

УДК 581.1:551.762.3/763.12(477.75)

© 1992 г. БАРСКОВ И. С., ВЕЙС А. Ф.

ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНОИДЕЙ

Изложены результаты изучения онтогенетического развития ростров 20 видов (в том числе *Duvalia nasuta* sp. nov., *D. satelles* sp. nov.) из четырех родов: *Duvalia* Bayle et Zeiller, 1878, *Conobelus* Stolley, 1919, *Pseudoduvalia* Naef, 1922 (*Duvaliidae* Pavlow, 1913) и *Dicoelites* Boehm, 1906 (*Dicoelitidae* Sachs et Nainjaeva, 1967). Показаны возможности использования онтогенетического метода для систематики и реконструкции филогенеза.

Вопрос о том, что ход индивидуального развития белемнойидей и его стадии отражены на ростре, в принципиальном плане решен давно. Ф. А. Квенштедт обнаружил на продольных расколах юрских белемнитов маленький ростр, который он назвал «эмбрионом» [6, 22]. Об «эмбриональном ростре» писали О. Абель [13] и Э. Штоллей [25]. Однако позднее большинством исследователей термин «эмбриональный ростр» был отвергнут (так как ростр онтогенетически более позднее образование) и заменен нейтральным по отношению к интерпретации типа онтогенеза термином «первый видимый ростр» [5, 6, 9, 11, 18, 19]. Под ним обычно понимают ту стадию развития, на которой внутри ростра линии нарастания не наблюдаются. Понятие о «первом видимом ростре» или «ростре в начальной стадии» вошло даже в диагностику родов и видов [3, 9, 10, 11]. Однако это образование обязано своим происхождением диагнетическим процессам, и его выделение в значительной мере субъективно.

Артефактом является и выделенное Т. Ханан [17, 24] онтогенетически самое раннее ростроподобное образование — «примордиальный ростр» [2].

Более четко стадии индивидуального развития у белемнойидей были сформулированы А. Г. Фишером [16], выделившим у пермских *Dictyoconites groenlandicus* Fischer (*Aulacoceratida*) три стадии развития: непнионическую, неаническую и эфебо-геронтическую (или юношескую, взрослую и старческую).

Достаточно подробно характер изменений на границах онтогенетических стадий рассмотрела Г. Пугачевская [20, 21], которая выделила их у представителей нескольких юрских родов. Она показала изменения в пропорциях роста на разных стадиях и в пропорциях поперечного сечения в частности, различия на границах стадий, хотя сами границы устанавливались визуально и довольно произвольно.

Задачей наших исследований было показать, как происходят изменения формы ростра внутри стадий, каковы направленность и скорость изменений на протяжении каждой из них, где их объективные границы у некоторых представителей семейства *Duvaliidae* Pavlow, 1913 и *Dicoelitidae* Sachs et Nainjaeva, 1967. Характер этих изменений позволяет не только различать виды, но и судить о близости и родстве видов, о возможных филогенетических связях между ними и эволюции онтогенеза.

Семейство *Duvaliidae* занимает обособленное положение в системе белемнойидей вследствие дорсального положения альвеолярной борозды. Выделяя это семейство А. П. Павлов [8] включил в него, по-видимому, только типовой род *Duvalia* Bayle et Zeiller, 1878. Штоллей [25] ввел в состав семейства, кроме того, *Pseudobelus* Blainville, 1827 и *Conobelus* Stolley, 1919. Позже к семейству были отнесены роды *Pseudoduvalia* Naef, 1922 [19] (= *Polygonalia* Ak. Alizade, 1965 — объективный синоним [1]), *Berriasibelus* Delattre, 1952 [15], *Rhopaloteuthis*

sajous, 1915 [4, 11, 12, 20, 21], *Castellanibelus* Combemorel, 1973 [14], *Produvalia* Riegraf, 1981 с двумя под родами [23].

В. Ригграф выделил род *Rhopaloteuthis* из дювалиид и рассматривал его в качестве под рода рода *Hibolithes* Montfort, 1808 в соответствии с его номенклатурной типификацией видом *Belemnites sauvanau d'Orbigny* [23].

Ревизовав на большом материале род *Pseudobelus*, В. М. Нероденко не только исключил его из состава семейства *Duvaliidae*, но и установил для него самостоятельное семейство, которое с двумя новыми семействами объединил в новый подотряд — *Pseudobelina* [7]. Филогенетические взаимоотношения дювалиид и этого подотряда остаются неясными, и нам представляется, что они не могут быть решены без привлечения онтогенетических данных. Монотипичный *Berriasibelus* рассматривается нами как синоним рода *Conobelus* и включен в его состав в качестве под рода, а *Castellanibelus* — как синоним *Curtiohibolites* *duanova-Vergilova*, 1963 и исключается из дювалиид.

Настоящая работа основана на изучении раннемеловых представителей дювалиид, принадлежность которых к данному семейству не оспаривается. К ним относятся виды родов *Duvalia*, *Conobelus*, *Produvalia*, *Pseudoduvalia*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Основу коллекции составили сборы авторов 1986—1990 гг. Кроме того, материал изучения передал сотрудник ПИН РАН Г. К. Кабанов, которому авторы искренне признательны. Всего изучено более 100 экз., принадлежащих к 20 видам четырех родов (табл. 1).

Изучалось поперечное сечение на границе альвеолярной и постальвеолярной стадий, где запись линий роста наиболее полная. Измерения дорсовентрального и латерального диаметров по всем отчетливо видимым линиям нарастания проводились на увеличенных фотографиях шлифовок. На 1 мм радиуса ростра проводилось пять измерений. Были построены графики зависимости степени латерального сжатия (DV/LL) от дорсовентрального диаметра (DV). Если $DV/LL=1$, то ростр круглый, сжатие отсутствует; при $DV/LL > 1$ сжатие латеральное; при $DV/LL < 1$ сжатие дорсовентральное. На график для *Duvalia lata* вынесены также значения степени латерального сжатия ювенильных ростров, дорсовентральный и латеральный диаметры которых измерялись на уровне начала альвеолы.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ДЮВАЛИЙ

Установлено, что экземпляры одного вида имеют очень близкие кривые зависимости степени сжатия от дорсовентрального диаметра, которые могут быть аппроксимированы одной общей для вида кривой (рис. 1, д).

