

УДК 564.53

И. А. Михайлова**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ
НЕКОТОРЫХ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ
ТЕТРАГОНИТИД (AMMONOIDEA)**

Систематика высших таксонов юрско-меловых аммонитов до недавнего времени представлялась достаточно стабильной. Три крупных ствола *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida* рассматривались либо в ранге отрядов, либо в ранге подотрядов, входящих в отряд *Ammonitida*. Новейшие исследования Шиндевольфа [10] и Видманна [12, 15, 16], основанные на детальном изучении ранних стадий развития, позволили немецким авторам предложить существенно иную систему юрско-меловых аммонитов. Оригинальность ее не вызывает сомнений, однако целый ряд моментов представлялся спорным и требовал проведения дополнительных онтогенетических исследований. Это в особенности относится к предложению Шиндевольфа выделить тетрагонитов в особый подотряд, на равных правах с *Ammonitina*.

Анализ позитивных и негативных аспектов данной системы давался мной совместно с В. В. Друщицем ранее [3]. Авторы пришли к выводу о неприемлемости разделения собственно аммонитов на два отряда: *Phylloceratida* и *Lytoceratida* и, рассмотрев эволюционные изменения лопастной линии у основных надсемейств меловых аммонитов, подтвердили правильность обособления трех отрядов: *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*, поэтому ниже остановимся только на особенностях развития и правомерности выделения тетрагонитов в самостоятельный подотряд. Такое предложение было сделано Шиндевольфом после изучения морфогенеза позднемеловых *Tetragonites cf. glaber Jimbo* и *Gaudryceras tenuiliratum Yabe*, у которых была установлена шестилопастная (!) примасура [10, рис. 446]. Вторая лопастная линия подобного типа в 1898 г. изображена Смитом для *Gaudryceras ("Lytoceras") alamedense Smith* [9, табл. 18, фиг. 2]. Сообщение Шиндевольфа крайне интересно само по себе, ибо разнообразие примасур юрских и меловых аммонитов ограничивалось только двумя типами: пятилопастным и четырехлопастным. Число лопастей примасуры должно явиться и в действительности является признаком очень высокого таксономического ранга, однако опираться только на него недостаточно. Чтобы прийти к такому выводу и тем самым поставить под сомнение целесообразность выделения подотряда *Tetragonitina*, необходимо более углубленное изучение этой группы.

Тетрагониты существовали на протяжении раннего и позднего мела. Раннемеловые рода пользуются широким распространением в аптальбских отложениях юга СССР. Обильный материал хорошей сохранности позволил детально изучить особенности строения ранних стадий,

характер изменения в онтогенезе лопастной линии, скульптуры и формы поперечного сечения. У всех исследованных раннемеловых видов и родов наблюдалась только пятилопастная примасура, а способ появления новых элементов имел много общего с собственно литоцератидами и ни в коей мере не давал оснований для выделения подотряда *Tetragonitina* [2, 3, 4]. При этом следует помнить, что Шиндевольф у раннемеловых тетрагонитов также не наблюдал шестилопастную примасуру. Таковая была им описана и изображена, как уже упоминалось, только у двух позднемеловых форм. Поэтому совершенно естественно, что именно изучение позднемеловых тетрагонитов могло в значительной степени способствовать выяснению особенностей развития этой группы в целом.

К сожалению, верхнемеловые отложения, пользующиеся широким распространением на юге СССР и на Русской платформе, почти повсеместно имеют карбонатный состав, и встречающиеся в них аммониты не пригодны для онтогенетического изучения. Именно этим и объясняется то, что в первую очередь были проанализированы раннемеловые тетрагониты, по которым имелся обильный исходный материал и одновременно на северо-востоке СССР были проведены сборы образцов хорошей сохранности для позднемеловых видов и родов. С этой целью летом 1973 г. в Пенжинском районе на Северо-Западной Камчатке, а в 1974 и 1976 гг. в бассейне р. Найбы на Южном Сахалине автор совместно с сотрудниками Тихоокеанской экспедиции МГУ собрал достаточно представительный материал, имеющий очень хорошую сохранность. Наша коллекция была пополнена образцами, любезно переданными В. Н. Верещагиным, Т. Д. Зоной, Д. П. Найдиным и М. А. Пергаментом.

Так как при рассмотрении раннемеловых тетрагонитов была достаточно подробно изложена история изучения этой группы и современные взгляды на ее систематику, то я позволю себе опустить вводную часть, при этом отметив, что существует несколько вариантов классификации тетрагонитид, в той или иной степени отличающихся друг от друга [6, 8, 11, 12, 13, 14, 17 и др.]. Первая попытка свести воедино все данные о морфогенезе тетрагонитов принадлежит Видманну [12]. Проанализировав ход изменения лопастной линии в онтогенезе раковины, он разработал филогенетическую схему этой группы и предложил рассматривать ее в качестве надсемейства, в противоположность тому, что было дано в «*Treatise*» [11] и «*Основах палеонтологии*» [6]. Независимо от Видманна к такому же мнению пришел и В. В. Друиц [1].

