АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИИ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.И. ДЖАНЕЛИДЗЕ
GEORGIAN ACADEMY OF SCIENCES GEOLOGICAL INSTITUTE

Труды, нов. сер., вып. 113
Proceedings, New series, Vol. 113

И.В. Кванталиани, Т.А. Ломинадзе, М.В. Топчишвили, М.З. Шарикадзе

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНИТИД

I.V. KVANTALIANI, T.A. LOMINADZE, M.V. TOPCHISHVILI, M.Z. SHARIKADZE

SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF MESOZOIC AMMONITIDA

Тбилиси ❁ თბილისი ❁ Tbilisi
1999

მონოგრაფია წარმოადგენს განზოგადებულ ნაშრომს მეზოზოური მონომორფული ამონიტიდების შესახებ. რასტრული ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით გამოკვლეულია ნიჟარის შიგა აგებულების თავისებურებანი. განსაკუთრებული ყურადღება დაეთმო სეპტური ხაზის, სკულპტურის და განივი კვეთის ონტოგენეზის შესწავლას. გადასინჯულია წარმოდგენები ამონიტიდების არსებულ სისტემატიკაზე. ნაჩვენებია უმაღლესი ტაქსონების შესაძლო ფილოგენეზური კავშირები. შემოთავაზებულია ორი ახალი ქვერიგი - Cardioceratina და Olcostephanina. შესწავლილია ამონიტების ბიოლოგიის ზოგიერთი საკითხი - სიფონის წარმოშობა, რბილი სხეულის გადაადგილება ნიჟარაში, კუნთების სისტემატიკური და ფუნქციური მნიშვნელობა.

Работа является обобщающей сводкой по мезозойским мономорфным аммонитидам. Проведено всестороннее исследование внутреннего строения раковины с использованием растрового электронного микроскопа. Особое внимание уделено изучению изменений в онтогенезе септальной линии, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов. Пересмотрены существующие представления о систематике Ammonitida. Показаны возможные филогенетические связи высших таксонов. Предлагается два новых подотряда - Cardioceratina и Olcostephanina. Рассмотрены некоторые проблемы биологии аммонитов - образование сифона, перемещение мягкого тела в раковине, а также систематическое и функциональное значение мускулов.

The book represents a summary report on Mesozoic monomorphic Ammonitida. Comprehensive research of the shell's internal structure with the use of raster electron microscope have been carried out. The special attention has been paid to changes in the ontogenesis of septal line, sculpture, and shape of whorls' cross section. Existing conceptions of systematics of Ammonitida have been resived. Some possible phylogenetic ties of highest taxon are shown.Two new suborders, Cardioceratina and Olcostephanina, have been proposed. The book also deals with some problems of Ammonites biology - formation of siphuncles, shift of the soft body in a shell, systematical and functional significance of muscles.

რედაქტორი: გეოლ.-მინერ. მეცნ. დოქტორი ე. კოტეტიშვილი

რეცენზენტები: გეოლ.-მინერ. მეცნ. დოქტორი მ. კაკაბაძე
გეოლ.-მინერ. მეცნ. კანდიდატი ი. წერეთელი

Редактор д-р геол.-минер. наук **Э.В. Котетишвили**

Рецензенты: д-р геол.-минер. наук **М.В. Какабадзе**,
канд. геол.-минер. наук **И.Д. Церетели**

Editor Dr. of geol.-miner. sciences **E.V. Kotetishvili**

Reviewers: Dr. of geol.-miner. sciences **M.V. Kakabadze**
Candidate of geol.-miner. sciences **I.D. Tsereteli**

ВВЕДЕНИЕ

Аммонитиды являются одной из наиболее важных и широко распространенных групп юрско-меловой фауны, изучение которой имеет большое значение как для хроно- и биостратиграфии, так и для решения многих проблем биологии.

Опубликованные работы по систематике и филогении аммонитид были основаны, преимущественно, на изучении формы и скульптуры раковины. В последние десятилетия появились труды в которых используется комплексный, морфогенетический метод исследования.

В задачи настоящего исследования входило: изучение наружных и основных внутренних структур раковины аммонитид с использованием светового и растрового электронного микроскопов; установление закономерностей изменения этих структур в онто-филогенезе; выявление их значения для систематики и филогенетических связей; изучение и установление функционального значения сифона в фрагмоконе и жилой камере, а также отпечатков мускулов и механизма перемещения мягкого тела животного в раковине.

Предлагаемая работа должна вызвать определенный интерес палеобиологов и биостратиграфов, занимающихся аммонитами мезозоя.

Для решения поставленных задач палеонтологический материал был целенаправленно отобран при составлении геологических разрезов юрских и меловых отложений Грузии, Северного Кавказа, Армении, Крыма, Русской Платформы и Приполярного Урала. Помимо этого были использованы коллекции аммонитид из музеев им. Г.Д. Харатишвили (Грузинский технический университет), Геологического института АН Грузии им. А.И. Джанелидзе (коллекция К.Ш. Нуцубидзе) и коллекции из Южной Германии и Польши, любезно переданные в наше распоряжение Л.Ш. Давиташвили, Ц. Кулицким - из Польши, В.П. Николаевой - с Саратовского Поволжья, В.А. Чермных - с Новой Земли и Ш. Мангольдом - с о. Мадагаскар.

При изучении аммонитид нами использовался онтогенетический метод, основные положения которого подробно изложены в ряде работ (Друщиц, 1956; Руженцев, 1960, 1962; Друщиц, Догужаева, 1981; Михайлова, 1982, 1983; Ломинадзе, 1982; Кванталиани, 1989; Schindewolf, 1968; Lominadze, Sharikadze, Kvantaliani, 1993а и др.).

С целью изучения полного морфогенеза раковин из коллекции отбирались хорошо сохранившиеся экземпляры, пригодные и для разворачивания до протоконха и для изготовления аншлифов. При разворачивании фиксировались и замерялись все параметры раковины в миллиметрах. С помощью рисовальных аппаратов РА-1 и РА-4, установленных на бинокулярах МБС-1 и МБС-9, описывались и зарисовывались форма сечения оборотов, скульптура и септальная линия. Все схемы как внутреннего, так и наружного строения раковины составлялись по единому плану. Обозначения различных элементов отдельных структур на этих схемах показаны на рис 1.

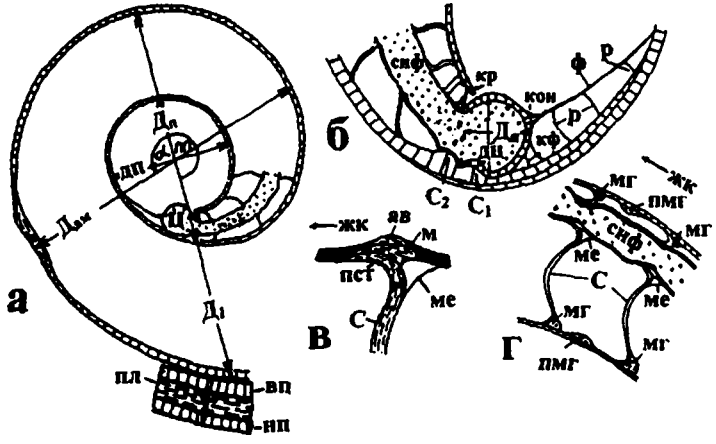


Рис. 1. Схема внутреннего строения раковины аммонитов в медиальном сечении и измерения основных структур: а - протоконх и начало фрагмокона; б - цекум и фиксатор; в,г - септальные трубки.

Обозначения: **ав** - аннулярный валик; **вп** - внутренний призматический слой; **Дам** - диаметр аммонителлы; $Д_1$- диаметр первого оборота; **Дп, дп** - диаметры протоконха: **Дп** - большой, **дп** - малый; **Дц, дц** - диаметры цекума; **жк** - жилая камера; **кр** - кромка; **кон** - конус; **кф** - короткая связка фиксатора; **м** - манжета; **ме** - мембрана; **мг** - муральный гребень; **нп** - наружный призматический слой; **пл** - пластинчатый слой; **пмг** - промежуточный муральный гребень; **пст** - прохоанитовая септальная трубка; **р** - распорки фиксатора; **С, $С_1$, $С_2$...** - септа, про- и примасепта; **сиф** - сифон; **ф** - фиксатор; **ц** - цекум; **αпп** - угол первичного пережима

Для изучения внутреннего строения раковины были изготовлены десятки аншлифов. Шлифование производилось вручную с при-

менением шлифовальных порошков. Затем аншлифы полировались на сукне с помощью двуокиси хрома. Поверхность пришлифованных в медиальной плоскости аншлифов обрабатывалась 1-2% соляной кислотой и опылялась. Подготовленный таким образом материал фотографировался в растровом электронном микроскопе Nanolab-7 фирмы Opton (Германия).

Отпечатки мускулов и следы перемещения мягкого тела животного в раковине, обнаруженные на ядре, и на внутренней стороне раковины, изучались и зарисовывались под световым микроскопом. Для этой цели подбирались экземпляры исключительно хорошей сохранности с раковинным слоем.

Нами изучен морфогенез почти всех основных групп юрско-меловых аммонитид.

Термины, употребляемые в монографии, заимствованы, в основном, из упомянутых выше работ.

Соотношение символов и терминов, обозначающих лопасти септальной линии, показано на нижеприведенной таблице.

Ведекинд-Шиндевольф	**Руженцев**	**Терминология применяемая нами**
E-наружная	**V-вентральная**	**V-вентральная**
L-латеральная	**U-умбиликальная**	**L-латеральная**
U_2-вторая умбиликальная	**U_1-первая умбилик.**	**U-умбиликальная**
U_1-первая умбиликальная	**I-интернилатеральная**	**I-интернилатеральная**
I-внутренняя	**D-дорсальная**	**D-дорсальная**

В подготовке рукописи и техническом оформлении монографии большую помощь оказали лаборант кафедры Геологии и палеонтологии Грузинского технического университета С.Г. Гигаури (ТГУ) и научный сотрудник сектора стратиграфии и палеонтологии юрских отложений Геологического института (ГИН) АН Грузии Н.Ш. Самхарадзе. Морфогенез келловейских родов *Properisphinctes* и *Binatisphinctes* исследованы при активном участии бывшего аспиранта указанной кафедры Д.Д. Папава.

Фотоснимки аммонитов были выполнены сотрудниками Палеонтологического института В.Т. Антоновой (г. Москва) и Кафедры Палеонтологии государственного университета Б.С. Погребовым (г. Санкт-Петербург). Часть аммонитов и рисунков была сфотографи-

рована Д.В. Куртанидзе. Фотографирование образцов на электронном микроскопе (РЭМ) произведены в Республиканском центре электронной микроскопии (Тбилиси) - зав. центром, д-р. наук Э.Р. Кутелиа и канд. наук О.Г. Харашвили.

Значительная часть описанных аммонитов хранится в Палеонтологическом музее им. Г.Д. Харатишвили (ТГУ) под коллекционными №№ 4, 8, 10, 12 и часть - в Музее Геологического института (ГИН АН Грузии) под № 84.

ГЛАВА I

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНИТИД

В настоящей главе рассматриваются вопросы систематики и филогении представителей архистратиграфического отряда Ammonitida.

Для представителей отряда Ammonitida характерен широкий спектр развития септальной линии, а также формы оборотов и скульптуры. Просуществовав длительное время - от начала юрского и до конца мелового периода, - они расселились по всей планете, успешно освоив различные экологические ниши. Вместе с тем, большинство из них характеризовались быстрыми темпами эволюции, что определило их большую ценность при расчленении юрско-меловых отложений и широких корреляций.

Многочисленные публикации содержат обширную информацию на ряд проблем систематики и филогении аммонитов. Имеются работы в которых все вопросы решаются путем использования только морфологических признаков раковины. Наряду с ними существуют исследования в которых те же вопросы решаются, главным образом, путем изучения септальной линии в онто-филогенезе (Безносов, 1960; Шевырев, 1960; Безносов, Михайлова, 1981, 1983,1991; Алексеев,1982; Михайлова, 1983; Кванталиани, Ломинадзе, 1984; Шульгина, 1985; Меледина, 1987; Кванталиани, 1989; Богословская, Михайлова, Шевыркв, 1990; Ломинадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1991; Westermann, 1956; Schindewolf, 1963, 1965, 1966; Kullmann, Wiedmann, 1970; Thierry, 1975, 1978; Wiedmann, Kullmann,1980; Donovan, Callomon, Howarth, 1980; Lominadze, Sharikadze, Kvantaliani, 1993a; и др).

Систематика высших таксонов мезозойских аммоноидей основана, главным образом на онто-филогенетическом развитии септаль-

ной линии. В то же время, индексация элементов септальной линии опирается на принцип гомологии - только одинаковые по происхождению лопасти должны иметь один и тот же индекс. К тому же обращается внимание на следующие обстоятельства: где и когда образовался тот или иной новый элемент, как он развивался в онто-филогенезе, какова его конфигурация, размеры, позиция и, что самое главное, насколько устойчива новая "модель" *исторически*.

В 1966 году на основании изучения септальной линии в онтогенезе Й. Видманн (Wiedmann, 1966) выделил новый подотряд Ancyloceratina, который с некоторыми поправками был признан многими исследователями (Михайлова, 1983; Безносов, Михайлова, 1983, 1991; Кванталиани, 1989; Wright, 1980; Wright, Callomon, Howarth, 1996 и др.)

На основании анализа онтогенеза септальной линии (а также других морфологических признаков) Н.В. Безносов и И.А. Михайлова (1983) из состава отряда Ammonitida выделили еще два новых подотряда - Perisphinctina и Haploceratina и, таким образом, этот отряд ими (Безносов, Михайлова,1983, 1991) рассматривался в составе четырех подотрядов - Ammonitina Hyatt, 1889, Perisphinctina Besnosov & Michailova, 1983; Haploceratina Besnosov & Michailova, 1983 и Ancyloceratina Wiedmann, 1966 (систематика подотряда Ancyloceratina изучена сравнительно хорошо, и поэтому нами здесь не рассматривается).

В недавно вышедшей крупной сводке по аммонитам ее авторы (Wright, Callomon, Howarth, 1996) в состав отряда Ammonitida, наряду с подотрядом Ammonitina, совершенно *необоснованно включили* подотряды явно гетерогенного происхождения - Phylloceratina, Lytoceratina и Ancyloceratina. Этим самым огромный труд многих поколений видных исследователей был проигнорирован.

Нами *детально изучены десятки* онтогенезов септальной линии многих мезозойских аммонитид и на этом основании установлены различные тенденции в их филогенитическом развитии.

Наиболее древним представителем отряда Ammonitida является подотряд Ammonitina. Его представители характеризуются разными типами развития как септальной линии, так и других структур.

Долгое время семейство Hammatoceratidae включали в состав надсемейства Hildoceratoidea (подотряд Ammonitina). Имеющийся в

нашем распоряжении материал позволил проследить за развитием септальной линии представителей рода *Bredyia* семейства Hammatoceratidae (надсемейство Hammatoceratoidea).

По нашим данным (см. рис. 2, 43, 44), первые септальные линии у представителей рода ***Bredyia*** пятилопастные - (VLUID). Лопасть V двураздельная, L - становится трехраздельной. Позднее, на третьем обороте, происходит деление седла U/I или склона лопасти I с образованием лопасти U^1. Затем, на четвертом обороте начинает делиться лопасть I. На ее внутреннем склоне появляется косо направленный по отношению к дорсальной лопасти зубец (I_2), достигающий на самых поздних оборотах больших размеров. Пришовная зона так же, как и у ранних перисфинктин образует провисающую сутуральную лопасть. Лопасть D одноконечная с небольшими зубцами, у основания со слабо выраженным трехраздельным окончанием. Лопасти L и D по глубине равны лопасти V, а в некоторых случаях несколько превышают ее. Седла V/L и I/D в подавляющем большинстве случаев расположены выше остальных. Аналогичная картина прослеживается и в работе О. Шиндевольфа (Schindevolf, 1963, с. 310), изучившего линию другого рода - *Hammatoceras insigne* (Ziet.). Таким образом, септальная линия у этих родов развивается по типу ранних перисфинктин. На этом основании, **семейство Hammatoceratidae (надсемейство Hammatoceratoidea) мы включаем в состав подотряда Perisphinctina.** Что же касается семейства Erycitidae, ранее включаемого в надсемейство Hammatoceratoidea, то его представители характеризуются несколько иным развитием септальной линии. Онтогенез линии рода *Erycites* был изучен О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1963, рис. 245). Как было показано этим исследователем, усложнение септальной линии *Erycites fallifax* Ark. происходит следующим образом. Сначала на внешнем склоне лопасти I, вблизи вершины седла U/I, появляется лопасть U^1. Несколько позже, около основания лопасти I, на ее внутреннем склоне зарождается лопасть I_2. В дальнейшем новые элементы сутуральной лопасти появляются в результате расчленения седла U^1/I_1. Лопасти I_1 и I_2, разделенные вторичным узким седлом, удлиняются, сужаются и не обособляясь, косо направляются по отношению к дорсальной лопасти. То есть последовательность развития септальной линии такая же, как и у ранних представителей перисфинктин, что и

определило отнесение семейства Erycitidae к надсемейству Stephanoceratoidea подотряда Perisphinctina (Безносов, Михайлова, 1991).

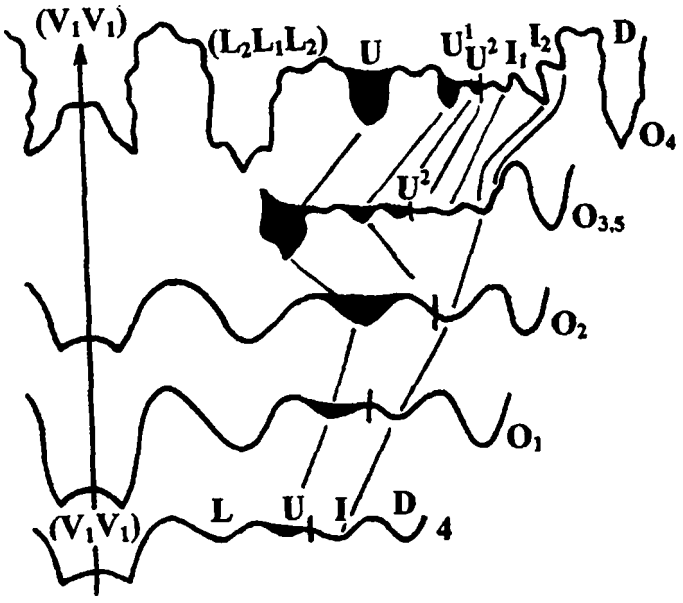


Рис. 2. Изменение септальной линии в онтогенезе *Bredyia subinsignis* (Opp), экз. № 84(1245). Северный Кавказ, с. Хуса-Кардоник, *нижний аален*

Таким образом, объем подотряда Ammonitina, по сравнению с таковым, предложенным Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1991), несколько сократился. Ниже приводится диагноз данного подотряда.

Подотряд Ammonitina Hyatt, 1889 (*emend.*)

Диагноз. Раковины с малообъемлющими, округлыми или угловато-округлыми оборотами. Скульптура то резко выражена, то совершенно сглажена. Примасутура пятилопастная, которая может переходить в четырехлопастную. Новообразованные лопасти происходят за счет появления умбиликальных лопастей или полного расчленения интернилатеральной лопасти. Иногда наблюдается разрыв вентральной лопасти. Латеральная лопасть трехраздельная. Дорсальная - двухраздельная, а у поздних представителей подотряда

может быть трехраздельной. Формула септальной линии имеет следующий вид: $(V_1V_1)LUU^1:I_1I_2(D_1D_1)$.

Состав подотряда. Надсемейства: Psiloceratoidea Hyatt, 1867, Dactylioceratoidea Hyatt, 1867, Hildoceratoidea Hyatt, 1867.

В подотряд **Perisphinctina s. lato** (Безносов, Михайлова, 1983, 1991), по нашему мнению, были включены таксоны явно гетерогенного происхождения. Именно это обстоятельство и послужило предметом наших дальнейших исследований. По характеру развития септальной линии в онтогенезе в данном подотряде можно выделить четко обособленных **три типа.**

Первый тип. Примасутура состоит из пяти (VLUID) элементов. Шестой (или седьмой) элемент по времени образования должен обозначаться как U^1, несмотря на то, где он закладывается, так как у первых Hammatoceratidae он появляется на седле U/I [одним из соавторов (Кванталиани, 1989, 1999) несколько по иному трактуется время появления и место образования новых элементов в пришовной зоне септальной линии]. Кроме того, необходимо обратить внимание на то, что U^1 почти всегда закладывается на шовной линии или непосредственно около нее, т.е. гетеротопию этого элемента определяет степень инволютности раковины и, соответственно, не имеет особого значения для систематики Perisphinctina s. str. Например, у *Parkinsonia* (см. рис. 3; см. также Schindewolf, 1965, рис. 282-286) она зарождается на внешнем склоне лопасти I, около ее основания или вблизи вершины седла U/I. В отдельных случаях разные авторы по-разному трактуют место закладки определенного элемента у одной и той же таксономической группы (Schindevolf, 1966, рис. 370-378; Михайлова, 1983, рис. 77-78; Гр[illegible]овская, 1984).

По нашим наблюдениям лопасть U^1 в филогенезе появляется на более ранних этапах развития. В частности, если у древних представителей подотряда Perisphinctina s. lato она в большинстве случаев появляется в конце второго или начале третьего оборота (см. рис. 3-7), то у молодых эта лопасть закладывается примерно в середине второго оборота (см. рис. 8-10). К этому следует добавить, что рассматриваемая лопасть в большинстве случаев появляется на шве или за шовной линией (на пупковой стенке) и в онтогенезе постепенно смещается на боковую сторону. Где бы ни образовалась эта лопасть в онтогенезе - на склоне или у основания лопасти I, она должна обозначаться символом U^1, так как у древнейших представителей Peris-

phinctina - у группы Erycitidae она закладывается в пределах седла U/I.