Сравнение кривых семи изученных видов рода *Duvalia* показывает их отчетливую видоспецифичность (рис. 2), и эти кривые могут служить диагностическим знаком, который можно использовать для определения видов.

Кроме собственно числовых значений пропорций важное диагностическое значение имеют форма поперечного сечения и ее изменения в ходе онтогенеза. Как весьма близки числовые значения изменения пропорций поперечного сечения форма кривых для видов *Duvalia binervia*, *D. nasuta*, *D. satelles*. Однако форма поперечного сечения у них различна (рис. 2, а, в, г). У *D. binervia* на взрослых стадиях развития латеральные стороны уплощены и сечение становится грушевидным, отчетливо проявляются дорсолатеральные кили. У *D. satelles* сечение становится овальным, уплощенность латеральных сторон отсутствует. Для *D. nasuta* характерно овальное сечение с выпуклыми латеральными сторонами, но в отличие от двух предыдущих видов его сечение имеет узкую и несколько приостренную, но уплощенную дорсальную сторону.

Почти у всех изученных видов дювалий на самых ранних стадиях развития дорсовентрального диаметре до 1 мм имеется стадия круглого ростра ($DV/LL=1$). Эта стадия отчетливо выражена у древних, берриасских предста-

Фактический материал

Вид	Кол-во аншли- фов		Местонахождение	Стратигра- фический интервал	Номера образцов		
	попе- речных	про- дольных					
<i>Conobelus (Berriasiobelus) extinctorius</i> (Raspail, 1829)	1	—	Восточный Крым, с. Наниково	K _{1v} -h	4379/120		
<i>C. (Cocitebelus) heres</i> Weiss, 1991	2	3	с. Южное *	K _{1v}	4379/110 4379/203	4379/191 4379/204	4379/202
<i>C. (Coc.) kabanovi</i> Weiss, 1991	3	3	То же	K _{1v}	2682/54	2682/71	4379/116
<i>C. (Coc.) propinquus</i> Weiss, 1991	2	1	Центральный Крым, с. Мраморное, с. Новоклено	K _{1b}	4379/199	4379/200	4379/201
<i>C. (Coc.) triquetrus</i> Weiss, 1991	1	—	Восточный Крым, с. Наниково	K _{1v} -h	4379/105		
<i>Conobelus (Conobelus) barskovi</i> Weiss, 1991	1	—	Центральный Крым, с. Новоклено	K _{1b}	4379/115		
<i>C. (C.) conicus</i> (Blainville, 1825)	1	—	с. Мраморное *	K _{1b}	4379/123		
<i>C. (C.) incertus</i> Weiss, 1991	1	—	Восточный Крым, с. Южное	K _{1v}	4379/119		
<i>Dicoelites laeura</i> (Ooster, 1857)	3	—	с. Планерское *	J ₂ k-J ₃ o	4379/210	4379/211	4379/212
<i>D. sp.</i>	5	—	с. Планерское *	J ₂ k-J ₃ o	4379/213 4379/216	4379/214 4379/217	4379/215
<i>Duvalla binervia</i> (Raspail, 1829)	10	2	Центральный Крым, с. Верхоречье	K _{1b} -a	2578/3643 2578/3493 2578/1368	2578/3892 4379/80 4379/83	4379/82 4379/81 4379/85

<i>D. dilatata</i> (Blainville, 1825)	14	6	Центральный, Восточный и Юго-Западный Крым, Болгария	K _{1b} -h	2578/126 2578/1306 2578/3903 2578/1047 2578/1661 2578/1627	2578/427 2578/409 4379/60 4379/64 4379/70 2682/267	4379/59 4379/63 4379/62 4379/65 4379/71
<i>D. emerice</i> (Raspail, 1829)	2	—	Центральный Крым, с. Мраморное, Куйбашевский р-н	K _{1h}			
<i>D. grasiانا</i> (Duvai-Jouve, 1841)	8	2	Села: Новоклено, Верхоречье, Курское, Наниково	K _{1b} -a	2578/1064 4379/7 4379/17	4379/1 4379/8	4379/4 4379/10
<i>D. lata</i> (Blainville, 1825)	16	2	Центральный, Восточный и Юго-Западный Крым	K _{1b} -h	2578/1065 2578/1708 4379/33 4379/44 4379/52	2578/1496 4379/28 4379/36 4379/45 4379/53	4379/27 4379/32 4379/42 2682/3
<i>D. nasuta</i> Barskov et Weiss, sp. nov.	3	—	Центральный Крым, с. Новоклено	K _{1b} -a	2578/88	4379/89	4379/90
<i>D. saetelles</i> Barskov et Weiss, sp. nov.	3	—	с. Верхоречье *	K _{1b} -a	2578/3523	2678/1223	4379/91
<i>Pseudoduvalla crinitica</i> (Karakasch, 1907)	2	—	с. Верхоречье *	K _{1h}	4379/209		
<i>P. titonica</i> (Oppel, 1865)	1	—	с. Мраморное *	K _{1b}	4379/78		
<i>P. sp.</i>	3	—	с. Новоклено *	K _{1h}	4379/73	4379/75	4379/76
			Села: Наниково, Верхоречье; Болгария				