Видманн воспроизвел в своей работе онтогенез *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe по Мацумото. Первая из изображенных линий [12, табл. I в тексте, рис. с] насчитывал пять лопастей. Хирано [7], выпустивший специальную статью, посвященную рассмотрению онтогенеза *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe, говорит о четырехлопастной примасуре и появлении пятой лопасти в конце первого оборота. Итак, имеется три различных толкования второй лопастной линии или примасуры *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe: примасура этого вида четырехлопастная [7], пятилопастная [12] и шестилопастная [10].

Род *Gaudryceras* весьма обычен для верхнемеловых отложений Сахалина, Японии, а также Калифорнии, т. е. для Тихоокеанской зоогеографической области. Он представлен большим числом видов, из которых на Сахалине наиболее часто встречается именно *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe. Данный вид характеризуется значительной изменчивостью, что было подмечено Ябе при его описании.

Для принятия окончательного решения о строении примасутуры рода *Gaudryceras* было детально исследовано пять экземпляров и у всех в примасуре наблюдалось шесть лопастей. Этот факт, подтвержденный на большом фактическом материале очень хорошей сохранности, не вызывает сомнений. Наблюдения Шиндевольфа подтвердились, и можно считать бесспорным, что меловые, вероятно, только позднемеловые тетрагониты имеют шестилопастную примасутуру [5].

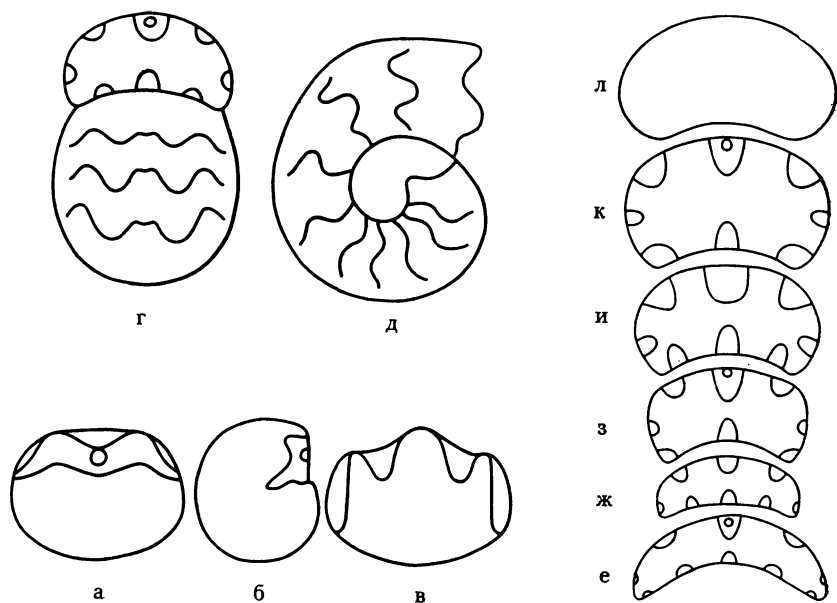


Рис. 1. а—в. Начальная камера *Gaudryceras* sp. juv.; экз. № 198/14990 ($\times 30$). г—д. Первый оборот *Epigoniceras glabrum* Jimbo; экз. № 201/14624 ($\times 30$). е—л. Изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины *Gaudryceras danmanense* Whit.; экз. № 199/15013: е—четвертая перегородка ($\times 19$); ж—11 перегородка, 1 оборот ($\times 19$); з—27 перегородка, 1,6 оборота ($\times 13$); к—45 перегородка, 2,8 оборота ($\times 11$); л—5,2 оборота ($\times 6$); а—д. Южный Сахалин, р. Найба; турон—кампан; е—л. Южный Сахалин; маастрихт

Помимо рода *Gaudryceras* были изучены и другие представители позднемеловых тетрагонитов: *Saghalinites cala* Forb., *Epigoniceras glabrum* Jimbo, *Parajaubertella kawakitana* Mat., *Anagaudryceras* sp. Перечисленные виды происходят из верхнемеловых отложений Южного Сахалина (преимущественно из разрезов по рекам Найба и Красноярка). Детальное изучение морфогенеза позволило не только подтвердить наличие шестилопастной примасутуры, но и выявить также ряд особенностей, ранее не известных. К сожалению, графический материал воспроизводится в данной статье лишь выборочно. Приводимые иллюстрации можно дополнить морфогенезом лопастной линии *Saghalinites cala* Forb., *Epigoniceras glabrum* Jimbo, которые были недавно изображены при рассмотрении шестилопастной примасутуры, свойственной некоторым тетрагонитам [5].

