

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

На правах рукописи

КВАНТАЛИАНИ ИЛЪЯ ВЛАДИМИРОВИЧ

УДК 564.5(477.75+479)

РАННЕМЕЛОВЫЕ АММОНИТИДЫ КРЫМА И КAVКАЗА

04.00.09 - палеонтология и стратиграфия

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Тбилиси - 1985

Работа начата в Грузинском комплексном научно-исследовательском и проектном отделении "СЗКАВНИПИНЕФТЬ", завершена в Геологическом институте им. А.И. Джанелидзе Академии наук Грузинской ССР.

Официальные оппоненты:

Доктор геолого-минералогических наук, А.А. Савельев

Доктор геолого-минералогических наук, профессор А.Г. Халилов

Доктор геолого-минералогических наук, профессор Н.Г. Химичашвили

Ведущее предприятие:

Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт,
г. Ленинград

Защита состоится "9" октября 1985 г. в 14 часов на заседании специализированного совета (Д.007.15.01) при Геологическом институте им. А.И. Джанелидзе АН Грузинской ССР по адресу: 380093, г. Тбилиси, ул. Зои Рухадзе, I, корп. 9, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Геологического института им. А.И. Джанелидзе АН Грузинской ССР.

Автореферат разослан "23" августа 1985 г.

Ученый секретарь специализированного совета, доктор геолого-минералогических наук

Э.В. Котеташвили

В В Е Д Е Н И Е

А к т у а л ь н о с т ь п р о б л е м ы. В раннемеловую эпоху глобальным распространением пользовались стенохронные представители надсемейств *Perisphinctoidea*, *Olcosterphanoidea*, *Noplitoidea*, *Douvilleiceratoidea* и *Deshayesitoidea*, стратиграфическое распространение которых лежит в основе расчленения нижнемеловых отложений. В настоящее время Межведомственной стратиграфической комиссией по мелу СССР совершенствуется унифицированная биостратиграфическая схема. Наши научно-исследовательские работы были направлены в сторону уточнения и детализации этой схемы на основании стратиграфического распространения аммонитов в отложениях нижнего мела Крыма и Кавказа.

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 и, следовательно, недостаточно полно изучены вопросы их систематики и филогении. По-разному оценивается таксономическое значение внутренних и внешних морфологических признаков раковины аммонитид.

Таким образом, биостратиграфические и палеонтологические исследования нижнемеловых отложений Крыма и Кавказа приобретают важное теоретическое и практическое значение, чем и определяется актуальность темы. Следовательно, необходимым становится комплексное изучение вопросов палеобиологии аммонитид и биостратиграфии названных отложений с применением современных методов исследований.

Ц е л ь р а б о т ы: 1) всестороннее изучение внутренних и внешних морфологических признаков раковины и выяснение таксономического значения этих признаков для систематики исследуемых аммонитид, 2) разработка систематики и филогении их семейственных и родовых категорий, 3) уточнение и детализация схем расчленения нижнемеловых отложений Крыма и Кавказа.

В соответствии с поставленной целью был подобран фактический материал. Помимо собственного палеонтологического материала из нижнемеловых отложений Крыма и Кавказа как с р а в н и т е л ь н ы й был использован и верхнеюрский. Это позволило проследить

изменение признаков раковины аммонитид в течение длительного геологического времени - от поздней юры до альба включительно. Для биостратиграфического расчленения в Крыму и на Кавказе были изучены наиболее полно охарактеризованные фауной, особенно головоногими, разрезы нижнемеловых отложений.

Основные задачи исследования: 1) изучение морфогенеза внутренних и внешних признаков раковины аммонитид в онто- и филогенезе, 2) установление таксономического значения отдельных признаков для систематики, 3) изучение скелетных образований раковин под электронным микроскопом (СЭМ и РЭМ), 4) интерпретация септограммы аммонитид, 5) разработка филогенетической систематики некоторых представителей надсемейств *Perisphinctoidea*, *Olcostephanoidea*, *Hoplitoidea* и *Douvilleiceratoidea* и установление филогенетических взаимосвязей, 7) ревизия и описание семейственных категорий, 8) изучение наиболее важных разрезов нижнего мела Крыма и Кавказа; составление схемы биостратиграфического расчленения и ее корреляция с соответствующими схемами некоторых регионов Западной Европы и Азии.

Научная новизна и практическая ценность. Представленная работа является обобщающей сводкой по систематике и филологии семейственных категорий раннемеловых мономорфных аммонитид.

На основании обработки большого палеонтологического материала, анализа и обобщения литературных источников, онтогенетического исследования септальной линии, формы и скульптуры, пересмотрена систематика и филология семейств *Perisphinctidae*, *Ataxoceratidae*, *Dorsoplanitidae*, *Berriasellidae*, *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae* и *Leumeriellidae*. Установлен 41 новый вид, 5 родов - *Balkites*, *Tauricoseras* (семейство *Berriasellidae*); *Venezuela*, *Renziella* (семейство *Leumeriellidae*); *Chaschupesceras* (семейство *Acanthohoplitidae*); 5 подсемейств - *Laugeitinae* (семейство *Dorsoplanitidae*); *Neosomoseratinae*, *Pomeliceratinae* (семейство *Berriasellidae*); *Venezuellinae* (семейство *Leumeriellidae*); *Diadochoseratinae* (семейство *Acanthohoplitidae*) и одно надсемейство *Olcostephanoidea*.

Впервые дается описание полного морфогенеза раковины представителей родов *Indosphinctes*, *Flabellisphinctes*, *Choffatia*, *Volgaites*, *Dalmasiceras*, *Tauricoseras*. Впервые исследован морфогенез внутреннего строения раковины представителей родов *Pavlovia*, *Dorsoplanites*, *Laugeites*, *Berriasella*, *Cheloniceras*, *Eicheloni-*

ceras, Douvilleiceras, Leymeriella и Turkmeniceras. Морфогенез септальной линии, скульптуры и формы сечения оборотов изучены для родов Virgatites, Balkites, Chaschuresceras. Для Acanthohoplites, Colombiceras, Nuracanthoplites, Parahoplites, Paracanthohoplites и Deshayesites в основном приведены новые данные по внутреннему строению, которое ранее не исследовалось.

Выявлены особенности количественного изменения септ в онтофилогенезе - представители анцестральных родов отдельно взятого семейства имеют меньшее число септ, по сравнению с представителями потомственных родов. Для некоторых аммонитид установлена трехслойная дорсальная стенка раковины.

Впервые описываются муральные гребни раннемеловых и некоторых позднеюрских аммонитид.

В существующие биостратиграфические схемы берриаса были внесены некоторые изменения. Произведена корреляция берриасских отложений различных регионов Средиземноморской области и Бореального палеозоогеографического пояса. В ряде разрезов аптских и альбских отложений впервые выявлены перерывы в осадконакоплении.

Результаты морфогенетических исследований внутреннего строения раковины (септограммы и др.) могут быть использованы в учебниках по палеонтологии, а развитие септальной линии в онтогенезе - при исследовании систематики и филогении позднеюрско-раннемеловых аммонитид, а также при решении общетеоретических проблем палеобиологии головоногих.

Предлагаемые нами схемы биостратиграфического расчленения нижнего мела нашли отражение в работах ГрузКНИПО СевКавНИИНефть, Геолого-поисковой конторы производственного объединения "Груз - нефть" и Геологического производственного управления Грузии.

А п р о б а ц и я р а б о т ы. Основные положения работы докладывались и обсуждались на заседаниях Ученого совета Геологического института АН СССР (1967), Геологического общества Грузии (1967, 1971, 1979, 1980), на Научно-технических конференциях Грузинского Политехнического института им. В.И. Ленина (1969, 1978), Геологической секция Грузинского филиала ВНИГНИ (1971), Межведомственной стратиграфической конференции в г. Уфе (1981), Всесоюзном совещании "Систематика и филогения головоногих моллюсков", состоявшемся на Геологическом факультете в МГУ (1982), научной сессии Института палеобиологии им. Л.Ш. Давиташвили в г. Тбилиси (1982), на II Международном симпозиуме по Мелу в Мюнхене (1982).

П у б л и к а ц и я. По теме диссертации опубликована 61 работа, из них одна монография.

Геолого-палеонтологические исследования велись в тесном научном сотрудничестве с геологами кафедры Палеонтология МГУ проф. В.В. Друщицем и И.А. Михайловой, Т.Н. Богдановой (ВСЕГЕИ), Т.И. Добровольской и Н.И. Лысенко (Крым), Г.Д. Харатишвили, Т.А. Доминадзе, А.В. Квернадзе, М.З. Шарикадзе, Г.И. Магалашвили (кафедра Геологии и палеонтологии ГПИ им. В.И. Ленина), Р.А. Гамбашидзе, М.В. Какабадзе, Э.В. Котеташвили и Т.Ю. Назаршвили (Геологический институт АН СССР), Д.Ю. Папова ("Грузнефть"), Е.И. Девдариани и Н.Н. Квакадзе (Геологическое производственное управление Грузии).

Автор настоящей работы пользовался советами и консультациями Л.Ш. Давитшвили, В.В. Друщица, А.Л. Цагарели, И.А. Михайловой, Г.Д. Харатишвили и Т.А. Доминадзе и считает своим приятным долгом всем названным лицам выразить глубокую благодарность.

О б ъ е м р а б о т ы. Работа состоит из двух томов. Первый том содержит основной текст объемом 300 машинописных страниц, иллюстрированных 167 рисунками и многочисленными текстовыми таблицами. Список использованной литературы насчитывает 467 названий, из них 173 иностранных. Второй том в виде приложения представляет Атлас из 102 палеонтологических таблиц с объяснениями.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

М а т е р и а л

На протяжении двадцати лет работы автора на Кавказе и в Крыму собрана богатая коллекция головоногих, насчитывающая более 2000 экземпляров. Значительная часть аммонитов была использована для определения геологического возраста горных пород; изготовлено более 400 аншлифов и большое число экземпляров развернуто до протоконха. На СЭМ, РЭМ и в световом микроскопах всего было сфотографировано, отпечатано и проанализировано более 1200 положений. Сохранность палеонтологического материала самая различная.

Помимо собственного материала были использованы также любезно предоставленные в наше распоряжение образцы аммонитов из нижнего мела различных регионов Юга СССР А.С. Сахаровым, Н.И. Лысенко, Т.Н. Богдановой, М.В. Какабадзе и М.З. Шарикадзе. В качестве с р а в н и т е л ь н о г о материала была использована коллекция Т.А. Доминадзе имеющая прекрасную сохранность аммонитов

из верхнеюрских отложений Рязанской области и Приполярного Урала.

Особенности изменения числа септ и межсептальных расстояний в медиальной плоскости у аммоноидей с учетом фактора времени в литературе еще не освещались. С этой целью нами были изучены аншлифы представителей почти 40 родов 14 семейств. Составлено более 130 кривых межсептальных расстояний. Для определения степени изменчивости изучены 64 септограммы 16 родов 6 семейств.