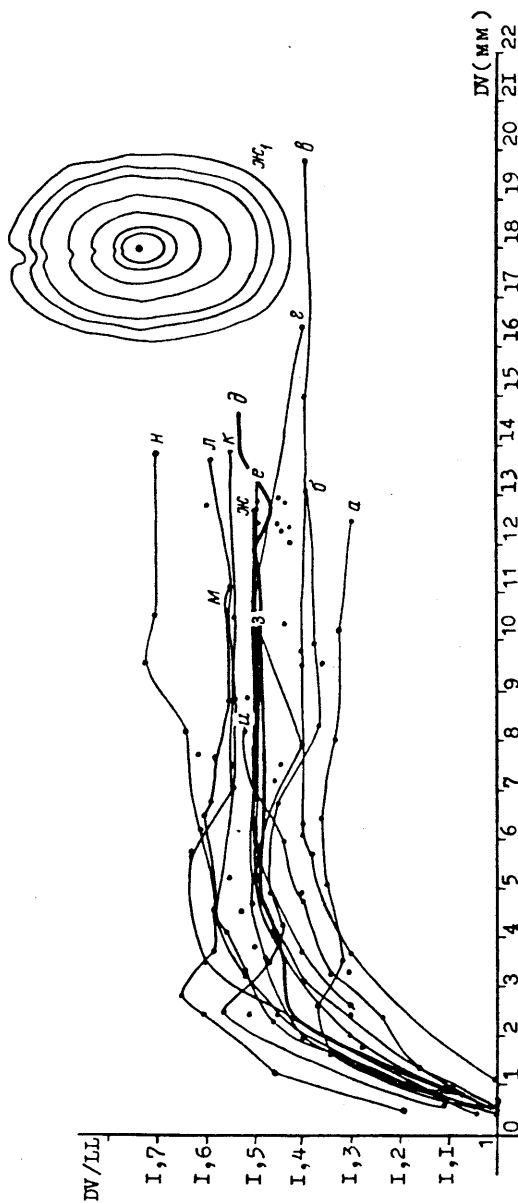


Рис. 1. Кривые изменения степени сжатия ростра и поперечное сечение на границе альвеолярной и постальвеолярной частей у *Divalia lata*: а — экз. № 4379/32. I; б — экз. № 4379/27; в — экз. № 4379/44; д — аппроксимированная кривая для вида в целом; е — экз. № 4379/43; ж, ж₁ — экз. № 2578/1496, ж₁ — (×4,6); з — экз. № 2682/3; и — экз. № 4379/53; к — экз. № 2578/1065. I; л — экз. № 2578/1065. II; м — экз. № 2578/1708; н — экз. № 4379/26

Рис. 2. Аппроксимированные кривые онтогенеза и поперечные сечения ростра у семи видов двоялий: а₁ — *D. pasuta*, а₁ — голотип № 2578/88 (×3,8); б, б₁ — *D. grasiana*, б₁ — экз. № 4379/7 (×2,8); в₁ — *D. satellites*, в₁ — голотип № 2578/3523 (×3,6); г, г₁ — *D. binervia*, г₁ — экз. № 2578/3892 (×3,3); д — *D. lata*; е, е₁ — *D. emerici*, е₁ — экз. № 2578/267 (×3,3); ж, ж₁ — *D. dilatata dilatata*, ж₁ — экз. № 2578/186 (×3); з, з₁ — *D. dilatata binervoides*, з₁ — экз. № 4379/70 (×2,8)

ствел *D. lata* и *D. dilatata*, сокращена у более поздних форм, в том числе и потерявших *D. lata*. У баррем-аптских *D. pasuta* и *D. satellites* эта стадия или сокращена до 0,3—0,2 мм, или выпадает совсем.

На следующей стадии, которую можно сопоставить с непионической (по терминологии Фишера и Пугачевской), изменения пропорций сечения ростра у изученных видов происходят однонаправленно: степень латерального сжатия ростра возрастает (рис. 2, восходящая крутая ветвь кривых до DV=2—4 мм). При этом отчетливо выявляются различия между видами как по степени максимального сжатия, достигаемого ростром на этой стадии, так и по тому, при каком диаметре это происходит (см. ниже).

Вид	DV/LL	DV, мм
<i>Divalia lata</i> (Blainville, 1827)	1,6±0,05	3±0,05
<i>dilatata</i> (Blainville, 1827)	1,65±0,05	4±0,05
<i>emerici</i> (Raspail, 1829)	1,75±0,05	3±0,05
<i>grasiana</i> (Duval-Jouve, 1911)	1,75±0,05	3,5±0,05
<i>binervia</i> (Raspail, 1829)	1,73±0,04	3±0,05
<i>pasuta</i> sp. nov.	1,96±0,03	2,1±0,02
<i>satellites</i> sp. nov.	2±0,02	4,5±0,05

Следующую стадию можно сопоставить с неанической. У разных видов изменения имеют разную направленность (рис. 2): У *D. dilatata* и *D. emerici* степень латерального сжатия продолжает возрастать, причем у *D. dilatata binervoides* Stoyanova-Vergilova, 1965 с прежней, а у *D. dilatata dilatata* и *D. emerici* с меньшей скоростью (рис. 2, е—з). У *D. lata* степень сжатия стабилизируется на достигнутом уровне и далее практически не меняется (рис. 1; 2, д). У этих видов можно говорить о трехстадийности онтогенеза. Эфебо-геронтическая стадия, по крайней мере у *D. lata* и *D. dilatata binervoides*, на основании изменения формы поперечного сечения не выделяется. Возможно, происходящая при $DV > 14-15$ мм у *D. dilatata dilatata* и *D. emerici* стабилизация степени сжатия свидетельствует о начале эфебо-геронтической стадии.

Более сложный ход онтогенеза характерен для *D. grasiانا*, *D. binervia*, *D. nasuta* и *D. satelles* (рис. 2, а—г). Отчетливо выделяющаяся нисходящая часть кривой свидетельствует о «попятном» изменении пропорций поперечного сечения. Степень латерального сжатия уменьшается у *D. grasiانا* до 1,2—1,3, у *D. binervia* до 1,25—1,45, у *D. nasuta* до 1,35—1,5 и у *D. satelles* до 1,28—1,38. У первых трех видов на завершающих этапах развития происходит более или менее резко выраженная стабилизация степени сжатия, а у *D. satelles* латеральное сжатие снова возрастает до $DV/LL=1,6$. Это, вероятно, характеризует эфебо-геронтическую стадию.

Наиболее простой тип онтогенеза характерен для древнейших, появившихся еще в берриасе *D. lata* и *D. dilatata*. У *D. lata* после непионической стадии, характеризующейся возрастанием латерального сжатия, происходит ее стабилизация на достигнутом уровне. У берриасских *D. dilatata* латеральное сжатие увеличивается на протяжении всего прослеженного хода онтогенеза. У готеривских представителей этого вида на самых последних этапах развития степень сжатия стабилизируется. Готеривские *D. emerici* наследуют от своего предка — *D. dilatata* наиболее простой однонаправленный ход онтогенеза, и лишь на завершающем этапе латеральное сжатие несколько уменьшается.