Протоконх. Протоконх, или начальная камера позднемеловых тетрагонитов, имеет валиковидную форму (рис. 1, а—в). Его размеры

в целом несколько крупнее, чем у раннемеловых форм. Диаметр протоконха составляет 0,60—0,73 мм, а длина — 0,75—1,30 мм, тогда как у раннемеловых видов и родов диаметр изменяется от 0,50 до 0,625 мм, а длина от 0,575 до 0,70 мм (таблица). Наиболее резко и по форме и по размерам отличается протоконх наиболее молодого из исследованных видов — вида *Gaudryceras danmanense* Whit., у которого отношение длины к диаметру составляет 1,77, т. е. протоконх имеет очень удлинённые очертания.

Размеры эмбриональной раковины, протоконха и брюшного седла просутуры (в мм)

Вид	Диаметр эмбриональной раковины	Протоконх		Брюшное седло	
		Д	Дл (Дл:Д)	В	Ш
<i>Gaudryceras tenuiliratum</i> Yabe, N 199/15010	1,60	0,65	1,00 (1,54)	0,25	0,39
<i>G. tenuiliratum ornata</i> Yabe, N 201/14376	1,35	—	—	—	—
<i>G. danmanense</i> Whit., N 199/15013	1,44	0,73	1,29 (1,77)	0,35	0,47
<i>Gaudryceras</i> sp. juv., N 198/14984	—	0,64	0,82 (1,28)	0,23	0,32
<i>Gaudryceras</i> sp. juv., N 198/14990	—	0,61	0,88 (1,44)	—	—
<i>Saghalinites cala</i> Forb., N 199/15007	—	0,66	0,75 (1,14)	0,14	0,24
<i>Epigonicerias glabrum</i> Jimbo, N 201/14624	1,22	0,65	0,94 (1,44)	0,22	0,35
<i>Parajaubertella kawakitana</i> Mat., N 199/15017	—	0,59	0,75 (1,27)	0,23	0,33
<i>Anagaudryceras</i> sp., N 198/14985	1,41	0,64	0,88 (1,40)	—	—

Протоконх ограничен низкой широкой серповидной первой перегородкой, имеющей высокое брюшное и низкое спинное седло. На многих экземплярах хорошо видны контуры цекума. Сечение цекума обычно круглое, занимающее до половины высоты первой перегородки. Поперечная гофрировка создается в результате образования желобков, проходящих по сторонам срединных седел.

В конце первого оборота (рис. 1, г—д) на ядре наблюдается пережим, фиксирующий размеры эмбриональной раковины, достигающей своего максимума (Д=1,60 мм) у *Gaudryceras tenuiliratum* (экз. № 199/15010).

Аммонит, выходя из яйцевых оболочек, некоторое время вел планктонный свободно парящий образ жизни. Увеличение размеров протоконха в эволюции тетрагонитов, возможно, отражает собой совершенствование и развитие гидростатического аппарата аммонителлы. После перемещения мягкого тела в спиральную трубку первого оборота и формирования первой перегородки протоконх представлял собой идеальный поплавок, обеспечивающий приспособление юного животного к планктонному образу жизни.

Поперечное сечение (рис. 1, е—л). Поперечное сечение на протяжении первого оборота у всех видов изменялось идентично, отражая единое строение эмбриональной раковины. До середины пер-

вого оборота перегородка очень низкая полулунная, в припупковой части отчетливо наблюдаются два мелких изгиба, соответствующие двум пупковым лопастям; общее число лопастей составляет в этот момент шесть. К концу первого оборота приурочено резкое сужение, что отражается на изменении формы поперечного сечения (рис. 1, е—ж). Одновременно с этим, а иногда и несколько раньше изменяется гофрировка припупковой части перегородки, в результате чего число лопастей сокращается до пяти.

В дальнейшем высота поперечного сечения возрастает быстрее ширины и у некоторых форм на 4—5-м обороте достигает ее. Начиная с четвертого оборота формируются сначала родовые, а затем и видовые признаки.

Скульптура. Раковина гладкая либо несет очень слабую скульптуру, состоящую из тонких струек или тонких иногда простых, а иногда ветвящихся ребер. Особенностью этой группы, так же как и ее раннемеловых предшественников, является наличие воротников, появляющихся у рода *Gaudryceras* уже на втором обороте. С возрастом воротники исчезают и заменяются валиками, которые обычно ограничены пережимами.

Лопастная линия. Наибольший интерес представляет изучение лопастной линии. Были исследованы несколько родов: *Gaudryceras*, *Saghalinites*, *Epigoniceras*, *Parajaubertella*, *Anagaudryceras*. В сочетании с изученными ранее родами *Tetragonites*, *Kossmatella* и *Jauberticeras* [4] общее число родов тетрагонитов, для которых изучен онтогенез, достигает восьми. У всех форм наблюдалась трехлопастная просутура. В плоскости симметрии имеется высокое брюшное и низкое спинное седло. Шов обычно пересекает первую пупковую лопасть либо смещается на седло U^1/I . Примасутура, или вторая лопастная линия, у раннемеловых родов состоит из пяти, а у позднемеловых из шести лопастей: VUU^1U^2ID . Брюшная лопасть всегда двураздельная, пупковая лопасть имеет наибольшие размеры; две лопасти, наблюдающиеся у позднемеловых форм по обеим сторонам шва (U^1 и U^2), очень мелкие и нередко воспринимаются как двураздельность лопасти, расположенной на шве.

