

УДК 564.53+591.3

ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ ZELANDITES

В. С. Кривошапкина

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Впервые для рода *Zelandites* изучены онтогенетические изменения лопастной линии и формы раковины. Выявлено близкое сходство между *Zelandites*, *Gaudryceras* и *Eogaudryceras* (подсемейство Gaudryceratinae). Полученные данные говорят в пользу предположения Видмана о происхождении *Zelandites* от *Eogaudryceras*.

Род *Zelandites* был установлен в 1926 г. П. Маршаллом (Marshall, 1926). Типовой вид рода *Zelandites kaiparaensis* происходит из верхне-меловых отложений (кампан) Новой Зеландии. В настоящее время известно 10 видов этого рода, найденных в Южном и Северном полушариях, в отложениях от альбского до маастрихтского возраста (табл. 1).

Маршалл не указал семейственное положение установленного им рода. Впоследствии М. Колиньон (Collignon, 1956) включил его в семейство Gaudryceratidae. И. Видманн (Wiedmann, 1962) отнес этот род к тому же семейству (подсемейство Gaudryceratinae), вошедшему в состав установленного им надсемейства Tetragonitaceae. Мы разделяем взгляды тех авторов, которые рассматривают *Zelandites* в составе семейства Tetragonitidae, подсемейство Gaudryceratinae (Arkell, Kummell and Wright, 1957; Matsumoto, 1959; Захаров, 1974).

По схеме филогенеза, предложенной Видманном (Wiedmann, 1962; Kullmann and Wiedmann, 1970), род *Zelandites* и близкий ему *Gaudryceras* произошли от *Eogaudryceras*.

Для понимания родственных связей и происхождения рода *Zelandites* существенное значение имеет знание онтогенетического развития лопастной линии. В настоящем сообщении описывается вид *Zelandites japonicus*, который был выделен Т. Матсумото (Matsumoto, 1938) как *Zelandites varuna* (Forbes) var. *japonica*. На одном из экземпляров этого вида, впервые для рода *Zelandites* нами был изучен онтогенез лопастной линии; одновременно изучалось изменение формы раковины в онтогенезе.

Сравнение онтогенезов лопастных линий *Gaudryceras* и *Eogaudryceras*, изученных О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1968), с *Zelandites* выявило их близкое родство и подтвердило принадлежность рода к подсемейству Gaudryceratinae. Для *Zelandites*, так же как и для всех других представителей подсемейства, характерна крупная, лежащая в дорзальной части оборота внутренняя боковая лопасть (ВБЛ). Отличие заключается лишь в том, что у *Eogaudryceras* ВБЛ расчленена слабее и, следовательно, более примитивна, чем у *Zelandites*. Это говорит в пользу предположения Видманна о происхождении рассматриваемого рода от *Eogaudryceras*.

Мы проследили развитие ВБЛ у *Zelandites*. Согласно полученным данным, эта лопасть в процессе развития перемещалась с дорзальной

Таблица 1

Распространение представителей рода *Zelandites* в меловых отложениях

Вид	Аляска (Matsumoto, 1959)	Сахалин (Matsumoto, 1938, 1959; Верещагин, 1964)		Япония (Matsumoto, 1938, 1959; Collignon, 1956; Верещагин, 1964)			Новая Зеландия (Marshall, 1926)	Чили (Steinmann, 1895)	Индия (Forbes, 1846; Kossmat, 1895)		Мадагаскар (Collignon, 1956)		Африка (Collignon, 1956)	Испания (Wiedmann, 1962)	Франция (Fallot, 1885)
	в. альб — сеноман	сено- ман — турон	мааст- рихт	сено- ман	сан- тон	ма- астр.	кампан	сантон	кам- пан	сено- ман	сено- ман	сан- тон	в. альб	в. альб	альб — н. сеноман
1. <i>Z. bashnardoii</i>												+			
2. <i>Z. dozei</i>			+									+		+	+
3. <i>Z. flicki</i>													+		
4. <i>Z. japonicus</i>			+												
5. <i>Z. inflatus</i>	+				+										
6. <i>Z. kaiparoensis</i>							+								
7. <i>Z. kowanoii</i>			+		+	+									
8. <i>Z. milhoensis</i>		+													
9. <i>Z. odienensis</i>					+					+					
10. <i>Z. varuna</i>								+		+					

стороны раковины на умбиликальный шов и усложнялась множеством дополнительных элементов (см. рис. 2, и — м). Наши выводы о происхождении внутренней боковой лопасти не совпадают с выводами Шиндевольфа, сделанными им на основании изучения лопастной линии *Gaudryceras*. Согласно Шиндевольфу, *suturalloben* (= ВБЛ в нашем понимании) состоит из трех лопастей: внутренней боковой, третьей умбиликальной и вновь образовавшейся четвертой умбиликальной (названия лопастей — по Ведекинду) (табл. 2).