Усложненный тип онтогенеза характерен для валанжин-аптского вида *D. binervia*, а также для баррем-аптских *D. grasiانا*, *D. nasuta* и *D. satelles*. В этом случае после достижения определенной степени латерального сжатия имеет место смена направления развития на противоположное, а кроме того, появляются в различной степени выраженные дополнительные стадии онтогенеза.

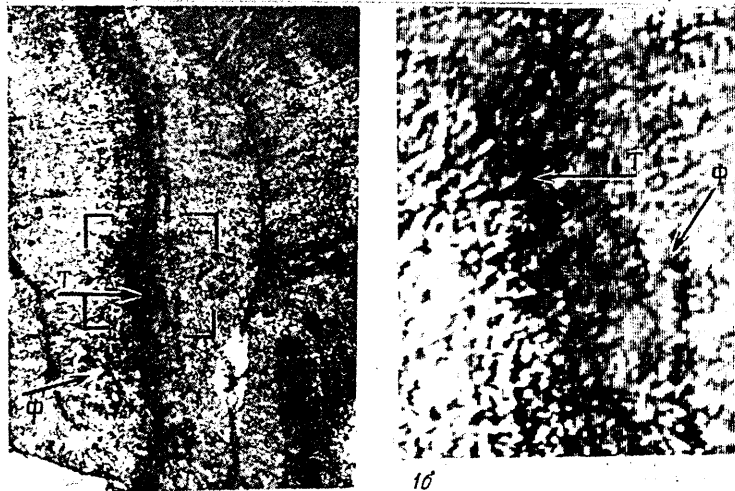
Если степень латерального сжатия ростров имеет адаптивное значение, то изменение направления хода онтогенеза должно свидетельствовать о смене адаптивных ниш в течение индивидуального развития. В этом случае можно говорить о том, что такие виды, как *D. dilatata*, *D. emerici* и *D. lata*, на протяжении юношеской и взрослой стадий обитали в одних и тех же условиях и вели тот же образ жизни, тогда как взрослые *D. grasiانا*, *D. binervia*, *D. nasuta* и *D. satelles* обитали в отличных от молодых условиях. Уменьшение латерального сжатия и формирование более обтекаемой формы ростров свидетельствуют о более активном плавании, о большей подвижности во взрослом состоянии.

В процессе эволюции дювалей наблюдается тенденция к появлению на непионической стадии все большей степени латерального сжатия: она составляет у берриасских *D. lata* и *D. dilatata* 1,60—1,65, у готеривских *D. emerici* 1,75, а у баррем-аптских *D. nasuta* и *D. satelles* достигает 1,96—2,00. Сокращается также продолжительность первой стадии круглого роства, вплоть до ее выпадения. Сокращается и продолжительность непионической стадии. Максимальное латеральное сжатие достигается при все меньшем диаметре, т. е. происходит ускорение индивидуального развития.

Сравнение хода онтогенеза представителей родов *Conobelus*, *Pseudoduvalia* (*Duvaliidae*) и *Dicoelites* (*Dicoelitiidae*)

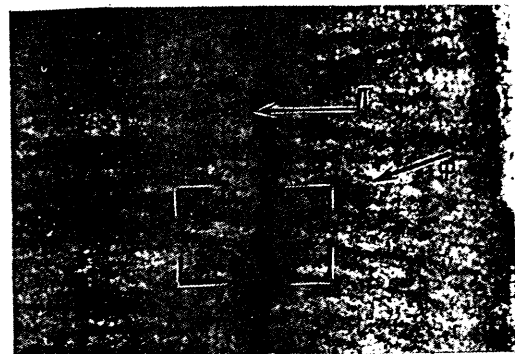
Кривые хода онтогенеза у восьми изученных видов *Conobelus* также видоспецифичны. Однако в отличие от дювалей они не имеют столь сильных видовых различий (рис. 3). Для всех видов *Conobelus* ход изменений пропорций поперечного

Таблица I

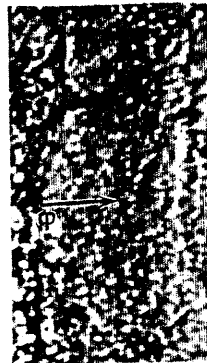


1а

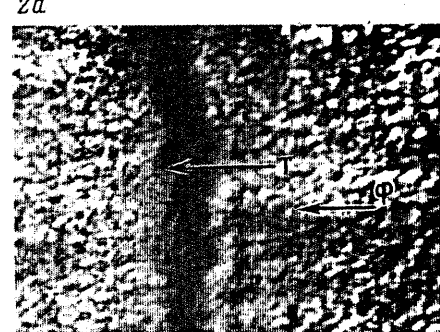
1б



2а



3



2б



2в

Таблица IV



Палеонтологический журнал, № 2 (ст. Корень)

