фиксаторами средней длины, длинной и весьма длинной связками (0,18-0,42). Среди представителей семейства *Acanthohoplidae* встречаются фиксаторы, имеющие короткую и средней длины связку (*Colombiceras*, *Acanthohoplites*, *Hipacanthoplites* - 0,07-0,19), только средней (*Paracanthoplites* - 0,10-0,12); в пределах одного рода могут встречаться сразу три размерные группы - с короткой, средней и длинной связкой (*Diedochoceras* - 0,08-0,25). Фиксаторы со связками средней длины (в редких случаях и более) встречаются у дегезитид (*Deshayesites* - 0,10-0,21, *Dufrenouya* - 0,11).

Некоторые особенности фиксатора. Несмотря на то, что последнее время при исследованиях широко используется электронный микроскоп, степень изученности фиксатора, как мы полагаем, остается неудовлетворительной. Это, видимо, вызвано различными причинами и в первую очередь редкой сохранностью его в исконашем состоянии. Во-вторых, фиксатор не всегда находится в плоскости симметрии, поэтому часто в процессешлифования исчезает. В-третьих, большое значение имеет качество проправки кислотой, обуславливающей четкую видимость структур и создание необходимого рельефа для изучения и фотографирования в электронном микроскопе. Помимо описанных в литературе самых разнообразных форм фиксаторов, имевших сложное строение, нами обнаружены ранее неизвестные его структуры. Так, например, органические нити, отходящие от фиксатора в виде распорок, как бы подпирая его (роды *Epicheloniceras*, *Parahoplites*, *Colombiceras* и *Mathoceras*). Они возможно представляют вертикальные мембранны, упоминаемые Ю.Д.Захаровым (1972), укрепляющие фиксатор в протоконхе. В пределах вида эти структуры у одних индивидов могут присутствовать, а у других - отсутствовать (см.рис.IIб,в; 27б,в,д; 30а,б,г; табл. XIII, фиг.4; табл.XIV, фиг.1б; табл.XV, фиг.1а; табл.XX, фиг.2а; табл.XXII, фиг.1а,б; табл.XXIII, фиг.1г; табл.XXX, фиг.1б; табл.XXXII,XXXIII; табл.XXXIX, фиг.1б,в,2; табл.XLIV, фиг.1а; табл. I , фиг.2в; табл. LVI- LVIІІ).

У *Parahoplites debilicostatus* I. Mich. (экз. 4(3053/5-6) наблюдается фиксатор, представляющий собой небольшой фрагмент (обрывок) длиной 0,03мм (см.табл. LVIІІ). По-видимому, на самой ранней стадии эмбрионального развития произошел срыв органической пленки фиксатора. Слегка закручиваясь у цекума, органическая пленка берет свое начало рядом с точкой сочленения обрывка фиксатора с цекумом (см.табл. LVIІІ, фиг.1а,б). Далее фиксатор тянется обычно в виде длинной связки. Помимо длинной связки имеется фиксатор и с короткой

связкой, начинающейся от цекума, чуть ниже оборванного фиксатора. Помимо названных, были обнаружены и другие структуры (Кванталиани 1984в, здесь см. рис. I9в, г; табл. XXX, фиг. I6; табл. XXXIII, фиг. Ia).

Таксономическое значение фиксатора. По В.В.Друшницу и Н.Хильми (1969) фиксатор может быть использован в качестве таксономического признака для высших систематических категорий (выше надсемейств). По данным Л.А.Догужаевой (1974), фиксатор имеет систематическое значение на уровне отрядов или надсемейств. Так, например, представители филлоцератид и литоцератид характеризуются короткими фиксаторами. У аммонитид в надсемействах *Deshayesitoidea*, *Parahoplitoidea* и *Hoplitoidea* фиксаторы средней длины; *Dasmoceratoidea* характеризуются очень длинными фиксаторами. Позднее В.В.Друшниц и Л.А.Догужаева (1981) в пределах одного рода наблюдали связи фиксаторов, длина которых варьирует в широких пределах – от 0,15 до 0,56 (*Craspedodiscus*). Поэтому они советовали оценивать таксономическое значение этого элемента с большой осторожностью. На основании анализа литературных данных и нашего материала, мы пришли к заключению, что фиксатор, его длина и форма не должны иметь таксономического значения.

#### Цекум и сифон

Фиксатор, цекум и сифон – это отдельные части единого целого, мягкого тела организма. Сифон рассматривается как сильно суженный задний конец внутренностного мешка, а полость сифона – как задний отдел вторичной полости тела. Сифон начинается небольшим шаровидным или каплевидным вдутием, называемым цекумом (Nyatt, 1872). Внутри сифона у аммонитов были обнаружены кровеносные сосуды (Друшниц, Догужаева, 1981; Друшниц и др., 1982). Сифон с помощью органических мембран (Друшниц, Догужаева, 1981) прикрепляется кentralной стенке, а также к септам и стенкам раковины. У аммонитов начало сифона похоже на начало сифона у современной спирюли и отличается от таловой у наутилуса (Друшниц, Догужаева, 1981 и др.). С помощью сифона современные наутилусы свою плавучесть прекрасно регулируют. Цекум, сифон (и, возможно, фиксатор у аммонитов) осуществляли, аналогично современному наутилусу, контроль за регуляцией газово-жидкостной системы в гидростатических камерах.

Данные об изменении диаметра цекума, сифона, отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота, отношение длины неорганической части септальной трубы к органической части оболочки сифона приведены в таблицах 3–6.

Форма и размерные группы цекума. У простых и меловых аммонитов форма цекума изменяется в широких пределах. В плоскости симметрии выделяются три основных типа цекума: 1) каплевидный – при  $\text{Дц} < \text{дц}$ , 2) шаровидный – при  $\text{Дц} = \text{дц}$  и 3) чашевидный – при  $\text{Дц} > \text{дц}$  и следующие размерные группы: а) очень мелкий –  $\text{дц} < 0,07$ , б) мелкий –  $\text{дц} = 0,071\text{--}0,100$ , в) средний –  $\text{дц} = 0,101\text{--}0,130$ , г) крупный –  $\text{дц} = 0,131\text{--}0,200$  и д) очень крупный –  $\text{дц} > 0,201$  (Друшниц, Догужаева, 1981).

Цекум обычно прилегает к centralной стенке. В отдельных случаях стенка цекума непосредственно сочленяется с стенкой протоконха (см. табл. XXX). Стенка цекума почти у всех изученных аммонитов состоит из известковой оболочки. Толщина ее (0,02) в некоторых случаях (*Parahoplitidae*) составляет 67% толщины стенки протоконха (0,03). У просепты цекум резко сужается и переходит в сифон.

В большинстве случаев цекум полностью расположен в пределах протоконха, но иногда может находиться и в протоконхе и в первой камере.

Цекумы у *Deshayesitidae*, *Acanthoplitidae*, *Berriasellidae* и *Leymeri-*  
5. И.В.Кванталиани

*ellidae* от мелких до средних размеров (см.табл.3), шаровидные и каплевидные.

Среди *Douvilleiceratidae* и *Parahoplitidae* можно встретить от мелких чаще до средних или крупных размеров цекумы шаровидной и каплевидной формы.

Положение сифона в фрагмоконе. Изученные аммониты на ранних стадиях онтогенеза можно отнести к группе с относительно нестабильным положением сифона. На более поздних – встречаются как с привентральным, так и с вентрально-краевым положением, иногда плотно прилегая к вентральной стенке или находясь от нее на значительном расстоянии (см.рис. 38–40).

У представителей семейств *Berriasellidae* и *Parahoplitidae* в первой половине I-го оборота сифон занимает центральное положение. В конце того же оборота у перечисленных, а также и у *Douvilleiceratidae* – субцентральное. У отдельных представителей семейства *Acanthohoplitidae* на I-м обороте положение сифона центральное и субцентральное. На последующих он может занимать вентрально-краевое положение, плотно прилегая к вентральной стенке (*Dalmasiceras*, *Berriasellidae*). Такое же положение занимает сифон у представителей семейства *Douvilleiceratidae*. Однако у некоторых *Berriasellidae*, *Douvilleiceratidae* и *Acanthohoplitidae* сифон (на 4–6-м оборотах) от вентральной стенки раковины находится на значительном расстоянии.

Среди представителей *Parahoplitidae* на первых трех оборотах сифон занимает привентральное положение, а затем вентрально-краевое, плотно прилегая к вентральной стенке, хотя в отдельных случаях может находиться от нее и на значительном расстоянии.

Несколько иное расположение сифона наблюдается у представителей семейств *Deshayesitidae* и *Leymeriellidae*. У *Deshayesitidae* и *Leymeriellidae* в первой половине I-го оборота сифон сразу же занимает почти привентральное положение. У *Deshayesitidae* к концу первого и на последующих оборотах, а у *Leymeriellidae* начиная со второго оборота – вентрально-краевое, плотно прилегая к вентральной стенке. Л.А.Догужаева (1974) и В.В.Друшиц (Друшиц, Догужаева, 1981) у *Deshayesites* в отличие от нас, в первой половине I-го оборота наблюдали субцентральное положение сифона.

Изменение диаметра сифона в онтогенезе в пределах отдельно взятого семейства незначительно. Абсолютные диаметры у *Tauricoceras* составляют 0,38–0,50, *Dalmasiceras* – 0,55, (*Berriasellidae*); *Leymeriellidae* – 0,38; *Deshayesitidae* – 0,26–0,57; *Acanthohoplitidae* – 0,43–0,60; *Douvilleiceratidae* – 0,45–0,71; *Parahoplitidae* – 0,90 (табл.4).

Таксономическое значение цекума и сифона. Размеры и форма цекума, а также положение сифона в фрагмоконе изучались с семидесятых годов (Друшиц, Хиами, 1969; Захаров, 1971, 1978; Догужаева, 1974; Друшиц, Догужаева, Ломинадзе, 1977; Ломинадзе, 1979; Друшиц, Догужаева, 1981 и др.). По мнению ряда специалистов по внутреннему строению раковины аммониты цекум не должен иметь какого-либо таксономического значения. Что же касается положения сифона на первых оборотах у раннемеловых, а также у позднедвурских аммонитов (как планосpirальных, так и гетероморфных) оно имеет таксономическое значение на уровне отрядов или надсемейств (Друшиц, Хиами, 1970; Догужаева, 1974; Друшиц, Догужаева, 1981; Догужаева, Михайлова, 1982; Ломинадзе, 1982). Несмотря на незначительное уклонение на I-м обороте, можно все же сказать, что у изученных аммонитов (*Berriasellidae*, *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae* и *Parahoplitidae*) положение сифона примерно центральное или субцентральное. Как мы полагаем, такое положение сифона гетерогенных аммонитов лишает этот признак таксономического значения.

Если принять положение сифона в фрагмоконе за таксономический признак,

## Изменение диаметра оброда

Название семейства и рода	В обр.	C <sub>0</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>
I	2	3	4	5	6	7	8
<u>Berriacellidae</u>							
Tauricoceras	4(3017/I-12)	0,07	0,10	0,16	0,27	0,38	-
	4(3017/I-15)	-	-	-	-	0,38	0,63
	4(3017/2-I)	-	-	-	-	0,50	0,80
Dalmasiceras	4(3025/I-6)	-	-	-	0,28	0,55	0,65
<u>Leymariellidae</u>							
Leymeriella	IO7(I/I4)	0,05	0,08	0,18	0,25	0,68	-
	IO7(5/I.)	0,08	0,10	0,25	0,32	-	-
<u>Mathoceras</u>	4(500/7-3)	0,06	0,11	0,11	0,18	0,38	-
	IO7(I/6)	0,05	0,08	0,18	0,38	0,75	-
	IO7(IO/I)	0,05	0,12	0,25	0,42	-	-
<u>Deshayesitidae</u>							
Deshayesites	4(3053/a-6)	-	-	-	-	0,43	-
	4(3053/a-8)	0,07	-	0,14	0,20	0,26	-
	4(3053/a-25)	-	-	0,17	0,30	-	-
	4(3055/6-20)	0,07	-	0,17	0,34	0,54	-
	4(3057/4-I)	-	-	0,14	0,29	-	-
	8(K/I-15)	0,08	0,13	0,17	0,34	-	-
Dufrenoya	4(3057/5-6I)	0,06	0,09	0,15	0,33	0,57	-
<u>Acanthohoplidae</u>							
Colombiceras	4(K/2-I)	0,06	0,09	0,17	0,30	0,60	0,90
	4(XK/5-6)	0,07	0,10	0,17	0,32	-	-
	4(XK/10-I)	0,07	0,10	0,17	0,36	-	-
<u>Acanthohoplites</u>	8(I05/I33)	0,07	0,10	0,14	0,32	0,43	-
	8(III/5)	0,05	0,14	0,20	0,37	0,60	-
	8(III/5-83)	0,08	0,11	0,19	0,36	-	-
	4(3052/7-II)	0,08	0,14	0,17	0,31	0,56	0,66
<u>Hypacanthoplites</u>	4(3052/7-16)	0,08	0,12	0,17	0,31	-	-
	4(3059/3-5)	0,08	0,10	0,17	0,27	-	-
	4(K/6-2)	0,08	-	0,15	0,29	0,60	-
<u>Douvilleiceratidae</u>							
Douvilleiceras	4(II0/73)	0,06	0,09	0,18	0,30	0,65	I,35
Epicheloniceras	402/230	0,06	0,09	0,18	0,29	0,45	-
Cheloniceras	400/230	0,06	0,09	0,18	0,36	0,71	I,40
<u>Parahoplidae</u>							
Parahoplites	4(3053/5-6)	0,06	0,12	0,20	0,45	0,90	-

Таблица 5

Отношение длины неорганической части септальной трубы к органической части оболочки сифона

Название семейства и рода	# обр.	$O_1$	$O_2$	$O_3$	$O_4$	$O_5$	$O_6$	$O_7$
		c/o						
<u>Berriacellidae</u>								
Tauricoceras	4(30I7/I-16)	-	-	-	-	0,09	0,06	0,13
Dalmasiceras	4(3025/I-6)	-	-	-	0,12	0,09	-	-
<u>Deshayesitidae</u>								
Deshayesites	8(K/I-15)	0,06	0,04	0,09	0,13	-	-	-
Dufrenoya	4(3057/5-6I)	0,10	0,17	0,16	0,34	-	-	-
<u>Parahoplitidae</u>								
Parahoplites	8(XK/I3-I)	0,07	0,11	0,08	-	-	-	-
	4(3053/5-6)	0,05	0,10	0,09	0,09	-	-	-
<u>Acanthohoplitidae</u>								
Colombiceras	8(K/8-26)	0,13	0,08	0,10	0,20	-	-	-
	8(10I/359)	0,17	0,20	0,17	-	-	-	-
Diadochoceras	8(XK/36-I)	0,11	0,12	0,16	-	-	-	-
Paracanthohopl.	4(K/5-7)	0,14	0,07	0,10	0,08	0,09	-	-
	4(XK/5-6)	0,10	0,08	0,16	0,08	-	-	-
Acanthohoplites	8(I06/34)	0,13	0,09	0,22	0,13	-	-	-
	8(I05/I33)	0,11	0,06	0,30	0,14	0,13	-	-
Hypacanthoplites	4(III/5-8)	0,12	0,14	0,14	0,15	-	-	-
<u>Douvilleiceratidae</u>								
Douvilleiceras	4(50I/4)	-	-	0,10	0,12	0,15	-	-

Таблица 6

Отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота (с/в)

Название семейства и родов	# обр.	$O_0$	$O_1$	$O_2$	$O_3$	$O_4$	$O_5$
<u>Berriacellidae</u>							
Tauricoceras	4(30I7/I-12)	0,32	0,29	0,23	0,18	0,12	0,10
	4(30I7/I-15)	-	-	-	-	0,12	0,09
	4(30I7/2-1)	-	-	-	-	0,12	0,10
<u>Dalmasiceras</u>	4(3025/I-6)	-	-	-	0,22	0,11	0,06
<u>Leymeriellidae</u>							
Mathoceras	4(500/I04)	0,75	0,29	0,18	0,14	0,13	-
<u>Deshayesitidae</u>							
Dufrenoya	4(3057/5-6I)	0,26	0,19	0,15	0,13	0,09	-
<u>Douvilleiceratidae</u>							
Douvilleiceras	4(II0/73)	0,50	0,23	0,26	0,23	0,20	0,18
<u>Parahoplitidae</u>							
Parahoplites	4(3053/5-6)	0,33	0,29	0,22	0,19	0,16	-

то, к примеру, заведомо гетерогенные семейства *Deshayesitidae* и *Leymeriellidae*, у которых сифон в первой половине I-го оборота занимает почти при - вентральное положение, а на последующих - вентрально-краевое, плотно прилегая к вентральной стенке раковины, должны быть отнесены к одному таксону - семейству, надсемейству или, по крайней мере, к одному подотряду, что приведет нас к неминимой ошибке. В действительности, названные семейства относятся не только к разным надсемействам, но и подотрядам - первое к *Ancyloceratina*, а второе - к *Perisiphinctina*.

Нельзя принять за систематический признак и значительное удаление сифона от вентральной стенки раковины или его плотное прилегание к той же стенке, наблюдаемое на поздних оборотах. В первом случае в один таксон попали бы представители разных семейств - *Berrriasellidae*, *Douvilleiceratidae* и *Acanthoplinitidae*. В другом случае - некоторые *Berriasellidae*, *Parahoplinitidae*, *Deshayesitidae* и *Leymeriellidae*, в действительности относящиеся к разным надсемействам и подотрядам.

Таким образом, анализ собственного и литературного материала показывает, что изменчивость диаметра сифона не может быть использована в качестве систематического признака. Форма и размеры цекума, изменчивые в пределах даже одного вида, повторяются в различных родах гетерогенных семейств и вместе с положением сифона в фрагмоконе не могут иметь таксономического значения для семейственных и низших категорий.

### Септы

Существенными и наиболее важными морфологическими элементами раковины аммонитид являются септы и муральные гребни. Эти последние участвуют в сложном процессе образования септ. Каждый отдельно взятый структурный элемент, в том числе и септы и муральные гребни, является продуктом секреции гистологически дифференцированных различных зон эпителия мантии. Установление муральных гребней имеет большое значение для выяснения и разгадки механизмов построения септ. Морфология септ, септальными трубками, их биологическому значению в разное время и особенно за последние два десятилетия были посвящены многочисленные работы. Во многих из них септы рассматриваются как опорные структуры, укрепляющие стенки раковины. Данные о числе септ на обороте, об изменчивости расстояний между ними в процессе онтогенеза стали накапливаться лишь в последние три десятилетия.

История изученности. Среди многочисленных элементов внутреннего строения раковины аммонитов особое внимание привлекает количество септ и расстояния между ними, стадии роста, строение септальных трубок, аннулярных валиков, манжет, механизм образования септ и т.д., с той или иной полнотой нашедшие отражение в ряде работ.

Первые попытки получения информации о росте раковины у наутилоидей путем измерения расстояний между септами принадлежит, по-видимому, В.Н.Шимановскому (1948). Он, как у современных, так и у ископаемых наутилоидей, изменил углы, образованные касательными к двум соседним септам - септальные углы. Х.Хельдер (Helder, 1952) и Е.Ошли (Oeschle, 1958) по обломкам раковин аммонитов сделали первую попытку изобразить в графиках сближение септ у живой камеры. Эта особенность рядом исследователей рассматривалась как признак зрелости особи (Джанелидзе, 1946; Makowski, 1963; Ломинадзе, 1967 и др.).

А.И.Джанелидзе (1946) довольно подробно и Н.Г.Химшиашвили (1957) несколько видоизменено рассматривают вопрос о механизме построения септ у аммоноидей, о чем будет сказано далее.

Ю.Н.Попов (1959) указывает, что биологическое значение септ у аммоноидей лежит в области, резко отличной от чисто механических представлений Е. Праффа (Praff, 1911), который септу в раковину рассматривал исключительно с точки зрения "сопротивления материалам". Сильный удар назад при движении наружнораковинных моллюсков при отсутствии септы, по мнению Ю.Н.Попова, должен был загнать тело животного глубоко в раковину. Следовательно, выделение септы является биологической необходимостью, обеспечивающей им возможность реактивного движения.

Х.Хальдер (Holder, 1960) менее надежным признаком окончания роста раковины считает сближение и упирение перегородок: известны случаи, когда этот признак наблюдался не на самых последних перегородках. Это можно объяснить временно возникающими неблагоприятными для роста внешними условиями среды обитания. Приблизительно к такому же выводу пришел и С.В.Мюллер (Muller, 1970).

Интересные соображения можно найти в работе Ф.Брауна (1964). Он отмечает, что биологические ритмы соответствуют лунному месяцу и допускает построение перегородок у аммонитов с месячным интервалом. Зная количество септ в фрагмоконе, можно определить количество прожитых головоногим лет.

Согласно исследованиям Х.Мутвея (Mutvei, 1967) и Х.К.Эрбена, Г.Флайса и А.Зиля (Erben, Flajs, Zilay, 1969) было установлено, что септа аммоноидей состоит из одного перламутрового слоя, покрытого с обеих сторон тонкими коксиолиновыми мембранными.

А.Н.Иванов (1971, 1975), учитывая число перегородок в раковине в целом и по оборотам и другим признакам, разделяет мнение о лунном ритме в построении септ, высказанное Ф.Брауном (1964). При замедленном росте септы располагаются ближе, а при ускорении — дальше от предыдущей перегородки. Следовательно, о темпах роста раковин можно говорить по расстоянию между септами, а воздушные камеры рассматривать как регистрирующие структуры. Основная идея о лунном ритме построения септ приводится и в другой работе (Иванов, Стумбур, 1975). В ней предлагается различать тахи- и брадиморфные типы криевых межсептальных расстояний.

Ю.Д.Захаров (1971, 1978) рассматривает вопрос о корреляционных связях между отдельными органами церталоид, в частности о связи между числом камер фрагмокона и формой его поперечного сечения.

Выяснение палеобиологических вопросов происхождения и образования складчатых перегородок, форма и структуры раковины посвящает несколько работ Г.Вестерманн (Westermann, 1971, 1973, 1975, 1975a и др.). Рассматривая прочность вогнутых перегородок и пределы обитания ископаемых головоногих, Г.Вестерманн (1973) полагает, что она определяется толщиной перегородки и радиусом ее кривизны. В другой статье Г.Вестерманн (1975a) предлагает модель происхождения, функционирования и образования складчатости септ, рассматривая их как опорные структуры, поверхность которых у аммоноидей приобретает складчатый характер. Складчатость, по его мнению, сокращает расстояние между септами и, тем самым, укрепляет стенки раковины. В процессе эволюции аммоноидей степень складчатости увеличивалась. В онтогенезе функции перегородок менялись. На ранних стадиях вогнутые септы содержали давление, передаваемое извне через тело животного. В дальнейшем, становясь складчатыми, они приобретали функцию дозора, укрепляя стенку раковины. С увеличением складчатости уменьшается толщина перегородок. Близкие идеи были высказаны Х.Мутвеем (Mutvei, 1975), который подчеркнул, что аммониты были пелагическими животными, обитавшими на глубинах до 1000 м.