Переход от пятилопастной к шестилопастной примасутуре является наглядной иллюстрацией ускорения развития, причем в данном случае эти изменения идут по пути архаллаксиса, т. е. в онтогенезе позднемеловых (начиная с туона) тетрагонитов не рекапитулируется стадия пятилопастной линии. Напомню, что у раннемеловых тетрагонитов шестая лопасть обычно закладывается в конце второго оборота в пределах от 20-й до 22-й лопастной линии. Более раннее появление шестой лопасти на 18-й лопастной линии в середине второго оборота зафиксировано у *Tetragonites depressus* R a s p. [2, рис. 4], и, наконец, у *Jauberticeras jaubertianum* O g b. [4, рис. 7] намечающаяся двураздельность наблюдается на 16-й лопастной линии в конце первого оборота. В некоторых случаях эта лопасть в дальнейшем не получает должного развития, как например у *Kossmatella agassiziana* P i c t. [4, рис. 8]. Все более раннее заложение этой лопасти приводит к ее смещению на начало первого оборота на вторую лопастную линию.

Для уяснения этого процесса очень интересен оказался онтогенез *Parajaubertella kawakitana* M a t. (рис. 2). У этого вида примасутура состоит из пяти (!) лопастей, т. е. соответствует таковой у раннемеловых тетрагонитов, в том числе и у предкового рода *Jauberticeras*.

rajaubertella kawakitana он располагается точно также. Положение шва отличает внешне сходную пятилопастную примасутуру от той пятилопастной линии, которая наблюдается в конце первого оборота у большинства позднемеловых форм.

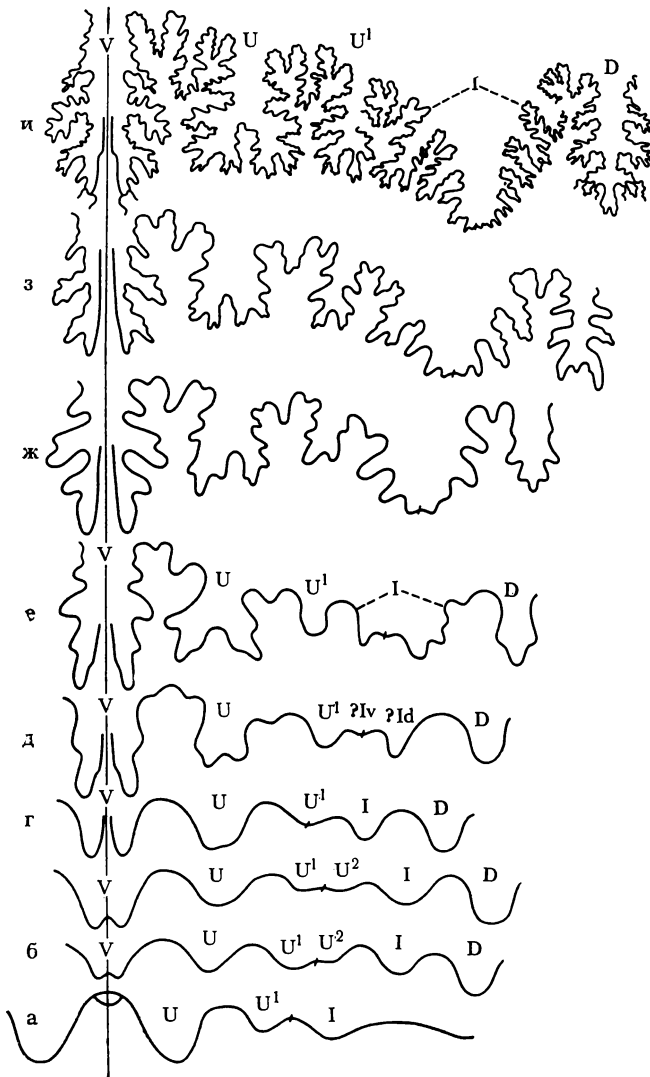


Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Gaudryceras danmanense* Whit; экз. № 199/15013; а, б, в — первая, вторая и пятая линии; г — 11 линия, 1 оборот; д — 16 линия, 1,2 оборота (а—д — $\times 40$); е — 25 линия, 1,6 оборота ($\times 31$); ж — 44 линия, 2,8 оборота ($\times 21$); з — 5,2 оборота ($\times 10$); и — 7,8 оборота ($\times 3,5$); Южный Сахалин; маастрихт

Упрощенная пятилопастная линия оказывается недолговечна: у основания внутренней лопасти, чаще на склоне этой лопасти, реже почти в вершине седла U^1/I закладывается новая лопасть. Скользящее

положение новой лопасти затрудняет ее индексацию: видимо, наиболее правильно говорить о делении внутренней лопасти. В этом случае возможно использование дополнительных нижних индексов — v и d — либо, желая подчеркнуть возникновение новой лопасти на склоне седла (или лопасти), в качестве таких индексов может быть рекомендован индекс 1, как было принято при рассмотрении раннемеловых тетрагонитов [4]. Вероятно, с наличием хотя и кратковременной, но устойчивой пятилопастной стадии связаны данные о пятилопастной примасутуре рода *Gaudryceras*.