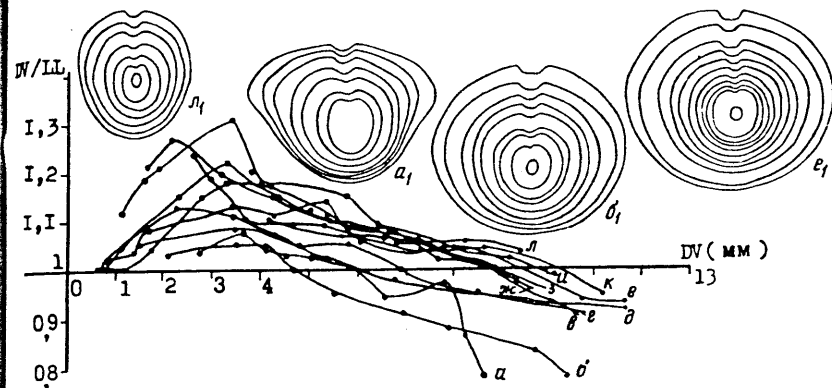


Рис. 3. Кривые изменения степени сжатия ростра и поперечное сечение на границе альвеолярной и постальвеолярной частей у восьми видов рода *Conobelus*: *a, a₁* — *C. (Coctebelus) triquetrus*; экз. № 4379/105, *a₁* — (×3,4); *b, b₁* — *C. (Conobelus) incertus*; экз. № 4379/119, *b₁* — (×3,4); *в, ж, κ* — *C. (Coc.) kabanovi*; *в* — экз. № 2682/54, *ж* — экз. № 4379/116, *κ* — экз. № 2682/71; *з* — *C. (C.) arskovi*; экз. № 4379/115; *д* — *C. (C.) conicus*; экз. № 4379/123; *e, e₁* — *C. (Berriasibelus) extinctorius*; экз. № 4379/120, *e₁* — (×3,2); *з* — *C. (Coc.) heres*; экз. № 4379/110; *и, л, л₁* — *C. (Coc.) propinquus*; экз. № 4379/117, *л, л₁* — экз. № 2681/194, *л₁* — (×4)

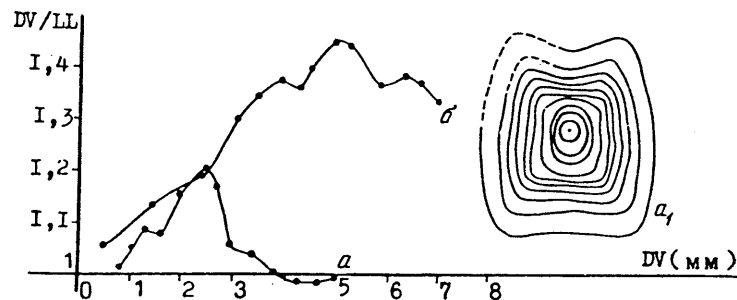


Рис. 4. Кривые изменения степени сжатия ростра и поперечное сечение на границе альвеолярной и постальвеолярной частей у представителей рода *Pseudoduvalia*: *a, a₁* — *P. sp.*; экз. № 4379/76, *a₁* — (×5,8); *б* — *P. sirmica*; экз. № 4379/209

сечения весьма близок, однако его очертания у отдельных видов на постнепионических стадиях развития сильно различаются: овальные, круглые, субтреугольные с отчетливыми ребрами. Именно это является характерным диагностическим признаком видов, как и у рассмотренных выше *Duvalia binervia*, *D. nasuta*, *D. satelles*.

Близкими к *Conobelus* являются изменения пропорций поперечного сечения *Pseudoduvalia* (рис. 4) и *Dicoelites* (рис. 5), хотя, как и у *Conobelus*, они характеризуются резко отличными его очертаниями на поздних стадиях: субтреугольным у *Pseudoduvalia* (рис. 4, *a₁*) и округлым у *Dicoelites* (рис. 5, *e₁*).

Сравнение хода онтогенеза у изученных родов показывает, что все их представители имеют одинаковое направление изменений пропорций поперечного сечения ростра на непсионической стадии — в сторону возрастания степени латерального сжатия. Максимальных значений оно достигает у самых молодых

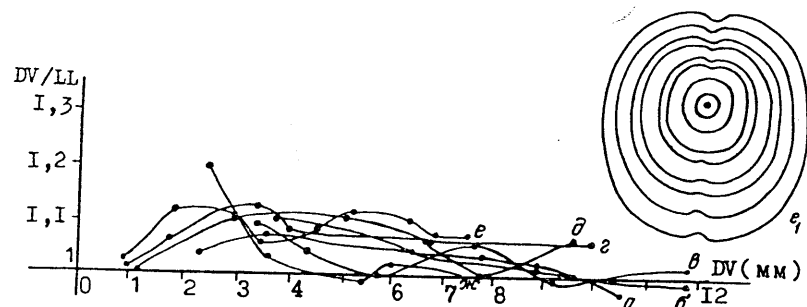


Рис. 5. Кривые изменения степени сжатия роостра и поперечное сечение на границе альвеолярной и постальвеолярной частей у представителей рода *Dicoelites*: а, в, з — *D. meyrati*; а — экз. № 4379/218, в — экз. № 4379/219, з — экз. № 4379/220; б, д — ж — *D. sp.*; б — экз. № 4379/215, д — экз. № 4379/214, е, е₁ — экз. № 4379/213, е₁ — (×5,7), ж — экз. № 4379/216

двоулий ($DV/LL=1,9-2,0$), минимальные характерны для *Dicoelites* ($DV/LL=1,1-1,2$), который рассматривается в качестве предкового рода семейства *Duvaliidae* [11].

Постнепионическое развитие у изученных родов существенно различается. Как было показано выше, у *Duvalia* латеральное сжатие сохраняется на всех последующих стадиях с характерными для каждого вида особенностями. У *Dicoelites* степень латерального сжатия на непионической стадии уменьшается и в дальнейшем удерживается около единицы, т. е. сечение становится круглым. У *Pseudoduvalia* также уменьшается степень латерального сжатия, а сечение приобретает субтетрагональные очертания. У *Conobelus* латеральное сжатие также уменьшается, приближаясь к единице, а у ряда видов сменяется дорсовентральным ($DV/LL < 1$).

Немногочисленные данные, полученные при изучении изменения формы роостра в продольных дорсовентральных сечениях, позволяют сделать только предварительные выводы. По очертаниям роостра на ранних стадиях развития представители рода *Duvalia* распадаются на две группы: с асимметричными и симметричными относительно апикальной оси очертаниями (рис. 6).

К первой группе относятся *Duvalia lata* и *D. grasiana*, у которых уже на непионической стадии дорсальная сторона прямая, вентральная — выпуклая, поэтому вершина роостра смещена к дорсальной стороне (рис. 6, а, б). *D. dilatata* и *D. binervia* обладают на непионической стадии симметричными очертаниями со срединным положением вершины роостра (рис. 6, в, з). *D. binervia* достаточно быстро приобретает асимметричные очертания с вершиной, смещенной к дорсальной стороне в такой же степени, как у *D. lata* и *D. grasiana*. У *D. dilatata* асимметрия проявляется лишь на самых поздних стадиях, когда вершина роостра становится округлой и появляется как бы вторая вершина. Это свойство характерно в большей степени поздним, готеривским представителям этого вида.