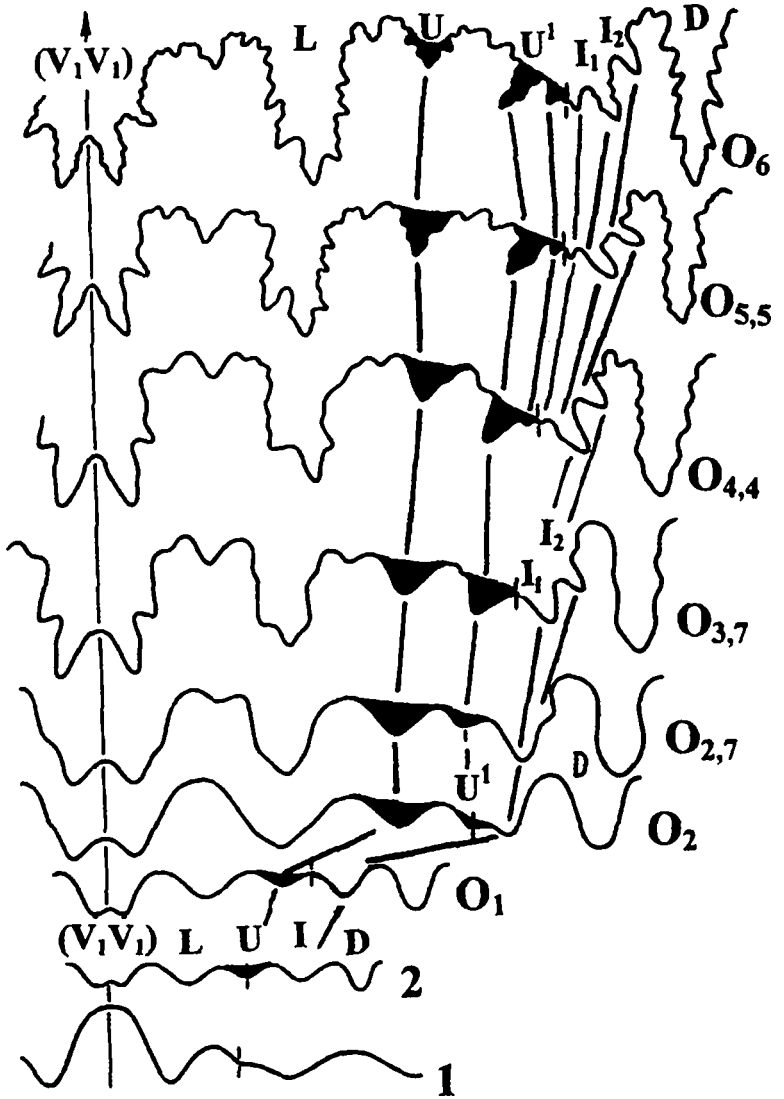


Рис. 3. Изменение септальной линии в онтогенезе *Parkinsonia densicostata* (Quenst.), экз. № Д-14/1. Дагестан, с. Голотль, верхний байос

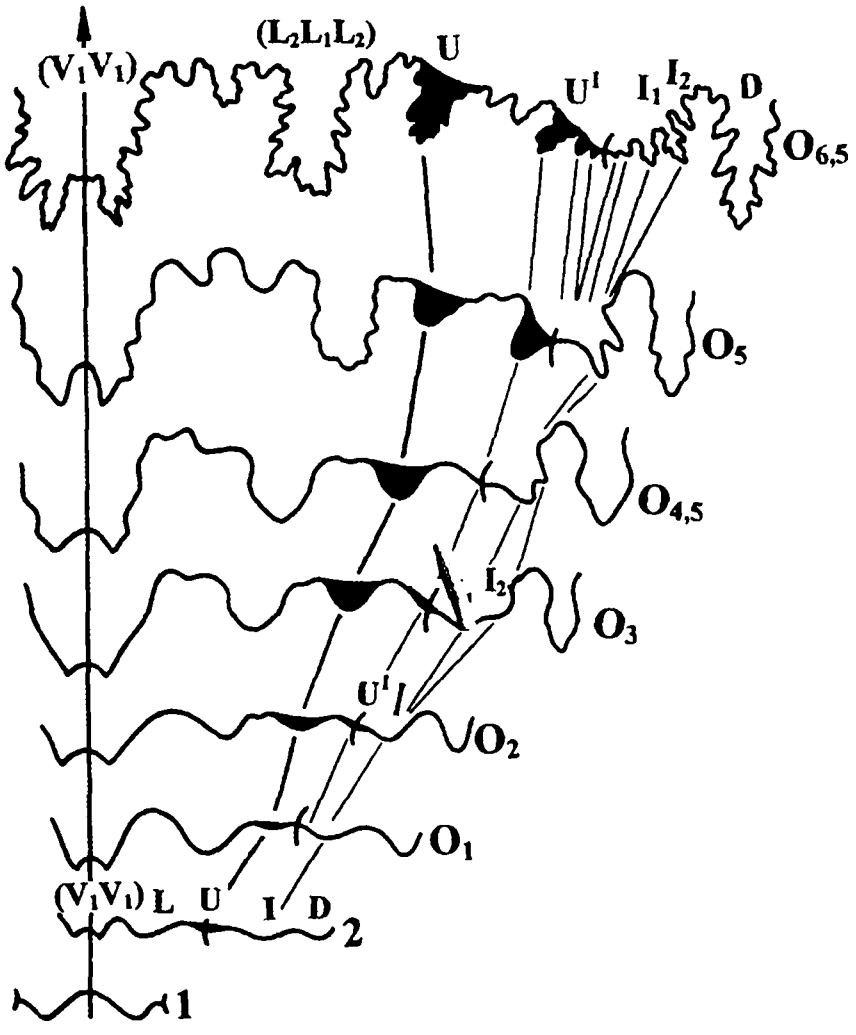


Рис. 4. Изменение септальной линии *Flabellisphinctes lateralis* (Waag.), экз. №12(2144/3). Рязанская область р. Ока, с. Елатьма, средний келловей

В заключение можно сказать, что несмотря на многообразие способов формирования лопасти U^1 по морфологическому строению и дальнейшей дифференциации она остается консервативной.

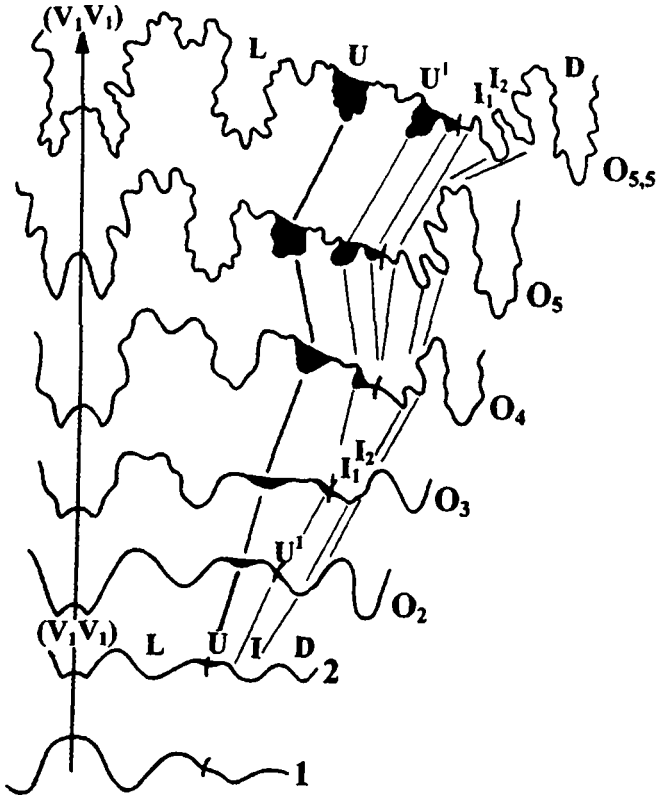


Рис. 5. Изменение септальной линии в онтогенезе *Indosphinctes (Elatmites) nikitinoensis* Sas., экз. № 12(2144/2). Рязанская область, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей

Наиболее важное значение для систематики Perisphinctina имеют преобразования, наблюдаемые в пределах интернилатеральной лопасти. Как было показано О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1963), а также и нами (см. рис. 2, 43, 44), у Hammatoceratidae происходит асимметричное деление лопасти I - I_1,I_2. В дальнейшем, обе эти ветви не усложняются и направлены косо. Почти такая же картина наблюдается и у других перисфинктов - *Bigotites, Zigzagiceras, "Pseudoperisphinctes"* (Schindewolf, 1966, рис. 302, 303, 305), *Bajosisphinctes (Obsoletosphinctes), B. (Siemiradzkia), Leptosphinctes (Leptosphinctes)* (Безносов, Михайлова, 1981, рис. 1, 3, 4), а также у *Reineckeia* (Schindewolf, 1966, рис. 338), *Collotia* (Schindewolf, 1966, рис. 340), кел-

ловейских *Properisphinctes* (см. рис.11), *Binatisphinctes* (см. рис.7), *Choffatia* (см. рис. 12), *Flabellisphinctes* (см. рис. 4), *Indosphinctes (Elatmites)* (см. рис. 5), *Volgaites* (см. рис. 6), *Erymnoceras* (см. рис. 13) и др.

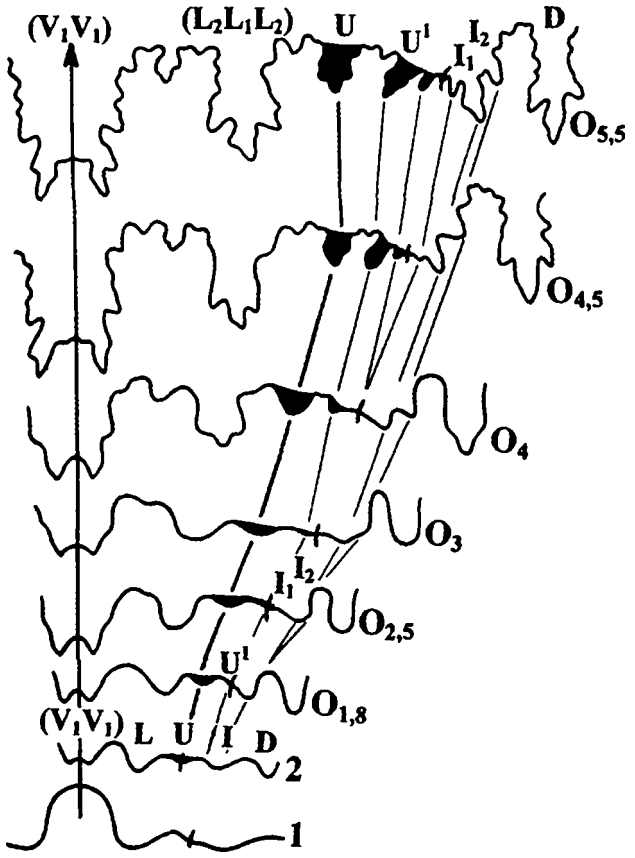


Рис. 6. Изменение септальной линии в онтогенезе *Volgaites elatmaensis* Sas., экз. №12 (2144/4). Рязанская область, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей

Существует несколько модификаций раннего развития септальной линии. Среди них главными являются те группы, у которых новый элемент (I_2) закладывается на внутреннем склоне у основания интернилатеральной лопасти (надсемейство Perisphinctoidea Steinmann: Perisphinctidae Steinmann, Reineckiidae Hyatt, Pachyceratidae Buckman, Himalayitidae Spath) или у седла I/D (надсемейство Stephanoceratoidea Neumayr: Stephanoceratidae Neumayr, Erycitidae Spath,

Morphoceratidae Hyatt, Parkinsoniidae Buckman (возможно также Tuitidae Buckman и Oecoptychiidae Arkell). У молодых перисфинктин - Himalayitidae - *Corongoceras, Aulacosphinctes, Micracanthoceras* ? (Schindewolf, 1966, рис. 327-330) внутренняя ветвь лопасти I - I_2 и вторичное седло I_1/I_2 более развиты и в то же время косо направлены (см. рис. 15).

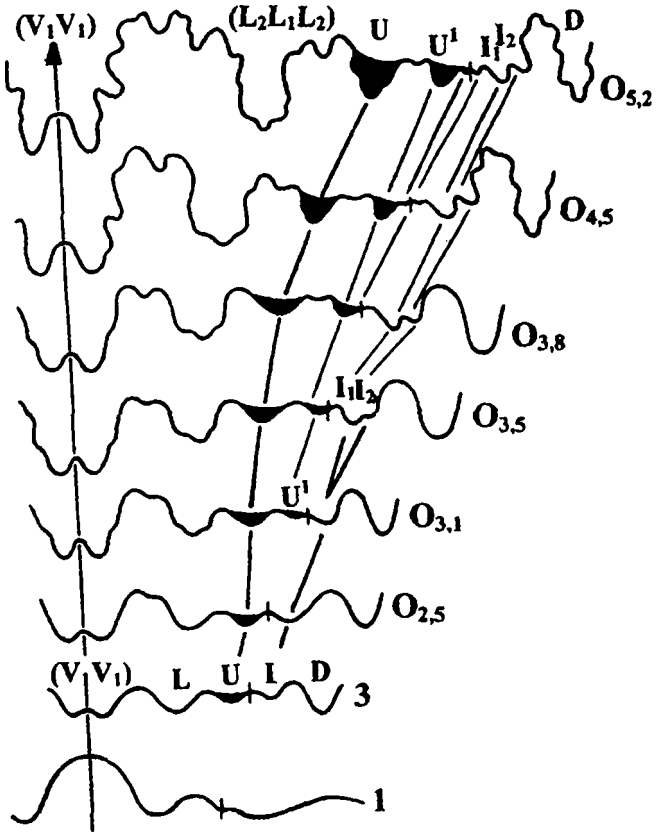


Рис. 7. Изменение септальной линии в онтогенезе *Binatisphinctes (Okaites) mosquensis* Fischer, экз. №10/6Е. Рязанская область, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей

У Stephanoceratidae новые элементы закладываются на склонах лопасти I асимметрично, на внешнем склоне которой недалеко от ее основания появляется лопасть U^1, а на внутреннем склоне, ближе к вершине седла - I_2 (см. рис. 14). Почти такая же картина наблюдается у Parkinsoniidae (см. рис. 3) и Morphoceratidae (Schindewolf, 1965,

рис. 297-299). В дальнейшем лопасть I_2 быстро углубляется и становится более выраженной, чем лопасть I_1. Следует заметить, что у представителей Stephanoceratidae - *Polyplectites*, судя по рисункам О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1965, рис. 258-259), новый элемент закладывается ближе к вершине седла I/D.

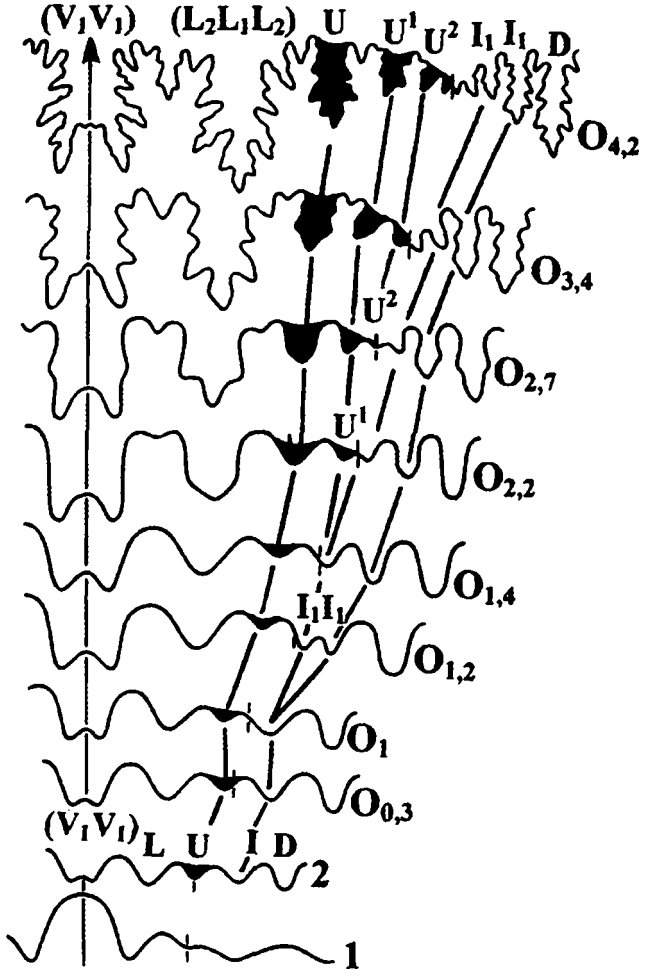


Рис. 8. Изменение септальной линии в онтогенезе *Pseudohaploceras douvillei* (Fallot), экз. № 8(107/32). Дагестан, с. Цудахар, нижний апт

Группу аммонитов, имеющих аналогичный путь развития септальной линии, мы относим к подотряду Perisphinctina, диагноз которого дается ниже.

Подотряд Perisphinctina Besnosov & Michailova, 1983
(emend. Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze & Sharikadze, 1999)

Диагноз. Раковины характеризуются различной степенью инволютности, умеренно вздутыми или сферической формы оборотами. У ряда представителей развит киль. Скульптура слабо или сильно развита. Формула септальной линии на ранней стадии онтогенеза - $(V_1V_1)LUU^1{:}I_1I_2D$. На более поздней - новые элементы появляются в пределах шовной линии за счет расчленения внешнего склона интернилатеральной лопасти, где и образуется сутуральная лопасть разной степени провисания.

Состав подотряда. Надсемейства: Hammatoceratoidea Buckman, 1887, Stephanoceratoidea Neumayr, 1875, Perisphinctoidea Steinmann, 1890.

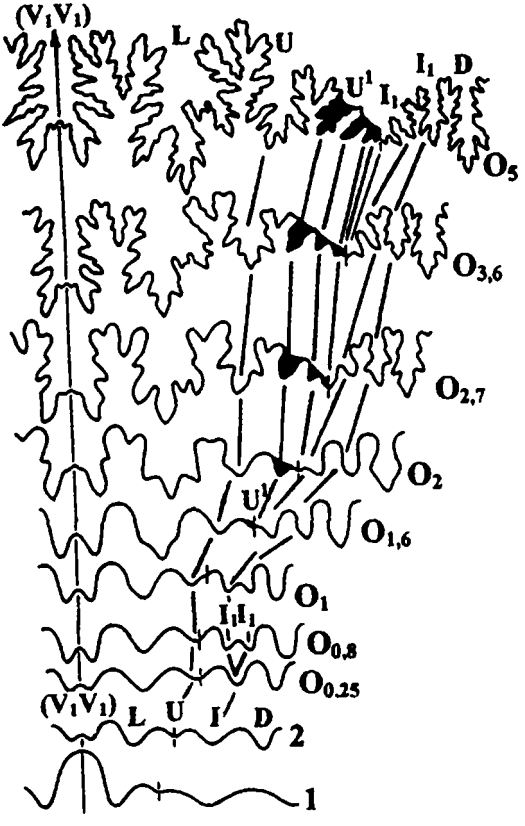


Рис. 9. Изменение септальной линии в онтогенезе *Pseudosilesites seranoniformis* Fg., экз. № 8(404/9). Северо-Западный Кавказ, р. Вулан, верхний апт

Второй тип. Для септальной линии этого типа характерно асимметричное (семейства: Olcostephanidae, Dorsoplanitidae, Ataxioceratidae и др.) или симметричное (семейства: Berriasellidae, Craspeditidae, Desmoceratidae, Hoplitidae и др.) деление интернилатеральной лопасти. Симметричное деление наиболее характерно для последних двух семейств. После деления лопасти I закладывается лопасть U^1. В дальнейшем ветви интернилатеральной лопасти обособляются - внутренняя занимает место рядом с дорсальной, а внешняя смещается к шовной линии. В результате расчленения внешнего склона внешней ветви образуется сутуральная лопасть (см. рис. 8, 9, 16, 18).

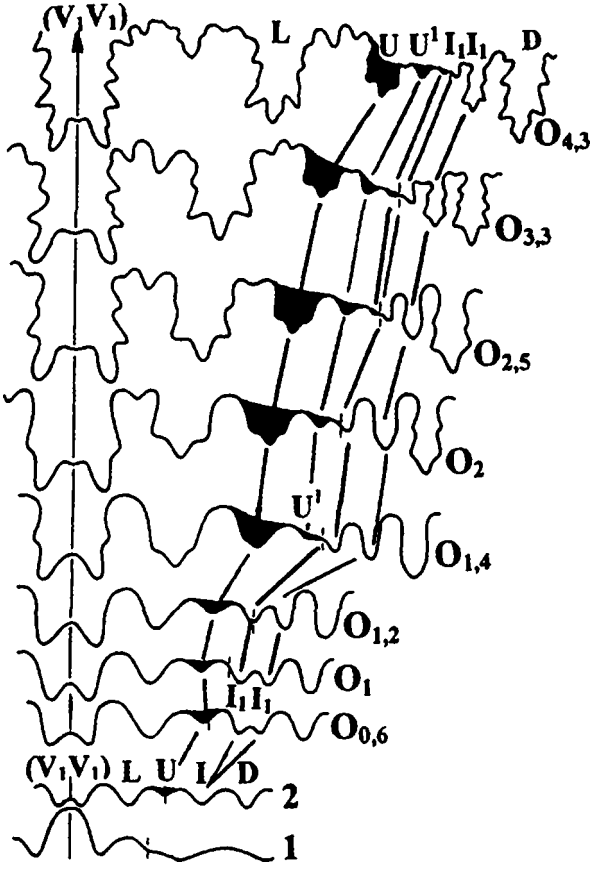


Рис. 10. Изменение септальной линии в онтогенезе *Leymeriella tera* Sav., экз. № 1309/1. Западный Копетдаг, ущ. Чалсу, нижний альб

Почти все элементы септальной линии прямолинейны и взаимопараллельны. Такой тип линии характерен для надсемейств Olcostephanoidea Pavlov, Desmoceratoidea Zittel и Hoplitoidea H. Douville (Безносов, Михайлова, 1983; Кванталиани, Ломинадзе, 1984; Кванталиани, 1989; Ломинадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1991; Lominadze, Sharikadze, Kvantaliani, 1993a). При этом, надо сказать, что у Desmoceratoidea и Hoplitoidea хорошо наблюдается явление акселлерации, когда время появления новых элементов сдвигается на все более ранние стадии развития. Например, деление лопасти I у раннеаптского *Pseudohaploceras* происходит в начале второго оборота (см. рис. 8), у позднеаптских *Neoastieria* (см. рис. 16) и *Pseudosilesites* (см. рис. 9) - в середине второго оборота, среднеальбского *Parasilesites* (Михайлова, 1983, рис. 79) - на третьей линии, а у раннетуронского *Beschtubeites beschtubensis* Ilyin (Hoplitoidea, Placenticeratidae) - в примасутуре (Михайлова, 1983, рис. 106).

Группу аммонитов, имеющих аналогичный путь развития септальной линии, мы объединяем в подотряд **Olcostephanina,** диагноз которого дается ниже.

Подотряд Olcostephanina Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze & Sharikadze, 1999

Диагноз. Раковины со сплющенными дисковидными или с очень сильно вздутыми оборотами. Вентральная сторона может быть уплощенной, выпуклой или уплощенно-выпуклой, иногда с килем или желобом. Раковины сильно или слабо скульптированы с бугорками на ребрах или без них. Формула септальной линии на ранней стадии развития - $(V_1V_1)LUU^1{:}I_2I_1D$ или $(V_1V_1)LUU^1{:}I_1I_1D$. Последующее развитие происходит в области шовной линии за счет усложнения седла U^1/I_2 или U^1/I_1.