У.Байером (Bayer, 1972) различные формы изменчивости связываются с половым диморфизмом. Изучая модели перегородок и учитывая их особенности у аммонитов он (Bayer, 1978) выдвигает гипотезу, согласно которой внутрикамерное давление было выше внешнего по сравнению с современным наутилусом.

По А.Зейлахеру (Seilacher, 1975) перегородки образуются путем выщечения конхиолиновой мембрани, которая затем минерализуется. В раковинах цефалопод они отражают форму мантийного мешка. Согласно проведенным опытам с надувными резиновыми шариками и цилиндрическими трубками и учитывая характер перегородочных линий, складчатость их он объясняет формой сечения оборотов. Число неукрепленных участков в стенах фрагмокона сокращалось до минимума, благодаря чему уменьшалась толщина конотеки.

По скорости роста, определяемой по количеству септ, меловые аммониты Н.К.Яковлева и Е.Н.Горохова (1975) относят к трем группам: быстрорастущим, среднерастущим и медленнорастущим. Отсутствие заметного скачка в росте аммонитов указывает на то, что все они жили в сравнительно мало изменяющихся условиях среди в течение всей жизни. По данным названных исследователей, средний показатель для 3-го оборота юрских аммонитов в большинстве случаев 12-13 перегородок, тогда как у меловых он колеблется в основном в пределах 14-17. Такой замедленный рост аммонитов, очевидно, зависел от постепенного понижения температуры воды в море с серединой волжского времени до позднемеоловой эпохи.

Новые данные о структуре фрагмокона каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей приводятся в работе Ю.Д.Захарова и В.С.Кривошапкиной (1976). Они различают три основных постэмбриональных периода роста - торпидальный (замедленный), фреквентальный (ускоренный) и иррегулярный (неравномерный). Продолжительность этих периодов у разных групп аммоноидей различна, а у представителей одних и тех же форм приблизительно одинакова. Авторы предполагают, что формирование одного оборота фрагмокона в среднем происходило за 1,3-1,7 года. В сгущениях серий септ второго порядка (реже отдельных септ) отражаются, по их мнению, лунные ритмы. Учитывая число оборотов, по интерпретации авторов, продолжительность формирования раковины колеблется от шести с половиной лет до полутора-двух десятков лет. Эта же идея повторяется и в монографии Ю.Д.Захарова (1978).

Давая общую характеристику отряда литоцератид и касаясь вопроса числа септ в пределах одного оборота, которые варьируют от 11 до 19-20, В.В.Друшниц и М.В.Киорина (1981) не могут пока уловить (как об этом говорят сами авторы) какой-либо закономерности. Межсептальные расстояния, по их данным, могут варьировать иногда в значительных пределах.

В.В.Друшниц и Л.А.Догужаева (1981) полагают, что септы, их количество и расстояния между ними у головоногих моллюсков позволяют восстановить особенности развития, в частности у аммонитов, а также влияние на темп роста различных эколого-биоэкономических факторов среди обитания (соленость, питание, размножение, патология и т.д.). Более или менее постоянное число септ на каждом обороте указывает на благоприятные условия существования, нормальный режим питания, относительно стабильные условия температуры и солености. Изменчивое число септ, часто увеличенное, должно указывать на замедленный рост раковины; помимо этого, оно может быть связано и с видовыми особенностями и половым диморфизмом.

Большой интерес представляет наблюдение за образом жизни современных головоногих моллюсков, строением их раковины, мягкого тела животного и др., что успешно может быть использовано для расшифровки многих неясных палеобиологических вопросов вымерших головоногих моллюсков (Шиманский, 1948, Willey,

1895; Bidder, 1962; Blind, 1975, 1980; Westermann, Ward, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981; Ward, Chamberlain, 1983 и др.).

Интересные данные, имеющие прямое отношение к вопросу выделения септ у головоногих моллюсков и расшифровке его механизма, были получены недавно (Ward, Greenwald, Magnier, 1981; Ward, Chamberlain, 1983) на основании экспериментальных радиографических исследований процесса образования камер у *Nautilus macromphalus* в условиях аквариума. Эти исследования показали, что новая септа образуется от периферии, от стенки раковины. Продолжительность полного цикла образования септы длится 70–120 дней. Продолжительность роста животного составляет 5–6 лет.

На этом можно завершить краткий исторический обзор и перейти к характеристике отдельных структур и, в частности, септ.

Септальные трубы. У всех изученных аммонитов, как и для подавляющего большинства мезозойских аммонитид, септальные трубы короткие, проходяковитые. Они были снабжены манжетами и аннулярными валиками различной величины и конфигурации, описание которых приведено в предыдущей главе.

Септальные трубы, их образование, развитие проходяковитых септальных трубок и формирование сифона дается в многочисленных работах (Друшци, Ихами, 1970; Догужаева, 1974; Друшци, Богословская, Догужаева, 1976; Друшци, Догужаева, 1981; Догужаева, Михайлова, 1982; Ломинадзе, 1982; Власю, 1879 – 1880 и др.) и поэтому здесь мы не будем задерживаться на рассмотрении деталей этих элементов.

Таксономическое значение септальных трубок для систематики до конца еще не выяснено. Существует мнение, что они у мономорфных аммоноидей имеют таксономическое значение на уровне отрядов. У гетероморфных аммонитов этот признак таксономического значения не имеет (Догужаева, 1974; Догужаева, Михайлова, 1982).

Анализ изменения числа септ и межсептальных расстояний. Общеизвестно, что появление новой септы – результат роста раковины (Джанелидзе, 1946; Иванов, Стумбур, 1975 и др.). Септограммы могут также рассматриваться как показатели роста раковины головоногих, анализ которых позволит уловить те или иные изменения в ходе их индивидуального развития. Для построения, а затем исследования септограмм был привлечен литературный и обильный собственный материал.

Анализ септограмм представителей отдельных родов в пределах произвольно взятого семейства показывает одну и ту же, весьма любопытную, картину (рис. 41–62). Септограммы представителей анцестральных родов, как правило, расположены ближе к оси ординат, а межсептальные расстояния возрастают довольно интенсивно (такоморфный тип, малосептальные обороты), в то время, как септограммы потомковых родов удалены от нее, характеризуются замедленным ростом межсептальных расстояний и в большинстве случаев приближаются к оси абсцисс (брадиморфный тип, многосептальные обороты). Такая последовательность наиболее отчетливо наблюдается на септограммах представителей родов, отделенных довольно длительным периодом времени. При небольшой разнице существования во времени – септограммы поздних представителей анцестральных форм и более ранних представителей потомков – приближаются друг к другу. Установливаемое нами взаимоотношение между септограммами слабо ощущается на первых двух оборотах. Значительно более резкая разница появляется несколько позже – с третьего–четвертого оборотов. Эти необычные особенности были нами прослежены не только у юрско–меловых аммонитов (Кванталиани, 1983, 1984), но и

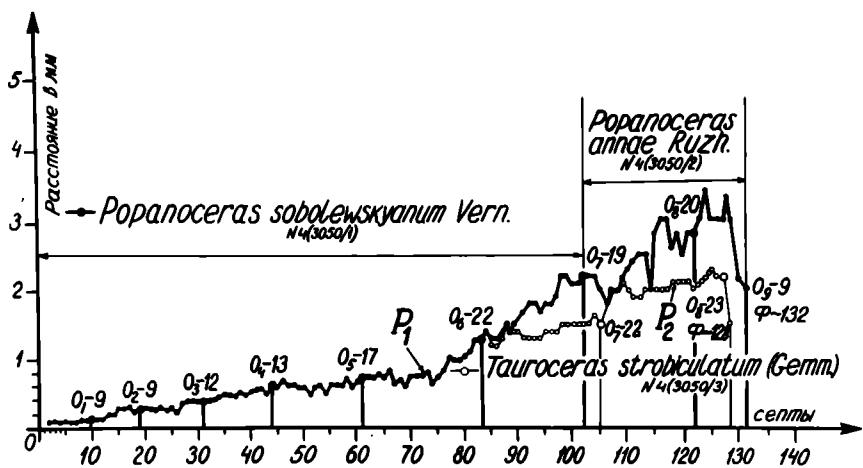
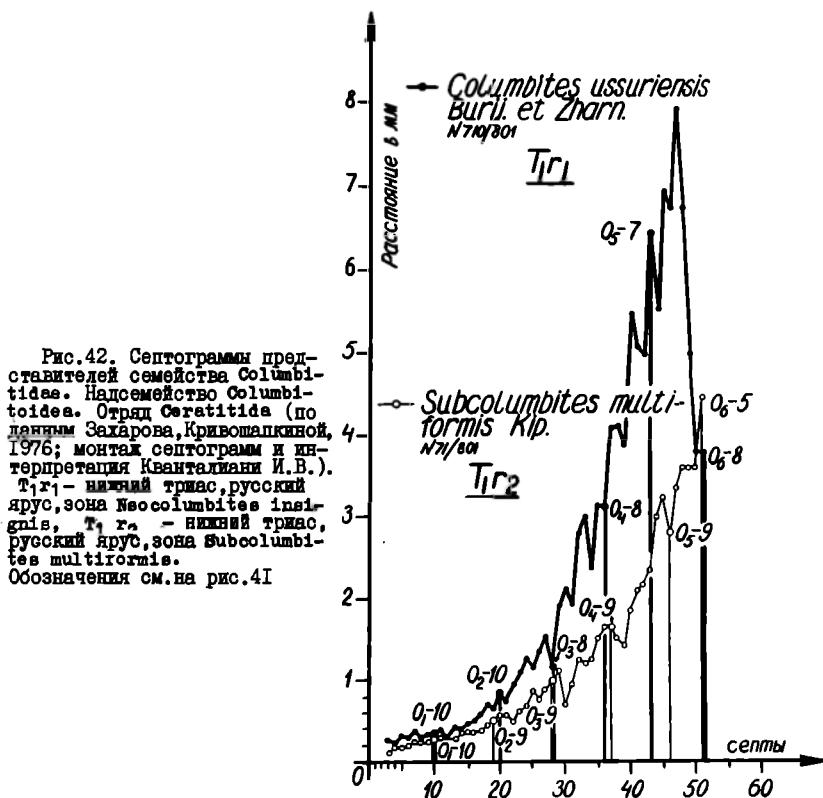


Рис. 41. Седитограммы представителей семейства Попаносератиды.  
Надсемейство Попаносератиды. Отряд Сориатитиды. Р<sub>1</sub> – нижняя пермь; Р<sub>2</sub> – верхняя пермь. Обозначения: 0<sub>1</sub> – 9, 0<sub>2</sub> – 9... – число септ на со-ответствующем обороте, ф-132 – общее число септ в фрагменте при на-личии жилой камеры



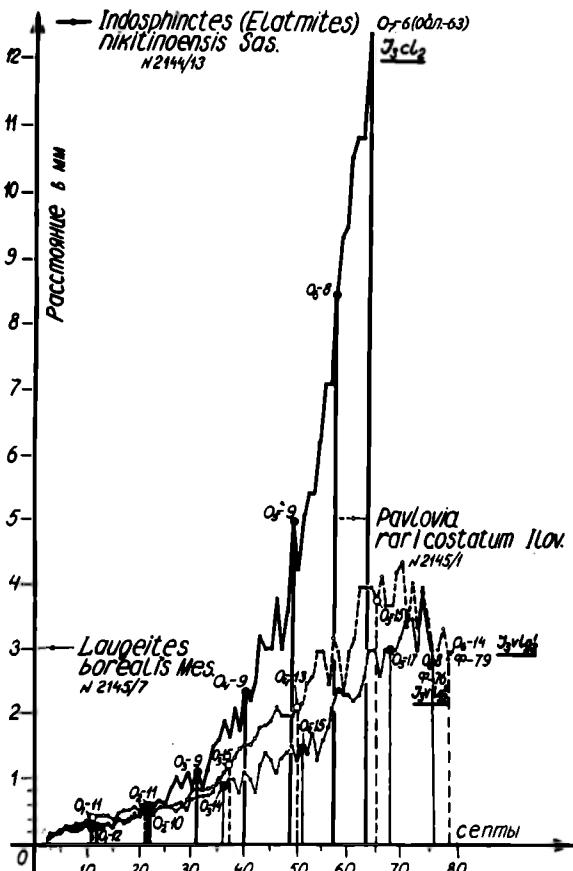


Рис.43. Септограммы семейств Perisphinctidae и Doryoplanitidae.  $J_3 cl_2$  - верхняя края, средний келловей;  $J_3 v1g_2$  - верхняя края, нижняя часть средней волны, зона *Pavlovia iatrinensis*,  $J_3 v1g_2$  - верхняя края, верхняя часть средней волны, зона *Laepeites groenlandicus*.  
Обозначение: обл. - 63 - фрагмент обломок.

Остальные обозначения см. на рис.41

пермских гоннитиков и триасовых цератитид. Наряду с этим были построены и проанализированы септограммы наутилоидей, а для белемнитид использован литературный материал (Каданов, 1967).

Септограммы гоннитиков (см.рис.41) весьма близки по своему характеру. Для родов *Rorapoceras* и *Taigoceras* характерны многосептальные обороты, а их септограммы находятся на незначительном расстоянии друг от друга. Септограмма *Rorapoceras* (антропостриальный род по отношению к *Taigoceras*) с относительно меньшим числом септ, находится выше, чем септограмма *Taigoceras* (потомковый род) с более многочленными септами. Первый из названных родов встречается в нижней перми, а второй - верхней. Такую же зависимость можно наблюдать и у триасовых цератитов, но с разницей более стремительного возрастания септограмм, чем это наблюдается у гоннитиков (см.рис.41).

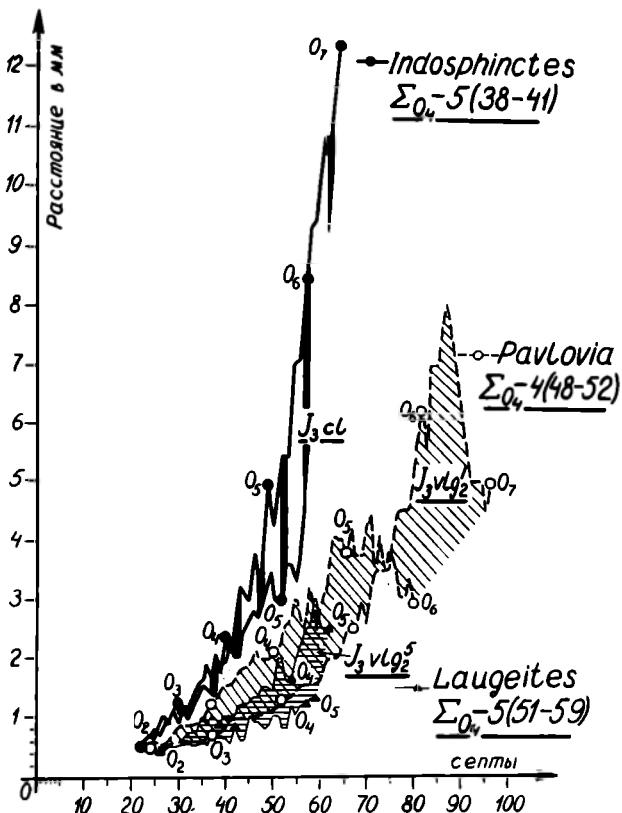
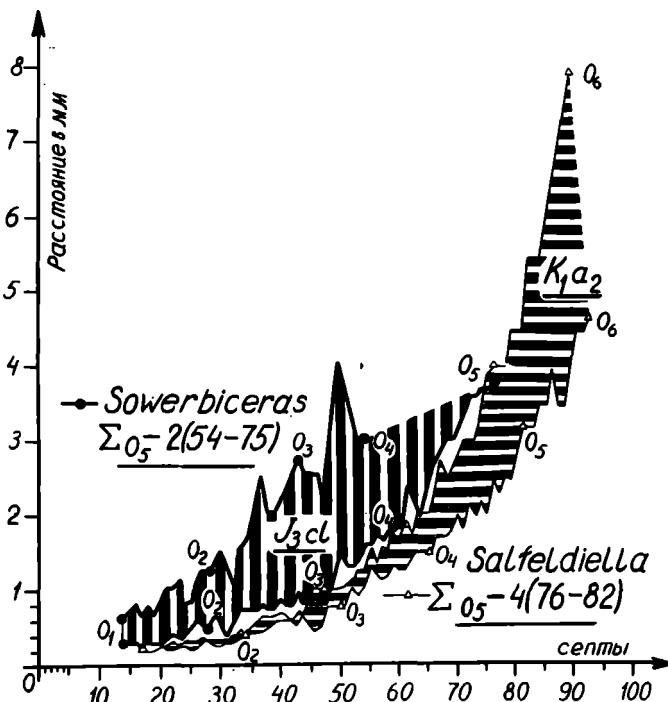
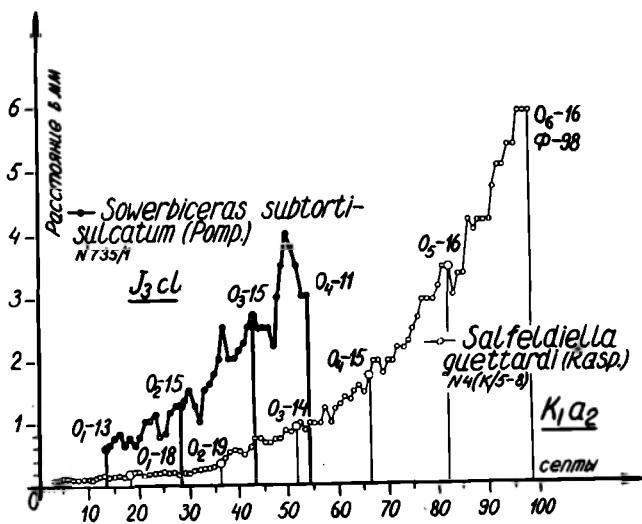


Рис. 44. Пределы вариаций септограмм семейств Perisphinctidae и Dorsoplaniitidae.  $J_3 cl$  - верхняя вра, калловой;  $J_3 vlg_1$  - верхняя вра, нижняя часть средней волги;  $J_3 vlg_2$  - верхняя вра, верхняя часть средней волги. Здесь и далее  $\Sigma \Omega_4$  - 5(38-41) - сумма септ четырех оборотов. Число за скакками - количество экземпляров; в скобках - минимальные и максимальные числа септ для данного числа оборотов

Сопоставляя септограммы представителей семейства Dorsoplaniitidae, можно констатировать следующее: представители рода *Pavlovia* имеют относительно высокие септограммы, в то время как у возможно потомковых *Laugites* с многочисленными септами и небольшими межсептальными расстояниями имеют септограммы, отстоящие дальше от оси ординат и ближе к оси абсцисс (см.рис.40). Аналогичные взаимоотношения септограмм можно проследить почти у всех изученных нами позднеевреко-меловых аммонитов, а также у седемнитид и наутилид (рис.41-62).

Следует правда заметить, что такая закономерная последовательность во взаимоотношениях септограммы у филлоцератид и литоцератид по сравнению со скульптурированными аммонитами, не столь ярко выражена. Особенно это касается представителей семейства *Phylloceratidae*. Для этого семейства были построены септограммы представителей родов *Bowerbankia* и *Salfeldiella* (рис.45),



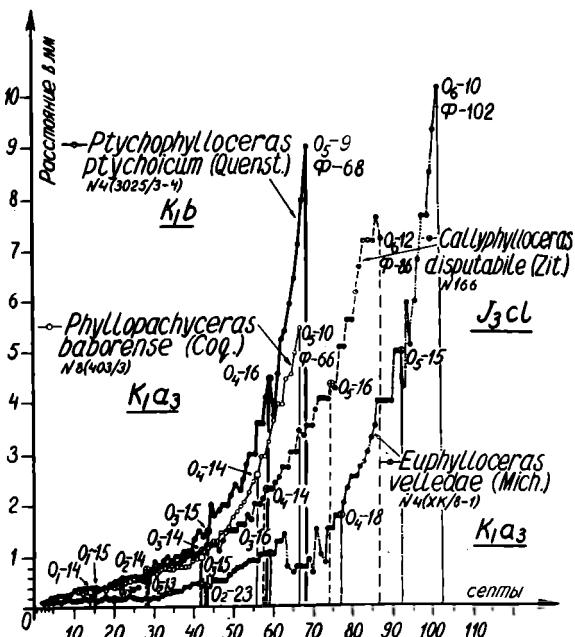


Рис. 47. Септограммы подсемейства Phylloceratinae. Семейство Phylloceratidae. J<sub>3</sub> cl - верхняя юра, келловей; K<sub>1</sub>б - нижний мел, берриас; K<sub>1</sub>а<sub>3</sub> - нижний мел, верхний апт, клансей. Обозначения см. на рис. 41, 43

входящих в состав подсемейства Holcophylloceratinae. Взаимосвязь между их септограммами та же, что и в других случаях. Однако совершенно противоположная взаимосвязь наблюдается у представителей другого подсемейства - Phylloceratinæ. У берриасского *Ptychophylloceras* меньшее число септ, чем у келловейского *Calliphylloceras*; у келловейского *Phyllopachyceras* также меньшее число септ, чем у того же *Calliphylloceras*. То есть, в этих случаях наблюдается обратная картина - септограммы потомковых родов стоят ближе к оси ординат и стремительно возрастают по отношению к септограммам анцестральных родов. Указанная зависимость между септограммами наводит нас на мысль, что в систематике семейства Phylloceratidae, данной в "Основах палеонтологии" (1958) и в работе Н.В. Безносова (1958) предстоит пересмотреть некоторые ее звенья, так как в отдельных случаях те или иные подсемейства (или семейства), на наш взгляд, содержат гетерогенные роды. То же можно сказать и в отношении септограмм представителей семейства Tetragonitidae (Gaudryceratidae).

Не менее ясная картина наблюдается в соотношениях септограмм у белемнитид. По данным Г.К. Кабанова (1967), на приведенном им графике (рис. 61) отчетливо видно, что септограммы анцестральных родов (подсемейство Duvaliinae) стоят значительно выше и ближе к оси ординат, чем у потомковых родов (подсемейство Belemnoprininae), т.е. общая картина аналогична той, которая была прослежена для аммонитид - предки имеют меньшее число септ по сравнению с потомками, а расстояния между ними у предков больше.