Таким образом, среди раннемеловых представителей рода *Duvalia* можно выделить две линии развития. Одну из них составляют исходно симметричные в продольном сечении формы, берущие свое происхождение от *D. dilatata*: *D. binervia*, *D. nasuta*, *D. satelles* — и лишь впоследствии приобретающие асимметричные очертания, с вершиной, смещенной к дорсальной стороне. В другой линии — *D. lata* — *D. grasiana* — роостры с самых ранних стадий имеют асимметричные очертания в продольном сечении.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Изученные виды рода *Duvalia* отчетливо различаются по характеру онтогенетических изменений пропорций поперечного сечения роостра на границе

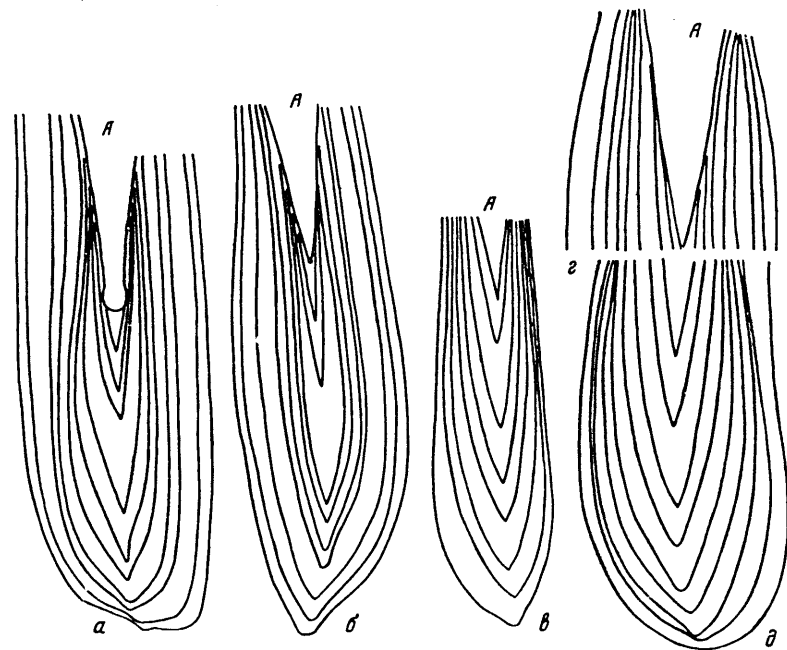


Рис. 6. Продольные сечения некоторых представителей рода *Duvalia* (×2): а — *D. grasiana*, экз. № 4379/1; б — *D. lata*, экз. № 4379/29; в — *D. binervia*, экз. № 4379/81; з, д — *D. dilatata*; з — экз. № 4379/63, д — экз. № 2578/1306. А — альвеола

альвеолярной и постальвеолярной частей, что может служить видоспецифичным признаком. В комплексе с другими признаками кривые хода онтогенеза поперечного сечения могут служить для идентификации видов.

2. У последовательно появляющихся в раннем мелу видов *Duvalia* обнаружена тенденция к усложнению хода онтогенеза, который достигает наибольшей сложности у самых поздних баррем-аптских представителей *D. nasuta* и *D. satelles*, что служит одним из критериев выделения этих новых видов.

3. У изученных представителей семейств *Duvaliidae* (роды *Duvalia*, *Conobelus*, *Pseudoduvalia*) и *Dicoelitidae* (род *Dicoelites*) ранняя (непионическая) стадия онтогенеза характеризуется одинаковым ходом изменения пропорций поперечного сечения в сторону все большего латерального сжатия. В последующем ход онтогенеза у разных родов различен. Латеральное сжатие сохраняется у *Duvalia*; у представителей других родов латеральное сжатие уменьшается, приближаясь к единице, причем очертания поперечного сечения становятся округлыми (*Dicoelites*) или субтетрагональными (*Pseudoduvalia*); у *Conobelus* латеральное сжатие переходит в дорсовентральное.

4. Сходство ранних стадий онтогенеза раннемеловых двоулий и юрских *Dicoelitidae* подтверждает предположение о происхождении первых от вторых.

Название вида от *nasutus lat.* — носатый.

Голотип — ПИН, № 2578/88; Центральный Крым, Белогорский р-н, с. Новокленоно; нижний мел, баррем — апт.

Описание (рис. 2, а; 7, а-г). Ростр средних размеров. Очертание в дорсовентральной плоскости субконическое или субцилиндрическое, асимметричное — с почти прямой дорсальной и выпуклой вентральной сторонами, реже почти симметричное; очертание в латеральной плоскости субцилиндрическое. Латеральное сжатие умеренное. Апикальный конец заострен, слабоэксцентричный, значительно смещен к дорсальной стороне. Поперечное сечение субромбическое. Латеральные стороны слабовыпуклые, в отдельных случаях со слабовыраженными продольными депрессиями. Дорсальная и вентральная стороны узкие, килевидные, вентральная несколько оттянута. Борозда узкая, неглубокая, достигает $\frac{1}{3}-\frac{1}{2}$ от общей длины ростра. Апикальная линия центральная или незначительно смещена к дорсальной стороне. Глубина альвеолы менее $\frac{1}{4}$ общей длины ростра.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	R	DV	LL	DV/LL	a
Голотип					
2578/88	42,0	10,5	7,0	1,5	9,5
4379/89	36,5	10,7	7,5	1,43	—
4379/90	35,1	10,2	7,5	1,36	8,0

Сравнение. От *D. dilatata* и *D. emerici* отличается субконической — субцилиндрической, более правильной формой ростра, умеренным латеральным сжатием, субромбическим с килевидной вентральной стороной поперечным сечением, от *D. lata* и *D. grasiata* — субромбическим, а не эллиптическим поперечным сечением, более короткой и узкой дорсальной бороздой, меньшей глубиной альвеолы, от *D. binervia* — отсутствием глубоких продольных депрессий на латеральных сторонах и дорсолатеральных килей, узкой и относительно короткой бороздой; кроме того, от вышеперечисленных видов отличается особенностями изменения формы и пропорций поперечного сечения в онтогенезе.