Таблица 2

Формулы лопастных линий трех родов подсемейства *Gaudryceratinae*

Род	Интерпретация Шиндевольфа	Предлагаемая интерпретация	
		В индексах Ведекинда	В индексах Ружешева
<i>Eogaudryceras</i>	ELU ₂ U ₃ U ₄ : U ₁ I	ELU ₂ U ₃ : U ₁ I	(V ₁ V ₁)UU ¹ U ² : I(D ₁ D ₁)
<i>Gaudryceras</i>	ELU ₂ U ₃ U ₄ : U ₁ I	ELU ₂ U ₃ : U ₁ I	(V ₁ V ₁)UU ¹ U ² : I(D ₁ D ₁)
<i>Zelandites</i>			(V ₁ V ₁)UU ¹ U ² : I(D ₁ D ₁)

К сожалению, онтогенез лопастной линии других видов рода *Zelandites* до настоящего времени не изучен, что исключает возможность внутривидового сравнения. На рисунке Видманна (Wiedmann, 1962) дорзальная лопасть взрослого *Zelandites dozei schroederi* крыловидными выростами в своей нижней части напоминает лопасть рода *Kossmatella* из этого же подсемейства. Дорзальная лопасть взрослого *Z. japonicus* лишена этих образований и больше походит на лопасть своего предка *Eogaudryceras*. Объяснить такое различие в настоящее время очень трудно, тем более, что для взрослых представителей многих видов *Zelandites* неизвестна дорзальная часть лопастной линии.

Изложенные факты и соображения не представляют исчерпывающими. Несомненно, необходимы дальнейшие детальные исследования лопастной линии рода *Gaudryceras*, а также других родов подсемейства *Gaudryceratinae*, онтогенез которых пока еще не изучен.

Пользуясь случаем, автор выражает искреннюю благодарность М. Н. Грамму за ценные советы и замечания при подготовке данной статьи.

Коллекция описанных аммонитов хранится в Биолого-почвенном институте (БПИ) ДВНЦ АН СССР (в г. Владивостоке) под номером 951.

Zelandites japonicus Matsumoto, 1938

Табл. X, фиг. 1—5

Zelandites varuna (Forbes) var. *japonica*: Matsumoto, 1938, с. 140, табл. 14, фиг. 5—7; рис. 1.

Zelandites aff. *inflatus*: Захаров, 1974, с. 40, табл. 1, 2, фиг. 7.

Голотип — экземпляр, изображенный в работе Матsumото (Matsumoto, 1938, табл. 14, фиг. 7); Ю. Сахалин; маастрихтский ярус, красноярковская свита (Ryugase Formation).

Форма. Протококх валиковидный, с уплощенными боковыми стенками (рис. 1, А). На ранних стадиях развития поперечное сечение оборотов короновидное, с округлой и широкой вентральной стороной и низкими выпуклыми боковыми стенками (рис. 1, Г). В конце I оборота — первичный пережим, заметный только на вентральной стороне