Дальнейшие изменения весьма близки к тому, что наблюдается у раннемеловых представителей этого надсемейства, но позднемеловые виды отличаются более ранним заложением и становлением основных особенностей. Так двураздельность пупковой лопасти намечается уже в конце первого оборота, обычно на 10—12-й лопастных линиях, тогда как у предковых форм, как правило, не ранее 15-й лопастной линии. Разрыв брюшного седла, столь характерный для литоцератид, фиксируется одновременно с двураздельностью пупковой лопасти на 5—7 лопастей раньше, чем у предковых форм. Лопастные линии рода *Gaudryceras* на 6—8-м оборотах внешне удивительно напоминают очертания *Kossmatella agassiziana* Pic. [4, рис. 8]. Сходство подчеркивается однотипным строением, необычайно глубокой, воронкообразной (или V-образной) многократно подразделенной внутренней лопасти.

Удивительное совпадение с *Gaudryceras*, иногда затрагивающее мельчайшие детали, наблюдалось у *Anagaudryceras* sp. (рис. 5). Примасура шестилопастная, на 10-й и далее на 13-й лопастных линиях число лопастей составляет пять, при этом шов разделяет седло U^1/I , а не первую пупковую лопасть, как в пятилопастной примасуре. Повторное появление шестой лопасти происходит на 17-й лопастной линии в результате деления внутренней лопасти. Однако обособление I_7 и I_8 в дальнейшем не происходит, а общая картина в целом подобна таковой у *Gaudryceras*, что особенно наглядно проявляется при сравнении глубокой воронковидной внутренней лопасти, разделяющейся швом. Два других рода — *Epigoniceras* и *Saghalinites* — скорее всего представляют собой потомков собственно *Tetragonites*; оба названных рода по строению лопастной линии приближаются к *Tetragonites timotheanus* Pic., *T. duvalianus* Orb. и другим видам этого рода. Разрыв брюшного седла прослеживается у *Epigoniceras* и *Saghalinites* до пятого оборота, после чего целостность седла восстанавливается [5, рис. 2, 3]. В отличие от других исследованных видов у *Saghalinites cala* Forb. не наблюдается редукция второй пупковой лопасти (U_2). До момента возникновения новой седьмой лопасти (до конца второго оборота) стабильно сохраняется шесть лопастей.

У *Epigoniceras glabrum* Jimbo [5, рис. 2] пятилопастная промежуточная стадия наблюдалась на десятой лопастной линии; в то же время у другого экземпляра того же вида этот момент не прослеживался. Интересно также и то, что у вида *Parajaubertella kawakitana* Mat., у которого примасура пятилопастная и шестая лопасть возникает на четвертой линии, последующая редукция лопасти не происходит. Строение лопастной линии у этого вида несет черты несомненного сходства с *Jauberticeras jaubertianum* Orb. Это сходство отражает генетическую связь этих двух родов, которая столь же четко прослеживается в форме гладкой сильно вздутой раковины с хорошо выдержанными боковыми киями.