Состав подотряда. Надсемейства: Olcostephanoidea Pavlov, 1892, Desmoceratoidea Zittel, 1895, Hoplitoidea H. Douville, 1890.

Третий тип септальной линии резко отличается от двух остальных. Он характерен для тех групп аммонитов, которые создают надсемейство Cardioceratoidea Siemiradzki [семейства: Cardioceratidae, Macrocephalitidae, Mayaitidae, Kosmoceratidae, Otoitidae, Sphaeroceratidae (Кванталиани, Ломинадзе, 1984; Ломинадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1991; Lominadze, Sharikadze, Kvantaliani, 1993a; Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze, Sharikadze, 1999].

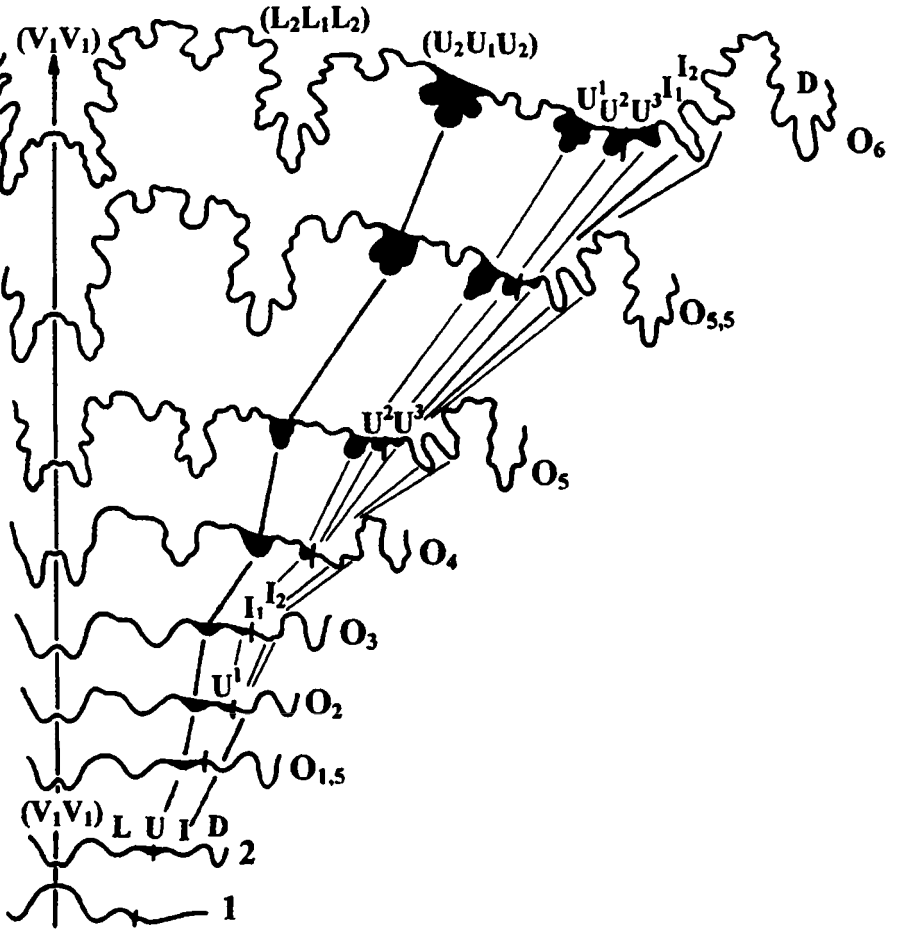


Рис.11. Изменение септальной линии в онтогенезе *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., экз. №10/22Е. Рязанская область, р. Ока, с.Елатьма, средний келловей

У анцестральных представителей - у Otoitidae и Spaeroceratidae новая, шестая лопасть (I^1) закладывается на склоне дорсальной лопасти, у седла I/D, а у более молодых - на вершине того же седла. По данным О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1965) и нашим наблюдениям это явление хорошо прослеживается в филогенетическом ряду: Otoitidae→Sphaeroceratidae → Macrocephalitidae → Kosmoceratidae → Cardioceratidae.

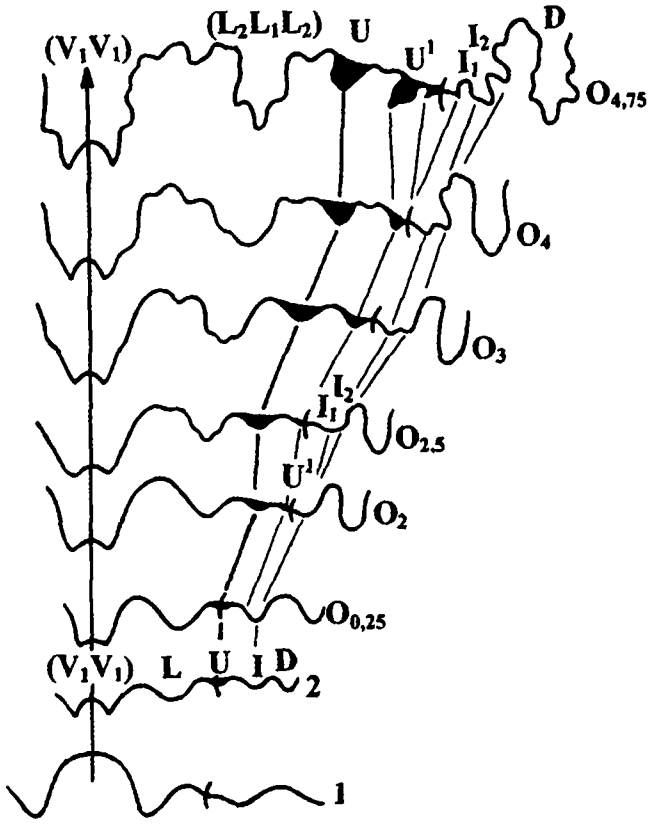


Рис. 12. Изменение септальной линии в онтогенезе *Choffatia kontkiewiczi* Spath, экз. № 12 (2144/1). Рязанская область, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей

Интересная картина наблюдается у представителей семейства Macrocephalitidae, занимающего промежуточное положение в этом ряду. На ранней стадии онтогенеза у некоторых видов (см. рис. 17) лопасть I^1 закладывается на вершине седла I/D, разделяя его симметрично. У некоторых же она делит асимметрично упомянутое седло. По данным Ж. Тиерри (Thierry, 1975, 1978), аналогичная картина наблюдается и у других макроцефалитов. Гетеротопность лопасти I^1 в данном случае, по нашему мнению, может послужить доказательством родственных связей макроцефалитов со сфероцератидами, с одной стороны и с кардиоцератидами - с другой. Исключение составляет Kosmoceratidae, у которого I^1 формируется на противоположной стороне (в сторону лопасти I). Формула септальной линии

$(V_1V_1)LUU^1:II^1D$. Позднее лопасть I^1 быстро углубляется, становится самостоятельной и фактически занимает место интернилатеральной лопасти. Характерно, что дифференциация лопасти I происходит после зарождения лопасти U^1. У некоторых представителей Otoitidae, в частности, у *Otoites* и *Emileia* (Schindewolf, 1965, рис. 246, 250) после образования U^1 и I^1 асимметрично делится интернилатеральная лопасть I - I_1I_2, аналогично тому, как это наблюдается у Stephanoceratoidea. По нашему мнению, это обстоятельство дает основание говорить о родственных связях между стефаноцератидами и отоитидами.

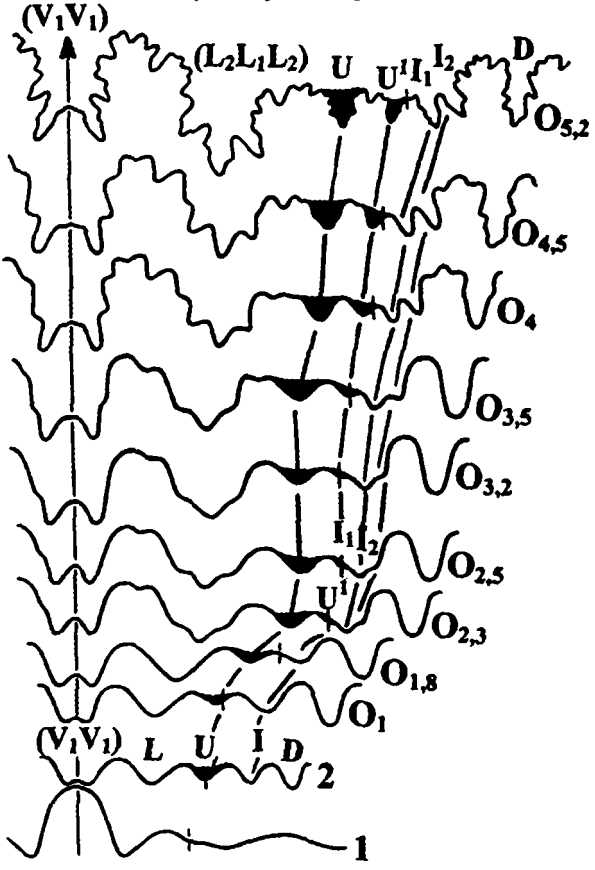


Рис. 13. Изменение септальной линии в онтогенезе *Erymnoceras doliforme* (Roman), экз. №20/56-1. Северный Кавказ, р. Черек Балкарский, средний келловей

Гетеротопность в образовании лопасти U^1 наблюдается у представителей Kosmoceratidae. В одних случаях она закладывается на

внешнем склоне интернилатеральной лопасти, вблизи ее основания (см. рис. 19) или выше по этому же склону, вблизи вершины седла U/I (Schindewolf, 1965, рис. 271-273). Однако, гдебы ни закладывалась упомянутая лопасть - у основания I или у вершины седла U/I, она всегда располагается у шовной линии. Дальнейшее развитие септальной линии идет приблизительно по одному и тому же плану. Появление новых элементов происходит за счет расчленения седел U^1/I_2 или U^1/I_1.

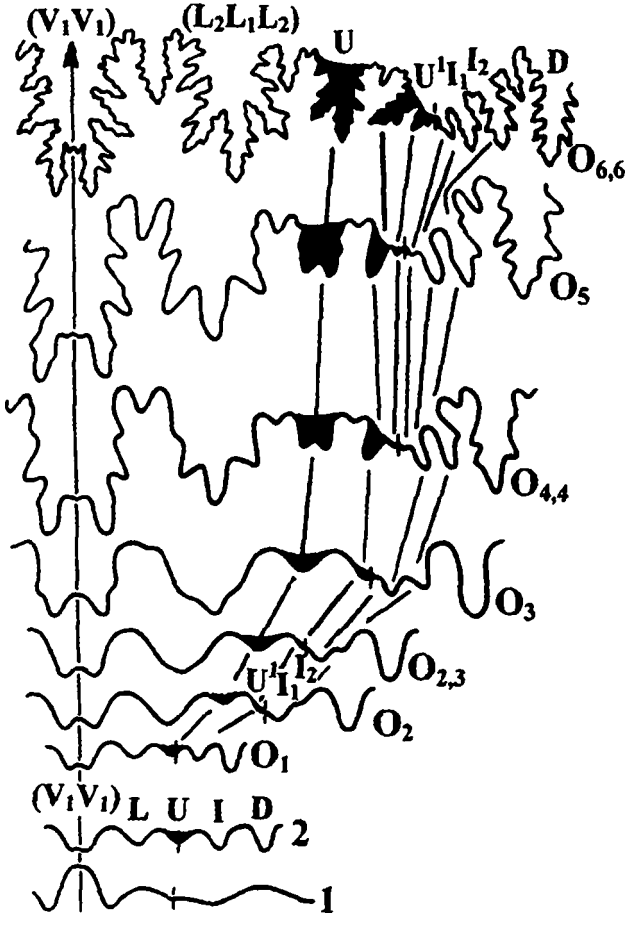


Рис. 14. Изменение септальной линии в онтогенезе *Stephanoceras sp.*, экз. №589. Местонахождение неизвестно, верхний байос

Интересно отметить, что у некоторых *Macrocephalites* примасутура шестилопастная (см. рис. 17). Шестой элемент появляется в

результате деления умбиликальной лопасти, у основания которой формируется вторичное мелкое седло. Правда, скоро (через 3-4 линии) вновь образованное вторичное седло редуцируется и линия становится пятилопастной.

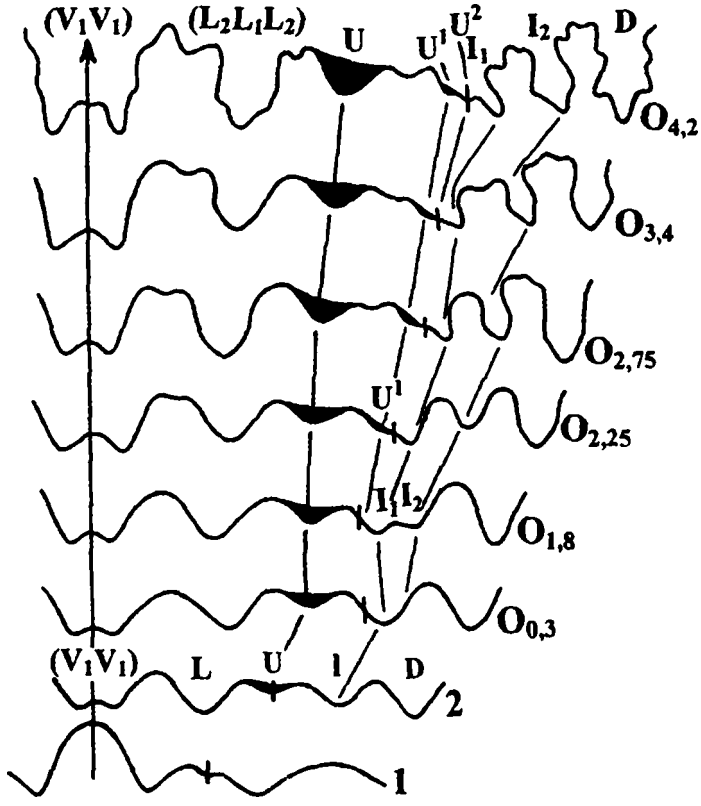


Рис. 15. Изменение септальной линии в онтогенезе *Himalayites* sp. juv., экз. №4(109/32-1). Армения; из обломков среднеюрско-нижнемеловых известняков офиолитовой зоны Веди

Следует заметить, что аналогичная картина наблюдается у тетрагонитид (Schindewolf, 1968; Михайлова, 1977, 1979; Кривошапкина, 1978; Шарикадзе, 1984). В конце первого оборота у тетрагонитид происходит редукция вторичного седла, развитого у основания умбиликальной лопасти, и линия становится пятилопастной (Шиндевольф и Кривошапкина считают, что у тетрагонитид редукции не происходит).

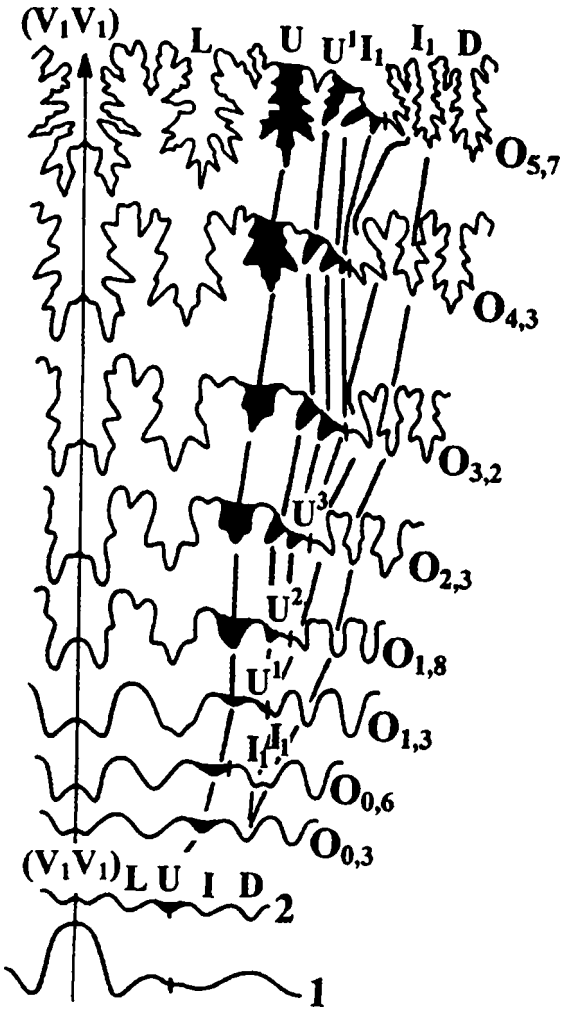


Рис. 16. Изменение септальной линии в онтогенезе *Neoastieria reliqua* Eg., экз. № 8(403/33). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, верхний апт

Несомненно, эти данные нельзя рассматривать как доказательства прямых родственных связей между тетрагонитидами и макроцефалитидами. Во-первых, двураздельность умбиликальной лопасти не всегда четко наблюдается среди упомянутых групп, а во-вторых, вторичное седло исчезает и не влияет на дальнейшую судьбу этой лопасти. Можно предположить, что раннее расчленение умбиликальной лопасти и дальнейшая редукция вторичного седла опреде-

ляются, с одной стороны, расположением этой лопасти на шовной линии, где обычно происходит формирование новых элементов и, с другой, - сужением оборота в области первичного пережима.

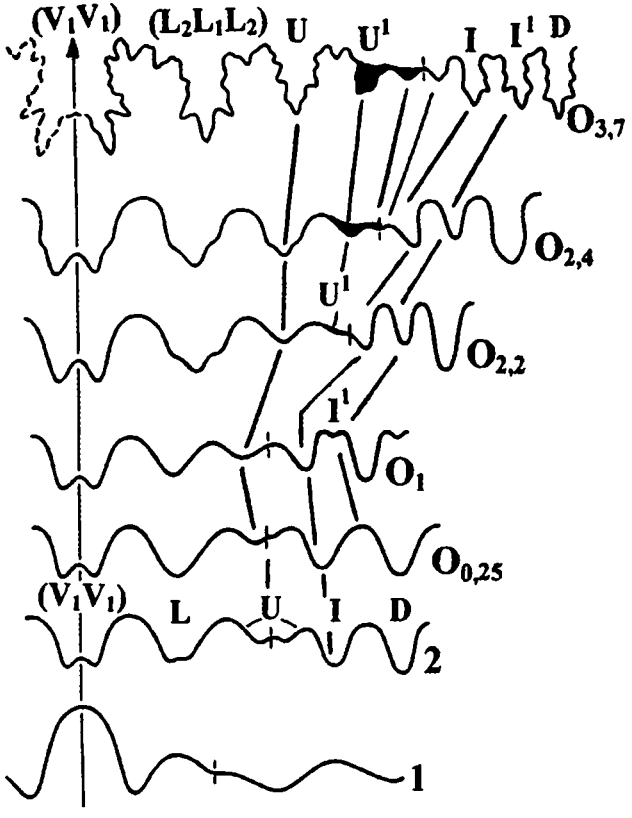


Рис. 17. Изменение септальной линии в онтогенезе *Macrocephalites* sp. juv., экз. №31/1. Северный Кавказ, р. Ардон, нижний келловей

Существование шестилопастной примасутуры в упомянутых аммонитах можно также объяснить наличием несколько более высокого внутрикамерного давления на ранней стадии развития, по сравнению с тем, когда происходит редукция вторичного седла. Следует заметить, что у некоторых представителей *Macrocephalites* и *Cadoceras* примасутура "верхом сидит" на просутуре. При этом примасутура представляется недоразвитой - она слабо расчленена, иногда состоит из четырех лопастей (см. рис. 20).

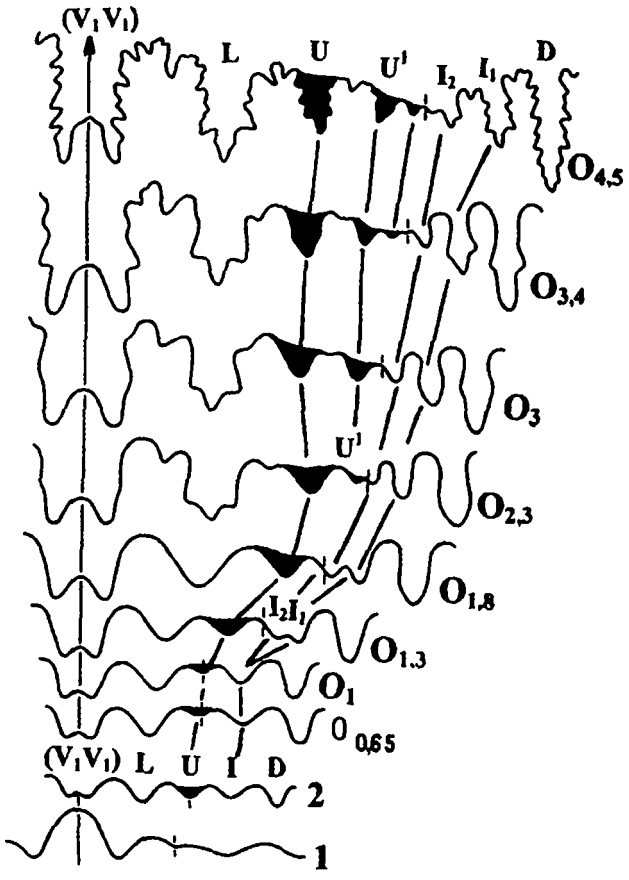


Рис. 18. Изменение септальной линии в онтогенезе *Epivirgatites nikitini* Mich., экз. №4(11/4). Русская платформа, р. Волга, пос. Кашпир, средняя волга

Группу аммонитов, имеющих аналогичный путь развития септальной линии мы объединяем в подотряд **Cardioceratina**, диагноз которого дается ниже.

Подотряд Cardioceratina Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze & Sharikadze, 1999

Диагноз. Раковины характеризуются инволютными или слабоинволютными оборотами. Поперечное сечение копьеобразное или овальной формы. Пупок узкий или умеренно широкий. Ребра

тонкие или грубые, иногда изгибаются серпообразно, с бугорками или без них. На ранней стадии развития формула септальной линии - $(V_1V_1)LUU^1:II^1D$. Дальнейшее ее усложнение и развитие происходит за счет образованной на седле U^1/I лопасти.

Состав подотряда. Надсемейство Cardioceratoidea Siemiradzki, 1891.