Материал. 4 экз. из местонахождения у с. Новокленоно.

Duvalia satellites Barskov et Weiss, sp. nov.

Название вида от *satelles lat.* — спутник.

Голотип — ПИН, № 2578/3523; Центральный Крым, с. Верхоречье; нижний мел, баррем — апт.

Описание (рис. 2, в; 7, г-з). Ростр крупных или средних размеров. Очертание в дорсовентральной плоскости субконическое или субцилиндрическое, практически симметричное, в латеральной — субцилиндрическое. Латеральное сжатие умеренное. Апикальный конец заострен, в ряде случаев несет шпик — центральный или несколько смещенный к дорсальной стороне. Поперечное сечение овальное, с выпуклыми латеральными сторонами. Борозда у взрослых ростров широкая, неглубокая, достигает около половины от общей длины ростра. Апикальная линия центральная. Глубина альвеолы составляет более $\frac{1}{3}$ общей длины ростра.

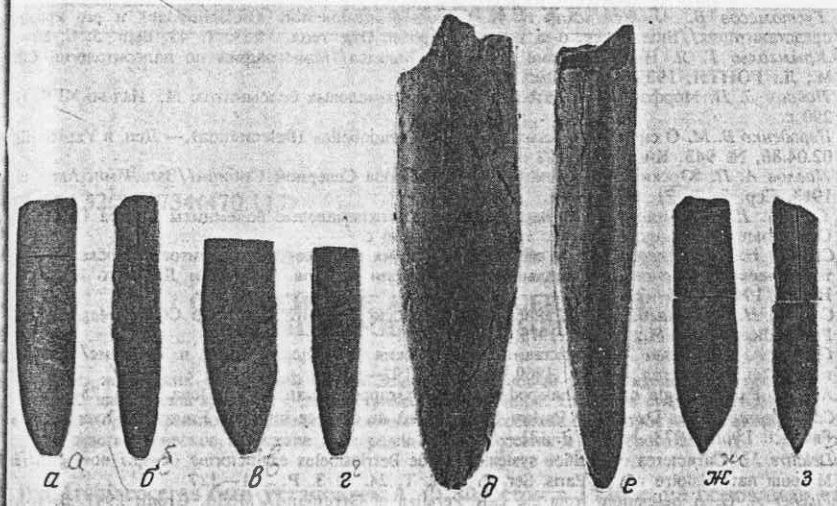


Рис. 7. Новые виды рода *Duvalia* (×1): а-г — *D. nasuta*; а, б — голотип № 4379/88; Центральный Крым, с. Новокленоно; баррем — апт; в, г — экз. № 4379/89; местонахождение и возраст те же; а, б — с латеральной, в, г — с дорсальной стороны; д, е — *D. satellites*; д, е — голотип № 2578/3523; Центральный Крым, с. Верхоречье; баррем — апт; ж, з — экз. № 2578/1223; местонахождение и возраст те же; д, ж — с латеральной, е, з — с дорсальной стороны

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	R	DV	LL	DV/LL	a
Голотип 2578/3523	67,0	20,1	12,8	1,57	26,5
2578/1223	40,7	9,5	6,9	1,38	15,3
4379/91	43,0	8,3	7,0	1,19	13,5

Сравнение. От *D. dilatata* и *D. emerici* отличается субконической — субцилиндрической, более правильной формой ростра с почти центральной заостренной вершиной, умеренным латеральным сжатием, довольно длинной, ясно выраженной дорсальной бороздой и большей глубиной альвеолы; от *D. lata* и *D. grasiata* — более симметричным, с почти центральной вершиной, очертанием ростра, менее длинной и глубокой бороздой; от *D. binervia* — отсутствием продольных депрессий на латеральных сторонах и дорсолатеральных килей; от *D. nasuta* — овальным, а не субромбическим поперечным сечением, отсутствием дорсального и вентрального килей; кроме того, от последнего и упомянутых выше видов отличается ходом изменения формы и пропорций поперечного сечения в онтогенезе.

Материал. 3 экз. из местонахождения у с. Верхоречье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ализаде Ак. А. Новый род семейства Belemnitidae // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 142—144.
2. Барсков И. С. О строении протоконха и онтогенезе белемнитов (Coleoidea, Cephalopoda) // Докл. АН СССР. 1973. Т. 208. № 2. С. 439—442.
3. Густомесов В. А. Борейные позднеюрские белемниты (Cylindroteuthinae) Русской платформы // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1964. Вып. 107. С. 91—211.