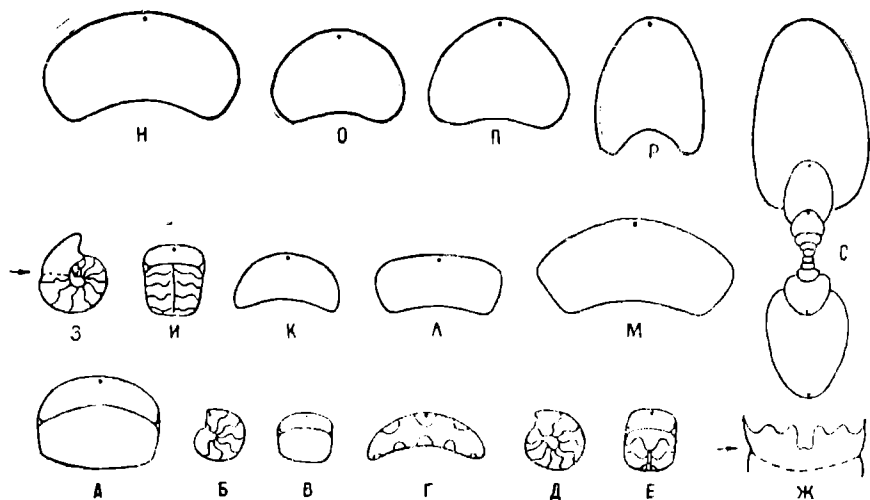


Рис. 1. Изменение формы раковины *Zelandites japonicus* Matsumoto в онтогенезе: А—Р — экз. № 63/951; А — протоконх ($\times 16,8$); Б — первая половина I оборота раковины, вид сбоку ($\times 12$); В — она же со стороны устья ($\times 8$); Г — четвертая перегородка (16,8); Д — I оборот раковины, вид сбоку; Е — со стороны устья ($\times 8$); Ж — перифонический пережим с вентральной стороны ($\times 16,8$); З — он же сбоку ($\times 8$); И — первая половина II оборота со стороны устья ($\times 8$); К — конец первой половины II оборота ($\times 13,2$); Л — вторая половина II оборота ($\times 13,2$); М — первая половина III оборота ($\times 16,8$); Н — вторая половина III оборота ($\times 15,3$); О — первая половина IV оборота ($\times 8$); П — вторая половина IV оборота ($\times 8$); Р — первая половина V оборота ($\times 3,9$); С — экз. № 501/951, поперечное сечение раковины ($\times 2,6$); Южный Сахалин, р. Красноярка; маастрихтский ярус, красноярковская свита

(рис. 2, Ж, З). Со второй половины II оборота поперечное сечение оборотов становится трапециевидным (рис. 1, Л — Н). В первой и в начале второй половины IV оборота возрастает высота оборотов, форма их поперечного сечения приближается к треугольной (рис. 1, О, П). Взрослая раковина дискоидальная, вентральный край округлый, боковые стороны слегка выпуклые, наибольшей ширины достигают в нижней трети поперечного сечения (рис. 1, С). Умбиликус узкий, его стенка невысокая, округлая. Размеры, мм, и отношения:

№ экз.	Д	В	Ш	Ду	В : Д	Ш : Д	Ду : Д
74/951	41	23	10(?)	6,5	0,56	0,19?	0,16
79/951	39	23,0	8	5	0,59	0,2	0,13
78/951	—	22,5	—	—	—	—	—
78/951	16	7,5	6	3,2	0,47	0,37	0,2
63/951	37	22	—	4,5	0,6	—	0,12
68/951	35	18	12?	5	0,53	0,29?	0,14
75/951	32	18	7	4,5	0,56	0,22	0,14
71/951	28,5	14,5	9,2	5	0,51	0,32	0,18
82/951	27	14	8,5	4,2	0,52	0,31	0,107
63/951	25?	12	8,5	5,2?	0,48?	0,34?	0,2?
501/951	21,7	11,2	8,3	4	0,52	0,33	0,18

Скульптура. Поверхность начальных оборотов гладкая. На умбиликальной стенке третьего оборота отмечены ребрышки (до пяти на треть оборота). Линии роста на боковых сторонах идут радиально, вблизи умбиликального шва отклоняются назад (табл. X, фиг. 5б),