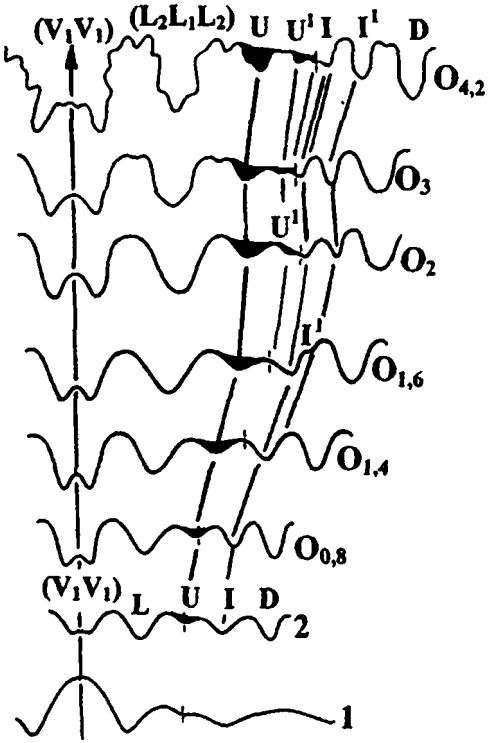


Рис. 19. Изменение септальной линии в онтогенезе *Kosmoceras jason* (Rein.), экз. №1001/1. Рязанская область, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей

В 1991 году Н.В. Безносов и И.А. Михайлова установили новый подотряд Haploceratina, некоторые представители которого изучались и нами. Так, например, у *Leioceras, Costileioceras, Ludwigia* (см. рис. 29, 33, 37) септальная линия усложняется за счет расчленения седла U/I, а интернилатеральная лопасть остается цельной. Такая же картина наблюдается и у *Mantelliceras* (Acanthoceratidae, Безносов, Михайлова, 1991, рис. 6), а также у представителей семейств Strigoceratidae, Sonniniidae и др. Однако в некоторых случаях интер-

нилатеральная лопасть I делится на две не вполне обособленные ветви (Schindewolf, 1963, рис. 192, 195, 197).

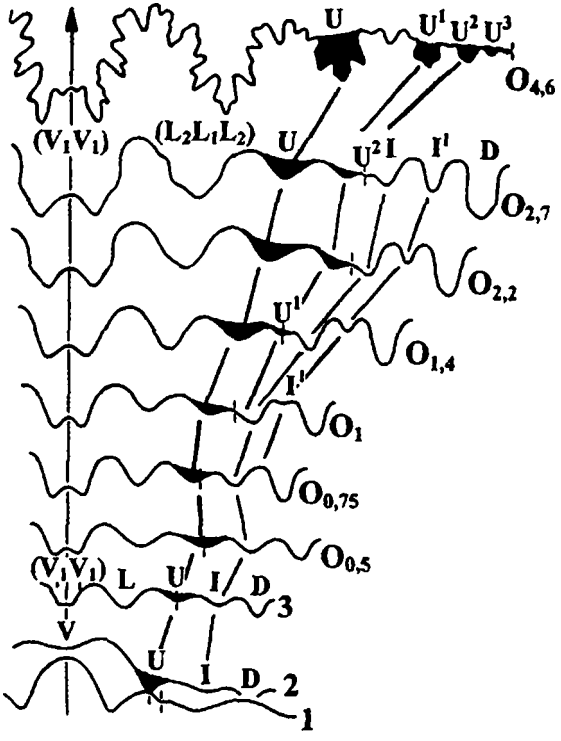


Рис. 20. Изменение септальной линии в онтогенезе *Cadoceras elatmae* (Nik.), экз. №E/5. Рязанская область, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей

Особняком стоят представители Oppeliidae, у некоторых представителей которого интернилатеральная лопасть отчетливо делится на две симметричные или асимметричные ветви, хотя и у них усложнение септальной линии происходит за счет расчленения первичного седла U/I. Так, например, у изученного нами представителя оппелиид - *Putealiceras (Zieteniceras) pseudocracoviense* (Tsyt.) просутура трех-, а примасутура пятилопастная. В конце второго оборота интернилатеральная лопасть делится почти симметрично (см. рис. 21), однако в дальнейшем внешняя ветвь не получает сколько-нибудь заметного развития. Онтогенез септальной линии имеет следующий вид: $(V_1V_1)LUID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1U^2U^3{:}U^4I_1I_1D$.

Ниже приводится диагноз подотряда **Haploceratina**.

Подотряд Haploceratina Besnosov & Michailova, 1983

Диагноз. Раковины инволютные или полуинволютные, сжатые с боков, оксиконические или платиконические, скульптированные или гладкие. Примасутура пятилопастная - VLUID. Новые элементы появляются за счет расчленения седла U/I. Интернилатеральная лопасть остается цельной, а в некоторых случаях делится на две симметричные или асимметричные ветви.

Состав подотряда. Надсемейства: Haploceratoidea Zittel, 1884; Sonniniioidea Buckman,1892; Acanthoceratoidea Hyatt, 1900.

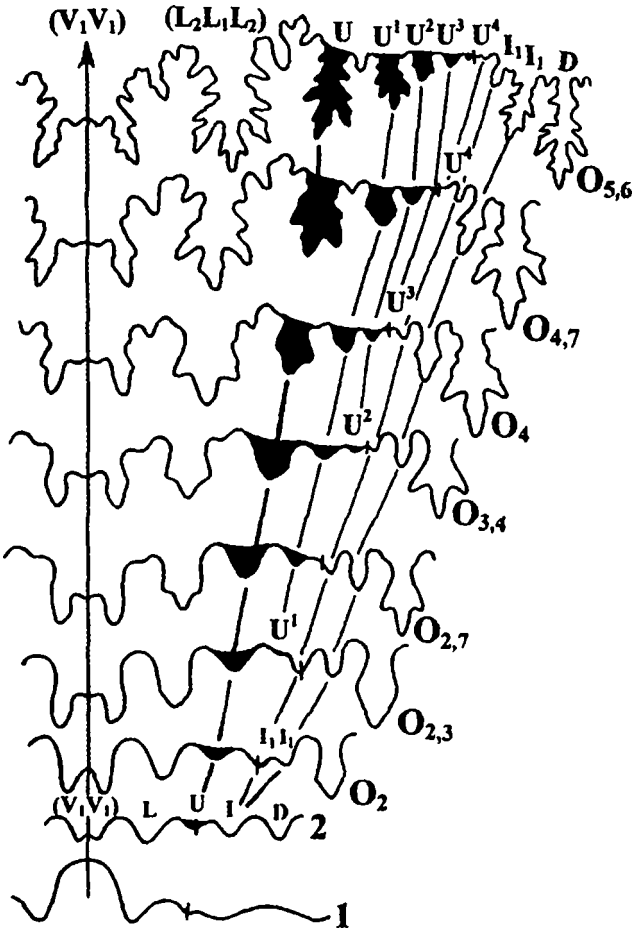


Рис. 21. Изменение септальной линии в онтогенезе *Putealiceras (Zieteniceras) pseudocracoviense* (Tsyt.), экз. № 10/613. Северный Кавказ, р. Черек Балкарский, средний келловей

Таким образом, на основании изучения полного морфогенеза раковин мезозойских Ammonitida и анализа литературных данных можно заключить, что кардинальные преобразования септальных линий происходят, в основном, в области шовной линии и имеют важное систематическое значение. На этом основании можно выделить резко отличающиеся, но родственные группы, которые можно возвести в ранг подотряда. Вместе с уже известными [Ammonitina, Perisphinctina (emend.), Haploceratina и Ancyloceratina] нами предлагается **два новых подотряда - Cardioceratina и Olcostephanina.**

Резюмируя изложенное, систематика отряда Ammonitida нам представляется в следующем виде:

О т р я д Ammonitida Hyatt, 1889 (pars)

Подотряд Ammonitina Hyatt, 1889

Н а д с е м е й с т в о Psiloceratoidea Hyatt, 1867

Семейство Psiloceratidae Hyatt, 1867
Семейство Schlotheimiidae Spath, 1923
Семейство Arietitidae Hyatt, 1874
Семейство Oxynoticeratidae Hyatt, 1875
Семейство Cymbitidae Buckman, 1919
Семейство Echioceratidae Buckman, 1913

Н а д с е м е й с т в о Dactylioceratoidea Hyatt, 1867

Семейство Eoderoceratidae Spath, 1929
Семейство Polymorphitidae Haug, 1887
Семейство Liparoceratidae Hyatt, 1867
Семейство Amaltheiidae Hyatt, 1867
Семейство Dactylioceratidae Hyatt, 1867

Н а д с е м е й с т в о Hildoceratoidea Hyatt, 1867

Семейство Hildoceratidae Hyatt, 1867

Подотряд Haploceratina Besnosov & Michailova, 1983

Н а д с е м е й с т в о Haploceratoidea Zittel, 1884

Семейство Strigoceratidae Buckman, 1924
Семейство Haploceratidae Zittel, 1884
Семейство Aconoceratidae Spath, 1923
Семейство Binneytidae Reeside, 1927
Семейство Oppeliidae Bonarelli, 1894

Н а д с е м е й с т в о Sonniniioidea Buckman, 1892

Семейство Graphoceratidae Buckman, 1905
Семейство Sonniniidae Buckman, 1892
Семейство Thamboceratidae Arkell, 1952
Семейство Clydoniceratidae Buckman, 1924
Надсемейство Acanthoceratoidea Hyatt, 1900
Семейство Brancoceratidae Spath, 1933
Семейство Fliskiidae Adkins, 1928
Семейство Lyelliceratidae Spath, 1921
Семейство Acanthoceratidae Hyatt, 1900
Семейство Vascocertidae Spath, 1925
Семейство Tissotiidae Hyatt, 1900
Семейство *Cailopoceratidae* Hyatt, 1903
Семейство Collignoniceratidae Wright & Wright, 1951
Семейство Sphenodiscidae Hyatt, 1900

Подотряд Perisphinctina Besnosov & Michailova, 1983

(emend. Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze & Sharikadze, 1999)

Надсемейство Hammatoceratoidea Buckman, 1887
Семейство Hammatoceratidae Buckman, 1887
Надсемейство Stephanoceratoidea Neumayr, 1875
Семейство Stephanoceratidae Neumayr, 1875
Семейство Erycitidae Spath, 1928
Семейство Morphoceratidae Hyatt, 1900
Семейство Parkinsoniidae Buckman, 1920
Семейство Tulitidae Buckman, 1921
Семейство Oecoptychiidae Arkell, 1937
Надсемейство *Perisphinctoidea Steinmann*, 1890
Семейство Perisphinctidae Steinmann,1890
Семейство Reineckeiidae Hyatt, 1900
Семейство Pachyceratidae Buckman, 1918
Семейство Himalayitidae Spath, 1925

Подотряд Olcostephanina Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze & Sharikadze, 1999

Надсемейство *Olcostephanoidea* Pavlov, 1892
Семейство Olcostephanidae Pavlov, 1892
Семейство Ataxioceratidae Buckman, 1921

Семейство *Dorsoplanitidae* Arkell, 1950
Семейство Craspeditidae Spath, 1924
Семейство Berriasellidae Spath, 1922
Семейство Aulacostephanidae Spath, 1924
Семейство Aspidoceratidae Zittel, 1895
Семейство Oosterellidae Breistroffer, 1940
Семейство Simoceratidae Spath, 1924
Надсемейство *Desmoceratoidea* Zittel, 1895
Семейство Desmoceratidae Zittel, 1895
Семейство Holcodiscidae Spath, 1924
?Семейство Pulchelliidae H. Douville, 1890
Семейство Silesitidae Hyatt, 1900
Семейство Pachydiscidae Spath, 1922
Семейство Munieriсeratidae Wright, 1962
Семейство *Leymeriellidae Breistroffer*, 1951
Семейство Venezuellidae Kvantaliani, 1980
Семейство Kossmaticeratidae Spath, 1922
Надсемейство Hoplitoidea H. Douville, 1890
Семейство Hoplitidae H. Douville, 1890
Семейство Placenticeratidae Hyatt, 1900
Семейство Schloenbachiidae Parona & Bonarelli, 1894
Семейство Trochleiceratidae Breistroffer, 1952
Семейство Engonoceratidae Hyatt, 1900

Подотряд Cardioceratina Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze & Sharikadze, 1999

Надсемейство Cardioceratoidea Siemiradzki, 1891
Семейство Cardioceratidae Siemiradzki, 1891
Семейство Otoitidae Maske, 1907
Семейство Sphaeroceratidae Buckman, 1920
Семейство Macrocephalitidae Buckman, 1922
Семейство *Kosmoceratidae* Haug, 1887
Семейство Mayaitidae Spath, 1928

На приводимой филогенетической схеме показаны типы развития *септальных линий некоторых представителей Ammonitida* (см. рис. 22).

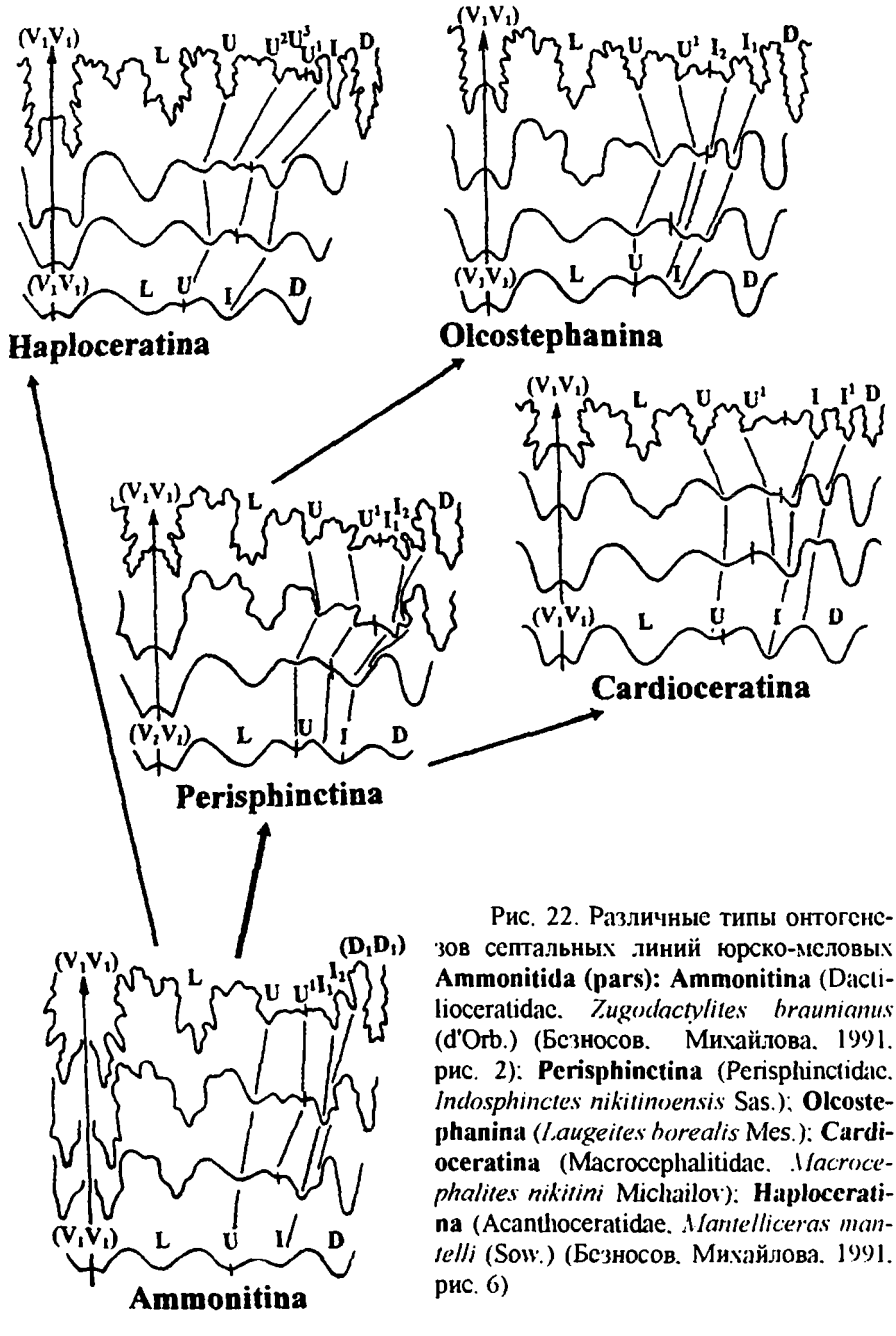


Рис. 22. Различные типы онтогенезов септальных линий юрско-меловых **Ammonitida (pars): Ammonitina** (Dactilioceratidae. *Zugodactylites braunianus* (d'Orb.) (Безносов, Михайлова, 1991, рис. 2); **Perisphinctina** (Perisphinctidae. *Indosphinctes nikitinoensis* Sas.); **Olcostephanina** (*Laugeites borealis* Mes.); **Cardioceratina** (Macrocephalitidae. *Macrocephalites nikitini* Michailov); **Haploceratina** (Acanthoceratidae. *Mantelliceras mantelli* (Sow.) (Безносов, Михайлова, 1991, рис. 6)

Первым подотрядом, возникшим в начале раннеюрского времени, является Ammonitina, представители которого имеют много общего с филлоцератидами и литоцератидами (Безносов, Михайлова, 1991). От аммонитина позднее - в тоарское время дивергировал подотряд Perisphinctina, а в байосское время - Haploceratina. От Perisphinctina в байосское время возникает подотряд Cardioceratina, а в келловее - Olcostephanina. По всей вероятности, в титонском веке от последнего происходит подотряд Ancyloceratina.

Внутри подотрядов, по нашему мнению, можно установить три филогенетических ряда:

1) Psiloceratoidea→Eoderoceratoidea→Hammatoceratoidea→Stephanoceratoidea → Perisphinctoidea → Olcostephanoidea→Desmoceratoidea→ Hoplitoidea,
2) Hammatoceratoidea→ Stephanoceratoidea→Cardioceratoidea,
3) Eoderoceratoidea→Hildoceratoidea→Sonniniioidea→Haploceratoidea→Acanthoceratoidea.

Таким образом, на основании изучения морфогенеза септальной линии, скульптуры, формы сечения оборотов и элементов внутреннего строения раковины, нами предлагаются схемы филогенетических взаимосвязей (см. рис. 23 и 24).

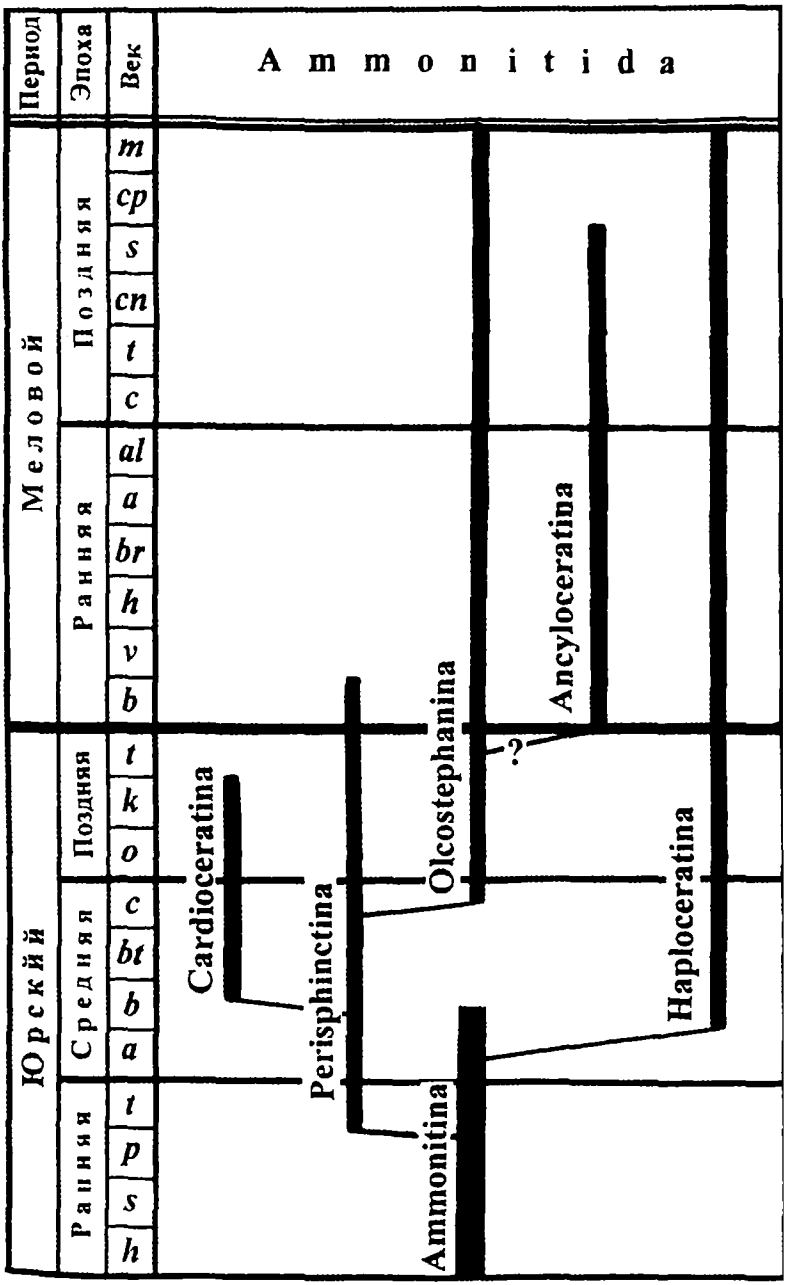


Рис. 23. Филогенстическая схема юрско-меловых подотрядов Ammonitida

Рис. 24. Филогенетическая схема юрско-меловых надсемейств Ammonitida (pars)

ГЛАВА II

МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНИТИД

Отряд Ammonitida Hyatt, 1889

Подотряд Haploceratina Besnosov & Michailova, 1983

Надсемейство Sonniniioidea Buckman, 1892

Семейство Graphoceratidae Buckman, 1905

Подсемейство Leioceratinae Spath, 1936

Род *Leioceras* Hyatt, 1867

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости - 3 экз. и развернуты до протоконха 4 экз. *Leioceras opalinum* (Rein.). Северный Кавказ, р. Лаба, нижний аален.

Протоконх. В медиальном сечении круглый с незначительно уплощенной вентральной стороной - Дп=0,35-0,53; дп=0,32-0,45 (см. рис. 25).