Сравнительно трудно уловить рассматриваемую закономерность у наутилоидей. У них эта особенность проявляется в том случае, если время существования сравниваемых родов значительно отдалено (рис. 62). По всей вероятности

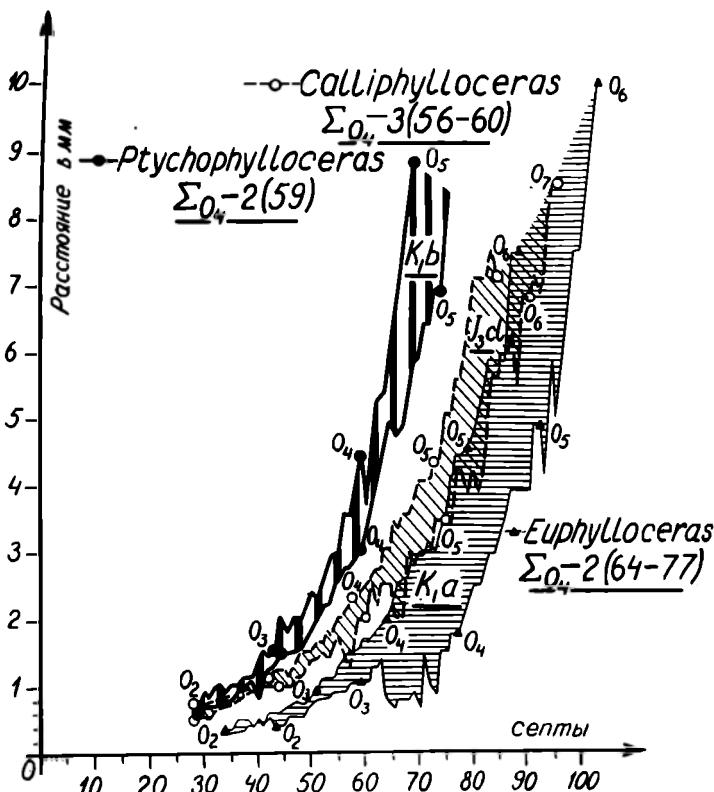


Рис.48. Пределы вариаций септограмм подсемейства Phylloceratinae. Семейство Phylloceratidae. J<sup>3</sup>c1 - Верхняя бра, келловей; K<sub>1</sub>b - нижний мел, берриас; K<sub>1</sub>a<sup>3</sup> - нижний мел, апт. Обозначения см.на рис.44

это связано с тем, что наутилоиды относятся к весьма консервативной группе, не поддающейся значительным эволюционным изменениям в течение длительного геологического времени.

Подводя итог анализу септограмм, можно прийти к общему выводу о том, что чем более эволюционирующая группа головоногих моллюсков, тем более отчетливо выражена рассматриваемая закономерность – предки имеют меньшее число и на значительном расстоянии расположенные септы, чем потомки. Среди головоногих моллюсков наиболее быстроразвивающимися (эволюционирующими) организмами являются аммонитиды. В темпах развития несколько уступают белемнитиды, а затем и наутилоиды.

Таксономическое значение септограмм. Учитывая изложенное, приходим к заключению, что септограммы и их взаимоотношение сами по себе имеют не определенное систематическое, а индикаторное значение. Они могут указывать на незавершенность, недоработанность той или иной системы.

О вариациях септограмм. Зависимость септограмм и увеличение числа септ в филогенезе было подтверждено диаграммами пределов вариаций септограмм, на которых можно видеть, что группа септограмм потомко-

Рис.49. Септограммы семейства Berriasellidae.  
 $K_1 b_2$  - нижний мел, средний берриас, зона Protagonothoides malbosii;  $K_1 b_2'$  - нижний мел, средний берриас, зона Dalmasiceras dalmasi;  
 $K_1 b_3$  - нижний мел, верхний берриас, зона Tauricoceras crassiscostatum.  
Обозначения см. на рис.41, 43

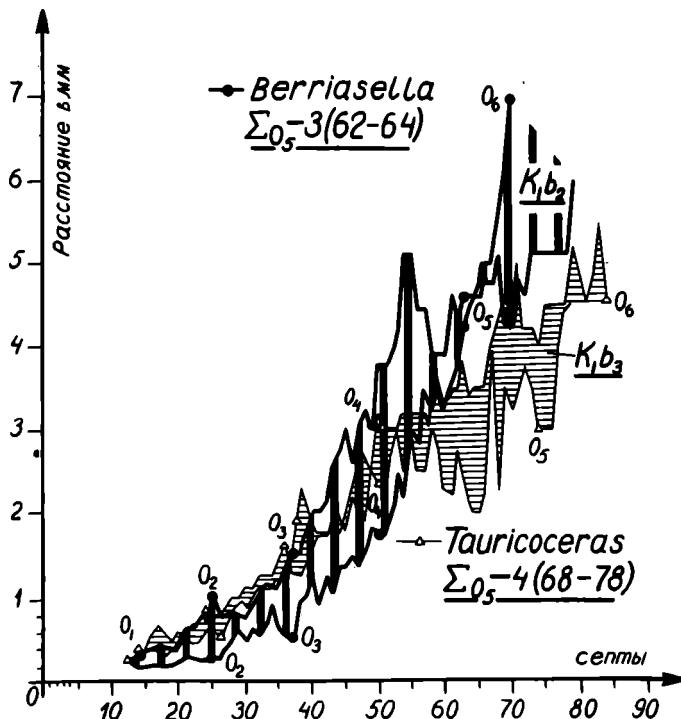
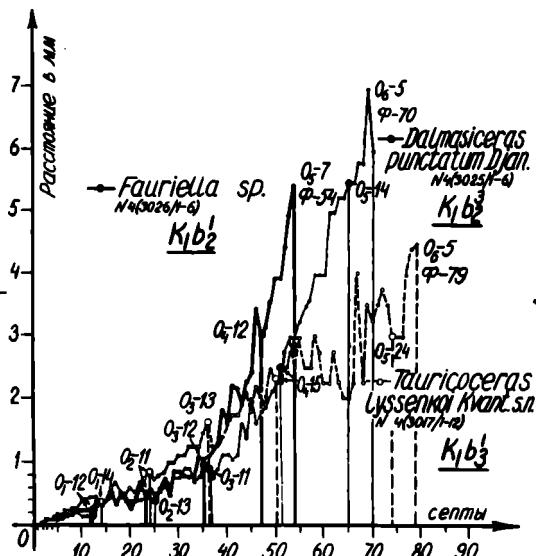


Рис.50. Пределы вариаций септограммы семейства Berriasellidae.  $K_1 b_2$  - нижний мел, средний берриас;  $K_1 b_3$  - нижний мел, верхний берриас. Обозначения см. на рис.44

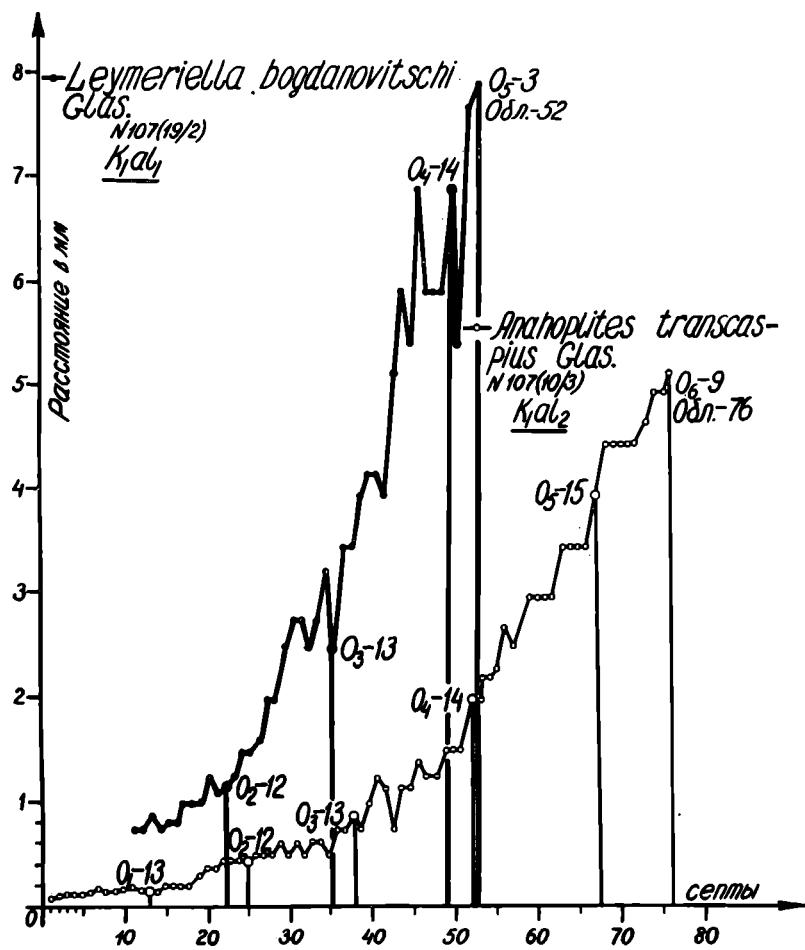


Рис. 51. Септограммы семейств Leymeriellidae и Noritidae.  
 К<sub>1</sub>ал<sub>1</sub> - нижний мел, нижний альб; К<sub>1</sub>ал<sub>2</sub> - нижний мел, средний альб.  
 Обозначения см. на рис. 41, 43

вых родов (горизонтальная или наклонная штриховка) всегда расположена значительно ниже и правее группы септограмм анцепстральных родов (вертикальная штриховка). Эффект увеличения количества септ у потомков определяется по экстремальным значениям, лежащим в виде суммы ( $\Sigma$ ) септ для определенного числа оборотов и количества экземпляров, приводимых на рисунках под родовыми названиями (рис. 44, 46, 48, 50, 53, 55, 58).

Корреляционная связь между числом септ и поперечным сечением оборотов. Одним из сложных представляется вопрос о корреляционных взаимосвязях между отдельными структурами раковины аммонитов. А.И. Дианелидзе (1946) считает, что расстояние между септами определяется как функция соотношения между скоростью роста раковины от устья вперед и скорость построения новой септы. Х.Хельдер (Holder, 1960) указывал на необходимость корреляции числа оборотов раковины аммонитов с числом перегородок.

Рис.52. Сентограммы семейства Silesitidae.  
К<sub>1</sub>б<sub>2</sub> - нижний мел, баррем; К<sub>1</sub>а<sub>3</sub> - нижний мел, верхний апт, клансеи.  
Обозначения см. на рис. 41, 43

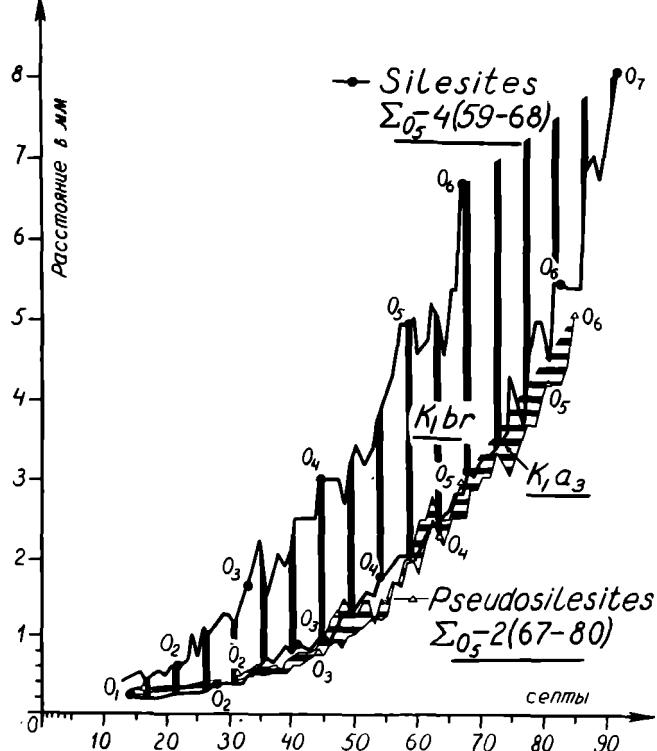
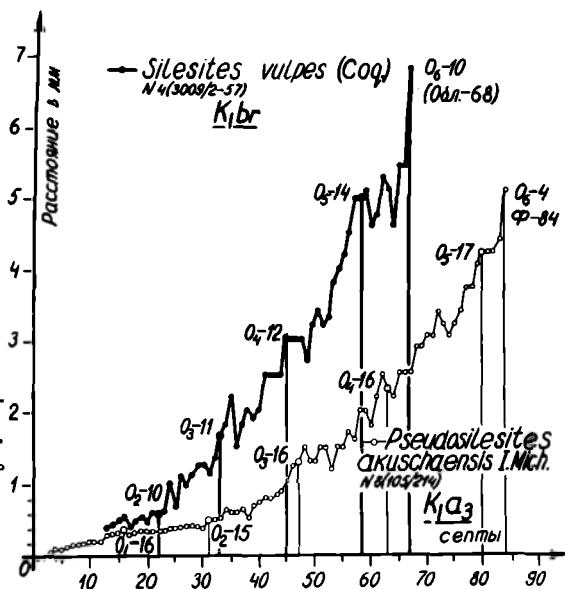


Рис.53. Пределы вариаций сентограмм семейства Silesitidae. К<sub>1</sub>б<sub>2</sub> - нижний мел, баррем; К<sub>1</sub>а<sub>3</sub> - нижний мел, верхний апт, клансеи. Обозначения см. на рис. 44

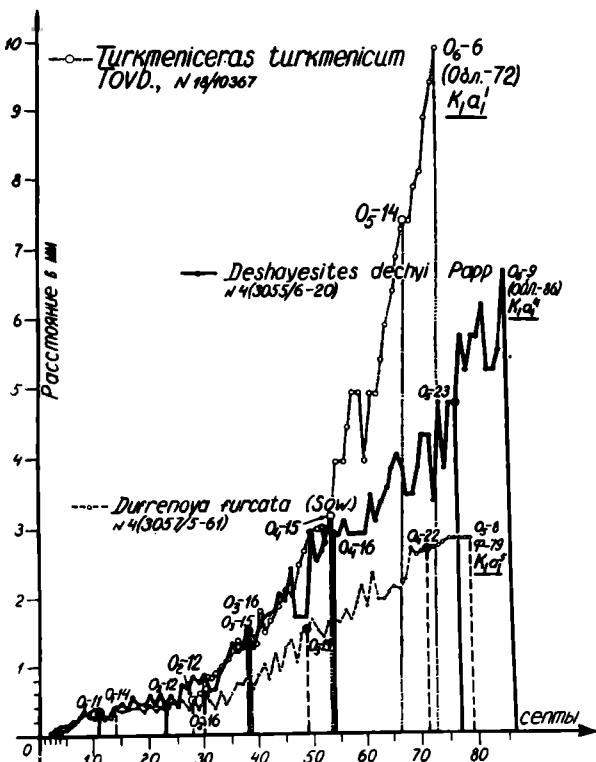


Рис. 54. Септограммы семейства Deshayesitidae.  
 $K_1a'$  - нижний мел, нижний апт, зона *Turkmeniceras turkmenicum*,  $K_1a''$  - нижний мел, нижний апт, зона *Deshayesites dechyi*,  $K_1a'''$  - нижний мел, нижний апт, зона *Durrenoya furcata*. Обозначения см. на рис. 41, 43

Корреляции между числом камер фрагмокона и формой поперечного сечения раковин были намечены Ю.Д. Захаровым (1971). По его мнению, аммоноидей различаются по форме раковин и имеют различное число камер. Многие раковины с широкими и низкими оборотами характеризуются минимальным количеством камер, в то время как у аммоноидей с тонкодискoidalными или тонколинзовидными раковинами – значительно большее число камер. В подтверждение Ю.Д. Захаров приводит несколько примеров. Однако в более поздней работе (1978) он уже пишет, что у аммоноидей, обладающих широкими и умеренно низкими оборотами, наблюдается как ограниченное, так и достаточно большое число гидростатических камер. Увеличение числа камер в уплощенных фрагмоконах объясняется как способом увеличения дополнительной прочности раковины. Сгущения перегородок увязываются также и с другими причинами, в частности с сезонными явлениями, не связанными с формой поперечного сечения оборотов.

Г. Вестерманн (Westermann, 1975), изучая строение и плавучесть простых фрагмоконов пефалопод отмечает, что у длинноконических (лонгиконических) раковин с узким сечением септы располагаются более редко, чем у короткоконических (бреконических) раковин с широким сечением. По его мнению, длинноконические фрагмоконы были способны выдерживать большие давления до глубины

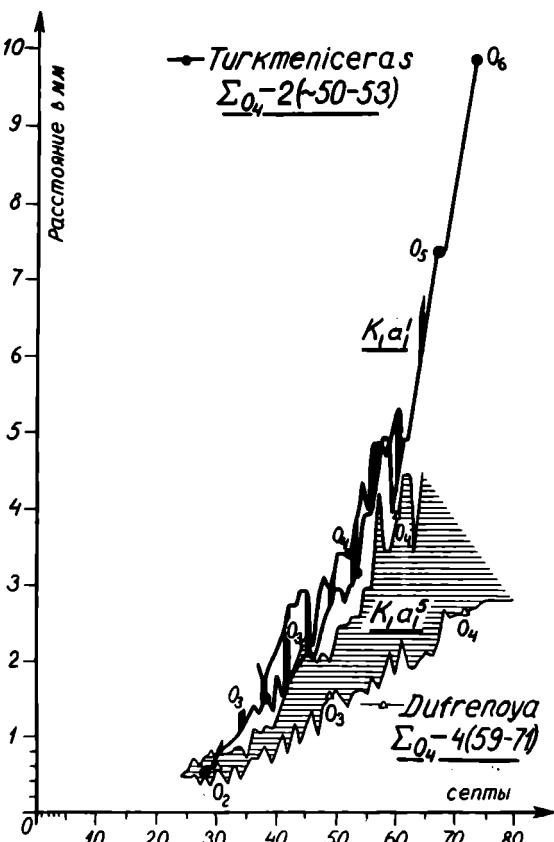


Рис. 55. Пределы вариаций септограмм семейства Deshayesitidae.  $K_1a_1$  – нижний мел, нижний альт, зона *Turkmeniceras turkmenicum*;  $K_1a'_1$  – нижний мел, нижний альт, зона *Dufrenoya furcata*. Обозначения см. на рис. 44.

250 м, а короткоконические были менее прочными и поэтому цефалоподы вряд ли могли опускаться ниже 200 м, хотя они и были более подвижными. Сложный характер септ у аммонитов связан с функцией распределения внешнего давления. Г. Вестерманн сомневается, что аммониты опускались до больших глубин, как это предполагает Х. Муттей.

В. В. Друшциц и Л. А. Догужаева (1981) усматривают связь между формой обогорта и числом септ. Так, многосептальные обороты отмечены у полуинволютных и инволютных раковин, имеющих высокие обороты (филлоператиды, аконецератиды), или, напротив, широкие и низкие (некоторые симбирскитиды). Среднесептальные обороты чаще фиксируются у форм с эволютной или полуэволютной раковиной (литоцератиды).

Анализ литературных данных (Захаров, 1968, 1971, 1978; Друшциц, Догужаева, 1981 и др.), а также собственного довольно представительного фактического материала для родов одного семейства не всегда показывает одну и ту же постоянную зависимость количества септ от сечения оборотов. Не всегда у аммонитов с толстыми оборотами наблюдается минимальное число септ, а с тонки-

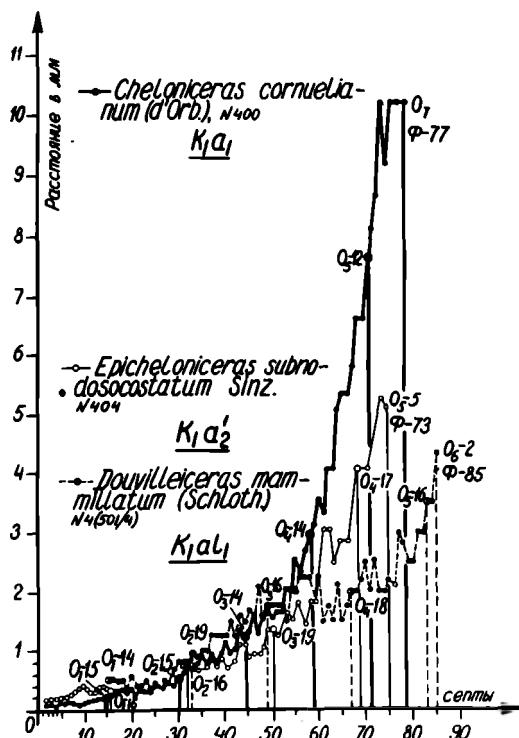


Рис. 56. Сентограммы семейства Pouvilleicidae - ratidae. K<sub>1a1</sub> - нижний мел, нижний альт; K<sub>1a2</sub> - нижний мел, средний альт, зона Epichoneticas subnodosostatum, K<sub>1a1</sub> - нижний мел, нижний альб, зона Leymeriella tardfurcata. Обозначения см. на рис. 41, 43

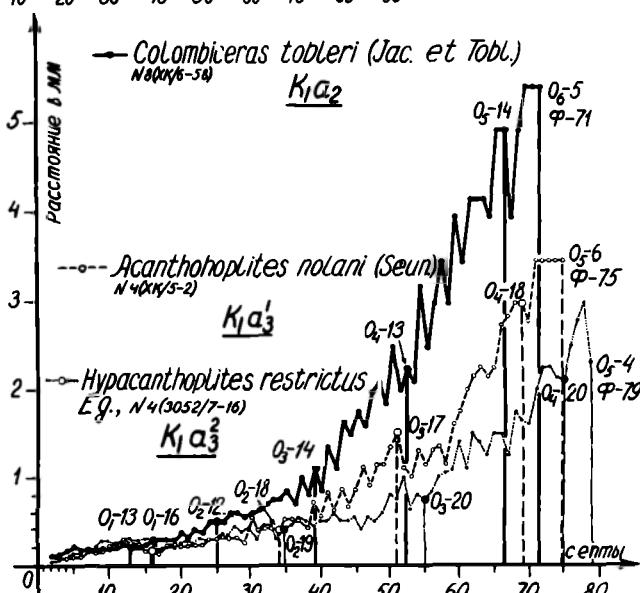


Рис. 57. Сентограммы семейства Acanthohoplidae. K<sub>1a2</sub> - нижний мел, средний альт; K<sub>1a3</sub> - нижний мел, верхний альт, клансы, зона Acanthohoplites nolani; K<sub>1a3</sub>' - нижний мел, верхний альт, клансы, зона Hypacanthoplites jacobi. Обозначения см. на рис. 41, 43

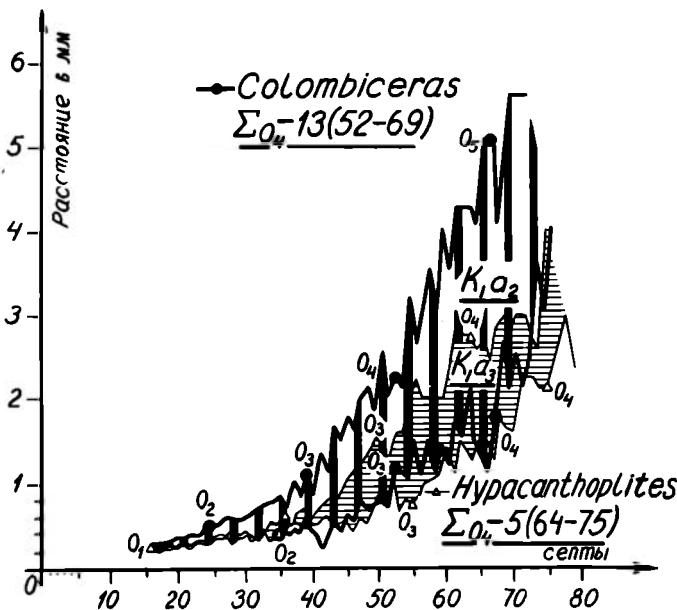


Рис. 58. Пределы вариаций седиментограмм семейства Acanthoplites (Hypacanthoplites) из отложений олигоцена. К1а<sub>2</sub> - нижний мел, средний апт, гаргаз; К1а<sub>3</sub> - нижний мел, верхний апт, клансей. Обозначения см. на рис. 44

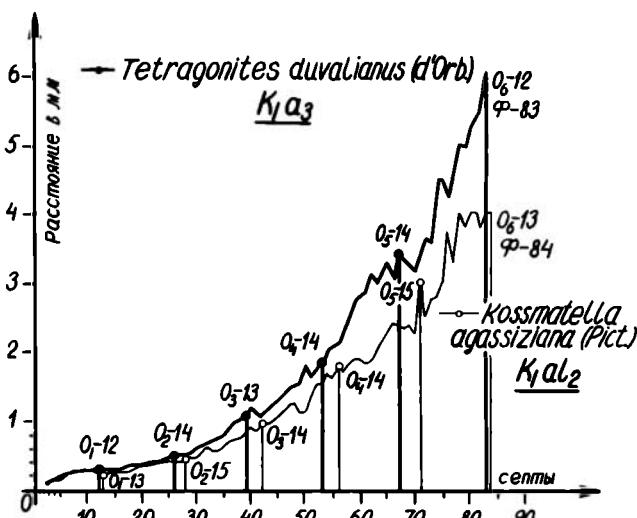


Рис. 59. Седиментограммы подсемейства Tetragonitinae. Семейство Тетрагонитиды (по Друшицу, Долгужаевой, 1981, стр. 68, рис. 24, часть). К1а<sub>3</sub> - нижний мел, верхний апт, клансей; К1а<sub>2</sub> - нижний мел, средний альб. Обозначения см. на рис. 41, 43.