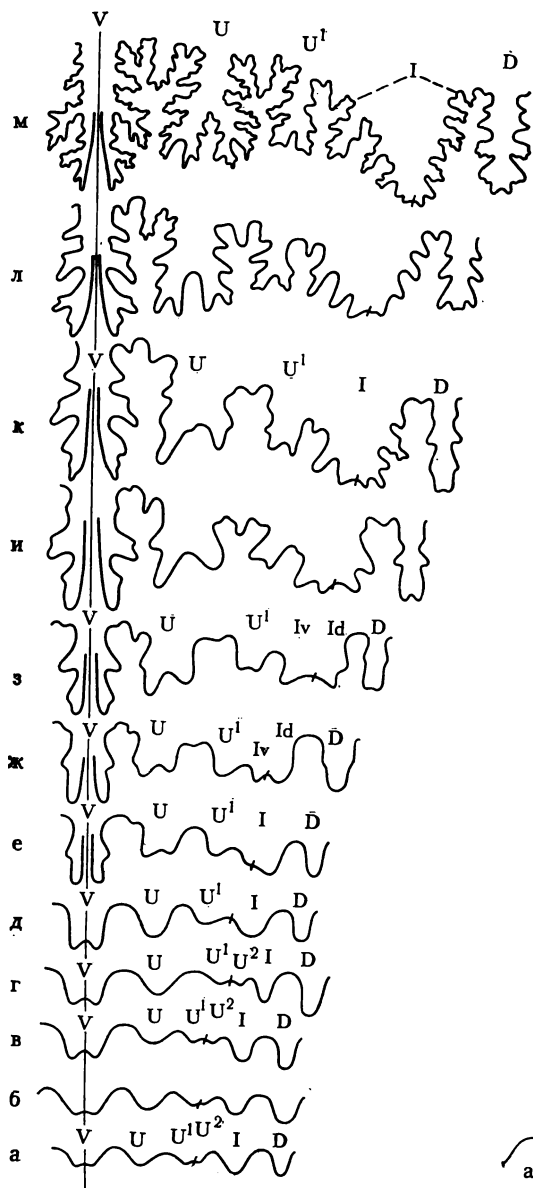


Рис. 4. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Gaudryceras tepidigratum* Yabe; экз. № 199/15010; а, б, в, г — вторая, пятая, шестая, восьмая линии; д — 12 линия, 1,2 оборота; е — 15 линия, 1,7 оборота; ж — 18 линия, 2 оборота; з — 21 линия, 2,2 оборота; и — 26 линия, 2,6 оборота (а — и — $\times 23$); к — 32 линия, 3 оборота ($\times 21$); л — 48 линия, 4 оборота ($\times 12$); м — 73 линия, 5,4 оборота ($\times 6$); Южный Сахалин, р Найба; турон — кампан

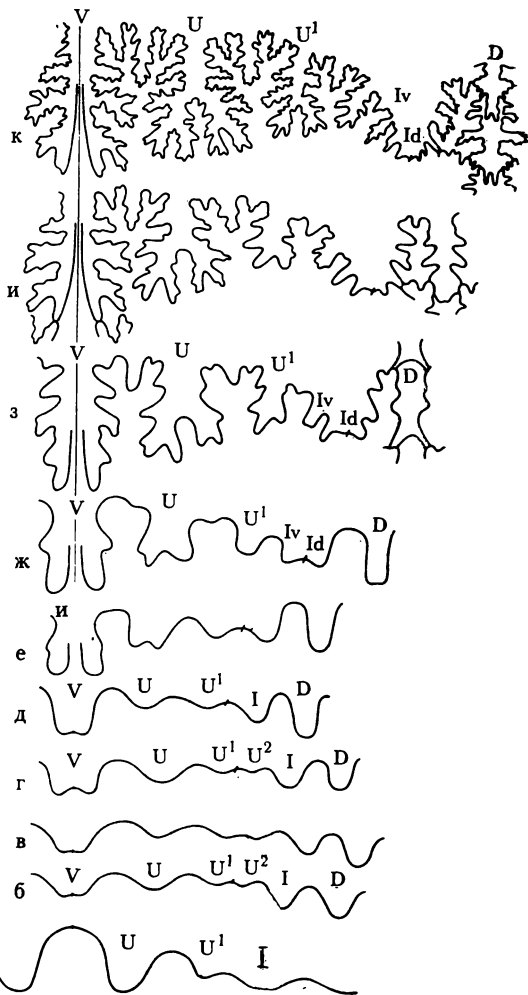


Рис. 5. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Anagaudryceras* sp.; экз. № 188/14985; а, б, в, г, д — первая, вторая, третья, шестая, десятая линии; е — 13 линия, 1,1 оборота; ж — 17 линия, 1,3 оборота (а — ж — $\times 34$); з — 27 линия, 2,2 оборота ($\times 25$); и — 37 линия, 3,2 оборота ($\times 10$); к — 65 линия, 5 оборотов ($\times 3$); Южный Сахалин, р. Найба; турон — кампан

Сравнение *Parajaubertella kawakitana* Mat. (рис. 2, к) и *Jauberticeras jaubertianum* Orb. [4, рис. 7, о] показывает удивительное совпадение даже в мельчайших деталях. Все лопасти, за исключением, пожалуй, брюшной, можно почти совместить друг с другом. Это является наглядным подтверждением того, что лопастная линия представляет собой признак более высокого ранга, чем видовой, и нередко даже родовой. В отличие от всех остальных тетрагонитов первая пупковая лопасть (U^1) у этих двух родов необычайно широкая, так как она приурочена к перегибу боковых сторон.

Представители отряда *Lytocera*tida имеют дополнительные выросты спинной лопасти, резко отходящие назад и прикрепляющиеся к предыдущей перегородке. Эти образования, получившие название септалных крыльев, были детально рассмотрены у раннемеловых тетрагонитов [4, рис. 6]. К сожалению, особенности сохранности позднемеловых тетрагонитов оказались таковы, что линию прикрепления септалных крыльев зарисовать не удалось, хотя образцы имели очень хорошую сохранность. Но зато практически у всех форм удалось зафиксировать время появления септалных крыльев. Так, у *Epigonicer*as *glabrum* Jimbo и *Anagaudyceras* sp. соприкосновение спинных лопастей наблюдается в начале третьего оборота, а в конце этого оборота происходит формирование септалных крыльев. С конца третьего оборота септалные крылья прослеживаются у *Parajaubertella kawakitana* Mat.; в конце четвертого оборота они зафиксированы у *Saghalinites sala* Forb., примерно в этот момент они образуются и у рода *Gaudyceras*. У предковых раннемеловых тетрагонитов септалные крылья возникают на оборот позднее. В формировании септалных крыльев нередко принимают участие отростки не только спинной, но также и внутренней лопасти или одной из ее ветвей — I_d . Такое строение септалных крыльев отмечалось и для раннемеловых форм.