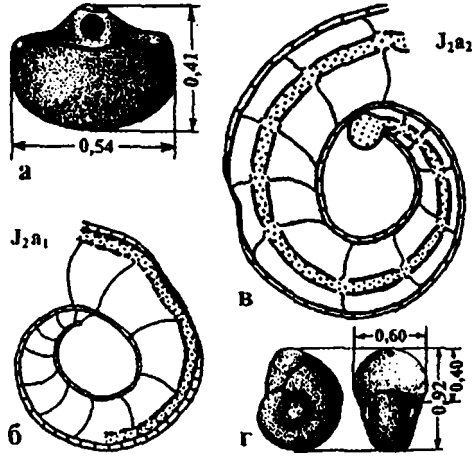


Рис. 25. Протоконх и стрсснис первого оборота *Leioceras opalinum* (Rein.): а - экз. № 84(1269/1), б - экз. № L-2, в - экз. № 84(1256/5), г - *Leioceras* sp., экз. № 84(1269/3)

Цекум мелких размеров, в плоскости симметрии чашевидной формы - Дц=0,14, дц=0,09.

Сифон *сохранился фрагментарно.* В начале первого оборота занимает центральное положение. Со второй половины того же оборота у экз. № L-2 он сразу занимает привентральное положение (см. рис. 25б), плотно прилегая к вентральной стенке, в то время как у экз. № 84(1458/1) со второй половины - субцентральное, постепенно смещается к вентральной стороне, а затем к концу O_1 и на последующих оборотах - привентральное и неплотно прилегает к вентральной стенке (см. рис. 26).

Диаметр сифона в начале спирали равен 0,05, в конце первого оборота - 0,10, O_2 - 0,15, O_3 - 0,20-0,28, O_4 - 0,35-0,50. В септальных трубках сифон заметно сужается.

Септы, септальные трубки и манжеты. Септальные трубки прохоанитовые, короткие (рис. 26). Количество септ и расстояния между ними приведены на септограмме (рис. 27).

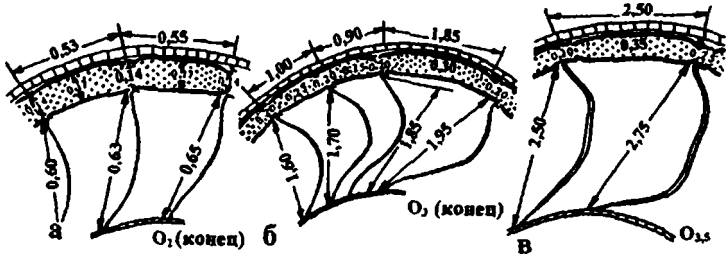


Рис. 26. Сифон и септальные трубки *Leioceras opalinum* (Rein.), экз. № 84(1458/1)

Первичный валик удлиненный - 0,33. Первичный пережим выражен отчетливо (см. рис. 25). Угол первичного пережима - 265-330°.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы в плоскости симметрии - 0,98. Диаметр первого оборота - 1,01-1,20, $Д_2$=2,12-2,58, $Д_3$=4,5-6,00, $Д_4$=10,50-14,50, $Д_5$=22,10.

Форма поперечного сечения внутренних оборотов, до конца O_2 широкоовальная; начиная с третьего - высота начинает возрастать быстрее ширины и в конце шестого оборота, значительно превосходя ее, становится высокоовальной (см. рис. 28). *Киль появляется* во второй половине третьего оборота и выражен отчетливо в конце последнего.

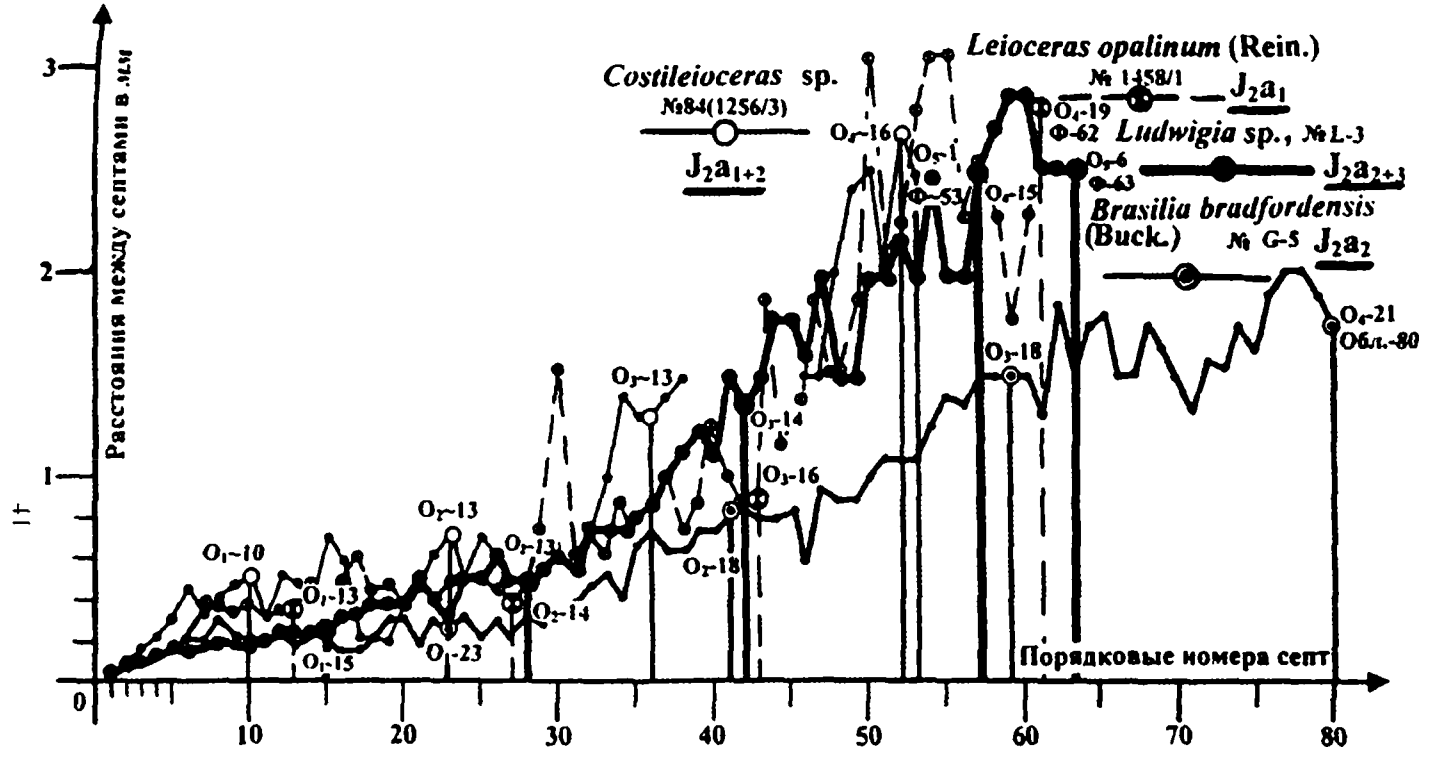


Рис. 27. Септограммы *Costileioceras sp., Leioceras opalinum (Rein.), Ludwigia* sp. и *Brasilia bradfordensis* (Buck.). Обозначеня: **O_1-10, O_2-12...**- число септ на соответствующем обороте, **ф-62** - общее число септ в фрагмоконе при наличии жилой камеры, **обл.** - фрагмокон обломан

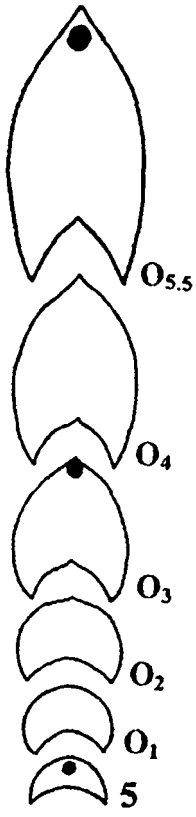


Рис. 28. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Leioceras opalinum* (Rein.), экз. № 84(1269/1)

Последний оборот (экз. № 84(1458/1) уплощенный, состоит из умеренно возрастающих в высоту значительно объемлющих оборотов. Боковые стороны слабо выпуклы, в верхней части постепенно переходят в наружную сторону. Здесь, на брюшной стороне, в начале O_3 появляется слабовыраженный узкий, а позднее невысокий, но четко выраженный киль. В нижней части боковые стороны несколько вогнуты; стенки пупка отвесные. В поперечном сечении обороты имеют форму овала с наибольшей шириной в средней части.

Скульптура. До середины третьего оборота раковина гладкая. Затем начинают появляться следы тонких серповидных ребер, усиливающиеся с ростом раковины. Скульптура последнего оборота представлена четкими серпообразными ребрами, начинающимися у пупкового края. Верхний изгиб, обращенный выпуклостью назад, более значительный, чем нижний, имеющий противоположное направление. При переходе к наружной стороне ребра направлены впе-

ред и вскоре исчезают. Несколько ниже середины боковой поверхности они раздваиваются. В нижней части - более узки и сближены, в верхней же - их ширина возрастает. Здесь значительно увеличиваются и межреберные промежутки. Наряду с основными прослеживаются дополнительные, более тонкие ребра.

Септальная линия изучена на разных стадиях развития - с примасутуры, с третьей линии, с конца O_1 и с середины второго оборота. Примасутура пятилопастная - (V_1V_1)LUID. Вентральная лопасть двураздельная. В середине третьего оборота латеральная лопасть (а позднее умбиликальная) приобретает трехраздельную форму (см. рис. 29). На седле U/I в конце первого оборота зарождается новая лопасть U^1. Интернилатеральная лопасть I остается одноконечной. В дальнейшем новые лопасти появляются за счет деления седла U^1/I то с внешней, то с внутренней стороны.

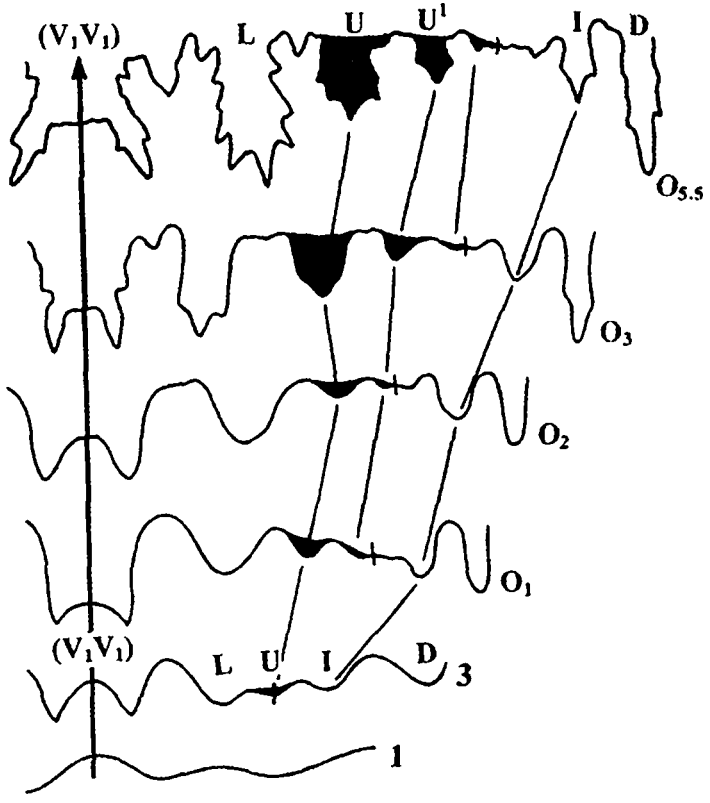


Рис. 29. Изменение септальной линии в онтогенезе *Leioceras opalinum* (Rein.), экз. №84(1269/1)

Лопасти параллельны друг другу. Латеральная и дорсальная лопасти по глубине превосходят вентральную. На последней стадии развития седла имеют одинаковую высоту. Септальная линия развивается следующим образом - $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1$: ID.

Подсемейство Graphoceratinae Buckman, 1905
Р о д *Brasilia* Buckman, 1898

Материал. Аншлиф в медиальной плоскости - *Brasilia bradfordensis* Buck. Местонахождение неизвестно. Средний аален.

Протоконх в медиальном сечении средней величины, почти круглый - Дп=0,50; дп=0,42.

Фиксатор в плоскости симметрии имеет вид длинной нити (0,23), отходящей от цекума.

Сифон *сохранился фрагментарно.* В начале первого оборота занимает центральное положение. Далее, в первой половине того же оборота быстро перемещается к вентральной стороне и в конце третьего - плотно прилегает к ней.

Септы и септальные трубки. Септальные трубки короткие, прохоанитовые. Количество септ и расстояние между ними приведены на септограмме (см. рис. 27).

Первичный валик - удлинен. Первичный пережим выражен нечетко. Угол первичного пережима ~270°.

Форма раковины. Диаметр раковины аммонителлы равен 1,13. Диаметр O_1-1,17, O_2-2,75, O_3-6,80, O_4-16,50.

Раковина последнего оборота перекрывает предыдущий примерно до его середины. Боковые стороны слабо выпуклы. В поперечном сечении имеют овальную форму. Пупок довольно широкий с низкими стенками. На узкой сифональной поверхности проходит слабый киль.

Скульптура представлена сравнительно слабо серпообразно изгибающимися ребрами. Они разветвляются в нижней половине боковых сторон.

Род *Costileioceras* Maubeuge, 1950

Материал. Аншлиф в медиальной плоскости 1 экз. и развернут до протоконха 1 экз. *Costileioceras* sp. Северный Кавказ, р. Лаба, нижний и средний аален.

Протоконх весьма крупных размеров, в медиальной плоскости почти круглый - Дп=0,80, дп=0,78 (см. рис. 30).

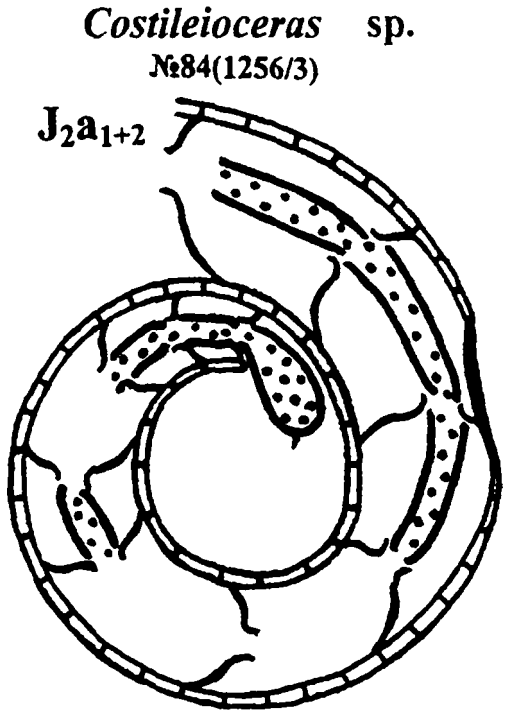


Рис. 30. Протоконх и строение первого оборота

Фиксатор не наблюдается.

Цекум крупных размеров, в плоскости симметрии чашевидной формы (см. рис. 30). Дц=0,20, дц=0,18.

Сифон в начале первого оборота занимает центральное положение. К середине того же оборота несколько смещается к вентральной стороне, что особенно четко наблюдается к концу первого оборота. К концу второго и последующих оборотов сифон прижат к вентральной стенке (см. рис. 31).

В конце первого оборота диаметр сифона равен 0,08, в конце O_2=0,12, O_3=0,30 и O_4=0,45.

Септы и септальные трубки. Септальные трубки прохоанитовые, короткие (см. рис. 31). Количество септ и расстояния между ними приведены на септограмме (см. рис. 27).

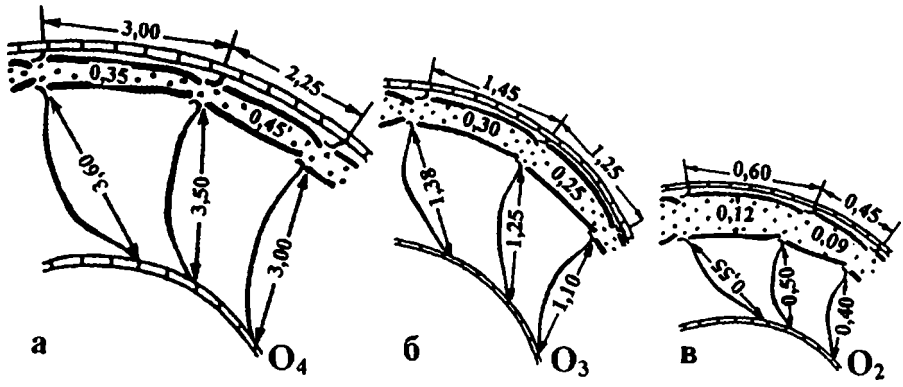


Рис. 31. Сифон и септальные трубки *Costileioceras* sp., экз. № 84(1256/3)

Первичный валик - 0,30, его границы нечеткие. Первичный пережим выражен неотчетливо (см. рис. 30). Угол первичного пережима 340°.

Форма раковины и размеры. Поперечное сечение до четвертого оборота поперечно-овальное, с шириной значительно превышающей высоту (см. рис. 32). Начиная с четвертого и до конца последнего оборота высота начинает быстро возрастать, превосходя ширину, приобретая шлемообразно-овальную форму сечения, вытянутую в высоту. В середине четвертого оборота впервые появляются следы узкого невысокого киля, который постепенно усиливается и далее, на пятом и до конца последнего оборота уже отчетливо развит. Пупок на последнем обороте умеренно широкий с низкими крутыми стенками. Переход боковых сторон в стенки пупка и в наружную поверхность постепенный.

Диаметр аммогнителлы равен 1,75; диаметр первого оборота - 1,88. Диаметры остальных оборотов не замеряются, так как половина оборота обломана.

Скульптура. Первые три, а также начало четвертого оборота гладкие. В конце четвертого появляются первые слабовыраженные ребрышки в виде серповидных штрихов. Скульптура последнего оборота представлена серпообразно изогнутыми ребрами. Они начинаются у пупкового края, направляются вперед, а несколько ниже середины боковой поверхности отклоняются назад и раздваиваются. Далее они вновь обращены вперед и, постепенно ослабляясь, исчезают вблизи киля. Ребра сближены у пупкового края, в верхней час-

ти промежутки между ними увеличиваются, а сами ребра становятся шире.

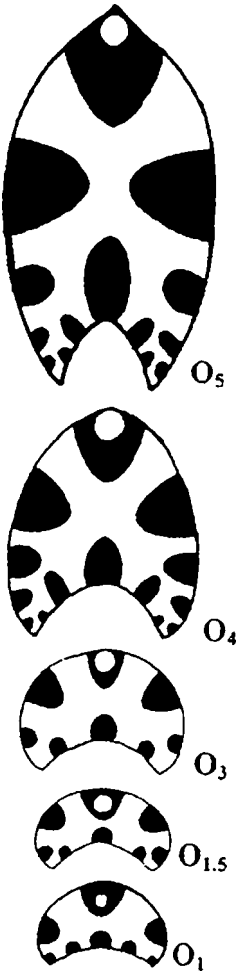


Рис. 32. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Costileioceras* sp., экз. № 84(1252/5)

Септальная линия изучена с начала первого оборота (третья или четвертая линия) и состоит из пяти лопастей - $(V_1V_1)LUID$. Вентральная лопасть двураздельная. В середине третьего оборота латеральная лопасть (а позднее умбиликальная) приобретает трехраздельную форму (см. рис. 33). На седле U/I зарождается новая лопасть U^1. Интернилатеральная лопасть I остается одноконечной. Дорсальная слабо трехраздельная. В дальнейшем новые лопасти появляются за счет деления на мелкие дольки седла U^1/I то с внешней, то с внутренней стороны.

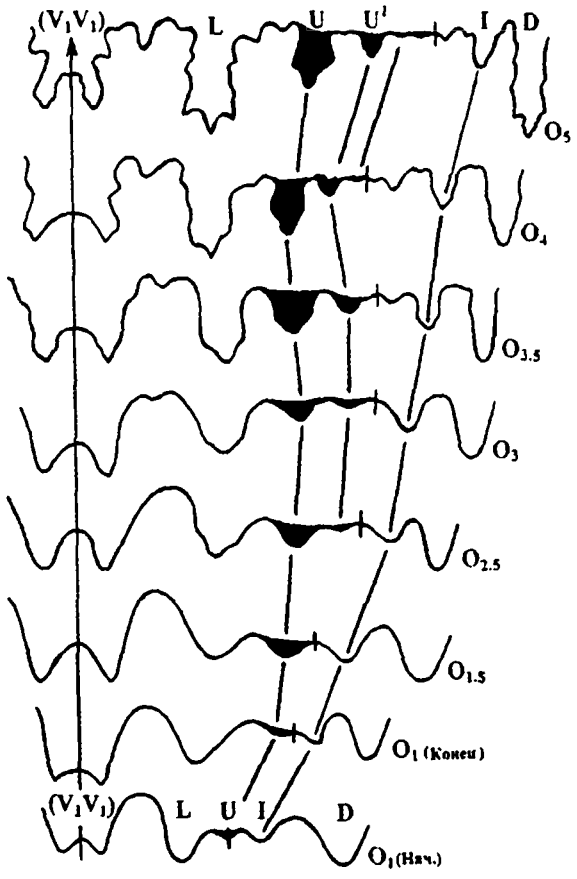


Рис. 33. Изменение септальной линии в онтогенезе *Costileioceras* sp., экз. №84(1252/5)

Лопасти параллельны друг другу. Латеральная и дорсальная лопасти по глубине превосходят вентральную. На последней стадии развития седла имеют одинаковую высоту. Формула септальной линии - $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1$: ID.

Род *Ludwigia* Bayle, 1878

Материал. Аншлиф в медиальной плоскости 1 экз. и развернут до протоконха 1 экз. *Ludwigia* sp. Местонахождение неизвестно. Средний и верхний аален.

Протоконх средней величины в медиальном сечении круглый, с незначительно утолщенной вентральной стороной - Дп=0,45, дп=0,44 (см. рис. 34).

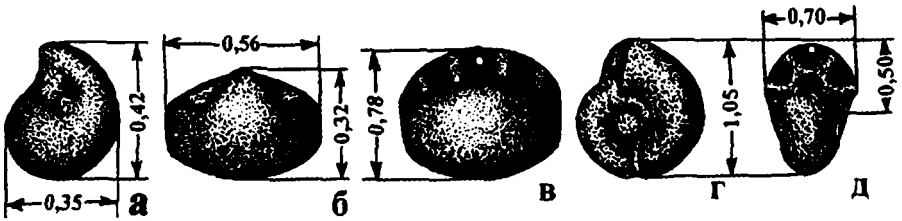


Рис. 34. Протоконх и первый оборот (а-д) *Ludwigia* sp., экз. № 84(1258/3): в - вид сбоку, г - вид сверху, д - вид спереди

Фиксатор в плоскости симметрии имеет вид длинной нити (0,27), отходящей от цекума.

Цекум очень мелкий, шаровидной формы, в медиальной плоскости - Дц=дц=0,06.

Сифон в начале первого оборота занимает центральное положение. Далее, в первой половине того же оборота быстро перемещается к вентральной стороне.