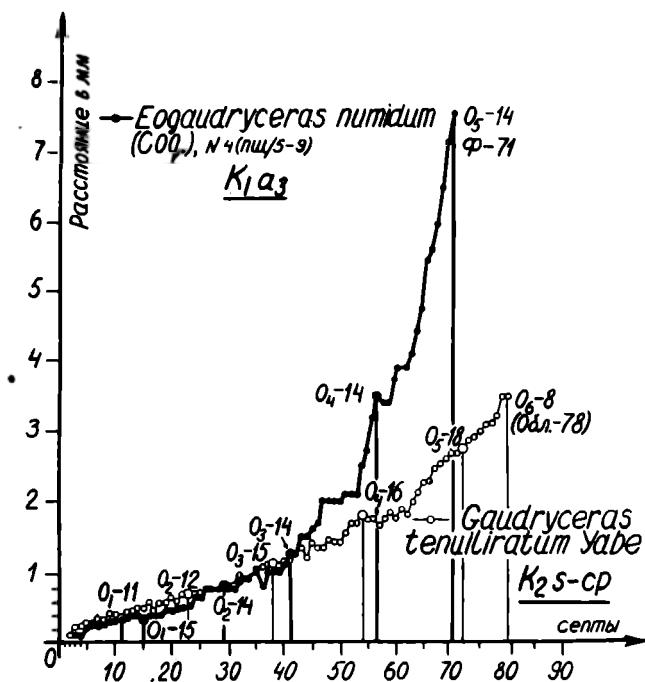


Рис. 60. Сентограммы подсемейства Gaudryceratinae. Семейство Tetragonitidae (*Gaudryceras tenuiruratum* Яв.). — по данным Друшнина, Догузаевой, 1981, стр. 75, рис. 27). Каз. — нижний мел, верхний ант, клансы; Куз-ор — верхний мел, сантон-кампан. Обозначения см. на рис. 41, 43.

ми – максимальное (Ломинадзе, 1982). Для иллюстрации к сказанному достаточно привести несколько примеров (табл.7).

Род *Columbites* в семействе *Columbitidae* Spath, 1934 (*Ceratitida*) является анцестральным по отношению к роду *Subcolumbites*. У этого последнего (Захаров, 1968) обороты в два-два с лишним раза толще (В/Д - 61-86), чем у *Columbites* (В/Д - 33-37). Несмотря на это, количество септ для пяти оборотов у потомкового рода со значительно широкими оборотами больше, чем у анцестрального - 46 против 43 (Захаров, Кришошапкина, 1976). К сожалению, в работах Ю.Д.Захарова отсутствуют те данные, которые позволили бы произвести дальнейшую корреляцию.

Корреляции между числом септ и сечением оборотов можно проследить и на нашем фактическом материале (см. табл. 7).

В семействе Dorsoplanitidae род *Laugeites*, по отношению к *Pavlovia*, является потомковым. У него ширина оборотов меньше, чем у *Pavlovia*, а количество септ значительно больше - 51-59 против 48-52.

Потомковый род *Salfeldiella*, по отношению к *Sowerbiceras* (семейство Phylloceratidae), имеет значительно более толстые и относительно широкие обороты; число септ для 4-х оборотов у *Salfeldiella* колеблется в пределах 61-66, а у *Sowerbiceras* - до 60.

Такая же зависимость наблюдается в семействе *Berriasellidae*. У взду-  
того потомкового рода *Tauricoseras* по сумме 5 оборотов количество септ зна-  
чительно больше — 68–78, чем у более древних сильно уплощенных родов *Faurie-  
lla* и *Dalmasiceras* — 54-и 65.

Рис.61. Септограммы представителей семейства *Bellerinidae*:  
1 - подсемейство *Divalinae*, 2 - подсемейство *Bellerinoporaiae*  
(Кабанов, 1967, с.47, рис. 32)

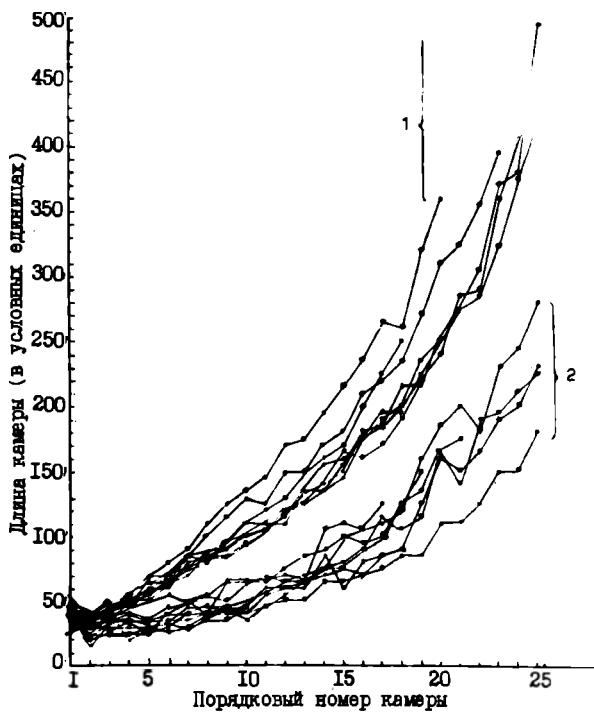


Рис.62. Септограммы представителей семейства *Nautilidae* Blainville, 1825. Обозначения:  
нижний мел, баррем - K<sub>1</sub>бр (?);  
алт - K<sub>1</sub>а; верхний мел, турон-  
коньяк (?) - K<sub>2</sub>т-кн.

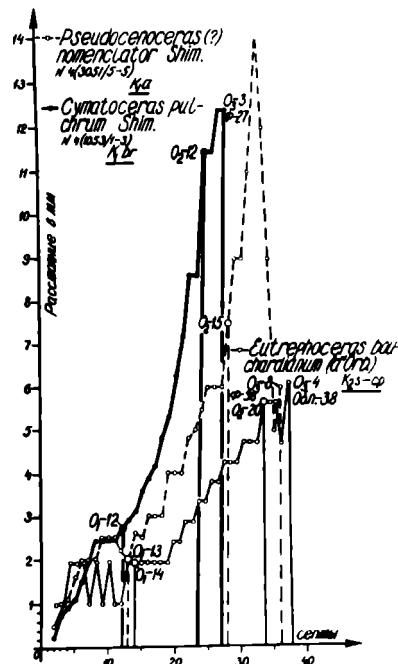


Таблица 7

Корреляционная связь между диаметром, высотой, шириной оборотов и количеством септ

Название семейств и родов	№ обр.	Д	В	Ш	В/Д	В/Ш	Ш/Д	Число септ на оборотах					Сумма септ	Относ. септ
								0 <sub>1</sub>	0 <sub>2</sub>	0 <sub>3</sub>	0 <sub>4</sub>	0 <sub>5</sub>		
<u>Berriasellidae</u>														
<i>Fauriella K<sub>1</sub>b<sub>2</sub><sup>1</sup></i>	4(3026/I-6)	31,5	10,0	6,0	32	I,67	I9	I2	II	I2	I2	7Ф	54	y <sup>1)</sup>
<i>Dalmasiceras K<sub>1</sub>b<sub>2</sub><sup>3</sup></i>	4(3025/I-6)	48,0	18,0	II,0	38	I,64	23	I2	I3	II	I5	I4	65	"_"
<i>Tauricoceras K<sub>1</sub>b<sub>3</sub><sup>3</sup></i>	4(3017/I-I5)	37,6	10,5	I2,5	28	0,84	33	I2	II	I2	I5	23	73	-IIIс
	4(3017/I-I2)	41,0	13,6	I3,3	33	I,02	32	I4	II	I3	I5	24	77	"_"
	4(3017/I-I6)	44,0	13,3	I2,8	30	I,03	29	~I5	II	I2	I5	26Ф	78	"_"
<u>Laymeriellidae</u>														
<i>Laymeriella K<sub>1</sub>al<sub>1</sub></i>	I07(I9/2)	32,8	I4,0	8,0	43	I,75	24	II	I2	I3	I4	5	55	y
<u>Hoplitidae</u>														
<i>Anahoplitites K<sub>1</sub>al<sub>3</sub></i>	I07(I0/3)	29,7	I3,5	8,4	45	I,60	28	I3	I2	I3	I4	I5	67	"_"
<u>Deshayesitidae</u>														
<i>Turkmenicasras K<sub>1</sub>a<sub>1</sub><sup>1</sup></i>	I8/I0367	~48,0	I7,5	I6,5	36	I,06	34	~I0	~I2	I6	I5	-	53	IIIс
<i>Deshayesites K<sub>1</sub>a<sub>1</sub><sup>4</sup></i>	4(3053/a-3)	21,0	9,5	5,6	45	I,70	27	I4	I5	I7	I9Ф	-	65	y
	8(K-I-I5)	22,1	10,5	8,0	48	I,32	36	I4	I4	I7	I8	-	63	"_"
	4(3053/a-4)	29,0	I2,0	8,2	41	I,46	28	I3	I3	I6	I9	-	60	"_"
	4(3053/a-6)	33,5	I4,0	8,2	42	I,70	24	I3	I5	I7	I7	-	62	"_"
<i>Dufrenoya K<sub>1</sub>a<sub>2</sub><sup>5</sup></i>	8(I04/8)	25,0	9,3	8,0	37	I,I6	32	~I2	I3	I6	2I	-	62	"_"
	4(3057/5-29)	25,7	II,7	7,5	46	I,56	29	~I3	I9	I8	I6	-	66	"_"
	8(I04/7)	27,4	8,6	7,2	3I	I,I9	26	~I2	I7	I5	I5	-	59	"_"
<u>Douvilleiceratidae</u>														
<i>Epicheloniceras K<sub>1</sub>a<sub>2</sub><sup>1</sup></i>	4(XБ/4-86)	I6,8	7,1	I0,0	42	0,7I	60	I4	I5	I3	I8	-	60	IIIс
	4(XБ/4-80)	20,0	8,7	I3,0	44	0,67	65	I4	I5	I7	I7Ф	-	63	"_"
	4(3055/9-5)	25,0	II,2	I5,0	45	0,75	60	I4	I8	I5	I5	-	62	"_"

Douvillsiceras K <sub>1</sub> a <sub>1</sub>	4(50I/4)	27,0	II,5	I5,0	43	0,77	56	I4	I9	I6	I8	-	67	у
Acanthohoplites Colombiceras K <sub>1</sub> a <sub>2</sub>	4(ХБ/4-64)	16,0	6,8	7,0	42	0,97	44	I7	I5	I7	I7Ф	-	66	шс
	8(I0I/58)	16,5	6,5	7,0	39	0,93	42	I7	I9	I8	I5	-	69	"-
	4(ХБ/4-67)	18,0	7,5	8,6	42	0,87	48	I7	I8	I7	I5	-	67	"-
	8(I0I/359)	18,0	6,5	6,4	36	I,02	36	I6	I6	I8	I8	-	68	"-
	8(I0I/340)	23,5	I0,0	I0,0	43	I,00	43	I5	I8	I6	I3	-	62	"-
	8(I0I/288)	27,0	II,3	II,0	42	I,03	41	I5	I9	I7	I5	-	66	"-
Acanthohoplites K <sub>1</sub> a <sub>3</sub>	4(ХБ/4-53)	29,0	I3,0	II,0	45	I,I8	38	I3	I4	I7	I5	-	59	шс
	4(3053/4-5)	29,5	I2,0	I2,0	41	I,00	41	I8	I7	I6	I6	-	67	"-
	8(I0I/362)	30,5	I2,5	I3,0	41	0,96	43	I6	I8	I7	I5	-	66	"-
	8(I0I/344)	31,0	I3,5	I2,0	44	I,I2	39	I5	I7	I8	I6	-	66	"-
	4(K/2-I)	54,4	22,5	I7,2	41	I,3I	32	I6	I9	I6	I4	-	65	"-
Hypacanthoplites K <sub>1</sub> a <sub>3</sub>	8(III/5a)	I3,7	5,5	4,2	40	I,3I	3I	I6	I8	I9	7Ф	-	60	у
	8(I06/34)	I7,0	6,7	6,6	39	I,02	39	I6	20	I7	I6Ф	-	69	"-
	8(III/5)	20,4	7,6	6,4	38	I,20	3I	I8	2I	I8	I8Ф	-	75	"-
	4(ХК/5-2)	29,0	I2,2	I0,0	42	I,22	34	I6	I8	I7	I8	-	69	"-
	8(I05/I33)	30,5	I3,0	9,0	43	I,44	30	20	I8	I8	I9	-	60	"-
	4(3052/7-II)	38,0	I7,0	I4,0	45	I,2I	37	I3	I7	I5	I5	-	60	"-
	4(3059/3-5)	I9,9	9,4	8,0	47	I,I8	40	I8	I8	I4	I5	-	65	"-
	4(3052/7-I6)	22,0	I0,0	8,0	45	I,25	36	I6	I9	20	20	-	75	"-
	4(K/6-2)	26,0	I0,5	9,0	40	I,I7	35	I6	20	I4	I4	-	64	"-
	4(III/5-8)	33,0	I3,6	II,0	4I	I,I8	33	I9	I7	I7	I7	-	70	"-

I) У - узкое сечение, Шс - широкое сечение, Ф - финальная септа.  
Д,В,Ш - диаметр, высота и ширина оборотов и их соотношения.

У представителей семейства *Silesitidae* (и у предков и у потомков) приблизительно одинаковая толщина оборотов, однако количество септ, судя по сумме 4-х оборотов, у потомков (*Pseudosilesites*) больше – 59–63, чем у предков (*Silesites*) – 46–54.

В составе семейства *Deshayesitidae* предковый род *Turkmeniceras*, по сравнению с потомковыми – *Deshayesites* и *Dufrenoya*, имеет относительно более вздутые обороты и по сумме 4-х оборотов 53 септы, в то время как у *Deshayesites* и *Dufrenoya* приблизительно одинаково вздутых (но более уплощенных чем *Turkmeniceras*) значительно больше: у *Deshayesites* – 52–65, а у *Dufrenoya* – 59–66.

В семействе *Douvilleiceratidae*, у наиболее древнего рода *Cheloniceras* (Друшциц, Квантальян и др., 1981, 1982) более приплюстрые обороты по сравнению с потомковыми родами *Epicheloniceras* и *Douvilleiceras*, однако количества септ у двух последних по сумме 4-х оборотов у *Epicheloniceras* – 60–67, а у *Douvilleiceras* – 67, против 58 у *Cheloniceras*.

У предкового рода *Colombiceras* (семейство *Acanthohoplitidae*) относительно более широкие обороты, чем у потомковых родов *Acanthohoplites* и *Hypacanthoplites*. По сумме 4-х оборотов у *Colombiceras* количество септарьирует в пределах 59–69, *Acanthohoplites* – 60–75, а у *Hypacanthoplites* – 64–75.

Наконец, приведем еще один пример. В семействе *Tetragonitidae* у потомкового рода *Gabbiceras* очень широкие обороты, примерно в 2 раза толще, чем у представителей предкового *Tetragonites*; разница же в количестве септ по подсчетам для 5 оборотов следующая: у *Tetragonites* – 71, а у *Gabbiceras* – 75 септ.

Если внимательно присмотреться к табл. 7, легко можно заметить, что число септ у потомковых родов возрастает в основном на первых четырех оборотах, т.е. тогда, когда поперечное сечение оборотов почти у большинства аммонитов широко-ovalное или приближается к нему. Изменение сечения оборотов, особенно возрастание в высоту и ее преобладание над шириной, происходит на сравнительно более поздней стадии развития раковины. Поэтому говорить о строгой прокороченности того или иного количества септ к толщине оборотов, по нашему мнению, не приходится.

Корреляцию можно было бы конечно продолжить и дальше, но думаем, что для освещения вопроса о взаимосвязи количества септ с поперечным сечением оборотов у планосpirально свернутых аммонитов, рассмотренных примеров вполне достаточно. Однако отметим, что из рассмотренного правила существуют и исключения (или отклонения). Имеются случаи, когда увеличение числа септ у потомковых родов наступает несколько более поздно. Так, например, у рода *Tauricoceras* (семейство *Berrisellidae*) наблюдается почти такая же (или незначительно отличается) сумма септ на первых четырех оборотах, как и у антропоморфных родов *Fauriella* и *Dalmasiceras*. На 5-м же обороте число септ у *Tauricoceras* увеличивается внезапно – от 18 до 26, как бы компенсируя "недостачу" септ на предшествующих оборотах.

Резюмируя можно констатировать, что независимо от толщины оборотов во всех приведенных выше случаях наблюдается все одна и та же стереотипная закономерность, один и тот же эффект – у древних, предковых родов произвольно взятого семейства – минимальное, а у потомковых – наибольшее, максимальное количество септ.

Суммируя приведенные фактические данные об изменении числа септ у аммоидей приходим к следующему основному выводу – в пределах отдельно взятого семейства эволюция числа септ была направлена от мало-

центральные роды) к многосептальному (потомковые роды) типу, что, возможно, является общей тенденцией в развитии головоногих моллюсков.

Механизм образования септ у речентных головоногих моллюсков. Сравнительно недавно у современных наутилоидей, а также у палеозойских ортоцератоидей и у некоторых позднеевропейских и позднемедовых аммониоидей, были обнаружены так называемые муральные гребни (Blind, 1975, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981, рис. 63). Как выяснилось они принимают участие в сложном процессе образования септ. Их наличие у разновозрастных головоногих моллюсков свидетельствует о филогенетически древнем образовании выделяющих их органов (Blind, 1975, 1980). Для оценки значения муральных гребней необходимо вкратце рассмотреть основные моменты механизма образования септ у речентных головоногих, поскольку в отечественной литературе они не освещены.

Наблюдения над процессом образования камер у *Nautilus* в Новой Кaledонии, вблизи Нуках, в условиях аквариума привели к весьма интересным результатам, имеющим большое научное значение (Ward, Greenwald, Magnier, 1981; Ward, Chamberlain, 1983). Согласно этим исследованиям цикл образования камер у наутилуса условно подразделяется на 4 этапа.

Первый этап начинается тогда, когда предыдущая камера на 50% освобождается от камерной жидкости и определяется моментом начала секреции мурального гребня. В анатомированном экземпляре *Nautilus macromphalus* с уже образованным муральным гребнем было установлено, что на данном этапе септальная мантия все еще примата к предыдущей септе. Стадия образования мурального гребня продолжается от 14 до 18 дней и завершается продвижением септальной мантии вперед в хилой камере, после чего она прикрепляется к новому муральному гребню и начинает кальцификацию новой септы.

Второй этап начинается секрецией септы, что может происходить 2–3 недели спустя после начала формирования мурального гребня. Одновременно с секрецией септы сифон начинает кальцификацию нового соединительного кольца внутри полости новой камеры, которая полностью заполнена камерной жидкостью. Продолжительность этого этапа 18–34 дня.

Третий этап начинается до завершения кальцификации септы. Но эта камера освобождается от жидкости, а новая септа продолжает утолщаться. Вытеснение жидкости продолжается до уровня, когда ее непосредственный кон tact с сифоном (соединительным кольцом) прекращается.

Четвертый этап уровень жидкости в камере понижается настолько, что прерывается непосредственный контакт с сифоном. Даже после начала формирования новой камеры продолжается ее опорожнение до полного удаления жидкости.

Давление газа внутри камер у наутилуса постоянное и, по данным А. Биддер (Bidder, 1962) и Е. И. Дентона и И. Б. Гилпин-Брауна (Denton, Gilpin-Brown, 1966), никогда не превышает одной атмосферы независимо от изменения глубины погружения животного. Следовательно, одной из основных функций камерной жидкости является защита кальцифицируемой септы от воздействия давления окружающей среды. Удаление камерной жидкости должно начаться только после достижения достаточной толщины септы (1/3–2/3 своей конечной толщины), обеспечивающей стойкость к перепадам давления между двумя сторонами септы. Наряду с этим, в процессе образования камер важная роль отводится также регуляции объема камерной жидкости, которая имеет значение и для стабилизации плавучести. Этот этап протекает при полной кальцификации септы. Одновременно, по данным анализа радиографических снимков, устанавливается формирование

нового мурального гребня, указывающего на начало нового цикла образования камер (рис.63).

Продолжительность третьего и четвертого этапов вместе составляет 135 дней. Кальцификация септы продолжается 80–100 дней. Скорость прироста раковины со стороны устья – 0,9–0,25 мм за день. В общей сложности цикл образования камер длится от 70 до 120 дней. Судя по проведенным экспериментам, продолжительность роста животных составляет 5–6 лет. Период между началом кальцификации септы и началом удаления жидкости в общем цикле образования камер должен быть периодом сильно уменьшающейся плавучести.