С целью изучения муральных гребней исследованию подверглись раковины 30 аммонитов, принадлежащих различным семействам. С помощью растрового электронного микроскопа (РЭМ) были просмотрены и сфотографированы муральные гребни у позднеюрских - *Indosphinctes*, *Volgaites*, (*Perisphinctidae*), *Pavlovia*, *Dorsoplanites*, *Laugeites* (*Dorsoplanitidae*), раннемеловых - *Tauricoceras*, *Berriassella* (*Berriassellidae*), *Deshayesites*, *Dufrenoya* (*Deshayesitidae*), *Parahoplites* (*Parahoplitidae*), *Colombiceras*, *Hurasanthoplites* (*Acanthohoplitidae*) и *Douvilleiceras* (*Douvilleiceratidae*).

Большая часть описанных экземпляров хранится в Палеонтологическом музее им. Г.Д. Караташвили при кафедре Геологии и палеонтология Грузинского политехнического института им. В.И. Ленина (ГПИ) под коллекционными № 4, 8 и 12. Другая часть - в музее ГИН АН СССР под № 105; в музее ЦНИГР в г. Ленинграде под № II949 и в г. Москве, в МГУ, на кафедре Палеонтология - № 230.

М е т о д ы и с с л е д о в а н и я

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

Внутреннее строение значительной части раковин аммонитов исследовалось в аншлифах в медиальной плоскости. Внутренняя структура раковины представителей родов *Chelonicerias* и *Erichelonicerias* 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 Opton (ФРГ) 1979 года выпуска.

Изменение числа септ и межсептальных расстояний у аммоноидей отображено в виде графиков - с е п т о г р а м м.

Септограммы аммонитов строились для каждого рода отдельно взятого семейства. При построении графиков плано-спирально свернутых аммонитов, в прямолинейной системе координат на ось ординат наносились расстояния между септами в мм, которые замерялись на вент-

ральной стороне вдоль сифона в плоскости симметрии, а на ось абсцисс - порядковый номер септ в масштабе: 1 мм на оси ординат соответствует 0,02 мм расстоянию между септами. Септы откладывались через каждые 2 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, фрагмокон обломан). Дополнительно были введены индексы о геологическом возрасте экземпляра. Составлялись также совмещенные графики для 2-3 родов внутри 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.

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.

Т е р м и н о л о г и я

В работе использованы термины, разработанные, преимущественно советскими исследователями. Ниже в алфавитном порядке дается несколько новых или малоизвестных терминов.

К л а п а н (Кл) - приспособление для плотного, герметичного закрытия отверстия, соединяющего внутренние полости фиксатора. Термин предлагается нами.

М о р щ 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. Он является самым внутренним в жилой камере и соприкасался с поверхностью мягкого тела, занимая в вентральной стенке фрагмокона положение между перламутровым и внутренним призматическим слоями, а в дорсальной, при двуслойном строении - между наружной поверхностью раковины предыдущего оборота и внутренним призматическим.

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 прогрет,

сивно утолщающихся, линий.

Промежуточный муральный гребень - гребень, образовавшийся 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.

Распорки - нитьевидные ленточки, подпирающие фиксатор, отходящие от него и прикрепляющиеся к внутренней стенке протоконха с вентральной стороны. Термин предложен нами.

Септограмма (от лат. *Septum* - перегородка, ограда и от греч... *γραμμη* - линия, запись) - кривая, отображающая межсептальные расстояния и число септ. Термин предложен нами.

Стенохроны - (*Stenon* - от греческого - узкий, *chronos* - от греч. - время) - организмы и растения быстро эволюционирующие (в узкий, небольшой отрезок геологического времени). Синоним: тахителические формы.

Термины, не нуждающиеся в дополнительной характеристике, в работе поясняются рисунками.

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

ГЛАВА II. МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ ПОЗДНЕОРСКО-РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТИД

Настоящая глава содержит краткий обзор истории изученности аммонитид и описание фактического материала, являющегося основой для построения последующих глав. Дается морфогенез раковины аммонитид представителей *Indosphinctes*, *Flabellisphinctes*, *Choffatia*, *Volgaites* (семейство *Perisphinctidae*), *Pavlovia*, *Dorsoplanites*, *Laugaites* (семейство *Dorsoplanitidae*), *Dalmaticeras*, *Tauricoceras*, *Balkites*, *Berriasella* (семейство *Berriassellidae*), *Leumeriella* (семейство *Leumeriellidae*), *Chelonicerias*, *Epicheloniceras*, *Douvilleicerias* (семейство *Douvilleiceratidae*), *Virgatites* (семейство *Ataxioceratidae*), *Turkmeniceras*, *Dufrenoyia* (семейство *Deshayesitidae*), и *Acanthoplites*, *Colombiceras*, *Hurasanoplites*, *Chaschupesceras* (семейство *Acanthoplitidae*).

Имеющийся в нашем распоряжении обильный материал дает возможность проследить в процессе исторического и индивидуального раз-

вития изменчивость разных признаков раковин аммонитид в течение длительного геологического времени от келловоя до раннего альба и использовать полученные результаты с целью выяснения и оценки таксономического значения каждого, отдельно взятого признака.

Глава иллюстрирована множеством рисунков.

ГЛАВА III. МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ РАКОВИН АММОНИТИД

Скелет аммоноидей представляет собой гидростатический аппарат сложнейшей конструкции, многообразие структур которого до конца еще не выявлено.

Последовательность образования первичных скелетных элементов нами не рассматривается, так как она довольно обстоятельно дается в ряде работ. Мы присоединяемся к мнению тех исследователей, которые полагают, что аммониты после выклева из яйцевой капсулы развивались прямым путем без метаморфоза.

В данной главе рассмотрены основные структурные элементы и их развитие в онто-филогенезе.

П р о т о к о н х

Выделяются типы, формы и размерные группы протоконха у изученных аммонитов.

Коррелятивная связь между величинами протоконха и аммонителлы, а также увеличение диаметра протоконха у потомственных родов по сравнению с анцестральными была установлена у некоторых юрско-меловых литоператид, тетрагонитид и гоштитид. Факт этот подтвердился дальнейшими исследованиями; кроме того было показано, что формы с крупными протоконхами имеют больший диаметр первого оборота.

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

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

Изученный материал показывает, что в одних случаях один и тот же тип протоконха, его форма и размеры встречаются в гетерогенных семействах. В других случаях в пределах одного семейства можно наблюдать один или два типа протоконхов одинакового размера и формы. Учитывая изложенное, мы приходим к выводу, что типы протоконхов, их форма и величина не имеют таксономического значения для семейственных и более низких категорий.

С т е н к а р а к о в и н ы

Нашими исследованиями подтверждается двуслойное строение стенки протоконха. Один из призматических слоев у просепты выклинивается, а второй утолщается. Просепта с вентральной стороны образована за счет утолщения внутренней прослойки стенки протоконха. С дорсальной стороны она секретировалась в складке, имеющейся, очевидно, в теле животного. Апоикальный конец стенки протоконха - кромка то соприкасается с цекумом (*Tauricoseras*, *Dehayesites*), то находится на определенном расстоянии от него (*Dorsoplanites*, *Laugeites*, *Neoleumeriella*, *Epicheloniceras*, *Colombiceras*, *Parasanthoplites*). Наружный призматический микрослой выклинивается примерно у третьей септы, а внутренний постепенно утолщается и до первичного валика его структура не меняется. Угол первичного пережима у келловейских перисифанктид колеблется от 305° до 325° , у волжских дорзопланитид - от 293° до 325° , берриасских берриаоселид - от 260° до 315° , алтских дегезитид от 300° до 325° , апт-альбских дувиллейцератид - от 270° до 290° , парагоплитид - от $300(?)$ до 330° , акантогоплитид - от 250° до 310° и альбских леймереллид - $\sim 280^{\circ}$.

В строении стенки раковины после первичного валика принимают участие три слоя. Причем такое строение имеет внешняя часть раковины, а внутренняя, как полагали, всегда состоит из одного внутреннего призматического слоя. При этом наружный призматический и пластинчатый слои, выклиниваясь, прикрепляются к наружному призматическому слою предыдущего оборота.

Наша наблюдения над ранними стадиями развития аммонитов подтверждают указанную особенность. Что же касается более поздних, то мы наблюдали несколько иную картину у представителей родов *Colombiceras* и *Parasanthoplites* - в начале калой камеры на внутренней части раковины (дорсальной стенке) в месте соприкосновения смежных оборотов, там, где образуются так называемые мостики. У представителей рода *Parasanthoplites* в конце пятого оборота дорсальная стенка состоит из четырех слоев - наруж-

ного призматического, перламутрового, морщинистого и внутренне-го призматического. Вентральная 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 некоторых аммонитид состоит из 8 слоев. 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 смежные обороты плотно прилегают друг к другу, они, очевидно, отсутствуют, что очень трудно наблюдать. Приводимые факты позволяют предположить, что железа, секретарующая все четыре слоя дорсальной стенки раковины у некоторых изученных мономорфных аммонитов, развивается на поздней стадии онтогенеза.

Строение стенки раковины, длина жилой камеры аммонителлы и первичный валек не имеют таксономического значения.

Ф и к с а т о р

Фиксатор, представляющий органическое образование, характеризуется сложным строением и весьма большим многообразием форм и размеров. В медиальном сечении он имеет вид нити или тляка, отходящего от цекума, обычно с небольшим коническим расширением у последнего.

Степень изученности фиксатора, как мы полагаем, пока остается неудовлетворительной. Это, видимо, вызвано различными причинами и в первую очередь редкой сохранностью его в ископаемом состоянии. Во-вторых, фиксатор не всегда находится в плоскости симметрии и, поэтому часто, в процессе шлифования, исчезает. В третьих, большое значение имеет качество протравки кислотой, обуславливающей четкую видимость структур и создание необходимого рельефа для изучения и фотографирования в электронном микроскопе. Помимо описанных в литературе самых разнообразных форм фиксаторов, имеющих сложное строение, нами обнаружены ранее неизвестные структуры.

Изучая раковину *Epicheloniceras subnodosocostatum* Sinz. (семейство *Douvilleiceratidae*) наше внимание привлекли структурные образования внутри конуса фиксатора; они представляют собой правильные геометрические фигуры - сферу, расположенную на отверстии цилиндрической формы; в свою очередь отверстие непосредствен-

но прищипывает к трубке меньшего диаметра, которая, по всей вероятности должна продолжаться и далее в фиксаторе с довольно толстым слоем органической оболочки. На отдельных участках фиксатора можно наблюдать вскрытые полости, которые прежде не наблюдались. Названные структуры очень напоминают строение (условно названного нами) клапана. Говорить о функциональном значении этих образований, по-видимому, пока рано, так как они обнаружены у одного экземпляра. Если в дальнейшем подобные элементы будут обнаружены и у других аммонитов с конусом, очевидно, можно будет говорить о фиксаторе не только как о прикрепительном органе, но и как органе регулирующем газово-жидкостную систему и давление в самом протококке в раннем постэмбриональном периоде развития аммонителлы. Тем самым подтвердится мнение об участии в гидростатическом процессе удлиненных частей фиксатора. Наряду с названными структурными элементами также обнаружены органические нити, отходящие от фиксатора в виде распорок, как бы подпирая его (роды *Choffatia*, *Epicheloniceras*, *Pagahoplites*, *Colombiceras* и *Leymeriella*). Возможно, они представляют вертикальные мембраны (Захаров, 1972), укрепляющие фиксатор в протококке. В пределах вида эти структуры у одних индивидов могут присутствовать, а у других - отсутствовать.