В результате проделанной работы можно высказать некоторые общие соображения. 1. Раннемеловые (рис. 6) и позднемеловые *Tetragonitaceae* образуют небольшую группу и характеризуются общим типом морфогенеза лопастной линии. Подмеченные особенности позволяют говорить о трех разновидностях: а) гипертрофированное расширение первой пупковой лопасти (*Jauberticeras* и *Parajaubertella*); б) различное развитие лопасти I_d , иногда до размеров самостоятельной лопасти (*Epigonicer*as, *Tetragonites*, *Saghalinites*); в) формирование крупной, многократно рассеченной конусовидной расположенной на шве внутренней лопасти (*Kossmatella*, *Gaudyceras*, *Anagaudyceras*).

2. Переход от раннемеловых к позднемеловым тетрагонитам сопровождался смещением целого ряда признаков на более ранние стадии развития. В результате акселерации, или ускорения развития, заметно раньше проявляется двураздельность пупковой лопасти, разрыв брюшного седла, формирование септалных крыльев.

3. У позднемеловых форм в результате смещения времени появления шестой лопасти (чаще всего за счет разделения внутренней лопасти) и выпадения из онтогенеза ранних стадий развития возникает шестилопастная примасура. Шестая лопасть у большинства видов оказывается недолговечной, и дальнейшие преобразования протекают у всех тетрагонитов однотипно.

4. Представители надсемейства *Tetragonitaceae* имеют примерно в равной степени как пятилопастную (VUU^1ID), так и шестилопастную примасуру (VUU^1U^2ID). Изменчивость примасуры в пределах

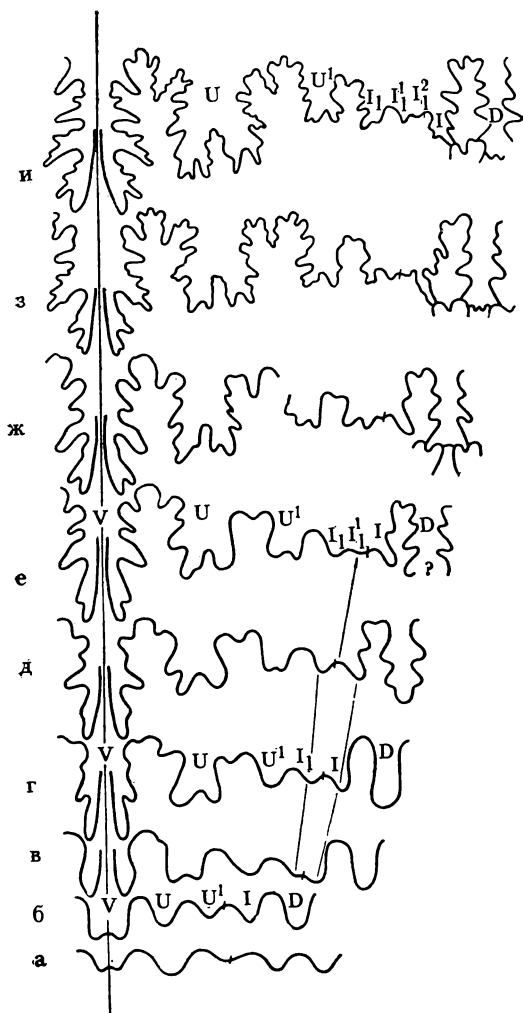


Рис. 6. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Tetragonites* sp.; экз. № 95/9398; а—вторая линия ($\times 34$); б—восьмая линия ($\times 34$); в—16 линия, 1,5 оборота ($\times 34$); г—24 линия, 2,2 оборота ($\times 21$); д—30 линия, 2,7 оборота ($\times 18$); е—34 линия, 3,2 оборота ($\times 14$); ж—47 линия, 4 оборота ($\times 9$); з—55 линия, 4,6 оборота ($\times 7$); и—64 линия, 5 оборотов ($\times 6$); Большой Балхан, Боржоклы; поздний апт, зона *Acanthooplites nolani*