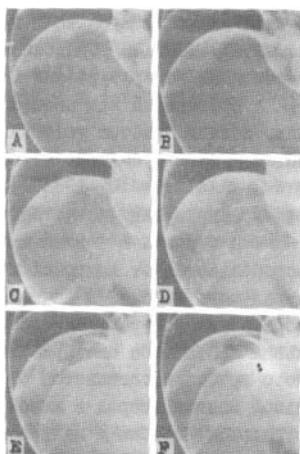
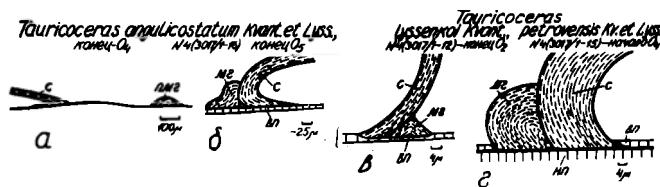


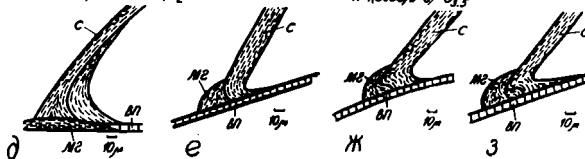
Рис.63. Радиографические снимки, демонстрирующие цикл образования камер. А-В – образование мурального гребня; С-Д – секреция септы; Е-Ф – удаление жидкости (Ward, Greenwald, Magnier, 1981, с. 488, т. 7).

Муральные гребни у аммонитов. Как уже отмечалось, муральные гребни были обнаружены сравнительно недавно. По своим очертаниям они не отличаются от очертаний септальной линии (Blind, 1975). Наши исследования (Кванталиани, 1983) показали, что у изученных аммонитов наблюдается два основных способа прикрепления септ к муральному гребню: с дорсальной (рис.64 б, г, е–л; табл. XI, XXXII, XLII, L XI) и сверху (как бы "сидя" на гребне, рис.64 д). Форма собственно муральных гребней в медиальной плоскости может быть самой различной и не стандартной даже для отдельно взятого индивида. В процессе онтогенеза она может варьировать в значительных пределах (рис.64 е–и; табл. L XI). Способы прикрепления гребней также разнообразны – к органическому слову, выстланному на внутренней поверхности жилой камеры или к внутреннему призматическому слову. В некоторых случаях происходит "надстройка" мурального гребня, очевидно, для увеличения прочности септы (рис.64 к; табл. XLII).

Помимо муральных гребней, непосредственно связанных с септами, в межсептальных промежутках (как на вентральной, так и на дорсальной сторонах, иногда в пределах одной и той же камеры) были обнаружены вадутия (рис.64а; табл. XII; табл. XXXII, фиг.2), имеющие призматическую микроструктуру. Исходя из этого, вадутия по форме и местоположению, не отличимые от настоящих муральных гребней, нами рассматриваются как промежуточные. Они, по всей вероятности, образовались при кратковременных остановках тела при очередном подтягивании внутри жилой камеры. Очевидно к этим промежуточным муральным гребням прикреплялись органические мембранны, описание О.Шиндевольфом (Schindewolf, 1967). Вполне возможно, что до окончательного построения септы в ги-



*Dufrenouya tuckesoni* Casey, *Parahoplites debilicostatus* I. Mich.,  
N443057/5-29 конец О2



*Parahoplites debilicostatus* I. Mich.,  
*tatum angulata* Eg., *Douvilleiceras mammillatum* (Schlotheim),  
N443053/5-6-О2

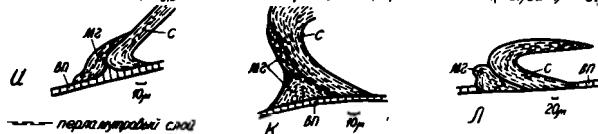


Рис. 64. Схемы строения муральных гребней у раннемеловых аммонитов, составленные по снимкам в РЗМе: а, в, д, е -и - с дорсальной стороны; б, г, ж, л - с вентральной стороны.  
Обозначения см. на рис. 3

дростатической камере остановки животного происходили неоднократно и каждая задержка оставила след в виде органической пластиинки, которая из-за хрупкости сохранилась крайне редко (Друшциц, Догулаева, 1981). Наиболее устойчивыми и не поддающимися разрушению, по сравнению с указанными пластиинками, являются промежуточные муральные гребни – свидетели периодических остановок животных в жилой камере.

Муральные гребни у аммоноидей в отличие от наутилоидей (учитывая сложную гофрировку задней части мантии), очевидно, формировались на новом месте – на месте будущей септы, после продвижения тела животного вперед.

О возможной последовательности образования септ у аммоноидей. Способ построения новых септ у аммоноидей и современных головоногих моллюсков вызывает интерес с давних времен, о чем можно судить по работам, с той или иной полнотой затрагивавшим данный вопрос. Механизм образования септ разным авторам представляет-ся по-разному. Ниже вкратце рассмотрим некоторые из этих работ.

А.И. Дианелидзе (1946) полагал, что новая септа закладывалась в контакте со старой, но не на периферии, а в центральной части септальной мантии. Стимулом для ее образования служил очень тонкий слой газа <sup>1)</sup>, по-видимому, существующий между септой и телом животного. Следовательно, новая септа развиваясь должна была точно копировать старую. Уже переместившись на необходимое расстояние, на новом месте септа срасталась со стенкой раковины.

<sup>1)</sup> По наблюдениям А.Биддер (Bidder, 1962) над современным наутилусом для предположения о наличии газа между телом животного и септой не находят подтверждения

Н.Г.Химшиашвили (1957) большое место уделяет разбору причин гофрировки перегородочной линии и функциональному значению этого явления. Рассматривая вопрос о механизме выделения септ он в основном принимает гипотезу А.И.Джанелидзе, но считает, что образование новой септы обязательно начинается после перемещения мягкого тела животного вперед. Точное повторение рисунка перегородочной линии определяется достаточной стабильностью формы мягкого тела, не изменявшего значительно своих очертаний вследствие перемещения.

На ископаемых образцах триасовых аммонитов Р.Джоном (John, 1909) были обнаружены и описаны следы внутрикамерных движений тела животного. Подобные следы в промежутках между септами были отмечены также Ю.Н.Поповым (1959). На основании этих наблюдений он предположил, что для построения новой септы отделение мантии от септы и мускулов от стенки раковины происходило в два приема. По-видимому, сначала медленно продвигались вперед участки аннулярной связки, соответствующие отпечаткам седел, а затем, после их закрепления, продвигались мускулы-лопасти.

Г.Вестерманн (Westermann, 1975) полагает, что образование септ у аммоноидей, вероятно, происходило следующим образом. Камерная жидкость оказывала дифференцированное давление на заднюю часть тела. Мантийные волокна располагались вдоль линии напряжения, что выражалось в углублении и удлинении складок мантии. Сначала выделялась конхиолиновая мембрана, которая затем замещалась известковой перегородкой.

Б.Блайнд (Blind, 1975), изучая структуру раковины современного наутилуса установил, что в его фрагменте каждая новая септа упирается в муральный край предыдущей септы. К муральному гребню прикрепляется эпителиальная мускулатура, связывавшая заднюю часть тела со стенкой раковины и участвующая в образовании септы. Аналогичное строение, по данным этого автора, наблюдается и в раковинах аммоноидей. У них также имеется муральный гребень, который обнаруживает ту же форму, что и септальная линия. Вероятно, к этому гребню прикреплялась и эпителиальная мускулатура, состоящая из отдельных складок. Складчатость способствовала лучшему прикреплению мускулов к стенке раковины. После укрепления мускулов начиналось образование новой септы, волнистая поверхность которой отражала характер эпителиальной мускулатуры.

Последовательность образования септ описывается и в ряде других работ (Друшц, 1956; Друшц, Хиами, 1970; Друшц, Месежников, Алексеев, 1982; Друшц, Кванталиани и др., 1982; Voigt, 1936; Bayug, 1977; Blind, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981 и др.). Попытаемся проблему образования септ рассмотреть с учетом результатов наших наблюдений над раковинами под растровым электронным микроскопом (Кванталиани, 1983, 1984б, в) и анализа литературных источников.

В отличие от наутилоидей у аммонитов септальная часть мантии, как видно, была построена весьма сложно. Она, как мы полагаем, целиком представляла эластичную, хорошо развитую мускулатуру, способную и напрягаться и расслабляться. По всей вероятности, этим свойством животное пользовалось и при образовании септ.

Учитывая данные актуалистического метода исследований (Blind, 1975, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981) мы предлагаем следующую возможную последовательность образования септ у аммоноидей.

Предыдущая камера у аммоноидей, очевидно также, как и у современного наутилуса, начинала освобождаться от камерной жидкости. Септальная мантия в этот момент должна была находиться в тесном контакте с предыдущей септой. Передний край мантии надстраивал новую часть раковинной трубы. Тело животного (постепенно вытесняемое вперед давлением жидкости, поступающей частично

из предыдущей камеры через сифон и частично из тела животного) очень медленно продвигалось вперед. Уже на новом месте происходило формирование мурального гребня – фундамента и опоры для построения новой септы. Существующий органический слой в жилой камере резорбировался и новый муральный гребень прочно соединялся с внутренним призматическим слоем раковины. Затем тело животного прикреплялось к новому муральному гребню. Позднее будущая камера полностью должна была заполниться жидкостью. Задняя септальная часть мантии, будучи прикреплена к муральному гребню, под давлением внутрикамерной жидкости сохраняла стабильность формы будущей септы. Септальный эпителий одновременно всей поверхностью септальной части мантии секретировал – первую органическую составляющую септы. Вслед за этим выделялся пластинчатый слой. Пластинчатая структура облегчала аммониту создание сложно изогнутой поверхности септ и их прочное прикрепление как к муральному гребню, так и внутренней поверхности стенки раковины. Одновременно с секрецией септы, септальный эпителий внутри мягкого тела животного в имеющемся, очевидно, углублении формировал сифон. В указанном углублении сифон находился с запасом длины в одну (возможно и в две) камеру, сложенную телескопически. При движении вперед он растягивался на длину одной камеры. Вокруг сифона выделялась конхиолиновая оболочка, края которой могли обнажаться. Конхиолиновый слой сифона был связан с первым конхиолиновым слоем септы.

Новая камера до полного завершения кальцификации септы должна была освободиться от жидкости. В то же время новая септа продолжала утолщаться.

Цикл образования септ завершался, очевидно, полной кальцификацией септы и формированием органического слоя, выстилавшего переднюю поверхность новой септы и полость жилой камеры. Все гидростатические камеры, таким образом, изнутри были покрыты органической пленкой или пелликулой. Септальная трубка, направляемая вперед, формировалась за счет складки, существующей в задней части тела аммонита и секретировалась септальным эпителем и также выстипалась снаружи и внутри органическими слоями. Одновременно с этим формировалась новый муральный гребень, означавший начало нового цикла образования камер.

Как видим, септальный эпителий секретировал трехслойную септу, состоящую из первого органического слоя, перламутрового и второго органического слоя. Согласно данным Ю.Д.Захарова и В.С.Грабовской (1984) и нашим наблюдениям, этот процесс у некоторых аммонитов несколько усложнялся путем образования дополнительных двух призматических слоев – переднего и заднего (в нашем случае).

Таким образом, сложный процесс образования камер у аммонитов, по всей вероятности, проходил также, как и у современного наутилуса, но с некоторыми отличиями. Возможно, аммонитам для образования новой септы требовалось гораздо больше времени (дней), чем наутилоидям (Ward, Greenwald, Magnier, 1981). Весь этот процесс, как видно, происходил в динамике при несколько пониженной активности животного в момент прикрепления септальной части мантии к муральному гребню, то есть тогда, когда у мягкого тела животного отсутствовала прочная опора в задней части мантии. После завершения одного цикла построения септы сразу же наступал новый. Лишь в геронтической стадии развития рост замедлялся или вовсе прекращался.

#### Форма раковины

Общая характеристика. Учитывая литературные и собственные данные можно отметить, что общим, пожалуй, для всех поздненерских и

раннемеловых аммонитов является то, что на самых ранних (первые два оборота) стадиях онтогенеза они имеют довольно толстые обороты с широким поперечным сечением; различия же наступают на более поздней стадии развития, когда раковины начинают уплощаться, приобретая самые разнообразные формы. Дальнейшая эволюция поперечного сечения оборотов направлена в сторону их уплощения (Троицкая, 1964; Ломинадзе, 1967; Кванталиани, 1971в и др.). Такое изменение сечения оборотов в процессе онтогенеза связывается с образом жизни аммонитов. На ранней стадии развития они, по-видимому, вели пассивный, относительно малоподвижный, придонный образ жизни. Позднее, при переходе к более активному плаванию, поперечное сечение раковины уплощалось и становилось сравнительно обтекаемым и, тем самым, совершенствовалось "мореходные" качества.

Среди изученных аммонитид встречаются оликоны, платиконы, кадиконы и дискононы.

Представители раннемеловых аммонитид, принадлежащих не только одному семейству или надсемейству, но и разным подотрядам, в отдельных случаях имеют приблизительно сходную форму сечения оборотов, как например, у некоторых *Acanthohoplitidae* и *Berrriasellidae* (см. рис. 5, 8, 9, 31, 33). Некоторым постоянством форм сечения характеризуются представители семейства *Douvilleiceratitidae*. Почти на протяжении всего онто-филогенеза у них широкие обороты с поперечно-ovalным сечением (см. рис. 18, 23, 24, 26). Сечение у дегезитид высоковальновое (см. рис. 15), приближающееся к прямоугольному. Такое же сечение можно встретить и среди представителей семейства *Acanthohoplitidae* (рис. 31).

Таксономическое значение формы раковини затрагивалась многими исследователями. Суммируя существующие данные можно констатировать, что форма раковины у мономорфных аммонитов имеет значение преимущественно для низших систематических категорий – видов и родов (Руженцев, 1960, 1962; Михайлова, 1957, 1980; Казакова, 1971; Савельев, 1979; Ермакова, 1979; Ломинадзе, 1982 и др.). У гетероморфных аммонитов на передний план выступают форма и скульптура раковины, которые в сочетании с септальными линиями на первых двух оборотах имеют ведущее диагностическое значение для таксонов семейственного ранга. Общая форма раковины приобретает значение при выделении таксономических единиц ниже семейственного ранга (Какабадзе, 1971, 1981). С. В. Меледина (1979) при изучении бат-келловейских кардиоператид форму раковины, наряду со скульптурой использовала как ведущий признак при выделении подсемейств, в то время как для оксфорд-кимеридийских – три признака: два уже упомянутых и третий – септальную линию. Родовые, подродовые и видовые признаки, по мнению этого исследователя, можно распознать только на средних стадиях роста раковини.

Учитывая многолетние исследования разновозрастных и самых разнообразных групп аммонитов, а также литературные источники, можно сделать вывод, что форма раковины и форма поперечного сечения оборотов имеют подчиненное, вспомогательное значение. В большинстве случаев они могут иметь значение для низших систематических категорий – родов и видов, но совместно с другими признаками.

#### Скульптура

Общая характеристика. Изученные аммониты характеризуются многообразием скульптурных особенностей. Изменение скульптуры в онтогенезе иллюстрируется схематическими зарисовками, показывающими характер изменения ребристости, бугорчатости и других структур (см. рис. 12, 14, 21, 22, 35).

Ребристость и бугорчатость, как полагают, могли иметь определенное функциональное значение. Ребристость прежде всего увеличивала прочность раковины и принимала участие в гидростатическом процессе, а бугорки служили элементами равновесия (Ломинадзе, 1982; Weertmann, 1971; Cowen, Gertmann, Wiggert, 1976; Chamberlain, Westermann, 1976). По характеру скульптированности представляется возможным установить относительную плавучесть аммонитов: аммониты с сильно скульптированными раковинами (грубыми ребрами, массивными и многочисленными бугорками), по всей вероятности, были плохими пловцами по сравнению с тонкоребристыми и безбугорковыми.

Сложная скульптура наблюдается у представителей семейства *Berriasellidae*. Появление скульптуры приурочено к третьему-четвертому оборотам. Ребра на вентральной стороне прерываются с образованием киля или гладкой поверхности вдоль сифона, или пересекают ее без перерыва, иногда зигзагообразно. Встречаются двух- и трех-, реже четырехраздельные, дихотомные и бидихотомные ребра. Они могут быть как с бугорками до трех пар, так и без них или сопровождаться бугорковидными утолщениями. Присутствуют одиночные вставные ребра. У некоторых представителей имеются пережимы (*Neocomitinae*). На поздних стадиях развития скульптура ослабевает, иногда почти до полного сглаживания.

Большим многообразием представлена скульптура у представителей семейства *Leymeriellidae* (надсемейство *Hoplitoidea*); она появляется на третьем-четвертом оборотах, иногда в виде толстых латеральных бугорков, что нами отмечается впервые. На самих ребрах у *Leymeriellidae* присутствуют срединные бороздки, а у *Veneziellidae* они отсутствуют. Ребра на вентральной стороне по отношению к плоскости симметрии образуют угол. Здесь они преимущественно прерываются и сопровождаются довольно развитыми грубыми бугорками. Количество бугорков на ребрах может достигать трех пар.

В семействе *Douvilleiceratidae* намечается постепенное усложнение скульптуры – от более примитивных до высокоорганизованных форм. Особенно необыкновенно сильной орнаментированности раковины достигают у представителей рода *Douvilleiceras*. Скульптура появляется на ранней стадии онтогенеза в начале 2-го оборота в виде бугорков на латеральных сторонах, позднее к ним присоединяются ребра (одиночные или двураздельные) непрерывно переходящие вентральную сторону. В филогенезе вначале появляется одна пара, затем две (*Cheloniceras*), три (*Epicheloniceras*), четыре-пять пар (*Eodouvilleiceras*), а у конечных форм – до семи-восьми пар (*Douvilleiceras*) бугорков. Присутствуют также пережимы. Дувилльцерасы своей оригинальной скульптурой довольно резко выделяются среди изученных аммоноидей.

Простой скульптурой, появляющейся в конце 3-го оборота, характеризуются представители семейства *Deshayesitidae*. Она представлена тонкими (*Turkmeniceras*, *Deshayesites*) или относительно толстыми (*Dufrenoya*) многочисленными прерывающимися на вентральной стороне на ранних оборотах, а затем непрерывными, сильно выгибающимися вперед ребрами. Бугорки отсутствуют, но имеются приумбрикальные и вентральные утолщения ребер.

Такой же простой скульптурой характеризуется семейство *Parahoplitidae* – безбугорковые, одиночные, редко двураздельные ребра с приумбрикальными утолщениями, на вентральной стороне сильно выгибающимися вперед.

Многообразная скульптура наблюдается у представителей семейства *Acanthoplitidae*. Среди них можно встретить и тонко- (*Acanthohoplites*, *Hypacanthoplites*) и толсторебристые (*Colombiceras*, *Diadochoceras*) формы как с бугорками, так и без них. Максимальное количество бугорков – три пары присутствуют у *Diadochoceras* и *Paracanthohoplites*.

Таксономическое значение скульптуры. Скульптура аммонитов, как свидетельствуют наши исследования, а также анализ многочисленной литературы, может иметь таксономическое значение для определенной систематической категории – вида, рода, подсемейства и семейства.

И.А.Михайлова (1957) скульптуре приписывала ведущее значение для характеристики видов и родов и пришла к выводу, что для изученных ею семейств *Rahoplitidae* и *Deshayesitidae* она одинаково важна для выделения всех таксономических категорий в рамках семейства. Такую оценку дает и В.Е.Руженцев (1960, 1962).

С.В.Меледина (1979) подчеркивает, что родовые и видовые признаки выступают только на средних стадиях роста раковины.

Для определения систематического положения аммонитид некоторые особенности в скульптуре раковины, как, например, перерыв ребристости на наружной стороне с образованием гладкой борозды, углы изгиба ребер, положение перегородок и др. И.Г.Сазоновой (1971) выделяются как основные родовые и семейственные таксономические признаки.

По мнению М.С.Месеникова (1974) такие скульптурные особенности как густота и грубоść ребер важны для разделения близких видов, но малоприемлемы для обоснования более крупных таксонов.

А.А.Савельев (1979) отмечает, что для установления родовой и подродовой принадлежности аммонитов (гоплитид) успешно применяются скульптурные особенности.

С.П.Ермакова (1979) при изучении раннетриасовых аммоноидей скульптуру, за исключением отдельных случаев, считает наименее ценным таксономическим признаком.

Изучая альбские гоплитиды И.А.Михайлова (1980) отметила, что разнообразие родов этого семейства определяется скульптурными вариациями.

Касаясь развития скульптуры аммонитов в онтогенезе С.З.Тоббина (1979) отмечает, что она важна для установления таксономического положения отдельных морфологических групп внутри семейства: родов, подсемейств, а также для установления филогенеза.

Таким образом, значение скульптуры разными исследователями оценивается по-разному – в одних случаях она учитывается при установлении видовых и родовых, в других – семейственных категорий (но не выше).

Как показали наши исследования, скульптура раковины в рамках одного вида стабильно выдерживается, а те незначительные отклонения, которые наблюдаются, не выходят за пределы внутривидовой изменчивости. В отдельных случаях скульптура большое значение имеет при определении родовых и даже семейственных категорий.

В заключение следует отметить, что скульптура раковин аммонитов, наряду с другими признаками, может рассматриваться как ведущий таксономический признак для вида, рода, подсемейства и, наконец, семейства.

#### Септальная линия

Общие замечания. Септальную линию может быть и следовало рассматривать в предыдущей подглаве "Септы", однако ее особое значение для систематики побуждает нас охарактеризовать ее в отдельной подглаве.

Форма септы является точной копией задней части мягкого тела аммонитов. Септальные линии отражают края прикрепительной мускулатуры животного (Попов, 1959; Solger, 1902; Dieser, 1912 и др.). Эта мускулатура, по-видимому, смягчала резкие толчки при движении или внезапном торможении. Собствен-

но септы, выделенные специальными железами, определяли прочность раковины, способной противостоять резким перепадам давлений при вертикальных перемещениях аммонитов. Сложные онто-филогенетические преобразования септальной линии свидетельствуют о соответствующем развитии мягкого тела животного. Поэтому по характеру гофрировки септы и ее краям устанавливаются пути исторического развития аммоноидей.

Общая характеристика септальной линии у изученных аммонитид. Все изученные аммониты имеют ангустиеллатную просуттуру с двумя или тремя лопастями. Они относятся к трем подотрядам — *Perisphinctina*, *Ancyloceratina* и *Douvilleiceratina* и имеют только пятилопастную прымасуттуру. У первого подотряда она устойчива, а у двух других — в раннем онтогенезе редуцируется умбрикальная лопасть U. Преобразование и эволюционное развитие септальной линии даны в виде схемы на рис. 65.