На основании анализа нашего материала и литературных данных мы пришли к заключению, что фиксатор, его длина и форма не имеют таксономического значения.

Ц е к у м и с и ф о н

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.

Размеры и форма цекума, а также положение сифона в фрагмоне, как показывают наши исследования, не имеют таксономического значения для семейственных и низших категорий. Если допустить, что положение сифона имеет таксономическое значение, то к примеру, заведомо гетерогенные семейства *Deshayesiidae* и *Leymeriellidae*, у которых сифон в первой половине I-го оборота занимает почти привентральное положение, а на последующих - вентрально-краевое, плотно прилегая к вентральной стенке раковины, должны быть отнесены к одному таксону - к семейству, надсемейству или, по крайней мере, к одному подотряду, что приведет нас к неизбежной ошиб-

ке. В действительности, названные семейства относятся не только к разным надсемействам, но и подотрядам — первое к *Ancyloceratina*, а второе — к *Perisphinctina*.

С е п т ы

Существенными и наиболее важными морфологическими особенностями раковины является наличие септ и муральных гребней. Эти последние участвуют в сложном процессе образования септ.

Каждый, отдельно взятый структурный элемент, в том числе и септы и муральные гребни, являются продуктом секреции гистологически дифференцированных различных зон эпителия мантия. Установление муральных гребней имеет большое значение для выяснения и разгадки механизмов построения септ. Морфологии септ, септальным трубкам, 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.

Ст р у к т у р а с е п т. Про-, а в отдельных случаях и примасепта могут иметь призматическую микроструктуру. Но в большинстве случаев, как полагают, начиная с примасепты все остальные имеют перламутровую микроструктуру и покрыты с обеих сторон тонким конхиолиновым слоем. Теперь же выяснилось, что такая структура септ имеется не у всех аммонитид.

С целью выяснения микроструктуры септ нами подверглись изучению раковины родов *Dorsoplanites* и *Pavlovia* (семейство *Dorsoplanitidae*). Было выявлено, что септы не во всех случаях имеют только перламутровую микроструктуру. По обе стороны перламутрового слоя септ отчетливо наблюдается у *Dorsoplanites* (менее отчетливо у *Pavlovia*) слой, структура которых ничем не отличается от структуры призматических слоев стенки раковины. Эти слои наблюдаются у септ в конце первого оборота и на последующих трех. Мы полагаем, что отмеченные слои являются призматическими. Следовательно, у некоторых аммонитов можно допустить наличие трех слоев в септе — задний призматический слой, средний перламутровый и передний призматический.

Общезвестно, что появление новой септы — результат роста раковины. Септограммы могут рассматриваться также как показатели роста раковины головоногих, анализ которых позволит уловить те или иные изменения в ходе их индивидуального развития. Для исследования септограмм был привлечен литературный и собственный соб-

ственный материал.

Анализ септограмм представителей отдельных родов в пределах отдельно взятого семейства показывает одну и ту же, весьма любопытную картину. Септограммы представителей анцестральных родов как правило расположены ближе к оси ординат, а межсептальные расстояния возрастают довольно интенсивно (тахиморфный тип, малосептальные обороты), в то время как септограммы потомственных 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 во времени существования - 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 оборота.

Септограммы и их взаимоотношение сами по себе не имеют определенного систематического, но имеют индикаторное значение. Они могут указывать на незавершенность, недоработанность той или иной системы.

Зависимость септограмм и увеличение числа септ в филогенезе было подтверждено диаграммами пределов вариаций септограмм, на которых можно увидеть, что группа септограмм потомственных родов всегда расположена значительно ниже и правее группы септограмм анцестральных родов. Эффект увеличения числа септ у потомков определяется в по экстремальным значениям, данным в виде суммы септ для определенного числа оборотов и количества экземпляров, приводимых на рисунках под родовыми названиями.

Судя по фактическим данным, изменение числа септ аммоноидей в пределах отдельно взятого семейства, по нашему мнению, было направлено от мало- (анцестральные роды) к многосептальному (потомственные роды) типу, что, возможно, является общей тенденцией в развитии аммоноидей.

Муральные гребни у наружнораковинных головоногих моллюсков были обнаружены сравнительно недавно (Viana, 1975, 1980; Ward и др., 1981). Как выяснилось, они принимают участие в сложном процессе образования септ. Их наличие у разновозрастных головоногих свидетельствует о филогенетически древнем обра-

зовании выделяющих их органов.

Исследования показали, что у изученных нами аммонитов наблюдается три основных способа прикрепления септ к муральному гребню: с адоральной и апикальной сторон и сверху (как бы "сидя" на гребне). 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. Способы прикрепления гребней также разнообразны - к органическому слою, выстланному на внутренней поверхности жилой камеры, к внутреннему призматическому слою или к наружному призматическому слою предыдущего оборота. В некоторых случаях происходит надстройка мурального гребня для увеличения прочности септы.

Помимо муральных гребней, непосредственно связанных с септами, нами в межсептальных промежутках (как на вентральной, так и на дорсальной сторонах, иногда в пределах одной и той же камеры) были обнаружены вздутя, имеющие перламутровую микроструктуру, свойственную самим септам. Исходя из этого, вздутя 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, наблюдаемые некоторыми исследователями, органические мембраны. Вполне возможно, что до окончательного построения известковой септы в гидростатической камере остановки животного происходили неоднократно, и каждая задержка оставляла след в виде органической пластинки, которая из-за хрупкости, сохранялась крайне редко. Наиболее устойчивыми и не поддающимися разрушению, по сравнению с указанными пластинками, являются промежуточные муральные гребни - свидетели периодических остановок животных в жилой камере.

О возможной последовательности образования септ у аммоноидей. В отличие от науталоидей у аммонитов септальная часть мантии, как видно, была построена весьма сложно. Она целиком представляла эластичную хорошо развитую мускулатуру, способную в нужный момент напрягаться или расслабляться. По всей вероятности, этим качеством животное пользовалось и при построении септ.

Актуалистический метод исследований диктует нам предположить следующее.

Предыдущая камера, очевидно так же, как и у современного наутилуса, начинала освобождаться от камерной жидкости. Септальная мантия должна была находиться в тесном контакте с предыдущей септой. Одновременно с этим происходило формирование мурального гребня - фундамента и опоры для построения новой септы. По своим очертаниям муральный гребень не должен отличаться от очертаний септальной линии (Blind, 1975). Существующий органический слой в жилой камере резорбировался и новый муральный гребень прочно соединялся с внутренним призматическим слоем раковины. В отдельных случаях этот слой резорбировался полностью, и тогда муральный гребень прикреплялся к наружному призматическому слою предыдущего оборота, или происходило прямое соединение мурального гребня с органическим слоем, выстилающим жилую камеру. Передний край мантия надстраивал новую часть раковинной трубки. Тело животного продвигалось вперед и прикреплялось к новому муральному гребню. Позднее будущая камера полностью должна была заполниться жидкостью. Мышцы задней, септальной части мантии находились в напряженном состоянии и под давлением внутрикамерной жидкости обеспечивали стабильность формы будущей септы. Септальный эпителий секретировал одновременно всей поверхностью септальной части мантия первую органическую составляющую септы. Вслед за этим выделялся пластинчатый известковый слой. Пластинчатая структура облегчала аммониту создание сложной изогнутой поверхности септ и их прочное приращение как к муральному гребню, так и внутренней поверхности стенки раковины. Одновременно с секрещией септы, септальный эпителий формировал сифон. Вокруг сифона выделялась конхиолиновая оболочка, края которой могли обызвестляться. Конхиолиновый слой сифона был связан с первым конхиолиновым слоем септы.

Новая камера, до полного завершения кальцификации септ должна была освобождаться от жидкости. В то же время новая септа продолжала утолщаться.

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

нового цикла образования камер. Следовательно, образование мурального гребня опережает выделение септы.

Как видим, септальный эпителий секретировал трехслойную септу, состоящую из первого органического слоя, перламутрового и второго органического слоя. Согласно нашим новым данным этот процесс у некоторых аммонитов несколько усложнялся путем образования дополнительных двух призматических слоев - переднего и заднего.

Сложный процесс образования камер у аммонитов, по всей вероятности, проходил так же, как и у современного наутилуса, но с некоторыми отличиями. Возможно аммонитам для образования новой септы требовалось гораздо больше времени (дней), чем наутилоидеям. 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 септ, сразу же наступал новый цикл. Лишь в геронтической стадии развития рост замедлялся или вовсе прекращался.

Ф о р м а р а к о в и н ы

Форма раковины, 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.

С к у л ь п т у р а

Изученные аммониты характеризуются многообразием скульптурных особенностей. Как свидетельствуют наши исследования, скульптура аммонитов, наряду с другими признаками, может рассматриваться как ведущий таксономический признак для любой систематической категории внутри семейства - вида, рода и подсемейства. В рамках одного вида скульптура стабильно выдерживается, а те незначительные отклонения, которые наблюдаются, не выходят за пределы внутривидовой изменчивости.

С е п т а л ь н а я л и н и я

Форма септы является точной копией задней части мягкого тела аммонитов. Септальная линия отражает края прикрепительной мускулатуры животного. Эта мускулатура, по-видимому, смягчала резкие

толчки при движении или внезапном торможении. Собственно септы, выделенные специальными железами, определяют 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 характер гофрировки септы и ее края используются для установления путей исторического развития и создания монофилетической системы аммоноидей.

Все изученные аммонитиды имеют ангустиселлатную просутуру с двумя или тремя лопастями. Они относятся к двум подотрядам - *Perisphinctina* и *Ancyloceratina* и имеют только пятилопастную примасутуру. У первого она устойчивая, а у второго в раннем онтогенезе редуцируется умбиликальная лопасть U.

У представителей подотряда *Perisphinctina* 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_2 и I_1 . На этой стадии развития для всех перисфинктин формула септальной линии имеет следующий вид - $(V_1 V_1) L U I_2 I_1 D$. 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 (на третьем обороте) новой лопасти I_3 .

Столь ярко выраженная у *Perisphinctidae* лопасть I_3 , у представителей *Ataxioceratinae*, *Dogroplanitidae*, *Berriacellidae* и других меловых аммонитов не появляется. На основании этого признака целый ряд семейств мы исключили из прежнего состава надсемейства *Perisphinctoidea* и объединили в новое надсемейство *Olcosterphanoidea*.