В начале первого оборота диаметр сифона равен 0,04, в конце O_1-0,08, O_2-0,12, O_3-0,25, O_4-0,50.

Септы и септальные трубки. Септальные трубки короткие, прохоанитовые (см. рис. 35). Количество септ и расстояния между ними приведены на септограмме (см. рис. 27).

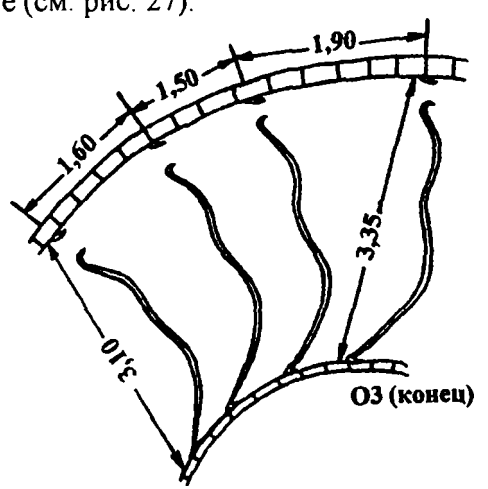


Рис. 35. Септы и септальные трубки *Ludwigia* sp., экз. № G-5.

Первичный валик - удлиненный. Угол первичного пережима 330°.

Форма раковины. Диаметр раковины аммонителлы равен 1,02. Диаметр O_1-1,14, O_2-2,12, O_3-4,85, O_4-11,10 и O_5-27,50.

Форма поперечного сечения до конца четвертого оборота широкоовальная. Позднее высота начинает возрастать быстрее ширины и сечение становится высокоовальной формы. Киль появляется с конца третьего оборота и в конце последнего в сечении приобретает копьевидную форму (см. рис. 36).

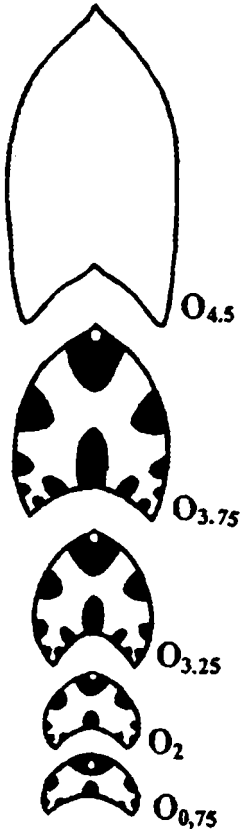


Рис. 36. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Ludwigia* sp., экз. № 84(1458/3)

Раковина состоит из умеренно нарастающих оборотов, объемлющих предыдущие почти до середины их высоты. Последний оборот уплощенный. Переход боковых сторон к брюшной поверхности плавный, однако к стенкам умеренно широкого пупка - резкий.

Скульптура. До конца четвертого оборота раковина гладкая. С конца четвертого и до последнего (пятого) оборота начинает появляться серпообразно изогнутая ребристость, в целом слабо выраженная. Последний оборот состоит из многочисленных серпообразно изгибающихся ребер, которые начинаются у пупкового края и направляются вверх, отклоняясь вперед от радиуса. Затем они изги-

баются назад, а в верхней части - вновь вперед. Ребра раздваиваются в нижней половине боковых сторон оборота или несколько выше. Непосредственное сочленение ребер в отдельных случаях не наблюдается. Имеются одиночные, а также дополнительные ребра.

Септальная линия изучена начиная от просутуры до пятого оборота (см. рис. 37). Примасепта пятилопсатная - $(V_1V_1)L\dot{U}ID$. Вентральная лопасть двураздельная. Латеральная -начинает делиться с середины третьего, а умбиликальная - с начала четвертого оборота. Интернилатеральная лопасть одноконечная. Лопасти L и D глубже вентральной. На конечной стадии развития высота седел одинаковая. Все лопасти параллельны друг другу.

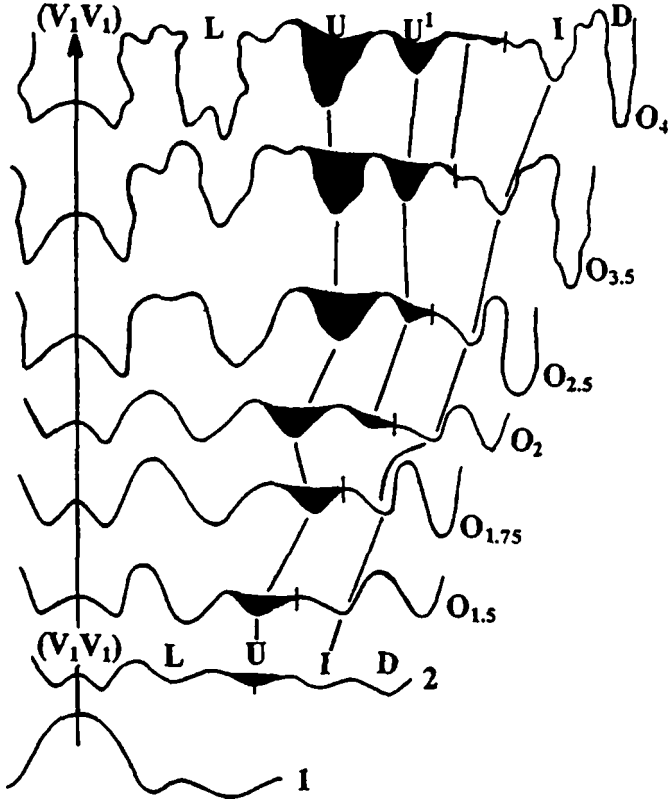


Рис. 37. Изменение септальной линии в онтогенезе *Ludwigia* sp., экз. № 84(1458/3)

Развитие септальной линии представляется следующим образом - $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}ID$.

Подотряд Perisphinctina Besnosov & Michailova,1983
(emend. Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze & Sharikadze, 1999)
Надсемейство Hammatoceratoidea Buckman, 1887
Семейство Hammatoceratidae Buckman, 1887

Род *Bredyia* Buckman, 1910

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости - 2 экз. *Bredyia subinsignis* (Opp.), 1 экз. *Bredyia* sp. Развернуты до протоконха - 5 экземпляров *Bredyia subinsignis* (Opp.) и 2 экз. *Bredyia* sp. Северный Кавказ, с.Хуса-Кардоник, нижний аален, зона Leioceras opalinum.

Протоконх валиковидный, в плоскости симметрии почти круглый - Дп=0,42, дп=0,36 (см. рис. 38).

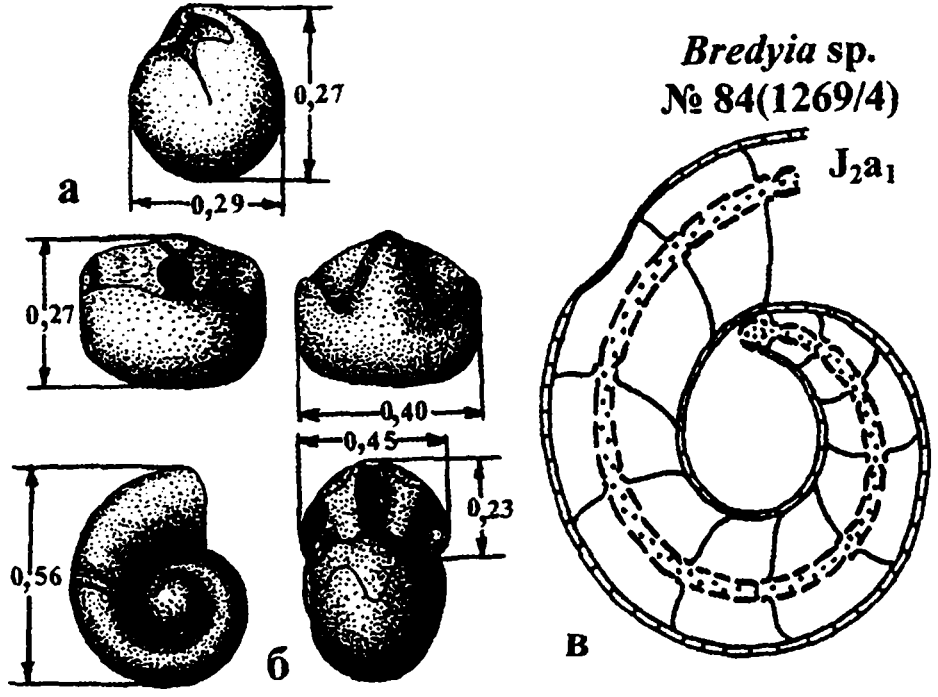


Рис. 38. Протоконх и строение первого оборота *Bredyia* sp.: а,б - экз. № 84(1258), в - экз. № 84(1269/4)

Сифон. Прослеживаются следы сифона, который к концу первого оборота начинает приближаться к вентральной стороне (см. рис. 38в, 39).

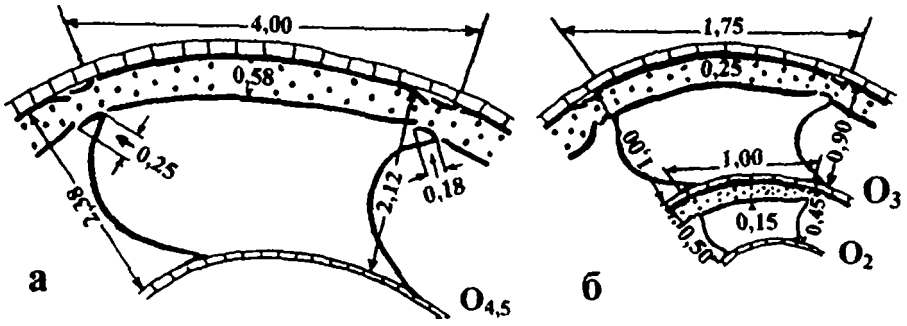


Рис. 39. Сифон и септальные трубки *Bredyia subinsignis* (Opp.). экз. № 84(1256/3)

Первичный пережим и валик выражены очень слабо (см. рис. 38). Угол первичного пережима колеблется в пределах 300-330°.

Септы и септальные трубки. Септальные трубки прохоанитовые, короткие (см. рис. 39). Расстояния между септами вычислены приблизительно, так как до третьего оборота они различаются очень слабо. Начиная с третьего - они отчетливы. В конце фрагмокона наблюдается финальное сближение септ (см. рис. 40,41).

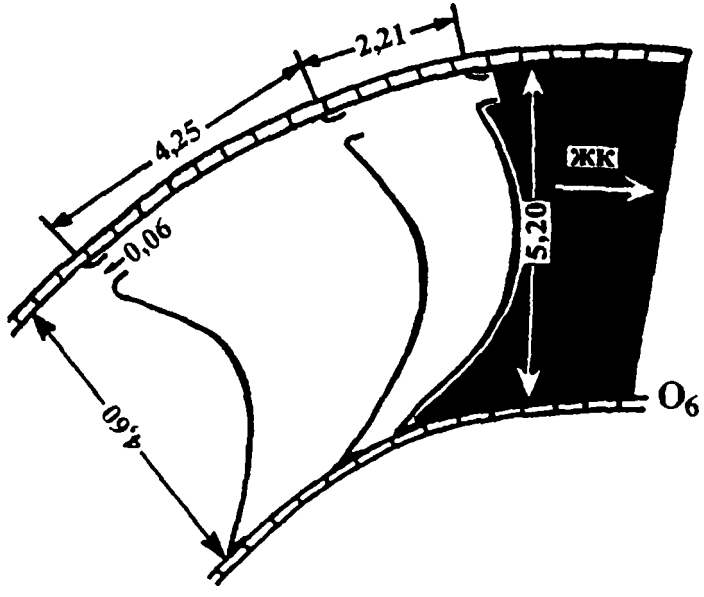


Рис. 40. Финальное сближение септ *Bredyia* sp. экз. 84(1269/4)

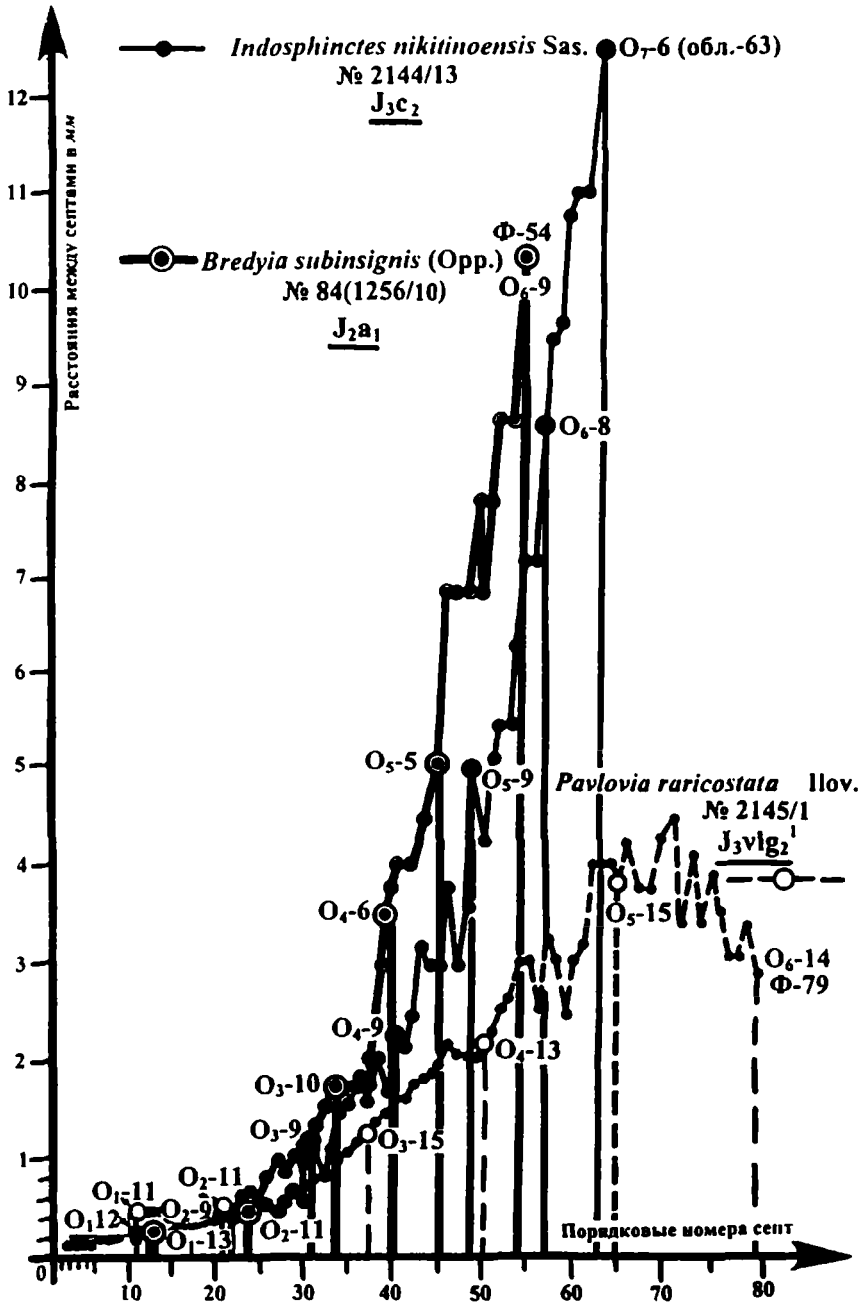


Рис. 41. Септограммы *Indosphinctes nikitinoensis* Sas., *Bredyia subinsignis* (Opp.), *Pavlovia raricostata* Ilov. Обозначения см. на рис. 27

Форма раковины и размеры. Раковины вздутые. Поперечное сечение на всем протяжении роста широкоовальное со значительным превышением ширины над высотой (см. рис. 42). Последние обороты сильно объемлющие, перекрывают предыдущие более чем на половину их высоты. Боковые стороны у крупных экземпляров наклонены к наружной стороне, а наибольшая толщина приходится на нижнюю часть оборота, вблизи пупкового края. Боковые стороны уплощены и резким перегибом переходят в широкую наружную поверхность. Посредине брюшной стороны проходит узкий, невысокий, но четко выраженный киль, который появляется довольно поздно - к середине четвертого оборота. Пупок широкий, чашеобразный, с округлым краем.

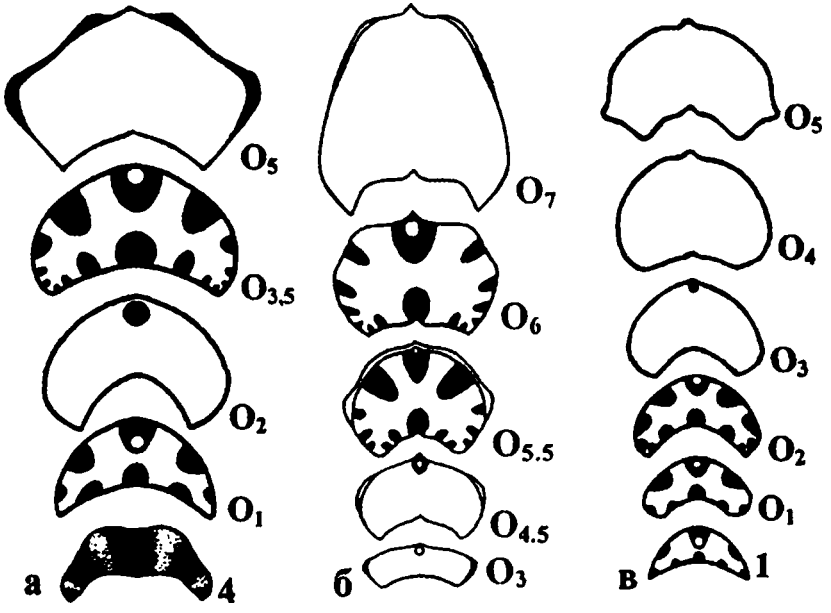


Рис.42. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Bredyia subinsignis* (Opp.): а - экз. № 84(1245), б - экз. № 84(1269/2), в - экз. № 84(1252)

Скульптура. До конца третьего оборота раковина гладкая, в дальнейшем наблюдаются следы тонких ребер и боковых бугорков. Позднее скульптура усиливается, развивающиеся ребра начинают появляться и на сифональной стороне. К середине четвертого или началу пятого оборотов скульптура окончательно сформирована. В нижней части боковых сторон, включая и стенки пупка, бугорки уд-

линенной формы, сильно выступающие. От каждого бугорка дит по 3, реже 2 ребра. В начале ребра радиальные и лишь на сифональной стороне незначительно загибаются вперед. Ширина ребер примерно в полтора раза меньше разделяющих их промежутков.

Септальная линия. Просутура двухлопастная. Примасутура пятилопастная - $(V_1V_1)L\dot{U}ID$. В середине второго оборота появляется лопасть U^1 и линия становится шестилопастной. Почти до середины третьего оборота новые элементы не возникают. Затем на внутреннем склоне лопасти I зарождается зубец, который развиваясь преобразуется в лопасть I_2, косо направленную по отношению к дорсальной лопасти. В дальнейшем происходит углубление и усложнение имеющихся лопастей. Наружное и внутреннее седла более высокие, чем остальные (см. рис. 2, 43, 44).

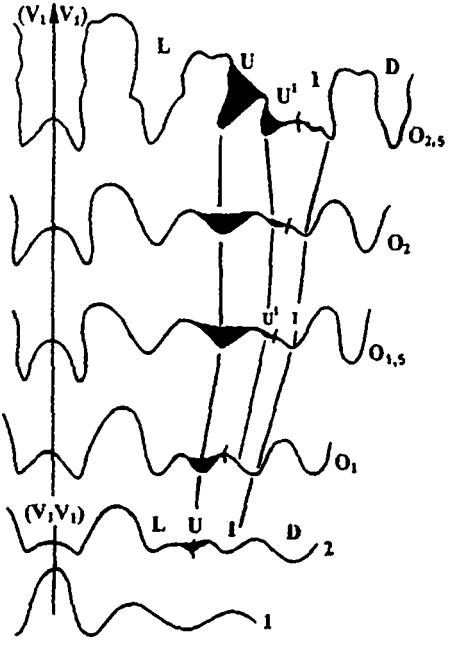


Рис. 43. Изменение септальной линии в онтогенезе *Bredyia subinsignis* (Opp.), экз. № 84(1252)

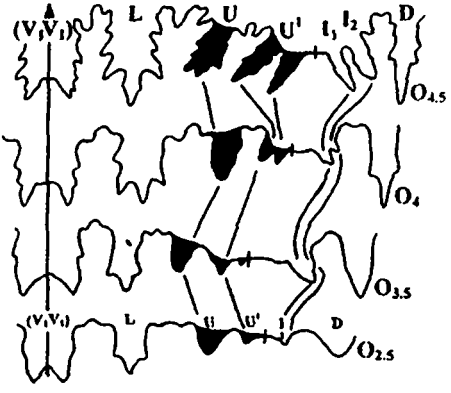


Рис. 44. Изменение септальной линии в онтогенезе *Bredyia subinsignis* (Opp.), экз. № 84(1269/2)

Септальная линия развивается следующим путем - $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}\ I_1I_2D$.

Надсемейство Perisphinctoidea Steinmann, 1890
Семейство Perisphinctidae Steinmann,1890
Подсемейство Perisphinctinae Steinmann, 1890

Род *Properisphinctes* Spath, 1931

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости - 2 экз. *Properisphinctes pseudobernensis* Sasonov. Развернут до протоконха один экземпляр того же вида. Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с.Елатьмы, средний келловей.

Протоконх веретеновидный, диаметр равен 0,39, ширина 0,62. Отношение ширины к диаметру - 1,59. В сечении протоконх почти округлый со следующими размерами: Дп=0,48, дп=0,42, Дп/дп=1,14 (см. рис. 45д, 46).

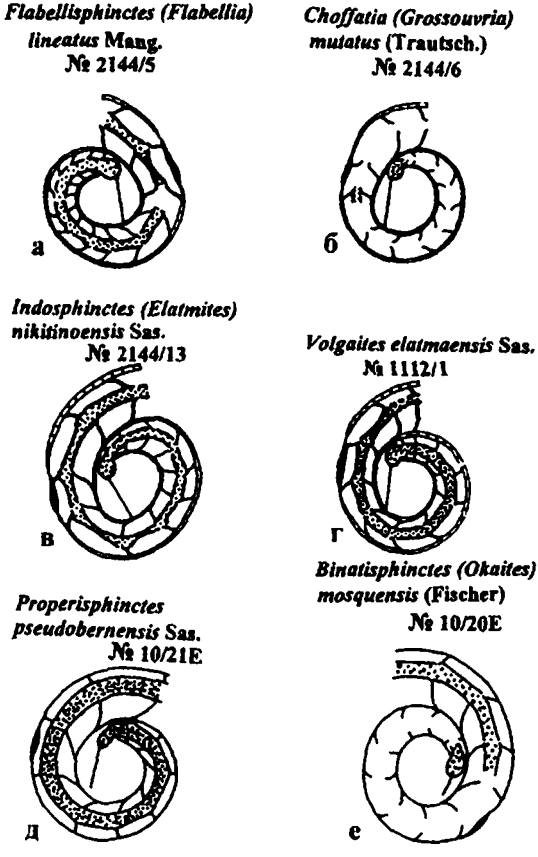


Рис. 45. Схема строения протоконха и первого оборота представителей семейства Perisphinctidae

Фиксатор с длинной связкой, ф=0,32. Место прикрепления к внутренней стенке протоконха наблюдается нечетко (см. рис. 45д).