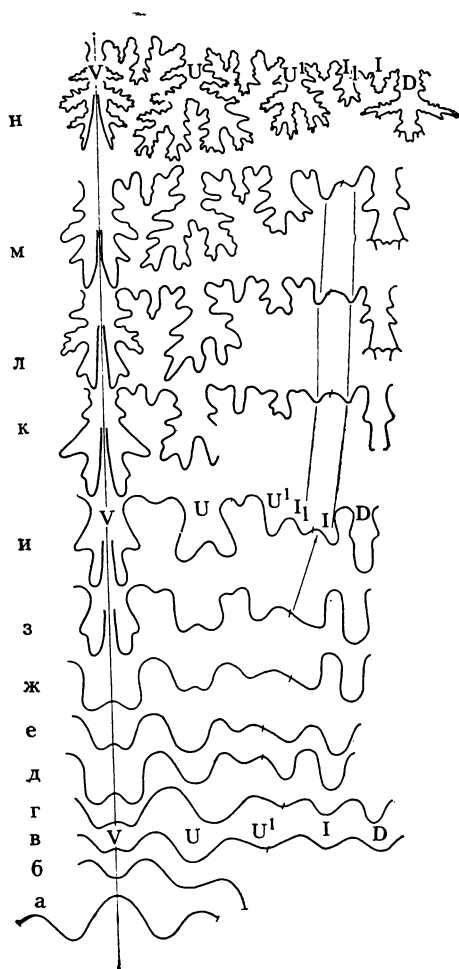


Рис. 7. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Argonauticeras kudrjavzevi* D r u s c h.; а—е—экз. № 7/6716; ж—н—экз. № 7/6715; а, б, в, г—первая, вторая, третья, восьмая линии; д—1 оборот, е—1,2 оборота ($\times 40$); ж—2 оборота ($\times 39$); з—2,4 оборота ($\times 27$); и—2,5 оборота ($\times 25$); к—3,2 оборота ($\times 15$); л—3,7 оборота ($\times 9$); м—4,7 оборота ($\times 5$); н—5,5 оборота ($\times 2$); экз. № 7/6715—Северный Кавказ, р. Кубань; средний апт; экз. № 7/6716—Дагестан, р. Акуша; средний апт

надсемейства *Tetragonitaceae* противоречит использованию этого признака для выделения самостоятельного подотряда *Tetragonitina*.

5. Наличие септалных крыльев и воротников, двураздельность пупковой лопасти, разрыв брюшного седла сближают надсемейство *Tetragonitaceae* с надсемейством *Lytocerataceae* (рис. 7). Крестообраз-

ная спинная лопасть, ограниченное число лопастей на конечной стадии (VUU'D), рудиментарный характер лопастей I_v и I_d отличают второе из названных надсемейств от первого. Оба надсемейства совместно с надсемейством Turgititaceae образуют единый отряд Lytoceratida.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Друщиц В. В. Объем отряда Lytoceratida.— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1962, т. 37, № 6.
2. Друщиц В. В., Михайлова И. А. О систематическом положении тетрагонитид (Lytoceratida, Ammonoidea).— ДАН СССР, 1974, т. 209, № 4.
3. Друщиц В. В., Михайлова И. А. О систематике раннемеловых аммонитов.— «Палеонт. журн.», 1974, № 4.
4. Друщиц В. В., Михайлова И. А. Онтогенетическое развитие некоторых раннемеловых тетрагонитид (Ammonoidea).— «Палеонт. журн.», 1976, № 2.
5. Михайлова И. А. О шестилопастной примасутуре меловых аммонитов.— ДАН СССР, 1977, т. 234, № 5.
6. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. Аммоноидеи (цератиты и аммониты). Внутреннераковинные (ред. Н. П. Луппов, В. В. Друщиц). М., 1958.
7. Higano H. Ontogenetic Study of Late Cretaceous Gaudryceras tenuiliratum.— «Mem. Fac. Sc. Kyushu. Univ. Ser. D. Geol.», 1975, vol. 22, N 2.
8. Murphy M. Aptian and Albian Tetragonitidae (Ammonoidea) from Northern California.— «Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.», 1967, vol. 70.
9. Smith J. P. The development of Lytoceras and Phylloceras.— «Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 3, Geol.», 1898, vol. 1, N 4.
10. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Liefg. I—VII.— «Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturv. Kl.», 1961—1968.
11. Treatise on Invertebrate Paleontology, 1957, pt. L.
12. Wiedmann J. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina.— «Palaeontographica», 1962, Bd 118.
13. Wiedmann J. Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten (Notizen zur Systematic der Kreideammoniten IV).— «Paläont. Z.», 1963. Bd 37, N 1/2.
14. Wiedmann J. The Albian and Cenomanian Tetragonitidae (Cretaceous Ammonoidea) with Special Reference to the Circum-Indic Species.— «Eclogae geol. Helv.», 1973, vol. 66, N 3.
15. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen.— «Neues Jahrb. Geol. Palaont., Abhandl.», 1966, Bd 127, H. 1.
16. Wiedmann J. Evolución y clasificación de los Ammonites del cretácico.— «Bol. geol. Bucaramanga», 1968, N 24.
17. Wright C. W., Matsumoto T. Some Doubtful Cretaceous Ammonite Genera from Japan and Saghalian.— «Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ. Ser. D. Geol.», 1954, vol. 4.

Кафедра
палеонтологии

Поступила в редакцию
24.01.77