Представители подотряда *Ancyloceratina* также имеют двух- и трехлопастную просутуру. Аncylocератины характеризуются, как было отмечено, пятилопастной примасутурой с последующей редукцией лопасти U и формированием новых элементов на базе четырехлопастной септальной линии. Примасутура данного типа следует за двухлопастной просутурой.

Для представителей семейства *Deshayesitidae* характерно

возникновение лопастей за счет деления внутреннего седла, расположенного между интернилатеральной и дорсальной лопастями - I/D. В то же время для семейств *Douvilleiceratidae*, *Parahoplitidae* и *Acanthohoplitidae* общим и характерным является деление лопастей, а не седел.

Как показали наши исследования, септальная линия, сохраняя 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 маловероятной. 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 и т.д. характеризует семейственные категории. Двураздельность или окончательность дорсальной лопасти, как мы полагаем, имеет значение для установления таксономической категории не ниже семейства.

Суммируя изложенное, можно констатировать, что на фоне внешних морфологических и внутренних признаков, септальная линия, рассматриваемая в онто-филогенезе, имеет первостепенное, в е д у щ е е значение при установлении семейственных категорий и выше.

ГЛАВА IV. СИСТЕМАТИКА И ВОЗМОЖНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

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

В связи с тем, что признаки внутреннего строения раковин аммонитов, как было показано, имеют значение для установления высших, преимущественно отрядных категорий, которых мы не касаемся, для таксономических целей используем септальную линию в сочетании с другими признаками рассматривая их в онтогенезе.

П о д о т р я д *Perisphinctina* включает пять надсемейств: *Stephanoceratoidea*, *Desmoceratoidea*, *Perisphinctoidea*, *Hoplitoidea* и предлагаемое *Olcosterphanoidea*. Нами изучены представители трех последних надсемейств.

Надсемейство *Perisphinctoidea* появилось в среднеюрскую эпоху, как полагают, от древнейших стефанокератоидей. Число семейств, входящих в состав данного надсемейства, разными исследователями определяется по разному и колеблется в пределах от шести до семнадцати. На наш взгляд, это надсемейство является сборным, гетерогенным.

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.

У представителей первого надсемейства - *Perisphinctoidea* - в составе семейств *Perisphinctidae*, *Reineckeidae*, *Pachiceratidae* и *Parkinsoniidae*, в процессе онтогенеза лопастной линии на внутреннем склоне лопасти I возникает новая лопасть I₃. Процесс усложнения линии идет по пути: $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU:ID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2I_1D \rightarrow (V_1V_1)LUI_2:I_1I_3D$.

У представителей семейств *Craspeditidae*, *Olcosterphanidae*, *Berriasellidae*, *Ataxioceratidae*, *Dorsoplanitidae*, *Polyptychitidae*, *Aulacosterphanidae* и *Tulitidae* лопасть I₃ в процессе онтогенеза не возникает; развитие септальной линии идет по пути: $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU:ID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2I_1D \rightarrow (V_1V_1)LUI_{2.2}:I_{2.1}I_1D$. Перечисленный состав семейств мы объединяем в новое надсемейство *Olcosterphanoidea*. Сюда же мы временно включаем семейства *Holcodiscidae*, *Himalayitidae*, *Simoceratidae*, *Oosterellidae* и *Aspidoceratidae*, систематическое положение которых предстоит выяснить в будущем. Из-за отсутствия достаточного материала мы воздерживаемся от окончательных выводов. Из множества семейств, фигурирующих в составе надсемейства *Olcosterphanoidea* нами изучены представители *Berriasellidae*, *Ataxioceratidae* и *Dorsoplanitidae*.

Семейство *Perisphinctidae* содержит множество подсемейств, родов и подродов. Во французских, американских и советских "Основах палеонтологии", приведен примерно одинаковый его подсемейственный состав. Несколько иной состав приводится в сводке по амmonoидеям (Dobovan, Callomon, Nowarth, 1980). По нашему мнению, рассматриваемое семейство сборное, гетерогенное и очень слабо изучено. Объем семейства *Perisphinctidae*, по-видимому, следует ограничить следующими подсемействами - *Leptosphinctinae*, *Zigzagiceratinae*, *Grovesocyrinae*, *Gracilisphinctinae*, *Perisphinctinae* и *Proplanulitinae*, распространенными от байоса до кимериджа. Для этих подсемейств характерно появление новой лопасти I₃. Такой

ход развития септальных линий для отдельных представителей перечисленных подсемейств семейства *Perisphinctidae* s. str. был показан ранее (Безносов, Михайлова, 1981-1983; Schindewolf, 1966) и подтвержден нашими исследованиями. Для семейства *Perisphinctidae* развитие септальной линии идет по пути: $(V_1V_1)LUID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2^1 I_1 D \rightarrow (V_1V_1)LUI_2^1 : I_1 I_3 D$. Скульптура характеризуется наличием двух- и трехраздельных ребер, присутствием параболических линий и бугорков на ранней стадии онтогенеза, а также прикубиликальных утолщений ребер. Поперечное сечение оборотов округлое, широко-овальное на ранних оборотах и сравнительно узкое во взрослом состоянии.

Надсемейство *Olcosterphanoidea* появилось в батское время от перисфинктоидей и просуществовало до апта.

Семейство *Ataxioceratidae*. Происхождение представителей семейства неясное. Оно появилось в конце оxforda и просуществовало до мелового периода. С целью уточнения отдельных неясных звеньев в развитии септальной линии нами было изучено несколько экземпляров *Virgatites virgatus* (Buch). Весь процесс развития септальной линии в онтогенезе можно выразить формулой - $(V_1V_1)LUID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2^1 : I_1 D \rightarrow (V_1V_1)LUI_{2.1}^1 : I_{2.1}^1 I_1 D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_1U_1)I_{2.1}^1 I_{2.1}^1 : I_{2.1}^1 I_1 D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_1U_1)I_{2.1}^1 I_{2.1}^1 I_{2.1}^1 : I_{2.1}^1 I_{2.1}^1 I_1 D$.

Учитывая данные о развитии септальной линии и скульптуры в онтогенезе подсемейств *Ataxioceratinae*, *Lithacoseratinae*, *Virgatosphinctinae* и *Virgatitinae* (Шульгина, 1967; Zeiss, 1968) мы приходим к выводу, что объединение этих подсемейств в один семейственный таксон *Ataxioceratidae* вполне оправдано (Donovan, Callomon, Howarth, 1980). Однако мы не можем согласиться с мнением цитируемых авторов о возведении *Virgatitinae* в самостоятельное семейство, так как у виргатосфинктин и у виргатитин септальная линия в онтогенезе развивается идентичным путем. Поэтому оно должно быть включено в состав семейства *Ataxioceratidae* в ранге подсемейства.

Семейство *Dorsoplanitidae*. В ранневожжское время (в фазу *Subplanites pseudoscythicus*) от атаксицератид возникло семейство *Dorsoplanitidae*, просуществовавшее почти до раннемелового времени. У представителей этого семейства септальная линия развивается сходным с *Ataxioceratidae* путем - $(V_1V_1)LUID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_2^1 : I_1 D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_{2.2}^1 : I_{2.1}^1 I_1 D$ и отличается от него в деталях строения.

Учитывая развитие скульптуры, формы раковины в онтогенезе, мы поддерживаем мнение, что волжские перисфинкты, ранее включаемые в состав перисфинктид в ранге подсемейства должны быть объединены в самостоятельное семейство *Dorsoplanitidae*. Однако особенности развития септальной линии и скульптуры привели нас к выводу, что в составе семейства *Dorsoplanitidae* роды *Laugeites*, а также *Epilaugeites* и *Chetaites* следует объединить в новое подсемейство *Laugeitinae*, а два других рода *Pavlovia* и *Dorsoplanites*, как и прежде, оставить в составе подсемейства *Dorsoplanitinae*.

Семейство Berriasellidae. Представители этого семейства появились в позднеюрскую эпоху, по всей вероятности, от *Virgatoerphnoidinae* (семейство *Ataxioceratidae*) и достигли большого расцвета в берриасское время, а затем, к концу валанжинского века стали вымирать. У берриаселлид по сравнению с предшественниками (*Ataxioceratidae* и *Dorsoplanitidae*) широкие седла и менее глубокая лопасть I_1 . Формула септальной линии - $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_2; I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)U (I_{2.1}, I_{2.1}) I_1D$.

Принимая во внимание развитие септальной линии и характер скульптурных особенностей вполне обоснованным представляется включение подсемейства *Neosomitinae* в состав семейства *Berriasellidae* (Arkell, Kumell, Wright, 1957; Schindewolf, 1966; Wiedmann, 1979; Wright, 1980 и др.).

Таким образом, семейство *Berriasellidae* рассматривается в составе подсемейств *Berriasellinae*, *Neosomitinae* и *Уотанавливаемых нами Neosomoceratinae* и *Romeliceratinae*.

Надсемейство Noplitoidea. Поздние перисфинктины - представители семейства *Leumeriellidae* - появились от десмоцератид в конце позднего апта и вымерли в конце раннего-начале среднего альба. Формула септальной линии - $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2; I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)U I_2I_2^1; I_2^1I_1D$.

Анализируя литературный материал мы пришли к выводу, что семейство *Leumeriellidae* следует рассматривать в объеме двух подсемейств - *Leumeriellinae* и *Venezuellinae*. Род *Mathocera* ранее включаемый в состав семейства *Deshayesitidae*, должен быть отнесен к подсемейству *Leumeriellinae*.

Подотряд Ancyloceratina. На границе позднеюрской и раннемеловой эпох от перисфинктоидей произошли *Ancyloceratoidea*, в свою очередь давшие начало двум надсемействам - в барреме *Douvvilleiceratoidea* и в раннем апте - *Deshayesitoidea*.

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

1) у *Dehayesitoidea* образование новых элементов септальной линии происходит в результате деления седла, расположенного между интернилатеральной и дорсальной лопастями - I/D, лопасть I делится на три ветви,

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

Мы не располагаем обширным материалом для категоричного утверждения, но с определенной долей условности, можно отметить, что указанные отличия в строении септальной линии, наряду со скульптурными особенностями, весьма значительны. Это наталкивает нас на мысль ограничить в будущем подотряд *Ancyloceratina* двумя надсемействами - *Ancyloceratoidea* и *Dehayesitoidea*, а надсемейство *Douvilleiceratoidea* рассматривать в другом подотряде, возможно *Douvilleiceratina*. До получения новых данных, подтверждающих наше предположение, мы условно оставляем *Douvilleiceratoidea* в подотряде *Ancyloceratina*.

Надсемейство *Dehayesitoidea* состоит из номинального семейства.