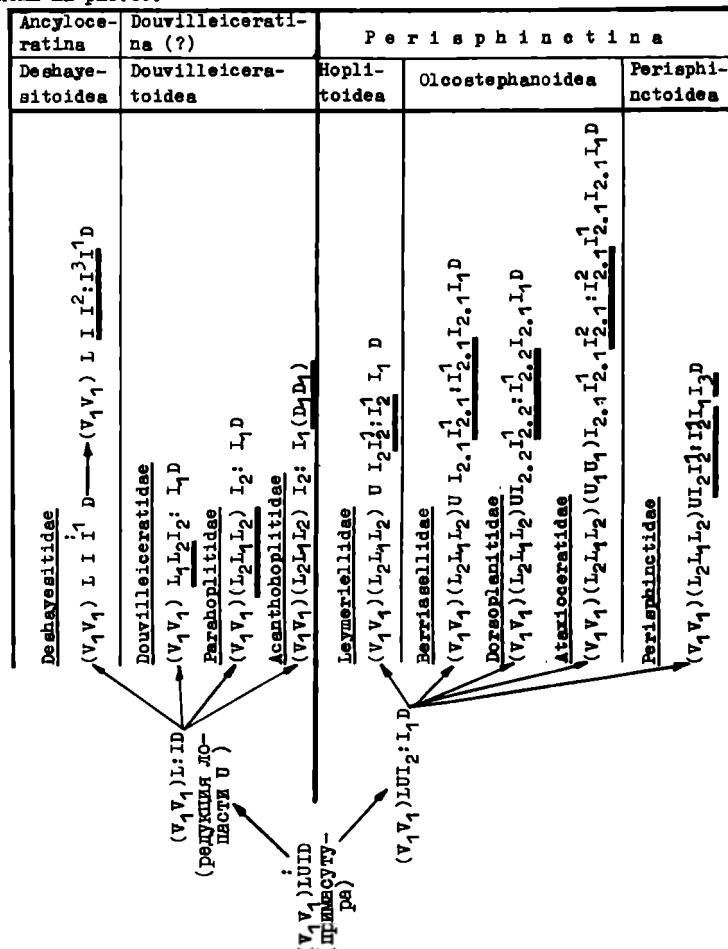


Рис. 65. Пути эволюционного преобразования септальных линий некоторых поздненоворянне-меловых аммонитид

У представителей подотряда *Регицинктин* просепта бывает двух или трехлопастной, всегда присутствует пятилопастная примасутура, которая не испытывает редукции умбиликальной лопасти U. Общим для подотряда является деление на ранней стадии лопасти I на две асимметричные вспомогательные лопасти I<sub>2</sub> и I<sub>1</sub>. На этой стадии развития для всех перисфиркинтов формула септальной линии – (v<sub>1</sub>v<sub>1</sub>)I<sub>1</sub>I<sub>2</sub>I<sub>1</sub>D. Латеральная лопасть в основном делится на три ветви, но на поздней стадии онтогенеза может быть и многозубчатой. Дальнейшее развитие и усложнение элементов происходит на базе этой линии и определяет специфику семейств.

Для наиболее древних представителей подотряда (для *Perisphinctidae*) характерно появление новой лопасти I<sub>3</sub> и развитие в области интерниллатеральной лопасти – сутуральной лопасти. Столь ярко выраженная у *Perisphinctoidea* лопасть I<sub>3</sub> у представителей *Olcostephanoidea* отсутствует (Кванталиани, Ломинадзе, 1984).

Представители подотрядов *Апсулосегратина* и *Документилатератина* также имеют двух- и трехлопастную просептуру. Анцилоператины характеризуются, как было отмечено, пятилопастной примасутурой с последующей редукцией лопасти U и формированием новых элементов на базе четырехлопастной септальной линии (Михайлова, 1983). Подотряд характеризуется возникновением лопастей за счет деления внутреннего седла I/D. У представителей дувиллейтератин также, как и у анцилоператин, имеющихся в примасутуре пятая лопасть U в онтогенезе редуцируется. Однако для них в отличие от анцилоператин, общим и характерным является деление лопастей, а не седел.

Таксономическое значение септальной линии. В оценке таксономического значения септальной линии имеются некоторые расхождения. Так, например, одни исследователи (Spath, 1931; Arkell, 1957; Троцкая, 1955) не придают рассматриваемому элементу особо важного таксономического значения. Это неверное представление позднее было подвергнуто критике (Руженцев, 1960, 1962; Шевырев, 1962 и др.).

Анализ некоторых работ показал, что септальные линии особо большое значение имеют при выделении любых таксономических категорий. На фоне других признаков развитие септальной линии в онтогенезе представляет наиболее устойчивый признак, четко характеризующий таксоны родового и особенно семейственного и более высокого ранга (Руженцев, 1946, 1960, 1962; Михайлова, 1957, 1972, 1976, 1980, 1983; Попов, 1959; Шевырев, 1960, 1962; Сазонов, 1965; Казакова, 1971; Захаров, 1978; Тоббина, 1979; Ермакова, 1979; Меледина, 1979; Ломинадзе, 1982; Kullmann, Wiedmann, 1970 и др.).

Касаясь строения типов примасутуры В.В.Друшниц и И.А.Михайлова (1974) отмечали, что пяты- и четырехлопастный типы не могут служить основой для выделения таксонов подотрядного ранга, поскольку четырехлопастный тип независимо возникал в разных стволах аммонитов.

Наши исследования показали, что септальная линия, сохранив основные признаки, характерные для данного семейства, в пределах рода и вида может испытывать некоторые изменения в деталях. Отдельные индивиды одного вида (и даже на обеих сторонах раковины одного индивида) могут иметь более или менее разные очертания септальной линии, т.е. не являться точной копией. Поэтому установление низших таксонов с помощью септальной линии, нам представляется маловероятным. Заложение и местоположение новых элементов на ранней стадии онтогенеза, по нашему мнению, безусловно определяет высокий таксономический ранг. Двух- или трехраздельность лопастей, появление новых элементов на седлах, двураздельность или одноконечность дорсальной лопасти и т.д., как мы полагаем, характеризуют семейственные категории.

Суммируя изложенное, можно констатировать, что на фоне внешних морфологических и внутренних признаков, септальная линия, рассматриваемая в онтогенезе, имеет первостепенное, ведущее значение при установлении семейственных категорий и выше.

## ГЛАВА IV. СИСТЕМАТИКА И ВОЗМОЖНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

### Систематика

В процессе работы мы руководствовались основными принципами систематики, сформулированными В. Е. Руженцевым (1960, 1962) и успешно использованными многими исследователями (хронологический принцип, принцип гомологии, онтогенетический, принцип основного звена и хорологический).

Признаки внутреннего строения раковины аммонитид, как было показано, имеют значение для установления высших, преимущественно отрядных категорий. Для таксономических целей более низкого ранга используем септальную линию в сочетании с другими признаками, рассматривая их в онтогенезе.

Систематика представителей двух подотрядов *Perisphinctina* Besnosov et I. Michailova, 1983 и *Ancycloceratina* Wiedmann, 1966, в зависимости от степени изученности, взглядов исследователей на значение отдельных признаков и многих других причин, менялась неоднократно. Оба подотряда вместе с подотрядами *Hoplceratina* Besnosov et I. Michailova, 1983 и *Ammonitina* Hyatt, 1889 составляют отряд *Ammonitida* Hyatt, 1889 (Безносов, Михайлова, 1983; Михайлова, 1988). Помимо названных в отряд *Ammonitida* нами предлагается включить новый подотряд ? *Douvilleiceratina*.

Под отряд *Perisphinctina* включает пять надсемейств: *Stephanoceratoidea*, *Desmoceratoidea*, *Perisphinctoidea*, *Hoplitoidea* и предлагаемое *Olcostephanoidea* (Квантамиани, Ломинадзе, 1984). Ниже рассматриваются представители двух последних надсемейств и частично *Perisphinctoidea*, так как из его прежнего состава семейство *Olcostephanidae* Pavlow, 1892 мы впервые возвели в ранг надсемейства.

Надсемейство *Perisphinctoidea* появилось в среднеюрскую эпоху, как полагают, из древнейших стефаноцератоидей (Безносов, Михайлова, 1983; Михайлова, 1983 и др.). Число семейств, входящих в состав данного надсемейства, разными исследователями определяется по разному и колеблется в пределах от шести до семнадцати ("Основы ...", 1958; Сазонов, 1965; Bass, 1952; Arkell, 1957; Schindewolf, 1966; Kullmann, Wiedmann, 1970; Donovan, Callomon, Howarth, 1980 и др.).

На основании изучения полного морфогенеза раковины представителей различных семейств перисфинктоидей, а также анализа литературных данных мы пришли к выводу, что надсемейство *Perisphinctoidea* следует разделить на два надсемейства (Квантамиани, Ломинадзе, 1984).

У представителей первого надсемейства - *Perisphinctoidea* - в составе семейств *Perisphinctidae*, *Reineckeidae*, *Pachiceratidae* и *Parkinsoniidae* в процессе онтогенеза септальной линии на внутреннем склоне лопасти I возникает новая лопасть  $I_3$ . Процесс усложнения линии идет по пути:  $(V_1V_1)LUI \rightarrow (V_1V_1)LU:ID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2I_1D \rightarrow (V_1V_1)LUI_2:I_1I_3D$ .

У представителей семейств *Craspeditidae*, *Olcostephanidae*, *Berriasellidae*, *Ataxioceratidae*, *Dorsoplanitidae*, *Polyptychitidae*, *Aulacocephalidae* и *Tulitidae* лопасть I<sub>3</sub> в процессе онтогенеза не возникает; развитие септальной линии идет по пути: (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)LUID —— (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)L U:I D —————→ (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)LUI<sub>2</sub>I<sub>1</sub>D —→ (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)LUI<sub>2.2</sub>I<sub>2.1</sub>I<sub>1</sub>D. Перечисленный состав семейств и временно семейства *Holcodiscidae*, *Himalayitidae*, *Simoceratidae*, *Oosterellidae* и *Aspidoceratidae*, систематическое положение которых предстоит выяснить в будущем, включаем в надсемейство *Olcostephanoidea* Pavlow, 1892.

Надсемейство *Olcostephanoidea* появилось в батское время от перисфинктид и просуществовало до аптского века.

Семейство *Berriasellidae*. Представители семейства *Berriasellidae* появились в поздненарскупскую эпоху, по всей вероятности, от *Virgatosiphinctinae* (семейство *Ataxioceratidae*) и достигли большого расцвета в берриасское время, затем, к концу валанжинского века стали вымирать.

Л.Ф.Шпет (Spath, 1922-1925, 1928) это семейство установил в объеме трех подсемейств: *Berriasellinae*, *Himalayitinae* и *Paraboliceratiniae*. В таком составе оно признавалось большинством специалистов. Однако в дальнейшем в процессе накопления нового палеонтологического материала состав этого семейства стал меняться.

В 1938 году Ф.Роман (Roman, 1938) выделил новое семейство *Palaeophilitidae* с четырьмя подсемействами — *Himalayitinae*, *Berriasellinae*, *Neocomitinae* и *Parabolitinae*. В дальнейшем выяснилось, что новое семейство Ф.Романа является гетерогенным, а название — младшим синонимом *Berriasellidae*.

Многочисленные аммониты были описаны Г.Мазено (Mazenot, 1939); он их также отнес к семейству *Palaeophilitidae*, которое рассматривал в составе трех подсемейств — *Berriasellinae*, *Neocomitinae* и *Himalayitinae*. Семейство *Berriasellidae* Е.Басс (Basse, 1952) рассматривала в составе четырех подсемейств: *Berriasellinae*, *Himalayitinae*, *Paraboliceratiniae* и *Neocomitinae*. В том же составе семейство *Berriasellidae* рассматривал Ц.В. Райт (Wright, 1952). В недавно опубликованной сводке по систематике мезозойских аммонитид он (Wright, 1980) полагает, что семейственное название *Berriasellidae* является младшим синонимом *Neocomitidae* Selfeld, 1921 и рассматривает его в составе *Berriasellinae*, *Neocomitinae* и *Endemoceratiniae*.

В американских "Основах палеонтологии" (Arkell, Kummel, Wright, 1957) семейство *Berriasellidae* рассматривается в следующем составе — *Berriasellinae*, *Himalayitinae* и *Neocomitinae*.

В советских "Основах палеонтологии" (Луппов, Эристави, Друшин, 1958) рассматриваемое семейство необоснованно возведено в ранг надсемейства *Berriasselloidea*. Оно было принято в объеме трех подсемейств — *Berriasellinae*, *Himalayitinae* и *Paraboliceratiniae*.

О.Шинденвольф (Schindewolf, 1966) на основании сходства септальных линий, формы поперечного сечения и скульптуры раковины, рассматриваемой в онтогенезе, склонен *Berriasellidae* включить в семейство *Perisphinctidae* в ранге подсемейства и рассматривать его наравне с *Himalayitinae* и *Neocomitinae*. У всех названных подсемейств, как и у перисфинктид, на ранней стадии онтогенеза происходит деление лопасти I и образование сутуральной за счет дальнейшего ее усложнения.

Г.Ле Эгара (Le Negar, 1973) рассматриваемое семейство разделил на две большие группы — А и Б. В группу А вошли аммониты с простыми и раздваивающимися ребрами, с бугорками или без них; в группу Б — аммониты с пучками ребер, с бугорками или без них.

Т.Г.Николов и И.Г.Сапунов (Nikolov, Sapunov, 1977) предложили новое подсемейство *Pseudosubplanitinae*. Однако, как мы полагаем, у названных авторов нет оснований для выделения этого подсемейства, так как существующие сколько-нибудь признаки достаточны лишь для установления родовой категории. То же самое можно сказать и в отношении другого подсемейства — *Argentiniceratinae* (Nikolov, 1979a). По нашему мнению нет достаточных данных (Nikolov, 1979b) и для выделения нового подрода *Pomeliceras* (*Mazenoticeras*).

Описания видовых и родовых категорий приводятся и в некоторых других работах (Григорьева, 1938; Uhlig, 1910; Nikolov, Sapunov, 1977 и др.).

Изученный нами палеонтологический материал показал следующее. У берриаселлид по сравнению с предшественниками (*Ataxioceratidae* и *Dorsoplanitidae*) — широкие седла и менее глубокая лопасть I<sub>1</sub>. Формула септальной линии — (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)I<sub>1</sub>D —>(V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)(L<sub>2</sub>L<sub>1</sub>L<sub>2</sub>)U<sub>1</sub>I<sub>1</sub>D —>(V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)(L<sub>2</sub>L<sub>1</sub>L<sub>2</sub>)U(I<sub>2</sub>,<sub>1</sub>U<sub>2</sub>,<sub>1</sub>)I<sub>1</sub>D. Принимая во внимание развитие септальной линии и характер сколько-нибудь признаков, вполне обоснованным представляется включение подсемейства *Neocomitinae* в состав семейства *Berriasiellidae* (Arkell, Kummel, Wright, 1957; Schindewolf, 1966; Wiedmann, 1979; Wright, 1980 и др.).

Таким образом, семейство *Berriasiellidae* рассматривается в составе подсемейств *Berriasiellinae*, *Neocomitinae* и устанавливаемых нами *Neocomitinae* и *Pomeliceratinae*.

Н а д с е м е й с т в о *Hoplitoidea*. Из целого ряда семейств данного надсемейства, поздние перисфинктины — представители семейства *Leymeriellidae* — появились от десмоцератид в конце позднего альта и вымерли в конце раннего — начале среднего альба. Септальная линия развивается по формуле — (V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)(L<sub>2</sub>D) —>(V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)U<sub>1</sub>I<sub>2</sub>:I<sub>1</sub>D —>(V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)(L<sub>2</sub>L<sub>1</sub>L<sub>2</sub>)U<sub>1</sub>I<sub>2</sub>:I<sub>1</sub>D. Анализ литературного материала (Casey, 1964; Renz, 1978; Квантальани, 1980—1983; Kvantaliani, 1983), в конечном итоге, привел нас к выводу, что из состава семейства *Leymeriellidae* подсемейство *Venezuellinae* следует возвести в ранг нового, самостоятельного семейства — *Venezuellidae* (табл.ХIII). *Mat-hoceras*, ранее включенный в состав семейства *Deshayesitidae* должен быть отнесен к семейству *Leymeriellidae* в ранге рода. От *Leymeriellidae* как мы полагаем, должны были возникнуть *Venezuellidae*.

П о д о т р я д *Ancyloceratina*. На границе позднеюрской и раннемеловой эпохи от перисфинктид произошли *Ancyloceratoidea*, в свою очередь давшие начало трем надсемействам: в барреме — *Douvilleiceratoidea* и в раннем и среднем альте — *Deshayesitoidea* и *Parahoplitoidea* (Михайлова, 1983).

Семейство *Deshayesitidae* вместе с семействами *Ancyloceratidae* и *Heterceratidae* (*Ancyloceratoidea*), а также *Parahoplitiidae* (*Parahoplitoidea*), *Douvilleiceratidae* (*Douvilleiceratoidea*) и *Scaphitoidea* (включая *Turrilitoidea*) на базе четырехлопастной примесутуры составляли подотряд *Ancyloceratina*, установленный И.Видманном (Wiedmann, 1966; Schindewolf, 1968). Первоначально этот подотряд был отвергнут (Друшник, Михайлова, 1974) по той причине, что является сборным и полифилетическим. Позднее Н.В. Безносов и И.А.Михайлова (1983) признали существование подотряда *Ancyloceratina*, однако в его состав внесли некоторые корректировки — исключили надсемейство *Scaphitoidea*, условно перенеся его в подотряд *Lytoceratina*, а *Turrilitoidea* — возвели в ранг подотряда.

Сравнительный анализ онтогенезов септальных линий надсемейств *Deshayesitoidea* и *Douvilleiceratoidea* позволяет отметить между ними коренные отличия:

- I) у *Deshayesitoidea* образование новых элементов септальной линии

происходит в результате деления седла, расположенного между интернилатеральной и дорсальной лопастью - I/D, лопасть I делится на три ветви.

2) у *Douvilleiceratoidea* (семейство *Douvilleiceratidae*) новые элементы возникают в пределах лопастей. Лопасти I и II делятся на две ветви.

Здесь необходимо отметить, что мы не располагаем обширным материалом для категоричного утверждения, но все-таки следует подчеркнуть, что указанные отличия в строении септальной линии, наряду со скульптурными особенностями, весьма значительны. Это наталкивает нас на мысль - ограничить подотряд *Ancycloceratina* двумя надсемействами - *Ancycloceratoidea* и *Deshayesitoidea*, а надсемейство *Douvilleiceratoidea* рассматривать в новом подотряде - ? *Douvilleiceratina* (рис.65).

? под отряд *Douvilleiceratina*, согласно нашим данным, должен рассматриваться в составе одного надсемейства - *Douvilleiceratidae*, о чем будет сказано далее несколько подробнее.

Надсемейство *Douvilleiceratoidea* Р.Кейси (Casey, 1961) рассматривает как монотипическое, состоящее из номинального семейства.

В объеме трех семейств - *Douvilleiceratidae*, *Deshayesitidae* и *Parahoplitiidae* это надсемейство впервые предложил О.Шиндевольф (Schindewolf, 1966).

Одновременно И.Видманн (Wiedmann, 1966) установил, что у *Parahoplitiidae* таким же образом, как и у *Douvilleiceratidae*, наиболее рано асимметрично дифференцируется интернилатеральная лопасть I. В этом, по его мнению, заключается генетическая связь между парагоплитидами и дувиллейцератидами. Сходство некоторых важных черт онтогенеза явилось основанием для объединения этих двух групп аммонитов в одно надсемейство *Douvilleiceratoidea*, а семейство *Deshayesitidae* - в самостоятельное надсемейство *Deshayesitoidea*. Перечисленные надсемейства, вместе с *Ancycloceratoidea* и *Scaphitoidea* были включены в новый подотряд И.Видманна (Wiedmann, 1966) - *Ancycloceratina* в основу выделения которого была заложена четырехлопастная примасутура. Мнение И.Видманна в отношении систематического положения семейств *Parahoplitiidae* и *Douvilleiceratidae* разделяет С.З.Тоббина (1970, 1979).

Вскоре О.Шиндевольф (Schindewolf, 1968) изменил свою первоначальную точку зрения и все перечисленные семейства в подотряде *Ancycloceratina*, наряду со *Scaphitoidea* и *Ancycloceratoidea*, в отличие от И.Видманна, стал рассматривать в ранге самостоятельных надсемейств - *Douvilleiceratoidea*, *Parahoplitoidea* и *Deshayesitoidea*.

Позднее В.В.Друшниц и И.А.Михайлова (1974) отметили, что морфогенез септальной линии у *Douvilleiceratoidea*, *Parahoplitoidea* и *Deshayesitoidea* протекал по-разному и их нельзя объединять в один таксон - *Ancycloceratina*.

Недавно Н.В.Безносов и И.А.Михайлова (1983) в подотряд *Ancycloceratina* внесли поправку - из его состава исключили надсемейство *Scaphitoidea*. После этого в понятии названных авторов, подотряд *Ancycloceratina* охватывает часть гетероморфных аммонитов (надсемейство *Ancycloceratoidea*), у которых новые элементы септальной линии обычно не возникали, и мономорфных, у которых элементы возникали тремя различными способами - путем деления седла I/D - *Deshayesitoidea*, путем деления седла I/I - *Parahoplitoidea* и путем деления лопастей II и III - у *Douvilleiceratoidea*.

В.В.Друшниц (Друшниц, Догужаева, 1981), учитывая внутреннее строение акантогоплитид в отношении рассматриваемых трех надсемейств, придерживался несколько иной точки зрения. По его мнению, семейства акантогоплитид и пара-

гоплитид могут быть объединены в одно надсемейство, но они никак не связаны с семейством *Douvilleiceratidae*, которое представляет самостоятельную филогенетическую ветвь.

Состав надсемейства *Douvilleiceratoidea* нами рассматривается несколько иначе, чем предыдущими исследователями. Оно объединяет три семейства - *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae* и *Parahoplitidae* по следующим основным признакам: лопасть I делится на две асимметричные части; дорсальная лопасть у *Douvilleiceratidae* и *Parahoplitidae* - одноконечная (у *Acanthohoplitidae* она делится на две ветви, однако у самых ранних представителей - *Procolombiceras* и *Colombiceras*, это деление происходит на поздних стадиях развития); скульптуру названных родов и рода *Cheloniceras* (*Douvilleiceratidae*) зачастую невозможно отличить, что должно рассматриваться как проявление близких филогенетических связей (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1982).

Семейство *Douvilleiceratidae* появилось, по-видимому, в раннем альте (возможно в барреме) и вымерло в начале альба. Оно включает три подсемейства - *Roloboceratinæ*, *Cheloniceratinæ* и *Douvilleiceratinæ*. Основные положения и особенности морфогенеза септальной линии, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов представителей данного семейства убедительно были сформулированы И.А.Михайловой (1976). Вопросы систематики этого семейства, таким образом, казалось были решены. Однако некоторые обстоятельства - разноречивые толкования о систематике и объеме данного таксона, продолжающиеся по настоящее время, побудили нас вновь возвратиться к освещению ряда, на наш взгляд, нерешенных и пока еще спорных вопросов. Не вдаваясь в подробности истории изучения данного семейства, остановимся лишь на главных ее моментах.