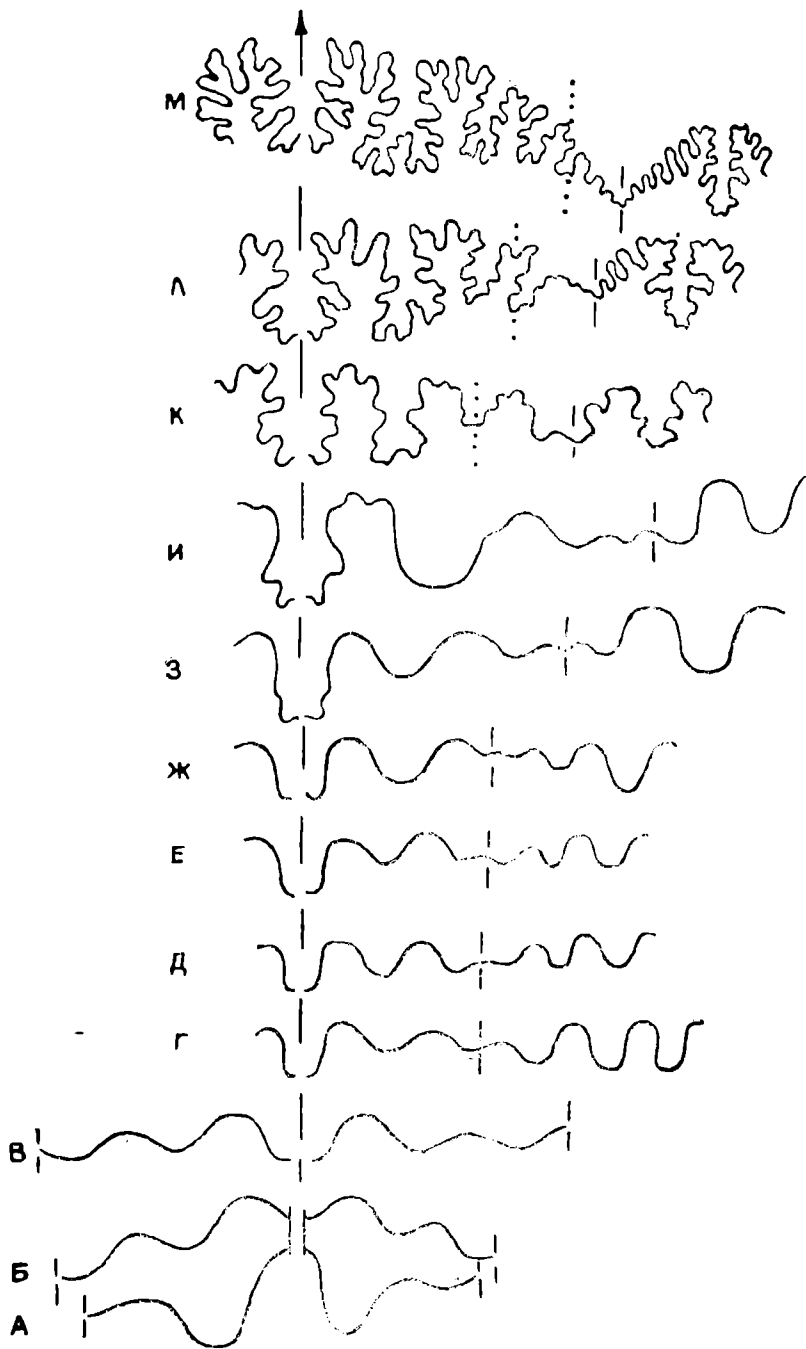


Рис. 2. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Zelandites japonicus* Matsumoto. Все стадии зарисованы с экз. 951/63: А, Б, В — первая, вторая и третья линии ($\times 51$); Г — линия при $V=0,38$ мм и $\text{Ш}=0,97$ мм, вторая половина I оборота ($\times 51$); Д — вторая половина I оборота, $V=0,42$ мм, $\text{Ш}=0,97$ мм ($\times 51$); Е — первая половина II оборота, $V=0,45$ мм, $\text{Ш}=1,08$ мм ($\times 51$); Ж — конец первой половины II оборота, $V=0,45$ мм, $\text{Ш}=1,08$ мм ($\times 51$); З — вторая половина III оборота, $V=0,5$ мм, $\text{Ш}=1,1$ мм ($\times 25$); И — первая половина III оборота, $V=0,62$ мм, $\text{Ш}=1,4$ мм ($\times 25$); К — вторая половина III оборота, $V=0,88$ мм, $\text{Ш}=1,68$ мм ($\times 13$); Л — первая половина IV оборота, $V=1,75$ мм, $\text{Ш}=2,3$ мм ($\times 13$); М — вторая половина V оборота, $V=5,9$ мм, $\text{Ш}=4,9$ мм (43); Южный Сахалин, р. Красная, красноярская свита

вентральную сторону пересекают без изгибов. На дорзальной стороне линии роста расположены дугообразно. На взрослых стадиях роста элементы скульптуры более выражены: линии роста становятся грубее, на жилой камере и близи нее появляются пережимы (табл. X, фиг. 2 в, 5 б).