Семейство *Dehayesitidae* возникло на границе баррема и апта и вымерло к концу раннеавстского времени. У типичных представителей этого семейства новые элементы возникают на седле I/D. Формула септальной линии - $(V_1V_1)LIID \rightarrow (V_1V_1)I \quad I D \rightarrow (V_1V_1)LI: I^1D \rightarrow (V_2V_1)LI^2: I^1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)LI^2: I^1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_2I_1I_2)I^2: I^3I^1D$.

Надсемейство *Douvilleiceratoidea*. Оно объединяет три семейства - *Douvilleiceratidae*, *Acanthoplitidae* и *Parahoplitidae* по следующим основным признакам: лопасть I делится на две асимметричные части; дорсальная лопасть у *Douvilleiceratidae* и *Parahoplitidae* - одноконечная (у *Acanthoplitidae* она делится на две ветви, однако у самых ранних представителей *Procolombicerat* и *Colombicerat* это деление происходит на поздних стадиях развития); скульптуру названных родов и рода *Cheilonicerat* (*Douvilleiceratidae*), зачастую, невозможно отличить, что должно рассматриваться как проявление близких филогенетических связей.

Семейство *Douvilleiceratidae* появилось, по-видимому, в раннем апте и вымерло в начале альба. Оно включает три подсемейства - *Roloboceratinae*, *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae*; формула септальной линии развивается по пути: $(v_1 v_1) L \dot{U} I D \rightarrow (v_1 v_1) L : I D \rightarrow (v_1 v_1) (L_1 L_2) I_2 : I_1 D \rightarrow (v_1 v_1) L_1 L_2 I_2 : I_1 D$. На самых последних оборотах у крупных экземпляров первая латеральная лопасть L_1 делится на три ветви.

У этого семейства скульптура представлена двух- и трехраздельными ребрами, максимальное количество бугорков доходит до 8 пар. Из подсемейства *Cheloniceratinae* роды *Epicheloniceras* и (?) *Walpenites* должны быть перенесены в подсемейство *Douvilleiceratinae* исходя из следующих соображений. В эволюции представителей семейства *Douvilleiceratidae* одним из важных моментов является возникновение вентральных (от одной до нескольких пар) бугорков. Роды *Vectisites* и *Walpenites* очень похожи на некоторых хелоницератид и дувиллейцератид и могут оказаться синонимами некоторых из них.

Семейство *Parahoplitidae*. Происхождение окончательно не выяснено и остается дискуссионным. Предположительно семейство берет начало от рода *Cheloniceras*. В систематике аптских аммонитов семейство *Parahoplitidae* s. lato (с подсемействами *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*) занимает неопределенное положение. Противоположные взгляды исследователей на систематику этого семейства вызваны, в основном, неясным положением подсемейства *Parahoplitinae*, которое несет сходные черты как представителей *Acanthohoplitinae*, так и *Douvilleiceratinae*.

Разногласия сводятся, в основном, к различной трактовке и восприятию особенностей развития септальной линии в онтогенезе, возникновения новых элементов. У подсемейства *Parahoplitinae*, в отличие от *Douvilleiceratidae*, интернилатеральная лопасть I , по нашим данным, делится на две асимметричные, а затем латеральная L - на три. У представителей семейства *Douvilleiceratidae* и подсемейства *Parahoplitinae* дорсальная лопасть одинаково цельная - неразделенная, в то время как у представителей *Acanthohoplitinae* всегда двураздельная. Делением на ранней стадии онтогенеза латеральной лопасти на три ветви парагоплитины похожи на акантогоплитины и в то же время отличаются от дувиллейцератид. У последних лопасти делятся на две ветви. Септальная линия у *Parahoplitinae* развивается по формуле: $(v_1 v_1) L \dot{U} I D \rightarrow (v_1 v_1) L : I D \rightarrow (v_1 v_1) L I_2 : I_1 D \rightarrow (v_1 v_1) (L_2 L_1 L_2) I_2 : I_1 D$. Господство наружного седла над остальными элементами у *Parahoplitinae* выражено не столь

отчетливо как у *Douvilleiceratidae*. Такое же сходство и различия можно наблюдать и в скульптуре и в форме поперечного сечения оборотов. По характеру скульптуры *Parahoplitinae* резко отличается от представителей *Douvilleiceratidae* и больше похожи на представителей *Acanthohoplitinae*. У парагоплитин и главные и промежуточные ребра на вентральной стороне сильно выгибаются вперед. На внутренних оборотах присутствуют быстро исчезающие латеральные бугорки. На умбиликальном перегибе имеются вдольреберные гребневидные утолщения. Бугорки на вентральной стороне отсутствуют. По толщине оборотов некоторые парагоплитины ближе стоят к *Douvilleiceratidae*, но среди них встречаются виды с более уплощенными оборотами, на поздних стадиях развития, чем напоминают *Acanthohoplitinae*.

Учитывая указанные особенности, можно заключать, что парагоплитины не укладываются в рамки семейства *Douvilleiceratidae* и в то же время не могут рассматриваться в одном семействе с *Acanthohoplitinae*. Мы полагаем, что оба подсемейства должны рассматриваться в ранге самостоятельных семейств *Parahoplitidae* и *Acanthohoplitidae*, как это первоначально было установлено (Друциц, 1956). Основными признаками для их разделения на самостоятельные семейства, по нашим данным, являются: различие в строения септальной линии - дорсальная лопасть у *Parahoplitinae* всегда одноконечная, у *Acanthohoplitinae* она двураздельная; латеральная лопасть у *Acanthohoplitinae* симметрично-трехраздельная, в то время как у *Parahoplitinae* она несколько асимметрична. У *Parahoplitinae* обороты, в подавляющем большинстве случаев, толще, а дупок значительно уже, чем у *Acanthohoplitinae*. Парагоплитины от акантогоплитин отличаются и скульптурными особенностями - у первых ребра на вентральной стороне сильно выгибаются вперед, а на умбиликальном перегибе присутствуют сильные гребневидные вадутая ребер.

Семейство *Acanthohoplitidae* появилось на рубеже раннего и среднего апта и просуществовало до раннего альба, а в раннем альбе вымерло. Предковым, по-видимому, был род *Frocolombiceras*. Скульптура этого рода несет признаки как рода *Cheloniceras*, от которого семейство должно было возникнуть и потомственного *Colombiceras* - типичного представителя семейства *Acanthohoplitidae*. Септальная линия развивается по формуле $(V_1 V_1) L U I D$. $(V_1 V_1) L : I D \rightarrow (V_1 V_1) L I_2 : I_1 D \rightarrow (V_1 V_1) (L_2 L_1 L_2) I_2 : I_1 (D_1 D_1)$. Скульптура представлена как грубыми, так и тонкими ребрами, деля-

ниями 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 выгибаются вперед и прерываются. Для поздних представителей (род *Nuracanthoplites*) прерывание ребер характерно. Среди представителей семейства встречаются раковины с уплощенными, средней толщины и очень широкими оборотами.

Единый тип развития септальной линии и скульптуры в онто-филогенезе у представителей подсемейства *Acanthohoplitinae s.lato* является надежным критерием для возведения в ранг семейства. Скульптурные особенности позволяют подразделить семейство *Acanthohoplitidae* на три подсемейства - *Acanthohoplitinae*, *Colombiceratinae* и *Diadoshoceratinae*.

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

ОТРЯД АММОНИТИДА КУАТТ, 1889

Подотряд *Perisphinctina* Beanosov et Michailova, 1983

Надсемейство *Perisphinctoidea* Steinmann, 1890

Семейство *Perisphinctidae* Steinmann, 1890

Подсемейство *Leptosphinctinae* Arkell, 1950

Подсемейство *Zigzagiceratinae* Buckman, 1920

Подсемейство *Gracilisphinctinae* Beanosov, 1982

Подсемейство *Grossouvriinae* Spath, 1930

Подсемейство *Proplanulitinae* Buckman, 1921

Подсемейство *Perisphinctinae* Steinmann, 1890

Надсемейство *Oloostephanoidea* Pavlow, 1892

Семейство *Ataxioceratinae* Buckman, 1921

Подсемейство *Ataxioceratinae* Buckman, 1921

Подсемейство *Lithacoceratinae* A. Zeiss, 1968

Подсемейство *Virgatosphinctinae* Spath, 1923

Подсемейство *Virgatitinae* Spath, 1923

Семейство *Dorsoplanitidae* Arkell, 1950

Подсемейство *Dorsoplanitinae* Arkell, 1950

Подсемейство *Laugitinae* Lom. et Kvant. subfam.n., 1985

Семейство *Berriacellidae* Spath, 1922

Подсемейство *Berriacellinae* Spath, 1922

роды: *Berriacella* Uhlig, 1905; *Dalmasiceras* Djaneli-

dze, 1921; *Argentiniceras* Spath, 1924; *Pseudargentiniceras* Spath, 1925; *Subthurmannia* Spath, 1939; *Subalpinites* Mazonot, 1939; *Jabronella* Nikolov, 1966; *Boncheviceras* Nikolov, 1966; *Delphinella* Le Hégarat, 1973; *Pseudosubplanites* Le Hégarat, 1973; *Blanfordice* - *ras* Cossman, 1907; *Mazonoticer* Nikolov, 1966; ? *Prorjasanites* Sasonova, 1977; *Retowakice* - *ras* Nikolov, 1966; *Riasanites* Spath, 1923; *Balkites* Bogdanova et Kvantaliani, 1983; *Tauricoceras* Kvantaliani et Lyssenko, 1979.

Подсемейство *Neocomitinae* Spath, 1924

РОДЫ: *Neocomites* Uhlig, 1905; *Thurmanniceras* Cossman, 1911; *Kilianella* Uhlig, 1905; *Lyticoceras* Hyatt, 1900; *Sarasinella* Uhlig, 1905; *Neohoploceras* Spath, 1939; *Distoloceras* Hyatt, 1900; *Acanthodiscus* Uhlig, 1905; *Leopoldia* Mayer-Eymar, 1887; *Proleopoldia* Spath, 1923; *Saynella* Kilian, 1910; *Lissonia* Gerth, 1925; *Favrella* R. Douville, 1909; *Substeuoceras* S Spath, 1923; *Buanardoites* Nikolov, 1966; *Lupovella* Nikolov, 1966.

Подсемейство *Neocosmocerotinae* Kvantaliani subfam. nov.

РОДЫ: *Neocosmoceras* Blanchet, 1922; *Euthymiceras* Grigorieva, 1938; *Protacanthodiscus* Spath, 1923.

Подсемейство *Pomelicerotinae* Kvantaliani subfam. nov.

РОДЫ: *Pomeliceras* Grigorieva, 1938; *Boehmiceras* Grigorieva, 1938.

Надсемейство *Hoplitoida* H. Douville, 1890

С е м е й с т в о *Leumeriellidae* Breistroffer, 1951

Подсемейство *Leumeriellinae* Breistroffer, 1951

РОДЫ: *Leumeriella* Jacob, 1907; *Epileumeriella* Breistroffer, 1947; *Proleumeriella* Breistroffer, 1947; *Mathoceras* Casey, 1964.