Цекум каплевидный, очень мелкий, Дц=0,08, дц=0,06 (см. рис. 45д).

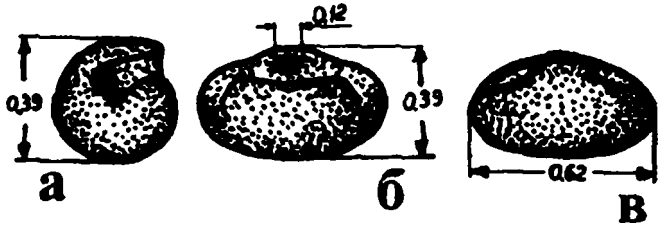


Рис.46. Протоконх *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., экз. №10/22Е: а - вид спереди, б - вид сверху, в - вид сбоку

Сифон с самого начала фрагмокона занимает центральное положение, а с конца первого оборота постепенно приближается к вентральной стороне и с середины второго - почти вплотную примыкает к ней (см. рис. 45д, 47а). Диаметр сифона в просепте равен 0,07. После первого оборота сифон между септами не всегда сохраняется и о его развитии в онтогенезе можно судить лишь по измерениям в септальных трубках. В конце O_1 его диаметр составляет 0,09, в конце O_2 - 0,12, O_3 - 0,21, O_4 - 0,26, O_5 - 0,44, O_6 - 0,53 (см. рис. 47а, б).

Относительная толщина сифона в онтогенезе уменьшается; в конце первого оборота отношение диаметра сифона к внутренней высоте равно 0,31, а на шестом - составляет 0,07.

Септы и септальные трубки. Количество септ на оборотах почти одинаковое: O_1 - 10, O_2 - 9, O_3 - 8, O_4 - 9, O_5 - 9, O_6 - 9. В среднем на оборот приходится 9 септ.

Расстояние между септами в онтогенезе увеличивается. В конце первого оборота оно составляет 0,30, в конце второго - 0,69, третьего - 1,43, четвертого - 2,10, пятого - 4,95, шестого - 7,50.

Септальные трубки прохоанитовые, хорошо видны с конца 1-го оборота. Их длина с дорсальной стенки на втором обороте равна 0,06, на O_3 - 0,14, O_4 - 0,20, O_5 - 0,35, O_6 - 0,48 (см. рис. 47б).

Первичный валик и пережим. Первичный валик имеет линзовидную форму (см. рис. 45д). Его конец обозначен первичным пережимом, который расположен под углом 300.^{0} Длина первичного валика равна 0,17.

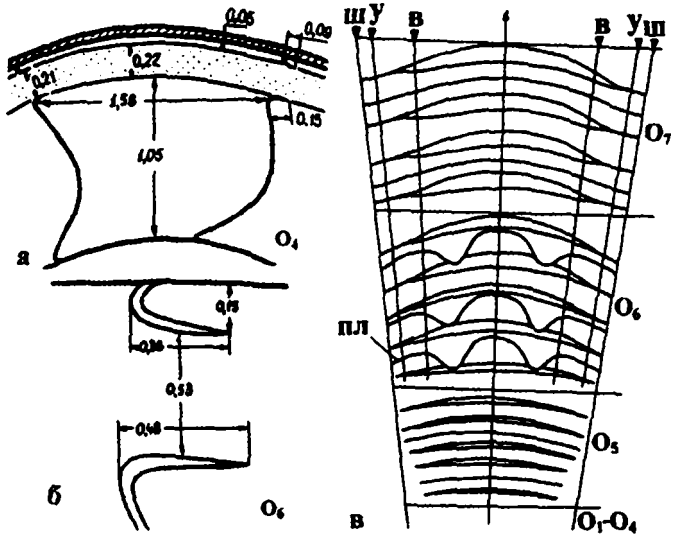


Рис. 47. *Properisphinctes pseudobernensis* Sas.: а,б - строение и размеры септальных трубок и сифона, экз. № 10/21Е; в - схема изменения скульптуры в онтогенезе, № 10/22Е. Обозначения: O_1, O_2... - номер оборотов; **вс** - вентральная сторона; перегибы: **в** - вентральный, **у** - умбиликальный; **ш** - шовная линия; **пл** - параболическая линия

Форма раковины и размеры. Раковина имеет дискоидальную форму, с полуинволютными, медленно нарастающими оборотами. Пупок довольно широкий, неглубокий. Поперечное сечение оборотов в онтогенезе изменяется от широкоовального до округленного (см. рис. 48). Диаметр раковины аммонителлы составляет 0,85, первого оборота - 0,93, O_2 - 1,80, O_3 - 3,45, O_4 - 7,00, O_5 - 12,8, O_6 - 20,7.

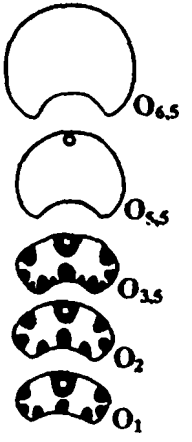


Рис.48. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., экз. №10/22Е

Внутренняя высота в конце первого оборота равна 0,29, в конце O_2 - 0,50, O_3- 1,00, O_4- 1,88, O_5-3,62, O_6- 6,10.

Раковина дискоидальной формы с полуинволютными, медленно нарастающими оборотами. Пупок довольно широкий, неглубокий. Поперечное сечение оборотов в онтогенезе изменяется от широкоовального до округленного.

Скульптура. Первые четыре оборота гладкие. В начале пятого - появляются нитевидные двураздельные ребра, между которыми очень редко наблюдаются одиночные промежуточные ребра. Последние с конца этого же оборота исчезают. На шестом - появляются хорошо выраженные параболические линии. Ребра становятся сильными, на боковых сторонах изгибающимися вперед. Деление ребер происходит вблизи умбиликального перегиба. На седьмом обороте и на жилой камере между двураздельными ребрами вновь появляются промежуточные (см. рис. 47в).

Септальная линия. Просутура трехлопастная - LUI, а примасутура пятилопастная (V_1V_1)LUID (см. рис.11). В конце второго оборота, на внешнем склоне лопасти I, вблизи вершины седла U/I зарождается лопасть U^1. Почти одновременно на вершине седла V/L образуется вторичная лопасть. В конце третьего оборота на внутреннем склоне интернилатеральной лопасти, вблизи ее основания появляется лопасть I_2. В конце O_4 латеральная лопасть симметрично делится на три ветви, а седла становятся двураздельными. На пятом обороте на седле U^1/I_1 зарождаются мелкие лопасти U^2 и U^3. Септальная линия развивается по плану:(V_1V_1)LUID→(V_1V_1)LUU^1:I_1I_2D→$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)$UU^{1}U^2:U^3I_1I_2D. В отличие от *Indosphinctes, Flabellisphinctes, Choffatia* представители рода *Properisphinctes* имеют более широкие седла. Появление новых лопастей начинается позже, чем у других родов.

Подсемейство Grossouvriinae Spath, 1937

Р о д *Flabellisphinctes* Mangold & Elmi, 1966

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости - 2 экз. *Flabellisphinctes (Flabellia) lineatus* Mang. Развернут до протоконха один экземпляр *F. (F.) lateralis* (Waag.). Рязанская область, левый берег р. Оки, у с. Елатьмы, средний келловей, зона Kosmoceras jason.

Протоконх веретеновидный, гладкий: Д=0,41, Ш=0,62. Отношение ширины к диаметру равно 1,51. В сечении протоконх почти круглой формы с размерами: Дп=0,41, дп=0,39. Соотношение - 1,15 (см. рис. 45а, 49; таб.I, фиг. 2а).

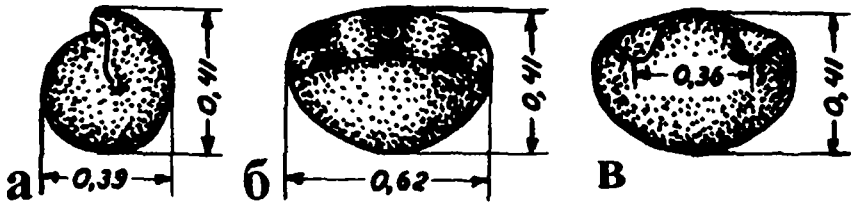


Рис. 49. *Flabellisphinctes lateralis* (Waag.), экз. №12(2144/3). Протоконх: а - вид сбоку, б - вид спереди, в - вид сверху

Фиксатор имеет вид тонкой нити с длинной связкой: ф=0,27 (см. рис.45а).

Цекум в продольном сечении шаровидный - Дц=дц=0,11 (см. рис. 45а).

Сифон на первом обороте занимает центральное положение. Его диаметр в просепте 0,06, в конце O_1-0,09, O_2-0,14, O_3-0,17, O_4-0,26, O_5-0,53. Однако если абсолютный диаметр сифона в онтогенезе увеличивается, то его относительный диаметр сильно уменьшается. Так, например, в начале первого оборота соотношение диаметра сифона с высотой равно 0,54, а в конце шестого это соотношение уменьшается до 0,13. В онтогенезе уменьшается и соотношение диаметра сифона к полному диаметру раковины. В конце первого оборота - 0,1, в конце шестого - 0,04.

На последнем обороте сифон плотно прилегает к вентральной стенке раковины.

В септальных трубках сифон сжат. В начале пятого оборота между септами диаметр сифона равен 0,26, а в септальных трубках уменьшается до 0,21 (см. рис. 50а).

Септы, септальные трубки и манжеты. Количество септ на каждом последующем обороте уменьшается: на первом - 14, на O_2 - 10, O_3 - 9, O_4 - 8, O_5 - 8 и O_6 - 7. Среднее количество септ, приходящих на один оборот - 9,3.

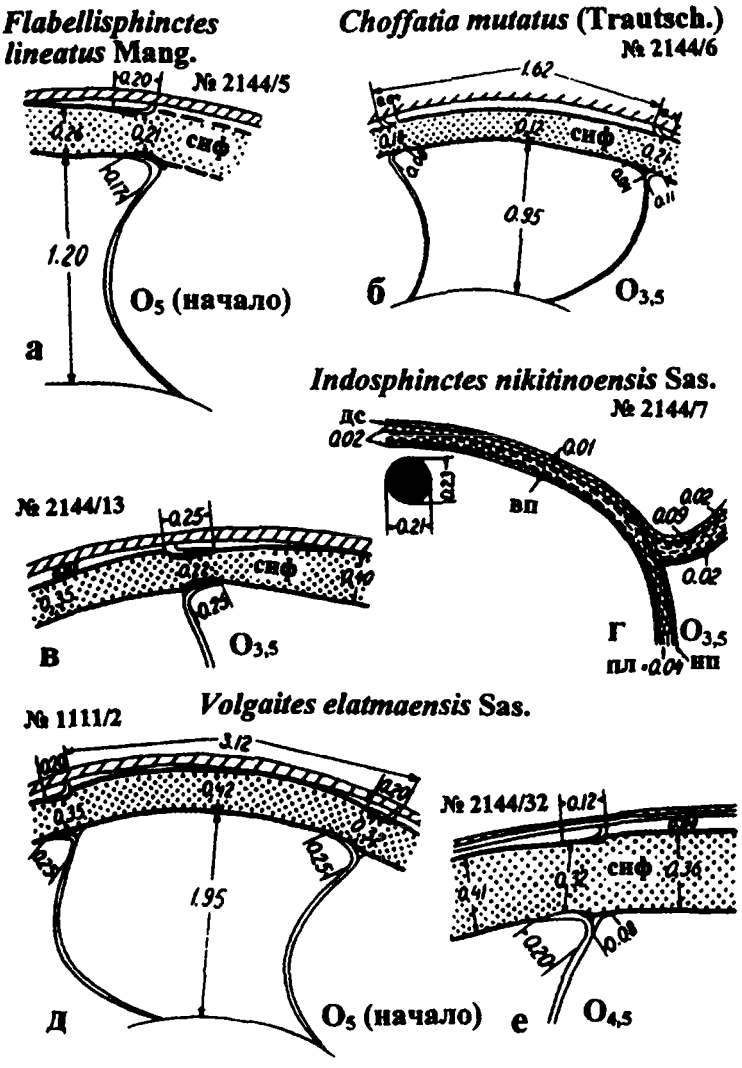


Рис. 50. Семейство Perisphinctidae: а-в,д,е - строение и размеры септальных трубок и сифона; г - взаимоотношение стенки раковины и смежных оборотов

Расстояние между септами у *F. lineatus* Mang. на первом обороте увеличивается от 0,06 до 0,38, на O_2 - до 0,68, O_3 - до 1,32, O_4 - до 2,50, O_5 - до 4,25, O_6 - до 8. До конца третьего оборота расстояние между септами увеличивается довольно плавно, а с начала четвертого - резко (см. рис.51).

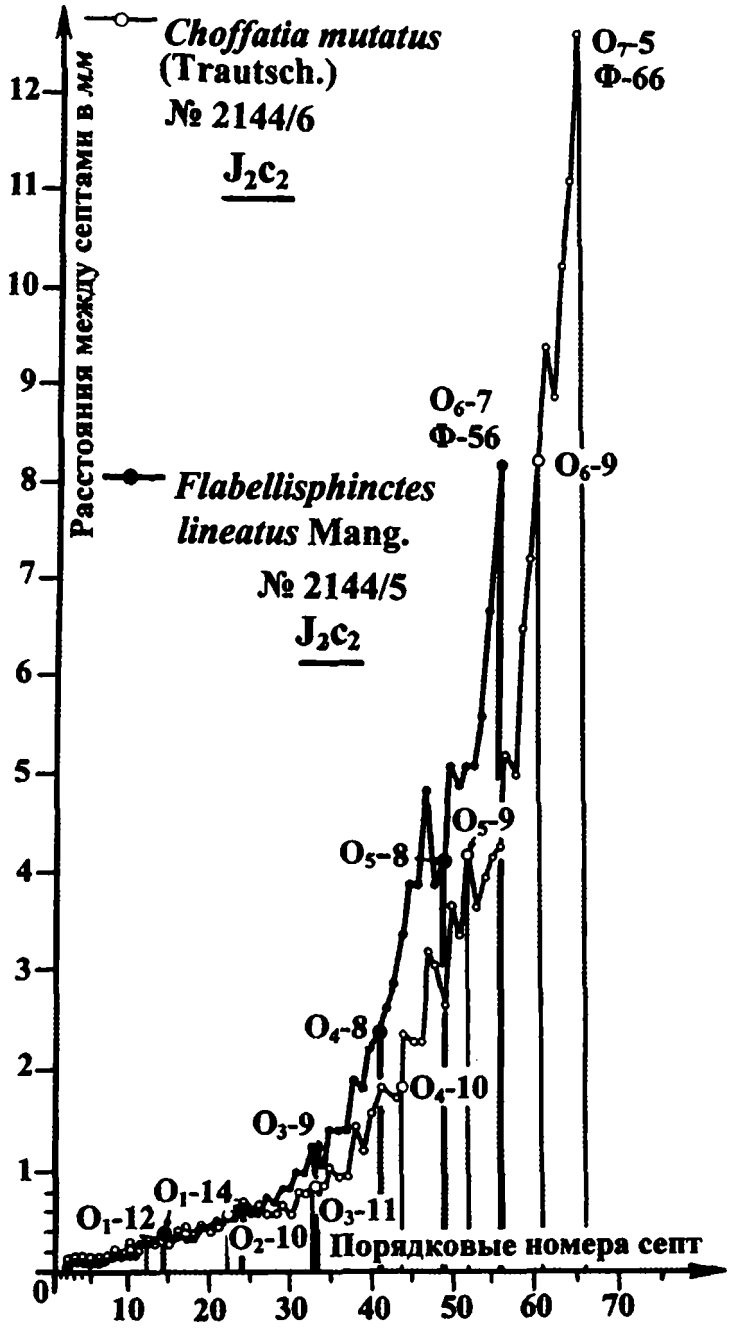


Рис. 51. Септограммы *Choffatia mutatus* (Trautsch.) и *Flabellisphinctes lineatus* Mang. Обозначения см. на рис. 27

Септальные трубки короткие, прохоанитовые и имеют пластинчатое строение (табл. I, фиг. 2в; табл. II, фиг. 1а-в). В онтогенезе длина септальных трубок постепенно увеличивается. В строении септальных трубок принимают участие манжеты и аннулярные отложения.

Задняя часть манжеты короче септальной трубки. Аннулярные отложения расположены на передней части септальной трубки и захватывают небольшую часть манжеты (см. рис. 52е; табл. I, фиг. 2в; табл. II, фиг. 1а-в). Манжеты и аннулярные отложения так же, как и септальные трубки, имеют пластинчатую микроструктуру.

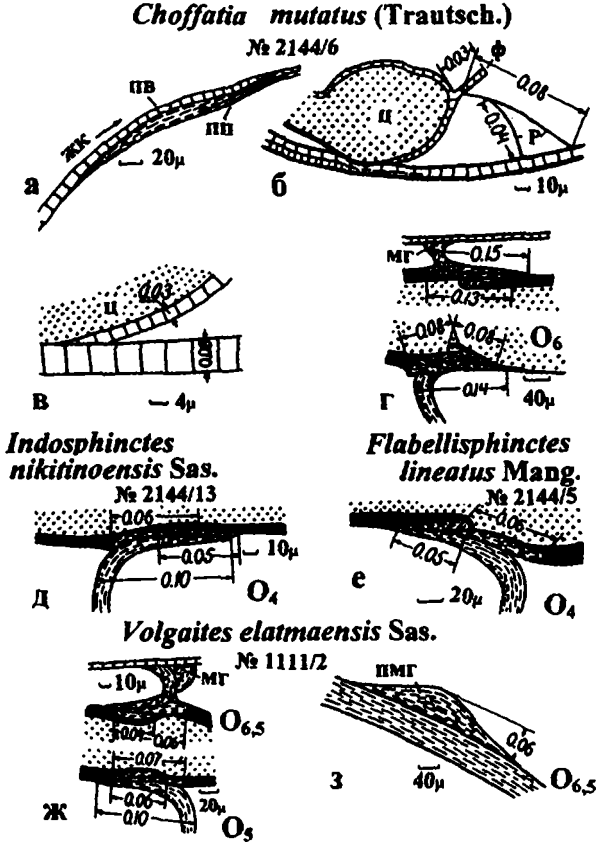


Рис. 52. Схема строения и размеры цекума, первичного валика и септальных трубок у представителей семейства Perisphinctidae: а - первичный валик; б - цекум и фиксатор; в - сочленение цекума со стенкой протоконха с вентральной стороны; септальные трубки: г - на O_6, д-е - с дорсальной стороны, ж - на O_5; з - промежуточный муральный гребень. Обозначения: **жк** - жилая камера, **мг** - муральный гребень, **пмг** - промежуточный муральный гребень, **пв** - первичный валик, **пп** - первичный пережим, **ц** - цекум, **ф** - фиксатор, **р** - распорки

Толщина септы на первых шести оборотах увеличивается от 0,005 до 0,06.

Стенка раковины до первичного валика (табл. I, фиг. 2г) призматического строения (табл. I, фиг. 2б). Пластинчатый слой впервые появляется в строении первичного валика, имеющего линзовидную форму. За первичным валиком следует первичный пережим, угол которого равен 325^0 (табл. I, фиг. 2г). После первичного пережима стенка раковины состоит из двух слоев - наружного призматического и пластинчатого. Внутренний призматический слой появляется позднее. С этого момента стенка раковины состоит из трех слоев - наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического (табл. II, фиг. 1г). Соотношение этих слоев в конце третьего оборота - 1:4:2. Толщина стенки раковины увеличивается от 0,01 в середине первого оборота до 0,11 - на шестом.

Форма раковины и размеры. У представителей рода *Flabellisphinctes* полуэволютная раковина и довольно быстро возрастающие в высоту обороты (табл. I, фиг. 1а,б). В начале спирали толщина почти в 3-4 раза превышает высоту. В онтогенезе обороты уплощаются и на 7-м обороте их сечение принимает почти округлую форму (см. рис. 53).

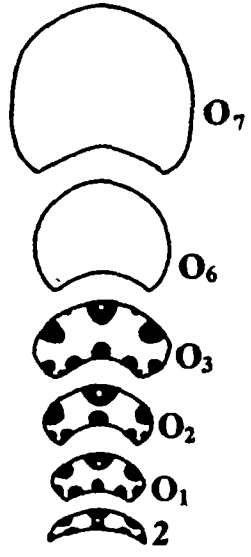


Рис. 53. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Flabellisphinctes lateralis* (Waag.), экз. №12(2144/3)

Диаметр раковины аммонителлы равен 0,86, 1-го оборота - 0,90, O_2 - 1,70, O_3 - 3,0, O_4 - 5,75, O_5 - 11,0, O_6 - 20,4.

Внутренняя высота в конце 1-го оборота равна 0,27, 2-го - 0,48, 3-го - 0,83, 4-го - 1,5, 5-го - 3,0, 6-го - 6,1.

Скульптура. Первые четыре оборота гладкие. С начала пятого - появляются тонкие двураздельные ребра, которые постепенно усиливаются. В дальнейшем места ветвления ребер расширяются и похожи на бугорки. С шестого оборота появляются трехраздельные ребра, между которыми иногда присутствуют одиночные промежуточные ребра (см. рис. 54а; табл. I, фиг. 1а,б).