Лопастная лилия. Первая линия ангустиселлатного типа; вентральная часть линии состоит из узкого высокого вентрального седла и двух лопастей (рис. 2, А). Наружная часть второй линии трехлопастная, широкая вентральная лопасть слегка раздвояна (рис. 2, Б). При ширине 0,97 мм и высоте 0,38 мм пятая линия состоит из шести лопастей, дорзальная лопасть равна по глубине вентральной (рис. 2, Г). В первой половине II оборота при ширине 0,95 мм и высоте 0,35 мм на дорзальной стороне появляется новая лопасть — вторая умбиликальная (U^2) (рис. 2, Д). Во второй половине II оборота при ширине 1,14 мм и высоте 0,5 мм наблюдается первое усложнение вентральной лопасти (рис. 2, В). При ширине 1,4 мм и высоте 0,6 мм в первой половине III оборота на вершинах седел, лежащих на вентральной стороне, появляются слабые бугорки и выемки. Лопасть U^2 перемещается с дорзальной стороны на вентральную (рис. 2, И). Во второй половине третьего оборота при ширине 1,68 мм и высоте 0,88 мм все элементы лопастной линии достигают значительного усложнения; седло, разделяющее лопасти U^2 и I, перемещается на вентральную сторону. Внутренняя боковая лопасть в верхней части усложняется за счет появления дополнительной лопасти (рис. 2, К). В первой половине IV оборота при ширине 2,3 мм и высоте 1,75 мм внутренняя боковая лопасть смещается на умбиликальный шов. Часть лопасти, оказавшаяся на умбиликальной стенке, усложнена меньшим количеством дополнительных

элементов, чем та, которая осталась на дорзальной стороне. Внутренняя боковая лопасть взрослых *Zelandites* лежит в дорзальной части оборота, стенки ее усложнены множеством мелких лопастей (рис. 2, И). Вентральная лопасть двураздельна, короче умбиликальной, которая слегка асимметрична. Наружные седла разделены довольно глубокими вторичными лопастями (рис. 3).

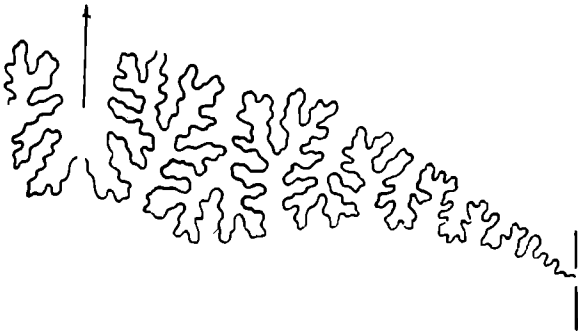


Рис. 3. Лопастная линия *Zelandites japonicus* Matsumoto; экз. № 71/951 при $V=11,2$ мм, III = 7,3 мм (X6)

Онтогенетическое развитие лопастной линии *Zelandites* можно представить формулами:

$$(V_1V_1)UU^1 : U^2ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2 : I(D_1D_1).$$

Сравнение. Описываемый вид *Zelandites japonicus* отличается от *Z. varuna*, варьететом которого он считался до настоящего времени, большей инволютностью и более вздутыми оборотами (табл. 3). У *Zelandites japonicus* в начале IV оборота наблюдается скачкообразный переход от уплощенных в дорзовентральном направлении оборотов к вытянутым в высоту (рис. 1, Е). У *Z. varuna* эти изменения начинаются на более ранних оборотах и происходят постепенно (Steinmann, Deecke und Morigke, 1895; табл. 5, фиг. 2, 6). *Zelandites inflatus*, по сравнению с *Z. japonicus*, более уплощен и более эволютен (табл. 3).

Таблица 3

Показатели формы раковины трех видов рода *Zelandites*

	В : Д	Ш : Д	Ду : Д
<i>Z. japonicus</i>	0,55	0,31	0,16
<i>Z. inflatus</i>	0,46	0,15	0,24
<i>Z. varuna</i>	0,52	0,23	0,24

Распространение. Верхний мел, маастрихтский ярус, красноярковская свита; Южный Сахалин, бассейн р. Красноярки.