Подсемейство *Venezuellinae* Kvantaliani, 1980

РОДЫ: *Venezuella* Kvantaliani, 1980; *Rensiella* Kvantaliani, 1980.

Подотряд *Ancyloceratina* Wiedmann, 1966 (emend. Besnosov et Michailova, 1983)

Надсемейство *Douvilleiceratoidea* Parona et Bonarelli, 1897

Семейство *Douvilleiceratidae* Parona et Bonarelli, 1897

Подсемейство *Roloboceratinae* Casey, 1961

роды: *Roloboceras* Casey, 1954; *Megatyloceras* Humphrey, 1949

Подсемейство *Cheloniceratinae* Spath, 1923

роды: *Prochelonicerases* Spath, 1923; *Chelonicerases* Hyatt, 1903; ? *Vectisites* Casey, 1962

Подсемейство *Douvilleiceratinae* Parona et Bonarelli, 1897

роды: ? *Walpenites* Casey, 1962; *Epichelonicerases* Casey, 1954; *Eodouvilleicerases* Casey, 1961; *Douvilleicerases* Grössouvre, 1894.

Семейство *Acanthohoplitidae* Stoyanow, 1949

Подсемейство *Colombiceratinae* Tovbina, 1979

роды: *Procolombicerases* Scharikadze, 1979; *Colombicerases* Spath, 1923; *Gargasicerases* Casey, 1954

Подсемейство *Acanthohoplitinae* Stoyanow, 1949

роды: *Acanthohoplitites* Sinzow, 1907; *Hyracanthoplitites* Spath, 1923; *Chaschupsecerases* Kvantaliani, 1968

Подсемейство *Diadochoceratinae* Kvantaliani, 1978

роды: *Diadochoceras* Hyatt, 1900; *Paracanthohoplitites* Stoyanow, 1949 (= *Nodosohoplitites* Egoian, 1965).

Семейство *Parahoplitidae* Spath, 1924

род *Parahoplitites* Anthula, 1899

Надсемейство *Deshayesitoidea* Stoyanow, 1949

Семейство *Deshayesitidae* Stoyanow, 1949

роды: *Deshayesites* Kasansky, 1914; *Dufrenoya* Burckhardt, 1915 (in Kilian et Reboul); ? *Burckhardtites* Humphre, 1949; ? *Kuntziella* Collignon, 1962; *Turkmenicerases* Tovbina, 1963.

Далее приводятся диагнозы семейств, подсемейств, состав каждого таксона, его распространение, филогенетические взаимосвязи. Глава иллюстрирована большим количеством рисунков.

ГЛАВА У. ВОПРОСЫ БИОСТРАТИГРАФИИ НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КРЫМА И КAVКАЗА

Вводная часть описания отдельных ярусов содержит анализ и критические замечания по поводу проведения границ между стратона-

ми.

На фоне общего, порусского описания отложений приводятся новые данные, или соображения по вопросам биостратиграфии нижнего мела отдельных районов Крыма и Кавказа.

Эволюция взглядов разных исследователей на объем отдельных ярусов и их зонального расчленения, а также корреляция некоторых схем биостратиграфического расчленения нижнемеловых отложений различных регионов приводится в виде таблиц.

После описания каждого яруса приводятся некоторые данные об особенностях тафономии аммонитид.

Б е р р и а с. По сумме всех данных — по условиям осадконакопления, изменения состава фауны и соблюдения правила приоритета (Coquand, 1871) берриас, в ранге яруса, мы относим к меловой системе, а границу между юрой и мелом проводим по подошве зоны *Jacobi-Grandis*.

В результате наших исследований берриас Крыма принимается в следующем объеме:

нижний берриас — зона *Berriasella jacobi-Pseudosubplanites grandis*,

средний берриас — зона *Protacanthodiscus malbosii*, ? зона *Spiriticeras spiritiense*, зона *Dalmasiceras dalmasi*, зона *Euthymiceras euthymi*,

верхний берриас — зона *Tauricoceras crassicostratum*, ? зона *Fauriella boissieri*.

Для Северного Кавказа нами принимается следующая схема расчленения берриаса:

нижний берриас — зона *Pseudosubplanites ponticus*

средний берриас — зона *Protacanthodiscus malbosii*

зона *Tirnovella occitanica*

зона *Dalmasiceras dalmasi*

зона *Euthymiceras euthymi*

верхний берриас — зона *Riasanites riasanensis*

В а л а н ж и н. Отложения валанжина Крыма и Кавказа весьма бедны аммонитами. По данным разрезов Северного Кавказа нами он делится на нижний и верхний:

нижний валанжин — зона *Thurmanniceras thurmanni-Kilianella roubaudiana*,

верхний валанжин — зона *Neosomites neosomiensis-Saynoceras vertuosum*.

Готерив. При описании готеривских отложений мы принимаем схему расчленения этого яруса, предложенную М.В. Какабадзе (1982) для Юга СССР:

нижний готерив - зона *Acanthodiscus radiatus*-*Endemoceras amblygonium*, зона *Crioceratites sablieri*,

верхний готерив - зона *Spectoniceras inversum*-*Subaaynella ayuni*, зона *Pseudothurmannia mortilleti*-*Craspedodiscus discofalcatatus*.

Баррем. Нижняя граница баррема проводится по кровле зоны *Pseudothurmannia mortilleti*-*Craspedodiscus discofalcatatus* верхнего готерива. Спорной является верхняя граница яруса, которая связана со стратиграфическим положением колхидитовых слоев и зоны *Turkmeniceras turkmenicum*.

Вопрос о стратиграфическом положении колхидитовых слоев подробно рассматривается в многочисленных работах. Мы считаем, что по развитию аммонитов, условиям осадконакопления и взаимоотношения аптских и барремских отложений, колхидитовые слои должны быть отнесены к барремскому ярусу.

После того, как в пограничных отложениях баррема и апта над слоями с *Colchidites* была установлена новая зона *Turkmeniceras turkmenicum*, часть исследователей границу проводят над этой зоной и апт начинает с подошвы зоны *Deshayesites tuarkyricus*. Другая часть исследователей зону *Turkmeniceras turkmenicum* относит к апту, так как аммониты рода *Turkmeniceras* является наиболее древними членами семейства *Deshayesitidae* и предками рода *Deshayesites*.

В пользу отнесения зоны *Turkmeniceras turkmenicum* к баррему, главным считают следующий аргумент - наличие в этой зоне помимо туркменицерасов характерных барремских аммонитов - *Nemihoplites* (N.) *turkmenicus* (Lupp.), *N.* (N.) *brevicostatus* (Bogd.), *N.* (N.) *ex gr. ukensis* Dimitç., *N.* (*Matheronites*) *ridzewskiyi* (Kar.) и *Varremites* (?) sp.

Однако такой вывод может быть приемлемым лишь в том случае, если последовательность слоев в изученных разрезах непрерывна.

Спорность положения зоны *Turkmeniceras turkmenicum* заставляет нас обратиться к некоторым туркменским разрезам, где впервые она выделена и высказать свою точку зрения.

В Туаркюре, Большом Балхане, Кубадаге (Богданова, 1971) в верхней части баррема и трех нижних зонах апта большую роль играют глинисто-алевритовые породы и линзы оолито-детритовых про-

олоев. Нередко в их основании наблюдаются следы размыва подстилающих пород в виде скоплений мелких галек. В разрезе Борджаклы, например, зона *Turkmeniceras turkmenicum* с отчетливым несогласием в основании и размывом залегает на отложениях с *Colchidites*. На Малом Балкане и в Копетдаге, там где отсутствуют следы размыва подстилающих пород, в рассматриваемой зоне матерониты не были найдены. Следовательно, можно заключить, что в неполных разрезах матерониты находятся во вторичном залегании вместе с аммонитами зоны *Turkmeniceras turkmenicum*, а в непрерывных разрезах они отсутствуют, очевидно, из-за того, что находятся стратиграфически ниже.

Анализируя приведенный фактический материал мы приходим к следующему заключению. На Малом Балкане и Копетдаге в полных разрезах слои (или зону) с матеронитами следует искать между зонами *Turkmeniceras turkmenicum* и *Colchidites securiformis*. Вполне возможно, что в разрезах названных районов в зоне *Turkmeniceras turkmenicum* матерониты отсутствуют именно по этой причине. Что же касается указанного совместного нахождения в ряде неполных разрезов Туркмении матеронитов и туркменицерасов, очевидно, они находятся во вторичном залегании, в зоне *Turkmeniceras turkmenicum*.

Решающим доводом для отнесения зоны *T. turkmenicum* к аптскому ярусу, является то, что в приведенном выше комплексе аммонитов присутствует наиболее молодой компонент - род *Turkmeniceras* - представитель семейства *Dehayesitidae*.

Резюмируя изложенное, мы принимаем точку зрения согласно которой зона *Turkmeniceras turkmenicum* относится к аптскому ярусу и граница между названным и барремским ярусами должна проводиться по подошве зоны *Turkmeniceras turkmenicum*, что отображено и в постановлении МСК (1981).

В работе нами принята существующая схема (Котетияшвили, 1979, 1982) расчленения барремского яруса, но считаем, что вопрос зонального подразделения окончательно еще не решен:

нижний баррем - зона *Holcodiscus caillaudi-Parascioceras gondischense*,

зона *Subpulchellia plana-Heinzia matura*,

верхний баррем - зона *Nemihoplites khwamliensis*,

зона *Imerites giraudi*,

зона *Colchidites securiformis*.

А п т. В настоящее время общепринято подразделение апта на три подъяруса. Дискуссионной, как отмечалось, остается нижняя его граница, а также границы и объем подъярусов.

Объем н и ж н е а п т с к о г о подъяруса (бедуль) разными исследователями определяется по-разному. Мы считаем, что аптский ярус должен начинаться с зоны *Turkmeniceras turkmenicum*.

В 1971 году в Туркмении выше зоны *Turkmeniceras turkmenicum* была выделена новая зона *Deshayesites tuarkuricus* (Богданова, 1971). Большинство ее видов - новые - *Deshayesites tuarkuricus*, *D. oglanlensis*, *D. antiquus* и др. Указанный комплекс аммонитов всегда находится между зонами *Turkmeniceras turkmenicum* и *Deshayesites weissii* и выдерживается по площади.

Комплекс аммонитов зоны *D. tuarkuricus* довольно резко отличается от комплексов подстилающих и перекрывающих зон. В связи с этим реальность существования этой зоны в Туркмении у нас не вызывает сомнений.

Стратиграфически выше последовательно выделяются зоны *Deshayesites weissii* и *Deshayesites deshayesi*. Завершается нижний апт зоной *Dufrenoyia furcata*.

Таким образом, нижнеаптский ярус мы рассматриваем в объеме пяти зон.