После установления семейства *Douvilleiceratidae* (Parona et Bonarelli, 1897) его систематика и объем разными исследователями трактовались по-разному.

В 1938 году Ф.Роман (Roman, 1938) опубликовал первый справочник по юрско-меловым аммонитам. Семейство *Douvilleiceratidae* он рассматривал рангом ниже - *Douvilleiceratinæ* и включал его в состав семейства *Acanthoceratidae* вместе с подсемействами *Acanthoceratinæ* и *Mammitinae*.

Во французских "Основах палеонтологии" (Basse, 1952) в качестве самостоятельных семейств рассматривались: *Cheloniceratidae* и *Douvilleiceratidae*.

Число подсемейств данного семейства в американских "Основах палеонтологии" (Arkell, Kummel, Wright, 1957) возрастает до 4-х: *Cheloniceratinæ*, *Douvilleiceratinæ*, *Parahoplitinæ* и *Acanthohoplitinæ*.

В советских "Основах палеонтологии" (1958) рассматриваемое семейство разделено на два самостоятельных семейства - *Cheloniceratidae* и *Douvilleiceratidae*.

Р.Кейси (Casey, 1961) на основании внешних морфологических признаков *Douvilleiceratidae* подразделял на три подсемейства - *Roloboceratinæ*, *Cheloniceratinæ* и *Douvilleiceratinæ*. Такое трехчленное деление семейства было принято И.А.Михайловой (1976).

Если в настоящее время хорошо изучены морфогенезы септальных линий, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов представителей *Douvilleiceratidae*, то этого нельзя сказать о внутреннем строении раковины, которое оставалось вне поля зрения и до сих пор не изучалось. В 1981 и 1982 годах были опубликованы две наши статьи (Друщиц, Кванталиани и др., 1981, 1982), по-

священные вопросам систематики семейства *Douvilleiceratidae* и изучению полного морфогенеза раковин родов *Cheloniceras* и *Epicheloniceras*. Однако в отношении систематики этого семейства (несмотря на совместную публикацию статей) наши мнения (Квантариани, Шарикадзе) с мнением В.В.Друшица расходятся. В.В.Друшиц считал, что подсемейство *Cheloniceratinæ* наряду с *Douvilleiceratinæ* следует рассматривать в ранге самостоятельных семейств. В статье 1982 года в процессе подготовки рукописи к публикации была упущена сноска, поясняющая различие взглядов на систематику рассматриваемых групп аммонитов. Подсемейства *Cheloniceratinæ*, *Douvilleiceratinæ* и *Rohobceratinæ* мы рассматриваем в едином семействе *Douvilleiceratidae*, о чём было доложено на Всесоюзном совещании "Систематика и филогения головоногих моллюсков", состоявшемся в Москве (Друшиц, Шиманский, 1983, с.141; Квантариани, Шарикадзе, 1985, с.135).

Занимаемая нами позиция продиктована следующими соображениями: 1) септальная линия всех трех подсемейств разрывается единым путем –  $(V_1 V_1) L_1 D \rightarrow (V_1 V_1) L_1 : D \longrightarrow (V_1 V_1) (L_1 L_2) I_2 : I_1 D \longrightarrow (V_1 V_1) L_1 L_2 I_2 I_1 D$ , 2) на общем фоне ее развития наблюдается господство наружного седла над остальными и 3) скульптура представлена двух- и трехраздельными ребрами с бугорками, максимальное число которых постепенно возрастает до 8 пар (*Douvilleiceratidae*).

Некоторые изменения внесены и в состав подсемейств *Cheloniceratinæ* и *Douvilleiceratinæ*. Принимая во внимание то, что в эволюции представителей семейства *Douvilleiceratidae* одним из важных моментов является возникновение центральных (от одной до нескольких пар) бугорков, роды *Epicheloniceras* и ? *Walpenites* следует перевести из подсемейства *Cheloniceratinæ* в подсемейство *Douvilleiceratinæ*. В целом у представителей семейства поперечное сечение оборотов в онто-филогенезе проявляет консервативность – в основном оно широко-ovalьное, лишь на самых поздних стадиях развития у крупных экземпляров становится незначительно уплощенным.

Семейство *Parahoplitidae*. Происхождение данного семейства окончательно не выяснено и остается дискуссионным. Предположительно оно берет начало от рода *Cheloniceras*. В систематике алтайских аммоноидей *Parahoplitidae s. lato* (с подсемействами *Parahoplitinæ* и *Acanthohoplitinæ*) занимает неопределенное положение. Противоположные взгляды исследователей на систематику этого семейства вызваны в основном неясным положением подсемейства *Parahoplitinæ*, которое несет сходные черты как представителей *Acanthohoplitinæ*, так и *Douvilleiceratinæ*. Разногласия сводятся, главным образом, к различной трактовке и восприятию особенностей развития септальной линии в онтогенезе, возникновения новых элементов. В этом аспекте вкратце рассмотрим основные моменты из истории изученности данного семейства.

В изучении систематики парагоплитид четко обосновывается два основных этапа. На первом этапе исследований (до середины 50-х годов нашего столетия) систематика строилась преимущественно на основании морфологических признаков раковин последних оборотов (Казанский, 1914; Глазунова, 1953; Эристави, 1955; *Anthula*, 1899; Spath, 1922; Roman, 1938; Stoyanow, 1949; Wright, 1952 и др.).

В 1899 году Д.И.Антула (*Anthula*, 1899) выделил новый род *Parahoplites*, который разделил на две группы: а) *Parahoplites melchioris* *Anthula* и б) *Parahoplites aschitaensis* *Anthula*. Позднее первая группа послужила Л.Ф.Спету (Spath, 1922) основанием для установления семейства *Parahoplitiidae*, в которое он включил подсемейство *Douvilleiceratinæ*, а через год

( Spath, 1923) возвел его в ранг самостоятельного семейства *Douvilleiceratidae*, из состава которого затем выделил семейство *Cheloniceratidae*.

Ф.Роман ( Roman, 1938) семейство *Parahoplitidae* низвел до ранга подсемейства, включив его в выделенное им новое семейство *Palaeohoplitidae*.

А.Стоянов ( Stoyanow, 1949) в этом же семействе выделил две новых подсемейства - *Acanthohoplitinae* и *Deshayesitinae* и новые роды - *Kasanskyella*, *Sinzowella*, *Immunitoceras* и *Paracanthohoplites*. Впоследствии выяснилось, что *Sinzowella* и *Kasanskyella* являются синонимами *Parahoplites*, *Immunitoceras* - *Acanthohoplites*, а установленный В.Л.Егояном (1965) род *Nodoschoplites* - *Paracanthohoplites*.

В классификации Е.Басс ( Bass, 1952) семейство *Parahoplitidae* состоит из трех подсемейств - *Nemihoplitinae*, *Parahoplitinae* s. str. и *Acanthohoplitinae*.

Ц.В.Райт ( Wright, 1952) семейство *Parahoplitidae* рассматривал в следующем составе - *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*. При этом он полагал, что *Deshayesitinae* является синонимом подсемейства *Parahoplitinae*. Позднее Ц.В.Райт ( Wright, 1955) подсемейство *Deshayesitinae* возводит в ранг семейства, а в составе *Parahoplitidae*, по-прежнему, рассматриваются два подсемейства - *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*.

В американских "Основах палеонтологии" ( Arkell, Kummel, Wright, 1957) семейство *Parahoplitidae* низведено до подсемейственного ранга и наравне с *Acanthohoplitinae*, *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae* включено в семейство *Douvilleiceratidae*.

В советских "Основах палеонтологии" (1958) отражена классификация, предложенная А.Стояновым ( Stoyanow, 1949) с незначительной разницей.

Второй этап в изучении парагоплитид (начиная с середины 50-х годов) знаменуется применением онтогенетического метода исследований. Главное внимание и впервые для меловых аммоноидей уделяется развитию септальной линии, а также скульптуре и форме раковины. Благодаря этому, создана прочная научная основа филогенетической систематики парагоплитид (Друшциц, 1956; Михайлова, 1957, 1976, 1979, 1983 и др.). Однако несмотря на это, все еще нет единого мнения на систематику данного семейства.

Изучая онтогенез представителей *Parahoplites*, *Acanthohoplites* и *Narasanthoplites*, В.В.Друшциц (1956б) пришел к заключению, что нужно сохранить не только семейство *Parahoplitidae*, но и выделить новое - *Acanthohoplitidae*. Однако И.А.Михайлова (1957, 1962) считает, что выделение самостоятельного семейства *Acanthohoplitidae* и отделение его от семейства *Parahoplitidae*, не целесообразно и не подтверждается данными ее исследований (Михайлова, 1979, 1983 и др.). Она (Михайлова, 1957, 1958) также, как и Ц.В. Райт ( Wright, 1955), но уже на основании онтогенетических исследований септальных линий представителей семейства *Parahoplitidae*, доказала необходимость выделения из него самостоятельного семейства *Deshayesitidae*.

Важным моментом в исследовании аммоноидей является установление в семействе *Parahoplitidae* пятилопастной примасутуры с последующей редукцией первой умбрикальной лопасти и дальнейшее формирование новых элементов на основе четырехлопастной линии (Михайлова, 1976, 1978, 1979).

Р.Кейси ( Cassy, 1965) семейство *Parahoplitidae* принимает в объеме двух подсемейств *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*.

О.Шиндельвольф ( Schindewolf, 1966) для выделения *Acanthohoplitinae* не видит оснований, так как он полагает, что различия в скульптуре и строении септальной линии парагоплитид и акантогоплитид не имеют особого значения.

И. Видманн ( Wiedmann, 1966) идет дальше своего учителя и в отличие от многих исследователей, подсемейства парагоплитин и акантогоплитин склонен понизить до родового ранга.

С.З. Товбина (1970) вслед за И. Видманном ( Wiedmann, 1966) семейство *Parahoplitidae* относит к надсемейству *Douvilleiceratoidea* и рассматривает его в составе трех подсемейств: нового *Colombiceratinae* Tovbina и двух известных – *Acanthohoplitinae* и *Parahoplitinae*.

Изучая внутреннее строение раковины аммонитов на ранних стадиях развития, В.В. Друшиц и Л.А. Догумаева (1980) высказывают предположение о филогенетической близости изученных ими родов, принадлежащих семействам *Deshayesitidae* и *Parahoplitidae*. На основании этих исследований они *Deshayesitinae*, *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae* рассматривают в ранге подсемейств единого семейства *Parahoplitidae* (возврат к идеи А. Стоянова) в составе подотряда *Ammonitina*, а не подотряда *Ancyloceratina*. При этом отмечается, что несмотря на многие общие черты в строении несколько особняком стоит род *Parahoplites*. Уже в 1981 году В.В. Друшиц (Друшиц, Догумаева, 1981) резко изменил свое представление и *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae* рассматривает в ранге самостоятельных семейств.

В некоторых работах семейство *Parahoplitidae* по-прежнему рассматривается в составе двух – *Acanthohoplitinae* и *Parahoplitinae* (Михайлова, 1983) или трех подсемейств – *Acanthohoplitinae*, *Parahoplitinae* и *Colombiceratinae* (Товбина, 1970, 1979, 1983). Нами на основании морфологических признаков рассматривалось в объеме трех подсемейств – *Acanthohoplitinae*, *Diadochiceratinae* и *Parahoplitinae* (Кванталиани, 1978). Недавно вопрос возведения подсемейства *Acanthohoplitinae* в ранг семейства нами вновь был поднят (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1982) и поддержан В.В. Друшицем (Друшиц, Догумаева, 1981). Но в указанных статьях (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1982) *Parahoplitinae* из прежнего номинального семейства в том же ранге было перенесено в состав семейства *Douvilleiceratidae*.

Таковы основные этапы истории исследований семейства *Parahoplitidae*. Суммируя имеющиеся данные следует еще раз подчеркнуть, что в настоящее время существующие два принципиально различных взгляда на систематику парагоплитид сводятся, в основном, к различной трактовке заложения новых элементов в онтогенезе септальной линии. Одни исследователи (Михайлова, 1957, 1958, 1976) считают, что новые элементы появляются путем деления седла I/I, определяющего самостоятельность названного семейства, другие же (Wiedmann; 1966; Товбина, 1970, 1979) – за счет расчленения лопасти I, аналогично тому, как это происходит у дувиллейцератид и поэтому парагоплитиды относят к надсемейству *Douvilleiceratidae*.

По нашим данным, у подсемейства *Parahoplitinae* в отличие от *Douvilleiceratidae*, интернилатеральная лопасть I делится на две асимметричные, а затем латеральная L – на три части. У представителей семейства *Douvilleiceratidae* и подсемейства *Parahoplitinae* дорсальная лопасть одинаково цельная – нераздвоенная, в то время, как у представителей *Acanthohoplitinae* всегда двураздельная. Делением на ранней стадии онтогенеза латеральной лопасти на три ветви парагоплитини похожи на акантогоплитин и в то же время отличаются от дувиллейцератид. У последних лопасти делятся на две ветви. Септальная линия у парагоплитин развивается по формуле:  $(V_1 V_1) L I D \longrightarrow (V_1 V_1) L : I D \longrightarrow (V_1 V_1) L I_1 D \longrightarrow (V_1 V_1) (L_1 L_2) I_2 : I_1 D$ . Господство наружного седла над остальными элементами у парагоплитин выражено не столь отчетливо как у дувиллейцератид. Такое же сходство и отличия можно наблюдать и в скульптуре и в

форме поперечного сечения оборотов. По характеру скульптуры парагоплитины резко отличаются от дувиллдейцератид и больше похожи на представителей акантогоплитин. У парагоплитин и главные и промежуточные ребра на вентральной стороне сильно выгибаются вперед. На внутренних оборотах присутствуют быстро исчезающие латеральные бугорки (Михайлова, 1957). На умбиликальном перегибе имеются вдольреберные гребневидные утолщения. Бугорки на вентральной стороне отсутствуют. По толщине оборотов некоторые парагоплитины ближе стоят к дувиллдейцератидам, но среди них встречаются виды с более уплощенными оборотами на поздних стадиях развития, чем напоминают акантогоплитин.

Учитывая перечисленные особенности можно заключить, что парагоплитины не укладываются в рамки семейства *Douvilleiceratidae* и в то же время не могут рассматриваться в одном семействе с *Acanthohoplinitae*. Мы полагаем, что оба подсемейства должны рассматриваться в ранге самостоятельных семейств *Parahoplinitidae* и *Acanthohoplinitidae*, как это первоначально было установлено (Друшциц, 1956). Основными признаками для их разделения на самостоятельные семейства, по нашим данным, являются: у *Parahoplinitae* обороты, в подавляющем большинстве случаев толще, а пупок значительно уже, чем у *Acanthohoplinitae*. Парагоплитины от акантогоплитин, отличаются и скульптурными особенностями – у первых ребра на вентральной стороне сильно выгибаются вперед, а на умбиликальном перегибе присутствуют сильные гребневидные вадутии. Различие имеется и в строении септальной линии – дорсальная лопасть у *Parahoplinitae*, по имеющимся на сегодняшний день данным, одноконечная, у *Acanthohoplinitae* она двураздельная; латеральная лопасть у *Acanthohoplinitae* симметрично-трехраздельная, в то время как у *Parahoplinitae* она несколько асимметрична.

Семейство *Acanthohoplinitidae* появилось на рубеже раннего и среднего альта и просуществовало до раннего альба, а в раннем альбе вымерло. Предковым, по-видимому, был род *Procolombiceras*. Скульптура этого рода несет признаки как рода *Chaloniceras*, от которого семейство должно было возникнуть, и потомкового *Colombiceras* – типичного представителя семейства *Acanthohoplinitidae*. Септальная линия развивается по формуле  $(V_1V_1)_{L1D} \rightarrow (V_1V_1)L1D \rightarrow (V_1V_1)_{L2I_2:D} \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2:I_1(D_1D_1)$ . Скульптура представлена как грубыми, так и тонкими ребрами, делящимися в средней части боковых сторон на две или три ветви; иногда от бугорков отходят пучки ребер. Ребра сопровождаются бугорками до трех пар, но имеются и без них. На наружной стороне ребра в большинстве случаев не прерываются, переходя почти прямолинейно, у некоторых слегка выгибаются вперед и прерываются. Для поздних представителей (род *Nucrasanthoplites*) прерывание ребер становится характерным. Среди представителей семейства встречаются раковины с уплощенными, средней толщины и очень широкими оборотами.

Единый тип развит: с септальной линией и скульптурой в онто-филогенезе у представителей подсемейства *Acanthohoplinitae* s. lato является надежным критерием для возведения в ранг семейства. Скульптурные особенности позволяют подразделить семейство *Acanthohoplinitidae* на три подсемейства – *Acanthohoplinitae*, *Colombiceratinae* и *Diadochoceratinae*.

Надсемейство *Deshayesitoidea* состоит из номинального семейства.

Семейство *Deshayesitidae* возникло на границе баррема и альта и вымерло к концу раннеальпского времени. По данным Р.Кейси (Casey, 1964) оно состоит из двух подсемейств – *Deshayesitinae* и *Mathoceratinae*. Наши исследования (Кванталиани, 1980–1983; Kvantaliani, 1983), как было отмечено

но, показали, что представители *Mathoceratinae*, по характеру септальной линии и внешних морфологических признаков не могут рассматриваться в семействе *Deshayesitidae*. У представителей данного семейства ребра многочисленные, на ранних оборотах тонкие, прерываются на наружной стороне, а затем переходят ее непрерывно с некоторым ослаблением, но сильно выгибаюсь вперед (*Deshayesites*). У более поздних представителей (*Dufrenouya*) ребра несколько более грубые, в основном прерывающиеся на вентральной стороне и сопровождающиеся промежуточными и вентральными утолщениями. Поперечное сечение оборотов высокое, округло-субпрямоугольное. Как видим, различия между *Deshayesitidae* и *Mathoceratinae* весьма значительны. У типичных представителей семейства *Deshayesitidae* новые элементы возникают на седле I/D. Септальная линия расширяется по формуле —  $(v_1 v_1) L:ID \longrightarrow (v_1 v_1) L:ID \longrightarrow (v_1 v_1) LI:I^1 D \rightarrow (v_1 v_1) III^2:I^1 D \longrightarrow (v_1 v_1) (L_2 L_1 L_2) (I_2 I_1 I_2) I^2:I^3 I^1 D$ .

Таким образом, на основании изучения морфогенеза наружных и внутренних структур раковин аммонитид, а также принимая во внимание литературные данные, систематика раннемеловых изученных аммонитид предлагается в следующем виде:

- О Т Р Я Д AMMONITIDA HYATT, 1889
- ПОДОТРЯД PERISPINCTINA Besnosov et I. Michailova, 1983
- Надсемейство Olcostephanoidea Pavlow, 1892
- Семейство Berriasellidae Spath, 1922
- Подсемейство Berriasellinas Spath, 1922
  - Подсемейство Neocomitinae Spath, 1924
  - Подсемейство Neocosmoceratinæ Kvantaliani subfam. nov.
  - Подсемейство Pomiceratinæ Kvantaliani subfam. nov.
- Надсемейство Hoplitoidea H. Douville, 1890 (pars)
- Семейство Leymeriellidae Breistroffer, 1951
- Семейство Venezuellidae Kvantaliani, 1980
- ПОДОТРЯД ANCYLOCERATINA Wiedmann, 1966 (emend. Besnosov et I. Michailova, 1983; emend. Kvantaliani, 1985)
- Надсемейство Ancyloceratoidea Gill, 1871
- Семейство Ancyloceratidae Gill, 1871
- Подсемейство Crioceratinæ Gill, 1871
  - Подсемейство Ancyloceratinæ Gill, 1871
- Надсемейство Deshayesitoidea Stoyanow, 1949
- Семейство Deshayesitidae Stoyanow, 1949
- ? ПОДОТРЯД DOUVILLEICERATINA KVANTALIANI, 1985
- Надсемейство Douvilleiceratoidea Parona et Bonarelli, 1897
- Семейство Douvilleiceratidae Parona et Bonarelli, 1897
- Подсемейство Roloboceratinæ Casey, 1961
  - Подсемейство Cheloniceratinæ Spath, 1923
  - Подсемейство Douvilleiceratinæ Parona et Bonarelli, 1897
- Семейство Acanthohoplitidae Stoyanow, 1949
- Подсемейство Colombiceratinæ Tsvibina, 1979
  - Подсемейство Acanthohoplitinæ Stoyanow, 1949
  - Подсемейство Diadochoceratinæ Kvantaliani, 1978
- Семейство Parahoplitidae Spath, 1924

В результате личных исследований, а также учитывая литературные данные,

перегруппировку родов, подсемейств и установление новых таксонов, ниже приводятся диагнозы некоторых семейственных категорий, состав каждого таксона, его распространение и возможные филогенетические взаимосвязи.

Описания семейственных категорий и возможные филогенетические  
взаимосвязи

О Т Р Я Д АММОТИДА НУАТ, 1889

ПОДОТРЯД РЕКИСФИНТИНА Бензосов et I. Michailova, 1983

Н а д с е м е й с т в о Olcostephanidea Pavlow, 1892

Диагноз. Раковины от дисковидных, сильно скатых с боков до сильно вздутых со слабо- или умеренно объемлющими оборотами. Ребра прямые, слегка наклоненные вперед или изгибающиеся, двойные, трех- и многоветвистые, полиптихитовые, бидихотомные или виргатитовые, переходящие вентральную сторону обычно без ослабления или прерываются образуя на концах утолщения, иногда выгибаются вперед или назад. В области умбилика ребра усиливаются, превращаясь иногда в вытянутые вдоль ребер бугорки, в которых они разветвляются; количество бугорков достигает 3-х пар. У некоторых представителей присутствуют пережимы и наблюдается эзгагообразное соединение ребер. Вентральная сторона различной ширины может быть плоской, выпуклой или плоско-выпуклой, редко килеватой. Пупок от узкого до очень широкого, от неглубокого, ступенчатого до очень глубокого, воронковидного. Септальная линия характеризуется отсутствием лопасти  $I_3$ . Конечная формула для разных представителей выглядит следующим образом -  $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_{2.1}^1I_{2.1}^1D$  или  $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_{2.2}^1I_{2.1}^1D$ .

Семейственный состав: Olcostephanidae Pavlow, 1892, Berriasellidae Spath, 1922, Ataxioceratidae Buckman, 1921, Dorsoplaniidae Arkell, 1950, Politychytidae Spath, 1924, Aulacostephanidae Spath, 1924 и Tulinidae Buckman, 1921. Временно включены: Holcodiscidae Spath, 1924, Himationeyitidae Spath, 1925, Simoceratidae Spath, 1924, Oosterellidae Breistroffer, 1940 и Aspidoceratidae Zittel, 1895.

Распространение. Бат-(?) баррем Европы, Кавказа, Восточного склона Урала, Северной Сибири, Новой Земли, Мангышлака, Гренландии, Англии, острова Шпицберген (?), Индии, Америки, Африки и острова Мадагаскар.