Материал. 11 экземпляров различной сохранности из маастрихтских отложений бассейна р. Красноярки, Ю. Сахалина (сборы Ю. Г. Журавлева, 1966г.).

ЛИТЕРАТУРА

Верещагин В. Н. Позднемеловая тихоокеанская биогеографическая область. — В кн.: Стратиграфия верхнего палеозоя и мезозоя южных биогеографических провинций. (Межд. геол. конгресс, XXII сессия. Докл. сов. геологов). М., «Недра», 1964, с. 205—211.

Захаров Ю. Д. Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей. — «Палеонтол. ж.», 1974, № 1, с. 30—41.

Arkell W. J., Kummel and Wright C. W. Mesozoic Ammonoidea. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. Geol. Soc. America, Univ. Kansas Press, 1957, p. 80—474.

Collignon M. Ammonites néocétacées du Menabe (Madagascar) IV—VI (Phylloceratidae, Gaudryceratidae, Tetragonitidae). Ann. Géol. Serv. Mines, 1956, № 23, Paris, p. 1—106.

Falot E. Etude géologique sur les étages moyens et supérieurs du terrain Crétacé dans le Sud-Est de la France. Thèse, Ann. Sci. Géol., 1885, No. 18, Paris, p. 1—268.

Forbes E. Report on the fossil invertebrata from Southern India, collected by Mr. Kaye and Mr. Cunliffe. — Trans. Geol. Soc. London, 1846, ser. 2, No. 7, London, p. 97—174.

Kossmat F. Untersuchungen über die südindische Kreideformation. Beitr. Paläont. Geol. Oesterr.—Ung., 1895, No. 9, Wien, S. 97—203.

Kullmann J. and Wiedmann J. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. Paleontol. contrib. 1970, No. 47, Univ. Kansas Publ., p. 1—32.

Marshall M. A. The Upper Cretaceous ammonites of New Zealand. Trans. N. Z. Inst., 1926, No. 56, Wellington, p. 129—210.

Matsumoto T. *Zelandites*, a genus of Cretaceous ammonites. — Japan. J. Geol. Geogr., 1938, No. 15, Tokyo, p. 137—148.

Matsumoto T. Cretaceous ammonites from the Upper Chitna Valley, Alaska. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. D., Geol., 1959, vol. 8, No. 3, Fukuoka, p. 49—90.

Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. VII. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh., Math.-nat. Kl., 1968, No. 3, Wiesbaden, S. 731—901.

Steinmann G., Deecke W. und Morricke W. Das Alter und die Fauna der Quiriquina Schichten in Chile. Beitrage Geol. Palaeontol. von Sudamerica III. N. Jb. Mh., 1895, No. 10, Stuttgart, S. 1—94.

Wiedmann J. Ammonites aus der vasco-galischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. Palaeontographica, A, 1962, B. 118, No. 4—6, S. 119—237.

ON ONTOGENESIS OF SUTURE
OF *ZELANDITES*

V. S. Krivoshapkina

Institute of Biology and Pedology, Far-East Science Centre,
USSR Academy of Sciences, Vladivostok

The ontogenesis of suture and shell-outline of *Zelandites* was studied for the first time. According to this studies [there is a great similarity between *Zelandites*, *Gaudryceras* and *Eogaudryceras* (subfamily Gaudryceratinae)]. The obtained results are in favour of Wiedmann's suggestion that *Zelandites* originated from *Eogaudryceras*.

Таблица X

(к статье В. С. Кривошапкиной)

Во всех случаях, кроме фиг. 2в и 5б, размеры натуральные.

Фиг. 1—5. *Zelandites japonicus* Matsumoto: 1 — экз. № 71/951, 1а — общий вид раковины, 1б — вид с вентральной стороны; 2 — экз. № 82/951, 2а — общий вид раковины, 2б — с вентральной стороны, 2в — скульптура последнего оборота ($\times 4,6$); 3 — экз. № 75/951, общий вид; 4 — экз. № 79/951, общий вид; 5 — экз. № 74/951, 5а — общий вид, 5б — скульптура жилой камеры; Ю. Сахалин, р. Красноярка; маастрихтский ярус, красноярковская свита.