4. Густомесов В. А., Успенская Е. А. О роде *Rhopaloteuthis* (Belemnitidae) и его крымские представители//Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1968. Т. 43. Вып. 5. С. 65—78.
5. Крымгольц Г. Я. Нижнемеловые белемниты Кавказа//Монографии по палеонтологии СССР. М.; Л.: ГОНТИ, 1939. Т. 67. Вып. 1. 51 с.
6. Найдин Д. П. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. М.: Изд-во МГУ, 1969. 290 с.
7. Нероденко В. М. О систематических признаках *Pseudobelina* (Belemnitida).—Деп. в УкрНИИТИ 02.04.86, № 943. Киев, 1986. 32 с.
8. Павлов А. П. Юрские и нижнемеловые *Cephalopoda* Северной Сибири//Зап. Имп. Акад. наук. 1913. Сер. 8. Т. 21. № 4. 68 с.
9. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР. Роды *Cylindroteuthis* и *Lagonibelus*. Л.: Наука, 1964. 166 с.
10. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. К систематике юрских и меловых белемнитов//Проблемы палеонтологического обоснования детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока: Л.: Наука, 1967. С. 6—27.
11. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Ранне- и среднеюрские белемниты Севера СССР. *Megateuthinae* и *Pseudodicoelitinae*. М.: Наука, 1975. 190 с.
12. Стоянова-Вергилова М. Представители на юрския род *Rhopaloteuthis* в България//Изв. Геол. ин-т. Сер. палеонтол. София, 1969. Кн. 18. С. 97—104.
13. Abel O. Palaöbiologie der Cephalopoden aus der Gruppe Dibranchiaten. Jena, 1916. 281 S.
14. Combemorel R. Les Duvaliidae Pavlow (Belemnitida) du Crétacé inférieur Français//Docum. Lab. géol. Fac. sci. Lyon, 1973. № 57. P. 131—185.
15. Delattre M. Caracteres et position systématique de *Berriasisubelus extinctorius* (Rasp.) nov. gen.//Bull. Museum nat. histoire natur. Paris. Ser. 2. 1952. T. 24. № 3. P. 321—327.
16. Fischer A. G. A belemnoid from the Late Permian of Greenland//Medd. Grönl. 1947. V. 135. № 5. P. 1—25.
17. Hanai T. Lower Cretaceous belemnites from Miyako district, Japan//Trans. Japan. J. Geol. Geogr. 1953. V. 23. P. 63—80.
18. Müller-Stoll H. Beiträge zur Anatomie der Belemniten//Nova acta Leopoldina. N. F. 1936. V. 4. № 20. S. 159—229.
19. Naef A. Die fossilen Tintenfische. Eine paläozoologische Monographie. Jena: Fischer, 1922. 322 S.
20. Pugaczewska H. O dwóch gatunkach belemnitów rodzaju *Rhopaloteuthis* z jury Polski//Acta palaeontol. polon. 1957. V. 2. № 4. P. 383—398.
21. Pugaczewska H. Belemnoids from the Jurassic of Poland//Acta palaeontol. polon. 1961. V. 6. № 2. 236p.
22. Quenstedt F. A. Die Cephalopoden//Petrefactenkunde Deutschlands. Tübingen, 1849. V. 1. 580 S.
23. Riegaf W. Revision der Belemniten des Schwabischen Jura. Teil 8//Palaeontographica. Abt. A. 1981. V. 173. Lfg. 1—4. S. 64—139.
24. Spaeth Ch. Untersuchungen an Belemniten des Formenkreises um *Neohibolites minimus* (Miller, 1826) aus dem Mittel- und Ober-Alb Nordwestdeutschlands//Beih. Geol. Jahrb. 1971. V. 100. S. 1—127.
25. Stolley E. Die Systematik der Belemniten//Jahresber. Niedersachs. geol. Ver. Hannover. 1919. V. 11. S. 1—59.

Московский государственный университет
Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию
9.IV.1991

Barskov I. S., Weiss A. F.

ON THE ONTOGENESIS OF SOME LOWER CRETACEOUS

BELEMNOIDS

A method for studying belemnite ontogeny based on proportion changes of the rostrum cross section is proposed. Rostrum ontogeneses for 20 species (including *Duvalia nasuta* sp. nov. and *D. satelles* sp. nov.) belonging to four genera of Duvaliidae and Dicoelitidae are studied.

UDC 564.52:551.734(470.117)

© 1992 г. ЖУРАВЛЕВА Ф. А.

О СЕМЕЙСТВЕ ARCHIACOCERATIDAE (CERPHALOPODA, NAUTILOIDEA)

Из живетских отложений Новой Земли описан новый род *Khagenoceras* (типовой вид *K. magnificum* sp. nov.) с экзогастрической раковиной. Строение сифона свидетельствует о принадлежности этого рода к семейству *Archiacoceratidae*, которое рассматривается как экзогастрическое в составе двух родов — *Archiacoceras* и *Khagenoceras*.

Род *Archiacoceras* был установлен А. Ф. Ферстом в 1926 г. на основании вида *Archiacoceratites subventricosus* Archiac et Verneuil, 1842. Этот вид происходит из девона Рейнских Сланцевых гор. Он был описан по фрагменту ядра согнутой раковины с сифоном, расположенным на вогнутой стороне. Эту сторону авторы тогда считали вентральной и раковину соответственно эндогастрической. Ферст первоначально диагностировал род [8] и позднее в более развернутом его описании также характеризует раковину как эндогастрическую, хотя никаких признаков, указывающих на положение гипономического синуса, не было известно. В 1939 г. К. Тейхерт выделил семейство *Archiacoceratidae*, включив в него, кроме номинального рода, еще шесть родов с эндогастрической раковиной [11]. Впоследствии все они были перемещены в другие семейства.

Р. Х. Флауер был первым, кто высказал мнение о том, что раковина *Archiacoceras* была не эндо-, а экзогастрической [5]. При изучении двух образцов типового вида из среднего девона Рейнских Сланцевых гор он обнаружил на вогнутой сифонной стороне фрагмента одного из них четко выраженную сепальную бороздку, которая, как известно, у всех наружнораковинных цефалопод расположена на дорсальной стороне раковины. Тогда же им впервые было детально изучено строение стенки сифона и внутрисифонных радиальных образований. Он установил, что радиальные пластины представляют собой выросты стеноидной стенки сифона (соединительные кольца), состоящей, по его мнению, из двух слоев — тонкого внутреннего и более толстого наружного. Радиальные пластины также имеют слоистую структуру. Внутренний слой соединительного кольца продолжается в радиальные пластины, образуя их наружный слой. Внутренний слой этих пластин, обычно содержащий в середине «центральный стержень», местами сам дифференцирован на несколько слоев [5, табл. 5, фиг. 1]. Радиальные пластины, являясь выростами соединительных колец, как и сами кольца, образуются последовательно в каждом сегменте. Каждая из них как бы находит свое продолжение в пластине следующего сегмента, т. е. они выстраиваются в продольные радиальные ряды в полости сифона. Число пластин одного порядка остается постоянным. Общее же количество их адорально возрастает путем терполиции новых или, возможно, бифуркации имеющихся. Позднее Флауер [1], по-прежнему считая род *Archiacoceras* экзогастрическим, помещает его в группу родов неясного таксономического положения.

В 1950 г. Флауер и Б. Каммел семейство *Archiacoceratidae* в составе двух родов — экзогастрического *Archiacoceras* и эндогастрического *Wadoceras* Teichert, 1939 — включили в установленный ими отряд *Oncoceratida* [7].

В дальнейшем при отсутствии каких-либо дополнительных данных о раковине