Семейство Berriasellidae Spath, 1922:

Диагноз. Раковины от мелких до очень крупных размеров, с оборотами от медленно до быстро возрастающих и различной степени объемлемости. Высота у различных представителей может быть и меньше и больше ширины. Форма поперечного сечения высоко-овальная, скатая с боков или слегка выпуклая, широко-овальная, округло-субквадратная, округлая и округло-прямоугольная. Вентральная сторона различной ширины, плоская или плоско-выпуклая, редко килеватая. Боковые стороны от низких до высоких, плоские, слегка или сильно выпуклые. Переходы между сторонами резкие, дугообразные или постепенные. Пупок от узкого до очень широкого, ступенчатый, от неглубокого до глубокого. Устье с боковыми ушками. Скульптура состоит из многочисленных тонких или редких, толстых, иногда очень грубых радиальных или изгибающихся ребер с мелкими или очень крупными (до трех пар) бугорками или без них. Ребра обычно двух- или трехраздельные, иногда бидихотомные; встречаются пучкообразно отходящие от боковых, в некоторых случаях от приумбиликальных бугорков. Между главными присутствуют от одного до нескольких вставных ребер различной длины. На наружной стороне они или прямолинейны, прерываются и образуют борозду или гладкую поверхность или же непрерывны и в отдельных случаях сильно выгибаются

вперед. У некоторых представителей на боковых сторонах ребра ослабляются и как-бы стираются; промежуточные ребра образуют морщины, иногда раздваиваясь в приумбиликальных, а затем вновь соединяясь в наружных бугорках. У некоторых представителей присутствуют пережимы. Развитие септальной линии в онтогенезе стало известным в результате исследований, проведенных нами для родов *Dalmasiceras*, *Balkites* и *Tauricoceras*.

Примасутура пятилопастная -  $(V_1 V_1) L_1 L_2 I_1 D$ . Лопасть I делится на две асимметричные части  $I_2 : I_1$ . Лопасть  $I_2$  в свою очередь делится на две симметричные ветви  $I_{2.1} : I_{2.1}$ . Дальнейшее усложнение происходит за счет деления седла  $I_{2.1} / I_{2.1}$ , на котором также симметрично образуются лопасти; конечная формула -  $(V_1 V_1) (L_2 L_1 L_2) U I_{2.1}^1 I_{2.1}^1 I_{2.1}^1 I_{2.1}^1 D$ .

Сравнение. От наиболее близкого семейства *Dorsoplanitidae* описываемое отличается наличием ребер, часто прерывающихся на центральной стороне и присутствием бугорков, поперечным сечением оборотов и характером септальной линии. У представителей *Dorsoplanitidae* лопасть  $I_2$  делится на две асимметричные ветви, а затем на седле  $I_{2.2} / I_{2.1}$  появляется серия симметрично расположенных лопастей, в то время как у представителей семейства *Berriasellidae* та же лопасть  $I_2$  сразу же делится на две симметричные лопасти. От представителей *Ataxioceratidae* семейство *Berriasellidae* отличается отсутствием виргатитового типа ветвления ребер.

Подсемейственный состав. Семейство *Berriasellidae* предлагается рассматривать в составе следующих подсемейств:

*Berriasellinae* Spath, 1922,

*Neocomitinae* Spath, 1924,

*Neocosmoceratinae* Kvantaliani subfam. nov.,

*Pomeliceratinae* Kvantaliani subfam. nov.

Распространение. Поздний титон(?)—берриас.

Подсемейство *Berriasellinae* Spath, 1922

Типовой род - *Berriaabella* Uhlig, 1905

Диагноз. Раковины дисковидные, от мелких до крупных размеров. Обороты от сильно объемлющих до почти эволютных, обычно сжатых с боков, но имеются и относительно вздутые. Узкая наружная и довольно высокие боковые стороны выпуклые или уплощенные. Высота чаще превышает ширину, но иногда бывает и меньше. Поперечное сечение высокоовальное или округло-прямоугольное, округло-субквадратное, иногда трапециевидное. Пупок от узкого до широкого, ступенчатый, неглубокий или средней глубины. Устье с боковыми ушками. Скульптура обычно представлена частыми тонкими или сильными широко расставленными (с возрастом несколько грубеющими) радиальными или нередко изгибающимися, вилкообразно раздваивающимися, иногда пучкообразно отходящими от умбиликальных утолщений или боковых бугорков, ребрами. В некоторых случаях ребра ближото-мируют, в других - делятся на три ветви. В отдельных случаях присутствуют одиночные вставные ребра. Наружную сторону ребра переходят или без перерыва (иногда с ослаблением и образованием в таких случаях небольших бугорковидных вздутий), или с перерывом, образуя при этом гладкую поверхность или борозду. Иногда на ребрах могут присутствовать небольшие боковые бугорки и приумбиликальные вдольреберные бугорковидные утолщения. У некоторых представителей на боковых сторонах ребра ослабляются и как бы стираются. Некоторые представители характеризуются наличием пережимов.

Сравнение. Среди представителей семейства *Berriasellidae* подсемейство *Berriasellinae* отчетливо выделяется своей значительно узкой формой поперечного сечения и высокими оборотами, характером скульптуры, в част-

ности тонкими многочисленными дихотомирующими ребрами, нередко прерывающимися на центральной стороне с образованием гладкой поверхности, относительно редким присутствием небольших приумножительных и боковых бугорков на ребрах.

Родовой состав: *Berriasella Uhlig, 1905*, *Blanfordiceras Coessmann, 1907*, *Dalmasiceras Djanielidze, 1921*, *Argentiniceras Spath, 1924*, *Pseudargentiniceras Spath, 1925*, *Subalpinites Mazonat, 1939*, *Subthurmannia Spath, 1939*, *Ratowskiceras Nikolov, 1966*, *Mazenoticeras Nikolov, 1966*, *Riasanites Spath, 1923*, *Jabronella Nikolov, 1966*, *Boncheviceras Nikolov, 1966*, *Delphinella Le Hègarat, 1973*, *Pseudosubplanites Le Hègarat, 1973*, *Tauricoceras Kvantaliani et Lyssenko, 1979*, *Balkites bogdanova, Kvantaliani, 1983*, ? *Prorjasanites Sasnovaya, 1977*.

Распространение. Поздний юрон (?) — берриас Кавказа, Крыма, Карпат, юга Западной Европы, Русской платформы, Маньышлака, Северной Африки, Индии, Мексики, Южной Америки.

Подсемейство *Neococonceratinæ Kvæntaliani subfam. nov.*

Типовой род — *Neococonceras Blanchet, 1922*

Диагноз. Раковины от мелких до очень крупных размеров со слабо или наполовину объемлющими и умеренно возрастаниями, средней вздутости, оборотами. Высота чаще больше ширины, иногда равна ей. Поперечное сечение округло-прямоугольное либо округло-субквадратное. Наружная и боковые стороны различной ширины, уплощенные, с резким перегибом к слегка выпуклым боковым сторонам. Пупок от узкого до широкого, ступенчатый, от средней глубины до глубокого. Устье с небольшими боковыми ушками. Главные ребра сильные, радиальные или наклоненные вперед, одиночные, но обычно двух-трехветвистые, трехбугорчатые. В точке ветвления на боковых сторонах, как правило, присутствует довольно развитый бугорок, от которого иногда отходят пучки (по 2—4) ребер. Из трех пар бугорков у некоторых представителей развиты очень сильные шиловидные наружные бугорки. Между главными нередко присутствуют один-два промежуточных ребра. У некоторых же промежуточные ребра слабо развиты и являются как бы морщинами на боковых сторонах. Раздваивающиеся у пупковых бугорков ребра в отдельных случаях вновь соединяются в наружных бугорках. Наружную сторону ребра обычно переходят не прерываясь и прямолинейно, иногда с понижением между бугорками или образованием гладкой поверхности между ними.

Сравнение. Среди представителей семейства *Berriasellidae* новое подсемейство резко выделяется своеобразной скульптурой, особенно четко выраженнымными толстыми ребрами с сильно развитыми центральными бугорками и формой поперечного сечения.

Замечание. В 1938 году О.К.Григорьева выделила новый подрод *Protacanthodiscus* (*Malbosiceras*). С тех пор разные авторы *Malbosiceras* рассматривают то в ранге самостоятельного рода, то подрода. В "Основах палеонтологии" (1958) *Malbosiceras*, на наш взгляд, справедливо признан младшим синонимом рода *Protacanthodiscus*.

Родовой состав: *Neococonceras Blanchet, 1922*, *Euthymiceras Grigorieva, 1938*, ? *Protacanthodiscus Spath, 1923*.

Распространение. Берриас Крыма, Кавказа, Маньышлака, юга Западной Европы, Индии, Русской платформы, Гималаев, Индонезии, Северной Америки.

Подсемейство *Pomelicertatinæ Kvæntaliani subfam. nov.*

Типовой род — *Pomeliceras Grigorieva, 1938*.

Диагноз. Раковины средних и очень крупных размеров с почти эволюционными и медленно возрастающими приземистыми оборотами. Высота всегда

меньше ширины оборотов. Форма поперечного сечения широко-овальная. Пупок ступенчатый, глубокий. Умбиликальные стенки выпуклые. Вентральная и латеральные стороны выпуклые с постепенными переходами. Скульптура состоит из толстых сильных, широко расставленных субрадиальных главных и нескольких промежуточных ребер. Главные ребра сопровождаются четкими приумбиликальными утолщениями и особенно сильно развитыми массивными латеральными бугорками. У некоторых представителей присутствуют слабо выраженные вентральные бугорки. От латеральных бугорков отходят пучки (по I-5) ребер. Между ними располагаются относительно короткие (по I-3) промежуточные, иногда не доходящие до умбиликального перегиба. Вентральную сторону ребра переходят не прерываясь или с незначительным ослаблением.

Сравнение. Описываемое подсемейство отличается от всех остальных, главным образом, очень широкими, приземистыми оборотами и широким пупком, грубыми ветвящимися главными и многочисленными промежуточными ребрами и сильно развитыми латеральными бугорками.

Родовой состав: *Pomeliceras* Grigorieva, 1938, *Boehmiceras* Grigorieva, 1938.

Распространение. Поздний титон(?) - берриас Северной Африки, Иго-Восточной Франции, Индии, Северного Кавказа.

#### Филогенетические связи

В отдельных работах можно найти попытку установления филогенетических взаимосвязей между отдельными видами и родами семейства *Berriasellidae* (Uhlig, 1905; Kilian, 1910, 1912; Roman, 1938; Mazenot, 1939; Nikolov, 1967; Le Negaraz, 1973; Nikolov, 1982 и др.).

Существующий на сегодняшний день фактический материал, по нашему мнению, пока не дает оснований с полной убедительностью говорить о предках и переходных формах от одного таксона к другому. Пока еще неясен вопрос происхождения самого семейства *Berriasellidae*. По данным многих исследователей, берриаселлиды должны были возникнуть в титонский век от пока неизвестных перисфинктид.

Характер развития септальной линии *Berriasellidae*, *Ataxioceratidae* и *Dorsoplanitidae* (*Olcostephanoidae*) позволяет нам искать предков *Berriasellidae* среди представителей двух семейств - *Ataxioceratidae* и *Dorsoplanitidae*.

У берриаселлид и атаксицератид лопасть I делится на две части -  $I_2$  и  $I_1$ , а сутуральная лопасть образуется путем ее дальнейшего усложнения, причем у них лопасть  $I_2$  одинаково делится на симметричные ветви -  $I_{2.1}:I_{2.1}$ . Таким образом, пути развития септальной линии у названных семейств одинаковы, что говорит об их очень близких филогенетических связях.

На ранней стадии развития у *Dorsoplanitidae* также, как и у *Berriasellidae*, лопасть I делится асимметрично. Основное же различие состоит в том, что позднее у берриаселлид в лопасти  $I_2$  возникают симметрично расположенные вспомогательные лопасти -  $I_{2.1}:I_{2.1}$ , а у *Dorsoplanitidae* асимметрично -  $I_{2.2}:I_{2.1}$ . Несмотря на такую незначительную разницу, мы не решаемся что-либо сказать об их прямом родстве. Тем более, что дорзопланитиды являются типичными boreальными аммонитами, в то время, как берриаселлиды - Средиземноморскими.

Одним из возможных предков семейств *Berriasellidae* и *Dorsoplanitidae*, по-видимому, следует рассматривать (как это предполагал Roman, 1938, а теперь и Nikolov, 1982) представителей подсемейства *Virgatosiphinctinae*

(семейство Ataxioceratidae в нашем понятии). Т.Г. Николов (1982, с. 31) в филогенетической схеме показывает, как Berriasellidae берут свое начало от семейства Perisphinctidae, через Virgatosphinctinae. От этого последнего отвечаются подсемейства - Pseudosubplanitinae, Berriasellinae, Argentinicerae и Himalayitinae. От другой ветви - Pseudovirgatitinae - отходит ветвь подсемейства Neocomitinae.

Основным стволом семейства Berriasellidae, как нам представляется, очевидно, является подсемейство Berriasellinae (рис. 66), от которого в процессе быстрой дивергенции возникли подсемейства Pomiceratinae, Neocomitinae и Neocomosceratinae. Из-за отсутствия многих необходимых данных филогенетические связи между отдельными подсемействами на схеме показаны условно.

Имеющиеся в нашем распоряжении некоторые палеонтологические данные позволяют несколько более уверенно судить о родственных взаимоотношениях между отдельными родами подсемейств Neocomosceratinae, Berriasellinae и Neocomitinae.

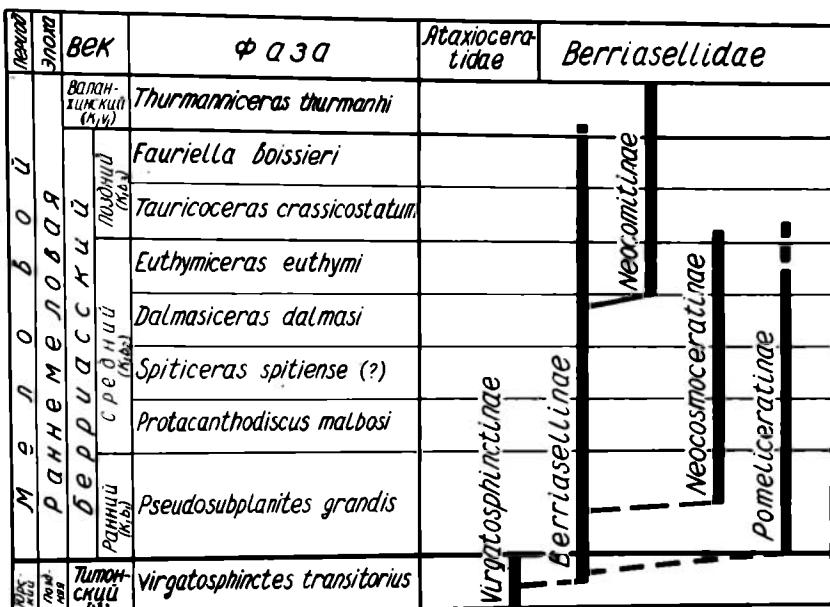


Рис. 66. Филогенетическая схема семейства Berriasellidae.

В подсемействе Neocomosceratinae роды *Neocomosceras* и *Euthymiceras* - сегас в отношении скульптуры и формы поперечного сечения оборотов очень близки и нет сомнения, что это сходство при одинаковом типе развития септальной линии является генетическим. Представители рода *Euthymiceras* должны были произойти от *Neocomosceras* на границе фаз *Dalmasiceras dalmasi* и *Euthymiceras euthymi* (рис. 67). К началу фазы *Tauricoceras crassicostatum* оба рода, видимо, вымерли, не оставив после себя потомков.

Не менее интересен вопрос о происхождении подсемейства Neocomitinas, родов *Riasanites*, *Tauricoceras* и *Balkites* и их взаимоотношении с подсемейством Berriasellinae, который уже затрагивался некоторыми исследователями.

Berriasellidae

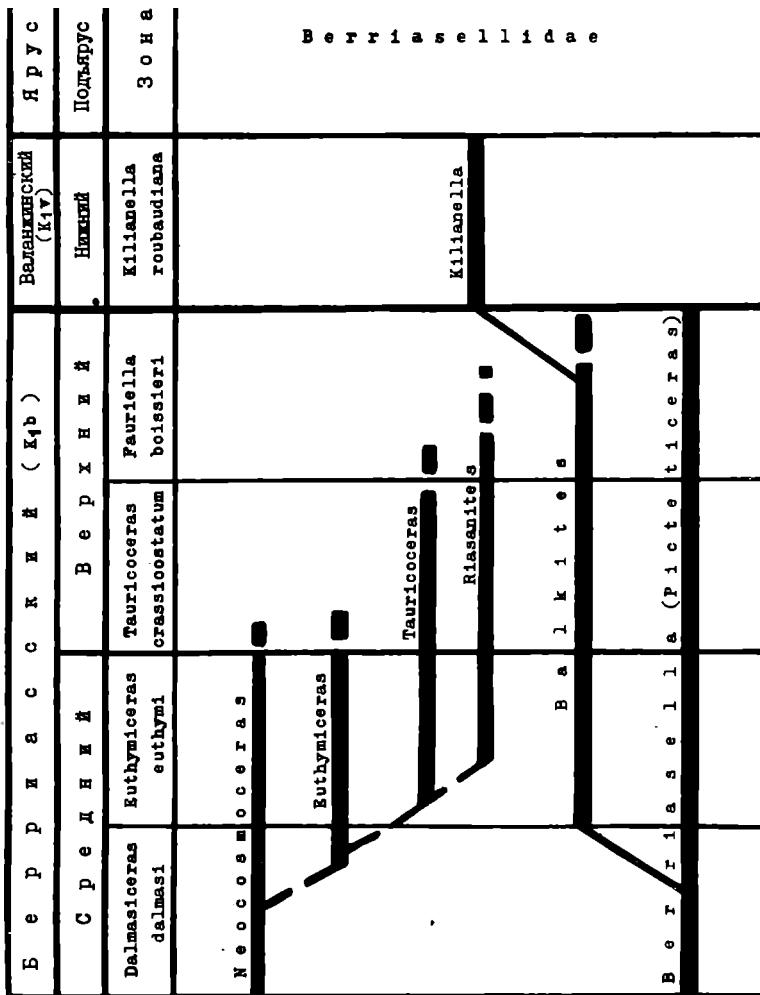


Рис. 67. Филогенетическая схема некоторых представителей семейства Berriasellidae.

Впервые В.Улиг (Uhlig, 1905), а затем В.Килян (Kilian, 1912) и Г. Мазено (Mazenot, 1939) высказали предположение о генетических связях килианелл с берриаселлинами, в частности с *Berriasella* (*Berriasella*) *privatasensis*. Значительно позднее Г.Ле Эгара (Le Hégarat, 1973) в схеме филогенетического развития рассматриваемого семейства как на предковый для рода *Kiliansella* указывал на *Picteticeras*. Однако новые находки аммонитов *Balkites* в позднем берриасе Крыма позволили нам высказать несколько иную точку зрения (Богданова, Квантальян, 1983). У нового рода скульптурные особенности – характер ребристости, наличие борозды на вентральной стороне и некоторые другие детали сближают их, с одной стороны, с неокомитесами и, с другой,

с позднеберриасскими берриаэеллинами. Поэтому, на наш взгляд, правильнее род *Balkites*, появившийся на рубеже фаз *palmasiceras dalmasi* и *Euthymiceras euthymi*, связывать с представителями подрода *Berriasella* (*Picteticaras*), от которых они должны были произойти. На рубеже берриасского и валандинского времени балкитесы (имеющие общие черты развития септальной линии, скульптуры, наличие перекамов) дали начало новому подсемейству *Neocomitinae*. Род *Balkites*, по-видимому, был промежуточным звеном между берриаселлинами, к которому от относится, и неокомитинами (см. рис. 67).

Весьма интересен вопрос о происхождении родов *Riasanites* и *Tauricosceras*. Еще Н.П. Лушков (1952, с. 138), касаясь аммонитов рода *Riasanites* и *Protacanthodiscus*, широко распространенных в Бореальном поясе отмечал, что они очень близки по своим признакам к одноименным им Средиземноморским видам и допускают несомненную генетическую связь с последними. Они ни в коем случае не должны рассматриваться как типичные бореальные формы, а являются представителями Средиземноморской фауны, проникшими, как полагал Н.П. Лушков, с ранневаландинской (=раннеберриасской – И.К.) трансгрессией в море Русской платформы, где они быстро вымерли не оставив потомков. Находки названных аммонитов на Северном Кавказе, Мангышлаке и, как теперь известно (Кванталиани, Лысенко, 1979а, б, 1982), в Крыму, должны указывать на путь их проникновения из Тетиса в Бореальное море.

Роды *Riasanites* и *Tauricosceras* появились в конце среднего берриаса и вымерли к концу этого века. Скульптура двух первых оборотов в общем похожа, а отличия наблюдаются в некоторых деталях ветвления ребер, толщине оборотов, форме поперечного сечения. Большое сходство наблюдается на средних оборотах. Все эти признаки говорят в пользу генетической связи упоминаемых родов. Учитывая стратиграфическое распространение (рязаниты в Крыму нами обнаружены несколько выше чем таврикоцерасы, см. рис. 73), можно полагать, что предками рода *Riasanites* могли быть представители рода *Tauricosceras*. Схематично взаимоотношения между отдельными представителями семейства *Berriaceidae* показаны на рис. 66, 67.

Надсемейство *Hoplitoidea* H. Douville, 1890

Семейство *Leymeriellidae* Breistroffer, 1951

Диагноз. Раковины преимущественно мелких размеров от умеренно до быстро возрастающих с умеренно или слабо объемлющими оборотами. Форма по-перечного сечения трапециевидная, субтрапециевидная или округло-полигональная. Высота на поздних оборотах всегда превышает ширину. Наружная сторона вогнутая в виде буквы *U*, уплощенная или несколько закругленная. Нередко наблюдается слабая выпуклость боковой стороны в нижней ее части, в то время как в верхней – она слабовогнутая. Пупок ступенчатый, умеренно широкий или широкий, неглубокий, реже умеренной глубины. Ребра в большинстве случаев простые с боковыми или наружными бугорками различной формы и величины; у некоторых представителей намечаются пучковые бугорковидные ведущие. В старческой стадии центральные бугорки поникаются, затем исчезают, а на их месте ребра, соединяясь, образуют острые шевроны. Ребра начинаются от пучкового перегиба либо от шва, на боковых сторонах субрадиальные, слабо S-образно, интегральнообразно или саблеобразно изогнуты, часто расширены и наклонены вперед. Между пучко-выми и боковыми, боковыми и наружными бугорками в пониженных частях ребра могут раздваиваться с образованием срединной бороздки. У других представителей эти бороздки могут отсутствовать. На наружной стороне ребра непрерывны, с бороздой или, чаще всего, прерываются с образованием гладкой поверхности. Наружные окончания ребер всегда противостоящие и под различным углом часто сильно повернуты вперед. У некоторых леймериеллид в старческой стадии (или ре-



































































































































































































































































































































