Зональное подразделение с р е д н е г о апта (гаргаз) определяется преимущественно распространением представителей семейств *Douvilleiceratidae*, *Parahoplitidae* и *Acanthohoplitidae*. Граница с нижним аптом отбивается довольно четко - по исчезновению представителей семейства *Deshayesitidae* и появлению родов *Epicheloniceras* (семейство *Douvilleiceratidae*) и *Colombiceras* (семейство *Acanthohoplitidae*). Верхняя граница гаргаза, по нашему мнению, должна определяться прежде всего по исчезновению родов *Parahoplites* и *Colombiceras* и по появлению представителей родов *Diadoshoceras*, *Paracanthohoplites* и *Acanthohoplites*.

В е р х н и й а п т (клансей). В настоящее время, по единодушному соглашению стратиграфов, клансей относится к аптскому ярусу, а граница между аптом и альбом проводится по кровле зоны *Nuracanthohoplites jacobii*.

Анализируя наш и существующий материал мы принимаем следующее подразделение апта:

нижний апт - зона *Deshayesites weissii*,
зона *Deshayesites deshayesi*,
зона *Dufrenoyia furcata*,

(помимо перечисленных зон для Юга СССР нами принимаются еще две - *Turkmeniceras turkmenicum* и *Deshayesites tuarkuricus*),

средний апт - зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*,
зона *Parahoplites melchioris-Colombiceras* b-
. *leri*,

верхний апт - зона *Acanthohoplites polani*,
зона *Huracanthoplites jacobii*.

А л ь б. Вопрос проведения границы между аптским и альбским ярусами был освещен в ряде работ, в том числе в нескольких наших. В настоящее время положение этой границы среди исследователей не вызывает возражений и проводится в основании зоны *Leumeriella tardefurcata*, верхняя - по кровле зоны *Stoliczkaia dispar*.

Общая схема зонального расчленения альбских отложений для Крыма и Кавказа, принятая нами, имеет следующий вид:

нижний альб - зона *Leumeriella tardefurcata*,
зона *Douvilleiceras mammillatum* (для Юга СССР между названными зонами выделяется *зона *Leumeriella regularis*),

средний альб - зона *Hoplites dentatus*,
зона *Anahoplites intermedius* (для Юга СССР еще одна зона сверху - *Anahoplites daviesi*),

верхний альб - зона *Hysterocegas orbigny-Anahoplites rossicus*,
зона *Mortoniceras inflatum*,
зона *Stoliczkaia dispar*.

Глава иллюстрирована многочисленными схемами и зарисовками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ниже приводятся основные результаты наших исследований.

I. Изучение внутренних и внешних признаков раковин исследованных позднеюрско-раннемеловых аммонитид позволило заключить следующее:

а) типы протококков, их форма и размеры, строение стенки раковины, длина жилой камеры аммонителлы, первичный валик, форма и длина фиксатора, изменение диаметра сифона в онтогенезе, форма и размеры цекума и, наконец, положение сифона в фратмоконе не могут быть использованы для определения семейственных и более низких таксономических категорий,

б) размеры протококка, цекума, аммонителлы и последующих оборотов в пределах одной системы (семейства) в процессе филогенеза увеличиваются,

в) в дорсальной стенке некоторых аммонитов на поздних стадиях онтогенетического развития впервые установлены четыре слоя - внутренний призматический, морщинистый, перламутровый и наружный призматический,

г) впервые наблюдаемые внутриконусные образования и полости в фиксаторе позволяют предположить участие этих структур в гидростатическом процессе на самых ранних постэмбриональных стадиях развития некоторых аммонитид. Следовательно, фиксатор мог выполнять две функции - как прикрепительный орган, фиксирующий цекум в одном положении и (вместе с цекумом) как орган, регулирующий давление в протоконке,

д) для меловых и ряда позднеюрских аммонитид впервые установлены муральные гребни, участвующие в процессе образования септ,

е) считалось, что септы состоят только из перламутрового слоя, который спереди и сзади покрыт органическими слоями. Теперь же выясняется, что такая структура наблюдается не у всех аммонитов. У некоторых из них (*Dorsoplanites*, *Pavlovia*) мы наблюдали три слоя - задний призматический, средний перламутровый и передний призматический; спереди и сзади септа покрыта тонким конхиолиновым слоем,

ж) изменение числа септ в онто- и филогенезе направлено от мало- к многосептальному типу и является, по всей вероятности, общей тенденцией в эволюции аммоноидей,

з) общая форма раковины и форма поперечного сечения оборотов, рассматриваемые в совокупности с другими признаками, являются в е д у щ и м и при установлении низших систематических категорий - родов и видов,

и) скульптура, в сочетании с другими признаками, рассматривается как один из в е д у щ и х таксономических признаков и может быть использована, в основном, для определения видовых, родовых, а также семейственных категорий,

к) на фоне внешних и внутренних морфологических признаков строения раковины аммонитид, септальная линия, рассматриваемая в онто-филогенезе, имеет доминирующее значение над всеми остальными признаками и является о с н о в о й классификации аммоноидей для установления семейственных категорий и выше.

2. Изучение септальной линии в онтогенезе, с учетом формы и скульптуры раковины, позволило пересмотреть систематику и филогению следующих таксонов семейственного ранга:

а) надсемейство *Perisphinctoidea* гетерогенное должно быть разделено на два надсемейства - собственно *Perisphinctoidea*, у которого развивается лопасть I_3 и *Olcostephanoidea*, у которого эта лопасть отсутствует. Олкостефаноидея происходят от перисфинктоидей,

б) семейство *Perisphinctidae* следует рассматривать в составе подсемейств: *Leptosphinctinae*, *Zigzagiceratinae*, *Gracilisphinctinae*, *Groenouviinae*, *Proplanulitinae* и *Perisphinctinae*.

в) семейство *Ataxioceratidae* (надсемейство *Olcostephanoidea*) состоит из четырех подсемейств: *Ataxioceratinae*, *Lithacosceratinae*, *Virgatosphinctinae* и *Virgatitinae*; семейство предположительно происходит от *Aulacosceraphanidae*.

г) семейство *Dorsoplanitidae* (надсемейство *Olcostephanoidea*) включает только два подсемейства - *Dorsoplanitinae* и *Laugeitinae*. Семейство происходит от *Ataxioceratidae*,

д) семейство *Berriasellidae* (надсемейство *Olcostephanoidea*) состоит из четырех подсемейств - *Berriasellinae*, *Neocomitinae*, *Messoscosceratinae* subfam. nov. и *Fomeliceratinae* subfam. nov. Семейство происходит от *Ataxioceratidae*,

е) семейство *Leumeriellidae* (надсемейство *Hoplitoidea*) должно рассматриваться в объеме двух подсемейств - *Leumeriellinae* и *Venezuellinae*. Семейство происходит от *Messosceratoidea*,

ж) надсемейство *Douvilleiceratoidea* включает три семейства *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae* и *Parahoplitidae*. Надсемейство происходит от *Ancyloceratoidea*,

з) семейство *Douvilleiceratidae* содержит три подсемейства - *Roloboceratinae*, *Cheloniceratinae*, *Douvilleiceratinae*,

и) семейство *Acanthohoplitidae* состоит из трех подсемейств - *Colombiceratinae*, *Acanthohoplitinae* и *Diadochoceratinae*. Семейство происходит от *Douvilleiceratidae*,

к) семейство *Parahoplitidae* является монотипическим, состоящим из одного рода *Parahoplites*. Семейство предположительно происходит от *Douvilleiceratidae*.

3. Подводя итог биостратиграфическим исследованиям можно констатировать следующее:

а) берриас относится к меловой системе и рассматривается в ранге яруса с тремя подъярусами. Впервые в Крыму в этом ярусе установлена зона *Euthymiceras euthymi* и зона *Tauricoceras gracilicostatum* (адекватная зоне *Riasanites riasanensis*). Близкая к крымской зональная последовательность установлена и на Север-

ном Кавказе. Отложения, ранее относимые к валанджину в Крыму (окрестности с. Балки), на основании новых данных нами отнесены к берриасскому ярусу,

б) в Дагестане, на основании комплекса аммонитов установлен среднеаптский возраст "сгруженного" горизонта (ранее он относился к нижнему апту) и непосредственно залегающих над ними слоев глинистых алевролитов. Уточнены биостратиграфические границы нижнеаптского яруса на данной территории. В Центральном Дагестане установлено трансгрессивное залегание среднего апта на нижнем с выпадением из разрезов зоны *Dufrenoyia furcata*, а в более западных разрезах - на отложениях баррема,

в) на Северном Кавказе (р. Ардон) установлено трансгрессивное залегание отложений кампана на нижнюю зону верхнего альба - *Hysteroseras orbigny*. Подтверждается существующее предположение, что в Дагестане и, возможно, в Чечено-Ингушетии, отложения нижнего альба отсутствуют, а средний альб непосредственно залегает на клансее. В Грузии, в Западной Абхазии, установлено трансгрессивное залегание альба на аптских и барремских породах; на восточной периферии Храмского массива отложения апта и баррема отсутствуют и на готерив трансгрессивно залегают глины альба. В восточной Грузии (в бассейнах рр. Тхилисхеви и Иори) отложения, ранее датированные апт-альбскими, нами относятся к верхнему эоцену,

г) на Северном крыле Рачинской синклинали в Грузии доказано трансгрессивное залегание сеномана на отложениях баррема с постепенным выпадением из разрезов двух ярусов - аптского и альбского.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. О взаимоотношении аптских и альбских отложений Западной Абхазии (в междуречье Бзыбь и Псоу). - Сообщ. АН ГССР, 1967, т. 48, вып. 2, с. 381-386 (совместно с Е.И. Девдариани).
2. К вопросу палеогеографии Западной Абхазии между рр. Псоу и Бзыбь в нижнемеловое время. Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1968, № 1 (121), с. 69-76 (совместно с Е.И. Девдариани).
3. Новый род *Chavshvetseseras* из клансейских отложений Западной Абхазии. - Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1968, № 2 (122), с. 62-71.
4. К стратиграфии аптских отложений Восточной Абхазии (в междуречье Гализга и Ингури). - Сообщ. АН ГССР, 1968, т. 49, № 2, с. 393-398 (совместно с Т.Д. Назаришвили).

5. К стратиграфии клансейских отложений южной и юго-восточной периферии Дзирульского массива. - Тр. XV научно-техн. конф. ПИ им. В.И. Ленина, 1970, вып. 6, с. 199-206.
6. О новом виде *Diadoshoceras* (?) *trapezoides*. - Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1970, № 5 (140), с. 138-143 (совместно с А.В. Квернадзе).
7. К вопросу о развитии некоторых представителей семейства *Ragahorlithidae*. - Изв. Геол. об-ва Грузии, 1970, т. 7, вып. 1, 2, с. 25-30.
8. Аптские аммониты Абхазии. - Изд-во ПИ им. В.И. Ленина, Тбилиси, 1971, с. 1-175 (монография).
9. К вопросу о наличии зоны *Acanthorhites prodromus* в отложениях апта Сурамского района. - Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1971, № 1 (141), с. 91-96.
10. О взаимоотношении нижне- и верхнемеловых отложений северного крыла Рачинской синклинали. - Сообщ. АН ГССР, 1971, т. 61, вып. 3, с. 633-636 (совместно с Н.Н. Квакадзе).
11. Новые данные по стратиграфии апта бассейна р. Бзыбь. - Сообщ. АН ГССР, 1971, т. 62, вып. 1, с. 101-104 (совместно с Г.Д. Харатишвили, А.В. Квернадзе).
12. Палеогеография Рачи в альб-сеноманское время. - Сообщ. АН ГССР, 1971, т. 63, вып. 3, с. 341-344 (совместно с Н.Н. Квакадзе).
13. Палеогеография аптского и раннеальбского времени Абхазии. - Тр. Грузинского отд. ВНИГНИ, 1971, вып. 115, с. 13-21.
14. О стратиграфическом положении клансея и границе между аптом и альбом. - Тр. Грузинского отд. ВНИГНИ, 1971, вып. 115, с. 22-26 (совместно с И.В. Чубинадзе, А.В. Квернадзе, Л.Р. Циреквадзе).
15. Некоторые новые виды из клансея Абхазии. - Изв. Геол. об-ва Грузии, 1972, т. 8, вып. 1, 2, с. 10-28.
16. О двух новых верхнеаптских аммонитах Грузии. - Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1974, № 4 (168), с. 9-12.
17. Некоторые малоизвестные аммониты зоны *Nuracanthorhites jassyi*. - Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1974, № 4 (168), с. 25-28 (совместно с М.З. Шарикадзе).
18. Некоторые вопросы экологии нижнеальбской фауны периферии Дзирульского массива. - Тр. Грузинского отд. ВНИГНИ, вып. 180, 1974, с. 5-18 (совместно с М.З. Шарикадзе, А.В. Квернадзе, И.В. Чубинадзе).

19. О неизвестных нижнемеловых белемнитах Грузии. - Тр. Геол. ин-та АН ГССР, н.с., 1975, вып. 47, с. 132-153 (совместно с Т.Ю. Назаршвили).
20. К вопросу о взаимоотношения сеноманских и нижнемеловых отложений в окрестностях селения Али. - Тр. Грузинского отд. ВНИГНИ, 1976, вып. 205, с. 3-8 (совместно с Г.И. Магалашвили, А.В. Квернадзе, М.З. Шарикадзе).
21. Аптские протакантогоплиты Грузии. - Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1978, № 4 (205), с. 28-33 (совместно с М.З. Шарикадзе).
22. О некоторых берриаселлидах среднего течения р. Псоу. - Тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1978, № 4 (205), с. 34-38 (совместно с А.В. Квернадзе).
23. К вопросу о систематике семейства *Parahoplites Spath.* - Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 89, вып. 2, с. 397-400.
24. О стратиграфическом распространении некоторых средне- и позднеаптских аммонитов на Северо-Западном Кавказе. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 91, вып. 2, с. 369-372 (совместно с М. З. Шарикадзе).
25. Новые данные о берриасе центральной части Горного Крыма. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 89, вып. 1, с. 121-124 (совместно с Н.И. Лысенко).
26. К стратиграфии нижнего апта и смежных отложений Центрального Дагестана. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 92, вып. 1, с. 121-124 (совместно с М.В. Какабадзе, М.З. Шарикадзе).
27. Новый берриасский род *Tauricoseras*. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т. 93, вып. 3, с. 629-632 (совместно с Н.И. Лысенко).
28. К вопросу зонального расчленения берриаса Крыма. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т. 94, вып. 3, с. 629-632 (совместно с Н.И. Лысенко).
29. Некоторые раннеаптские дегезиты Центрального Дагестана. - *Geologica Balcanica*. - 1979, т. 9, вып. 3, София, Болгария, с. 3-12 (совместно с Т.Н. Богдановой, М.З. Шарикадзе).
30. О систематике семейств *Deshayesitidae* и *Leumeriellidae*. - Сообщ. АН ГССР, 1980, т. 97, вып. 1, с. 121-124.
31. О перерыве в разрезе меловых отложений бассейна р. Ардон (Северный Кавказ). - Сообщ. АН ГССР, 1980, т. 100, вып. 1, с. 125-128 (совместно с Р.А. Гамбашидзе, М.З. Шарикадзе).
32. Некоторые соображения о систематике семейства парагопليات (*Ammonoidea*). - Сообщ. АН ГССР, 1980, т. 100, вып. 2, с. 369-372 (совместно с М.З. Шарикадзе).
33. Новые представители семейства *Leumeriellidae* (*Ammonoidea*). - Сообщ. АН ГССР, 1981, т. 101, вып. 1, с. 81-84.

34. Готерия теснины Хидикари (Западная Грузия). - Сообщ. АН Г. Р., 1981, т. 101, вып. 3, с. 617-620 (совместно с Н.Н. Квакидзе)
35. О барриасе у "Голубого озера" в ущелье р. Бзыбь (Грузия) - Сообщ. АН СССР, 1981, т. 102, вып. 3, с. 621-624 (совместно с А. Пайчадзе, В.А. Тодрия).
36. Некоторые результаты исследования внутреннего строения раковин аптских аммонитов *Cheloniceras* и *Epicheloniceras*. - Сообщ. АН СССР, 1981, т. 104, вып. 3, с. 649-652 (совместно с В.В. Друщицем, М.В. Кнориной, М.З. Шарикадзе).
37. К вопросу филогении семейства *Acanthohoplitidae* (*Ammonoidea*). - Сообщ. АН СССР, 1982, т. 105, вып. 1, с. 89-92 (совместно с М.З. Шарикадзе).
38. Новые берриасские аммониты Крыма. - Изв. Геол. об-ва Грузии, 1982 (1980), т. 9, вып. 1, 2, с. 3-12 (совместно с Н.И. Лысанко).
39. Систематика и филогения семейства *Deshayesitidae* и *Leumexiellidae*. - Изв. Геол. об-ва Грузии, 1982 (1980), т. 9, вып. 1, 2, с. 121-124.
40. К стратиграфии нижнемеловых отложений среднего течения р. Агуры (Сочинский район). - Научн. тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1982, № 3 (248), с. 44-50 (совместно с А.В. Квернадзе, М.З. Шарикадзе).
41. О клансее окрестностей с. Давид-Бек (Армянская часть Малого Кавказа). - Научн. тр. ПИ им. В.И. Ленина, 1982, № 3 (248), с. 50-52 (совместно с М.З. Шарикадзе, М.В. Какабадзе).
42. Анализ изменения числа септ и межсептальных расстояний у некоторых мезозойских аммоноидей. - Тез. докл. научн. сесс. посв. 60-летию образования СССР, ин-т Палеобиологии АН СССР им. Д.Ш. Давиташвили, 1982, с. 23-26.
43. Морфогенез раковины двух родов аптских аммонитов *Cheloniceras Nyatt* и *Epicheloniceras Casey* (*Ammonoidea*, *Cephalopoda*). - Вестн. МГУ, 1982, сер. 4, геол., вып. 3, с. 51-66 (совместно с В.В. Друщицем, М.В. Кнориной, М.З. Шарикадзе).
44. Новые берриасские аммониты Крыма. - Бюлл. МОИП, отд. геол., 1983, т. 58, вып. 3, с. 70-83 (совместно с Т.Н. Богдановой).
45. Находки поздневаллианских аммоноидей на Северном Кавказе. - Сообщ. АН СССР, 1983, т. 110, вып. 1, с. 81-84 (совместно с А.С. Сахаровым, А.Е. Саламатиним).
46. Род *Chaschureseras* (*Ammonoidea*), его объем и систематическое положение. - Палеонт. ж., 1983, № 2, с. 39-44 (совместно с М.З. Шарикадзе).

47. On the Systematic position of the Early Cretaceous Mathoceratinae Casey (Ammonoidea). - Zitteliana, 1983, München, №10, p. 703-713.
48. Некоторые особенности строения септальной системы у аммоноидей. - Сообщ. АН ГССР, 1983, т. III, вып. 2, с. 341-344.
49. Интерпретация септограмм некоторых мезозойских аммоноидей. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1984, № 5, с. 124-128.
50. Онтогенетическое исследование раковины двух келловейских родов аммонитов *Flabellisphinctes Mangold et Elmi* и *Indosphinctes Spath* (Ammonoidea, Cephalopoda). - *Geologica Balcanica*, 1984, т. 14, вып. 3, София, Болгария, с. 59-67 (совместно с Т.А. Ломинадзе, М.З. Шарикадзе, О.Г. Харашвили).
51. Новые данные по внутреннему строению раковин некоторых позднеюрско-раннемеловых аммонитид. - Сообщ. АН ГССР, 1984, т. II6, вып. 2, с. 349-352.
52. О возможной последовательности образования септ у аммоноидей. - Сообщ. АН ГССР, 1984, т. II5, вып. 2, с. 437-440.
53. Морфогенез раковины рода *Tauricoseras Kvantaliani et Lyuszenko* (Ammonoidea). - Изв. АН ГССР, сер. биол., 1984, т. 10, № 6, с. 394-399 (совместно с В.В. Друщицем, М.В. Кнориной).
54. К систематике *Perisphinctina* (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1984, т. II6, вып. 3 (совместно с Т.А. Ломинадзе).
55. Морфогенез раковины рода *Dufrenoyia Burckhardt*, 1915 (Ammonoidea). - Изв. АН ГССР, сер. биол., 1985 (совместно с Т.А. Ломинадзе, М.З. Шарикадзе, О.Г. Харашвили) - в печати.
56. Семейство *Ataxioseratidae*, его объем и вопросы систематики. - Сообщ. АН ГССР, 1985 (совместно с Т.А. Ломинадзе) - в печати.
57. К вопросу о систематике некоторых *Perisphinctidae* (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1985 (совместно с Т.А. Ломинадзе) - в печати.
58. Морфогенез раковины родов *Pavlovia* и *Laugites*. - Сб. тр. посвященный памяти В.В. Друщица, 1985 (совместно с Т.А. Ломинадзе) - в печати.
59. Валанжинские аммониты Северного Кавказа. - *Geologica Balcanica*, 1985, София, Болгария (совместно с А.С. Сахаровым) - в печати.
60. Морфогенез раковины волжского рода *Dogworlanites Semenov*, 1898 (Ammonoidea, Cephalopoda). - Палеонт. сб. посвящ. 80-летию О.С. Вялова, 1985, (совместно с Т.А. Ломинадзе) - в печати.
61. Тафономические особенности некоторых позднеаптских аммонитид Северного Кавказа, 1985 - в печати.

ბილალ ვლადიმერის-ძე კვანჭალაძე

მონიშ-კავკასიის ადრედასახული ადრინიონი

(რუსული ენაზე)

УЭ 04358;

Тираж 150;

Заказ 620;

Типография АН ГССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19