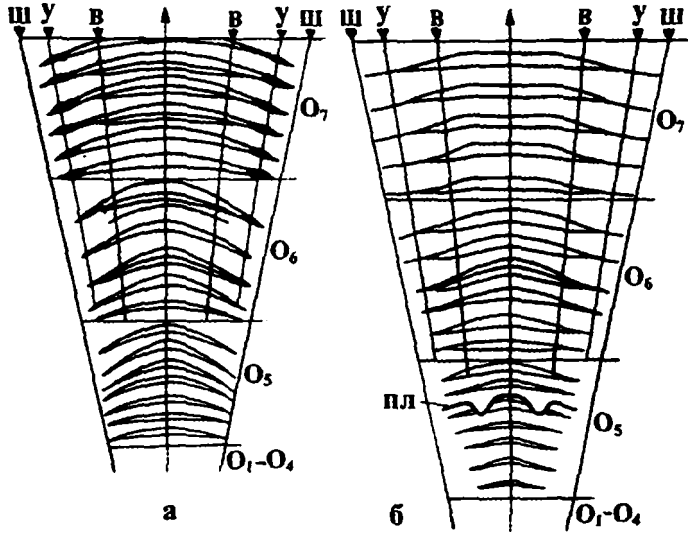


Рис. 54. Схема изменения скульптуры в онтогенезе: а - *Flabellisphinctes lateralis* (Waag.), экз. № 12(2144/3); б - *Indosphinctes nikitinoensis* Sas., экз. № 12(2144/2). Обозначения см. на рис. 47

Септальная линия. Примасутура пятилопастная, умбиликальная лопасть U сидит на шве. Формула: $(V_1V_1)L\dot{U}ID$ (см. рис. 4). В конце первого оборота U смещается на наружную сторону. В конце второго - на внешнем склоне лопасти I, вблизи вершины седла U/I появляется новая лопасть U^1. В дальнейшем, в конце третьего - происходит асимметричное деление интернилатеральной лопасти - I_1, I_2. До пятого оборота в области шва новые элементы не возникают. Между пятым и седьмым оборотами на вершине седла U^1/I_1 появляются дополнительные мелкие лопасти. Отдельные элементы септальной линии становятся более зазубренными. Лопасти L и U разделяются на три части, причем последняя заметно углубляется и на-

клоняется к шовной линии. Седло V/L становится широким и двураздельным. Формула септальной линии на седьмом обороте имеет следующий вид: $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^4{:}U^5U^3I_1I_2D$.

Р о д *Choffatia* Siemiradzki, 1898

Материал. Аншлиф в медиальной плоскости - 1 экз. *Choffatia (Grossouvria) mutatus* (Trautsh.). Развернут до протоконха один экземпляр *C. (Gr.) kontkiewiczi* Siem. Рязанская область, левый берег р. Оки, у с. Елатьмы, средний келловей, зона Erimnoceras coronatum.

Протоконх веретеновидный, широкий, гладкий, Д=0,39, Ш=0,65. Соотношение ширины к диаметру - 1,67 (см. рис. 45б). В продольном сечении протоконх имеет почти круглую форму. Дп=0,44, дп=0,39. Соотношение - 1,13 (см. рис. 45б, 55, табл. III, фиг. 2а).

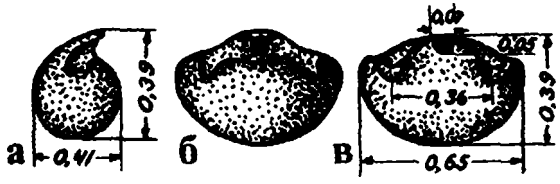


Рис. 55. *Choffatia kontkiewiczi* Siem.; экз. №12(2144/1). Протоконх: а - вид сбоку; б - вид спереди; в - вид сверху

Фиксатор имеет вид тонкой нити с длинной связкой; ф=0,29. Он окружен довольно толстой органической оболочкой (см. рис. 52б; табл.III, фиг. 2в-д; табл. IV, фиг. 1г). Толщина стенки цекума 0,03 (см. рис. 52в). Хорошо видны распорки, длина которых 0,04.

У одного экземпляра на ранней стадии эмбрионального развития раковины произошел обрыв фиксатора (табл. III, фиг. 2г; табл. IV, фиг. 1г).

Цекум в продольном сечении шаровидный - Дц=дц=0,11. Он окружен известковой оболочкой (см. рис. 52б; табл. IV, фиг. 1б,в). Стенка цекума с вентральной стороны непосредственно сочленяется со стенкой протоконха (табл. IV, фиг. 1а). С дорсальной стороны цекум несколько сжат, что является, по-видимому, прижизненной аномалией (табл. III, рис. 2в).

Сифон на первом обороте занимает центральное положение, затем субцентральное и с конца второго-начала третьего - вентрально-краевое. Диаметр сифона в конце первого оборота равен 0,08, O_2 - 0,11, O_3 - 0,15, O_4 - 0,21, O_5 - 0,45, O_6 - 0,48. Соотношение диамет-

ра с внутренней высотой оборота в онтогенезе сильно уменьшается. Так, например, если в начале 1-го оборота это соотношение равно 0,54, то уже в середине первого оборота уменьшается до 0,39, а в конце 6-го оборота до 0,08.

В онтогенезе уменьшается и соотношение диаметра сифона к полному диаметру раковины - от 0,09 на первом обороте, до 0,04 на пятом.

Септы, септальные трубки и манжеты. Все септы, за исключением просепты, пластинчатого строения. Просепта же построена из призматических микрокристаллов (табл. V, фиг. 1а).

Септальные трубки короткие и прохоанитовые. В онтогенезе их длина постепенно увеличивается от 0,02 на первом обороте до 0,55 - на шестом. В строении септальных трубок принимают участие манжеты и мембраны. Манжеты довольно короткие и незначительно выступают за септальной трубкой. Аннулярные отложения расположены на передней части септальной трубки и захватывают переднюю часть манжеты. Задняя часть сифональной оболочки перекрывает аннулярные отложения, а передняя часть входит в манжету (см. рис. 52г; табл. V, фиг. 1в-д).

Расстояние между септальными трубками на первом обороте равно 0,21, на O_2 - 0,42, O_3 - 0,86, O_4 - 2,65, O_5 - 4,50, O_6 - 10,20.

Количество септ на обороте изменяется в онтогенезе незначительно. На первом обороте насчитывается 12 септ, на O_2 - 10, O_3 - 11, O_4 - 10, на O_5 и O_6 - 9.

Расстояние между септами на первом обороте колеблется в пределах 0,12-0,30, на O_2 - 0,27-0,60, O_3 - 0,50-0,92, O_4 - 0,95-1,90, O_5 - 2,35-4,25 и O_6 - 3,70-8,2.

На септограмме (см. рис. 51а) хорошо видно, что до 35-й септы расстояние между ними увеличивается незначительно, затем до 53-й септы - довольно быстро, а в дальнейшем кривая резко поворачивает вверх.

Толщина септ, измеренная в средней части, изменяется от 0,005 на первом обороте до 0,11 - на шестом.

Стенка раковины. Стенка протоконха состоит из двух призматических микрослойков (табл. V, фиг. 1а). Пластинчатый слой появляется впервые в строении первичного валика, который линзовидной формы и спереди ограничен первичным пережимом. Угол первичного пережима равен 323° (см. рис. 52а; табл. V, фиг. 1б).

Толщина стенки раковины меняется от 0,01 в середине первого оборота до 0,14 на шестом обороте. Соотношение слоев в конце 4-го оборота приблизительно следующее: 1:10:4. Хорошо наблюдается периострак (табл. VI, фиг. 1а,б, табл. VII, фиг. 1а,б).

Форма раковины и размеры. Сечение начальных оборотов поперечно-овальное. Ширина превышает высоту более чем в два раза. Обороты постепенно уплощаются, и на шестом обороте сечение принимает округлую форму (рис. 56). Диаметр аммонителлы равен 0,77; диаметр первого оборота - 0,81, O_2 - 1,65, O_3 - 2,85, O_4 - 5,50, O_5 - 10,71, O_6 - 20,06. Внутренняя высота на первом обороте равна 0,26, на O_2 - 0,45, O_3 - 0,80, O_4 - 1,52, O_5 - 2,90, O_6 - 5,7.

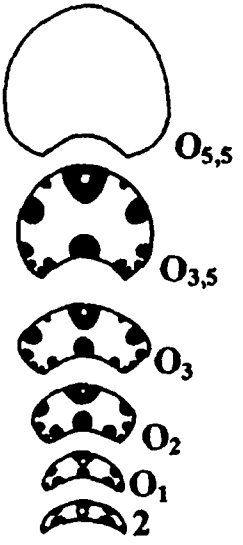


Рис. 56. Форма поперечногшо сечения оборотов в онтогенезе. *Choffatia kontkiewiczi* Siem.; экз. №12(2144/1)

Скульптура. На гладкой поверхности боковой стороны второго оборота впервые появляются боковые бугорки, которые в дальнейшем исчезают, и до четвертого оборота раковина остается гладкой. На пятом обороте появляются тонкие, постепенно усиливающиеся ребра. На последнем обороте главные ребра, примерно на середине боковой стороны делятся на две-три ветви, очень редко между разветвленными ребрами присутствуют промежуточные одиночные ребра. Места ветвления на последнем обороте несколько возвышены и похожи на бугорки (см. рис. 57а; табл. III, фиг. 1).

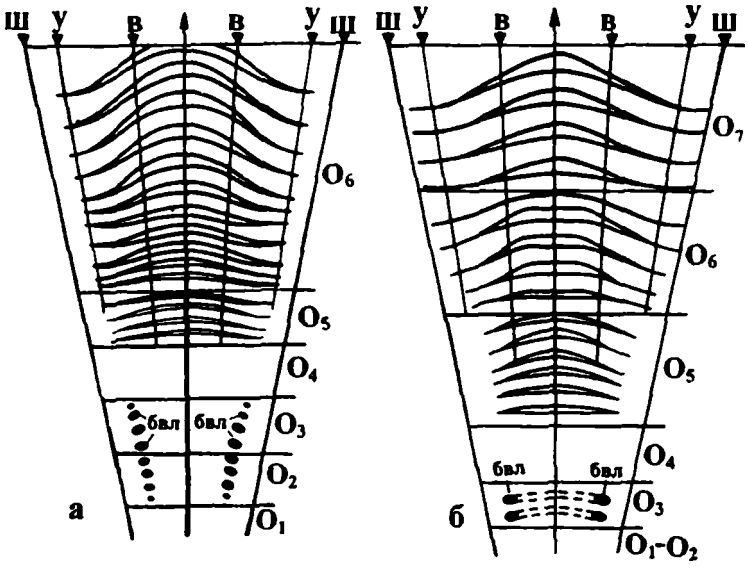


Рис. 57. Схема изменения скульптуры в онтогенезе: а - *Choffatia kontkiewiczi* Siem.; экз. № 12(2144/1); б - *Volgaites elatmaensis* Sas., экз.№12(2144/4). Обозначения: **бвл** - бугорки вентро-латеральные. Остальные обозначения см. на рис. 47 и 54

Септальная линия. Просутура трехлопастная - LUI, а примасутура состоит из пяти лопастей - $(V_1V_1)L\dot{U}ID$ (см. рис. 12). В конце второго оборота, около вершины седла U/I, у шовной линии, на внешнем склоне лопасти I, зарождается новая лопасть U^1. В конце третьего оборота интернилатеральная лопасть делится асимметрично - I_1I_2. В дальнейшем до пятого оборота новые элементы септальной линии не образуются, однако лопасть U углубляется, а седло U/U^1 наклоняется к шовной линии. Лопасть L разделяется на три части. Седло V/L становится очень широким. Все седла двураздельные. Таким образом, септальная линия развивается по следующему пути: $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1{:}I_1I_2D$.

Подсемейство Zigzagiceratinae Buckman, 1920

Р о д *Indosphinctes* Spath, 1930

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости - 8 экз. - *Indosphinctes (Elatmites) nikitinoensis* Sas. Один экземпляр развернут до протоконха. Рязанская область, левый берег р. Оки, у с. Елатьмы, средний келловей, зона Kosmoceras jason.

Протоконх веретеновидной формы: Д=0,41, Ш=0,78. Соотношение ширины к диаметру равно 1,9. В сечении протоконх почти круглой формы. Большой диаметр - Дп=0,41-0,45, а маленький - дп=0,38-0,41 (см. рис. 45в, 58; табл. VIII, фиг. 2в).

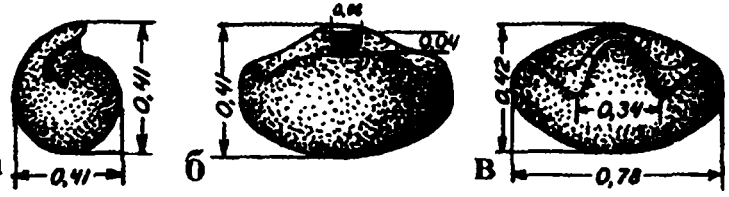


Рис. 58. Протоконх: а - вид сбоку, б - вид спереди, в - вид сверху *Indosphinctes (Elatmites) nikitinoensis* Sas., экз. № 12(2144/2)

Фиксатор с длинной связкой - ф=0,27 (см. рис. 45в; табл. VIII, фиг. 2в).

Цекум шаровидный - Дц=дц=0,11 (табл. VIII, фиг. 2в,г).

Сифон на первом обороте занимает центральное положение, затем смещается к вентральной стороне и с конца третьего оборота почти вплотную прилегает к вентральной стенке раковины (см. рис. 50в,г; табл. VIII, рис. 2а, б). Абсолютный диаметр сифона в онтогенезе непрерывно возрастает от 0,06 в просепте до 0,75 в середине седьмого оборота. В то же время соотношение диаметра сифона с внутренней высотой оборота сильно уменьшается. На первом обороте это соотношение равно 0,66, а на седьмом до 0,10. Сокращается и соотношение диаметра сифона к полному диаметру раковины: от 0,1 на первом обороте, до 0,04 в конце пятого.

В септальных трубках сифон сильно сжат. Так, например, в середине четвертого оборота его диаметр увеличивается от 0,35 до 0,40, а в септальных трубках равен 0,22 (см. рис. 50в).

Септы, септальные трубки и манжеты. Количество септ в онтогенезе уменьшается. Так, если на первом обороте имеется 11 септ, то на O_2 - 9,8, O_3 - 9,4, O_4 - 9,4 и на O_5 - 9,2 (берутся средние значения). Число септ, приходящихся на один оборот, в среднем - 9,7.

Толщина септ, измеренная в середине ее части, увеличивается от 0,005 на первом обороте, до 0,08 - на шестом.

Расстояние между септами изучено у пяти экземпляров. У двух из них раковина обломана на шестом обороте. У одного, большого экземпляра - на седьмом обороте. Два маленьких экземпляра сохранились полностью. Приблизительно до 40-й септы расстояние между ними увеличивается одинаково. В дальнейшем у большого экземпляра это расстояние увеличивается гораздо быстрее чем у ма-

лого. У маленьких экземпляров две последние септы сближены. Один экземпляр заканчивает рост после образования 52-й септы, другой - после 58-й, а большой экземпляр обломан на 64 септе. Все эти различия и особенности хорошо видны на септограмме и вызваны, по-видимому, диморфизмом. По септограмме устанавливаются и стадии роста раковины (см. рис. 59).

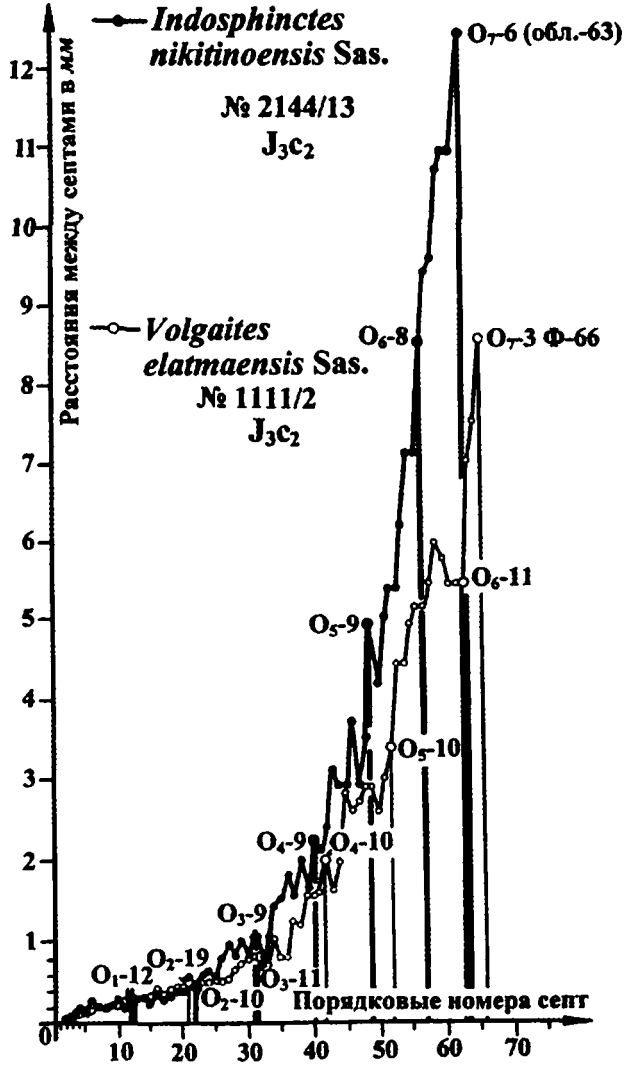


Рис. 59. Септограммы *Indosphinctes (Elatmites) nikitinoensis* Sas. и *Volgaites elatmaensis* Sas. Обозначения: **обл.**- фрагмокон обломан. Остальные обозначения см. на рис. 27

Длина септальных трубок на первом обороте 0,02, на O_2 - 0,04, O_3 - 0,08, O_4 - 0,11, O_5 - 0,25 и на O_6 - 0,60.

Длина органической части сифона, т.е. расстояние между септальными трубками, меняется от 0,23 на первом обороте до 4,10 - на шестом.

Септальные трубки прохоанитовые. В онтогенезе они постепенно удлинняются, но всегда остаются короткими. В строении септ принимают участие манжеты и аннулярные валики. Мембраны отсутствуют. С дорсальной стороны оборота манжеты более короткие, чем с вентральной (табл. IX, фиг. 1в,д,ж).

Стенка раковины. Стенка протоконха состоит из двух призматических слойков, которые окружены органическими слоями (табл. VIII, фиг. 2д).

Первичный валик линзовидной формы (см. рис. 45в) и заканчивается первичным пережимом (табл. IX, фиг. 1а). Угол первичного пережима равен 305^{O}. За первичным пережимом стенка раковины состоит из двух слоев - наружного призматического и перламутрового (табл. IX, фиг. 1б). В середине второго оборота появляется внутренний призматический слой.

Соотношение наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического слоев на третьем обороте равно 1:3:2, а уже на пятом и последующих оборотах - толщина пластинчатого слоя сильно увеличивается - 1:17:2 (табл. IX, фиг. 1г,е).

Толщина стенки раковины изменяется от 0,01 на первом обороте до 0,12-0,15 - в середине шестого.

Форма раковины и размеры. Обороты полуэволютные, медленно возрастающие в высоту. Толщина первых оборотов более чем в два раза превышает высоту. В онтогенезе поперечное сечение постепенно уплощается и в конечном счете принимает форму овала, вытянутого в высоту (см. рис. 60). Пупок довольно широкий, ступенчатый. Стенка пупка округленная (табл. VIII, фиг. 1а,б). Диаметр раковины аммонителлы - 0,38-0,41, 1-го оборота - 0,84-0,90, O_2 - 1,62-1,70, O_3 - 2,90, O_4 - 5,40-5,70, O_5 - 10,5-10,7, O_6 - 18,7. Внутренняя высота в конце 1-го оборота равна 0,24-0,26, O_2 - 0,45-0,47, O_3 - 0,83-0,90, O_4 - 1,50-1,80, O_5 - 2,85-3,30, O_6 - 4,90.

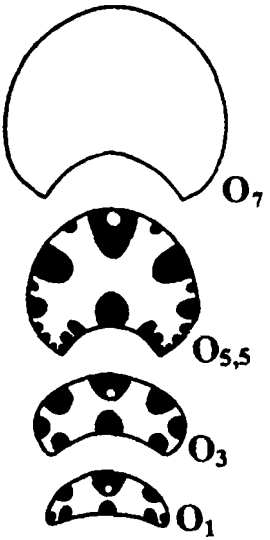


Рис.60. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе. *Indosphinctes (Elatmites) nikitinoensis* Sas., экз. № 12(2144/2)

Скульптура - до середины четвертого оборота раковина гладкая. В его конце появляются слабые струйки нарастания. Ребра постепенно усиливаются и уже в начале пятого оборота разделяются на две, а позднее на три ветви. Точка ветвления ребер находится в верхней трети боковой стороны. На пятом обороте отчетливо наблюдаются параболические линии. С начала седьмого оборота и до самой жилой камеры главные ребра становятся все более грубыми и рельефными (см. рис. 54б; табл. VIII, фиг. 1а,б).

Септальная линия. Просутура (см. рис. 5) состоит из двух сравнительно глубоких лопастей (L и I) и из одной мелкой умбиликальной лопасти (U). Примасутура пятилопастная - $(V_1V_1)L\dot{U}ID$. В конце второго оборота на внешнем склоне интернилатеральной лопасти, в области шовной линии формируется шестой элемент - лопасть U^1. На третьем обороте происходит асимметричное деление лопасти I - I_1I_2. В дальнейшем эти лопасти углубляются, а лопать U^1 смещается к наружной стороне. Латеральная лопасть L начинает расчленяться на три части. Септальная линия: $(V_1V_1)LUID \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}U^1ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1U_2)U^1I_1I_2D$.

Характерной чертой конечной септальной линии исследуемого рода является симметричное расположение и почти одинаковая длина лопастей I_1 и I_2. В онтогенезе лопасть U сильно углубляется и незаметно наклоняется к шовной линии. Седло V/L двураздельное и широкое.

Р о д *Volgaites* Sasonov, 1965

Материал. Аншлифы в медиальном сечении: *V. elatmaensis* Sas. 6 экз. Один экземпляр того же вида развернут до протоконха. Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей, зона Erymnoceras coronatum.

Протоконх валиковидный, гладкий. Размеры Д=0,38, Ш=0,65. Соотношение ширины к диаметру равно 1,7. В медиальном сечении протоконх имеет овальную форму: Дп=0,42-0,45 и дп=0,38-0,41 (см. рис. 45г; 61; табл. X, фиг. 2а,б).

Рис. 61.Протоконх *Volgaites elatmaensis* Sas., экз. №12(2144/4): а - вид сбоку, б - вид сверху, в - вид спереди

Фиксатор с длинной связкой в виде тонкой нити - 0,23-0,29 (см. рис. 45г).

Цекум шаровидный от мелких до средних размеров: Дц=дц= 0,08-0,11. Во всех случаях он полностью расположен в пределах протоконха (см. рис. 45г).

Сифон на первом обороте занимает центральное положение, начиная со второго становится субцентральным и далее принимает привентральное положение. Диаметр сифона в конце 1-го оборота равен 0,08-0,09, в конце 2-го - 0,12-0,17, 3-го - 0,15-0,23, 4-го - 0,25-0,35, 5-го - 0,40-0,45, 6-го - 0,62. Однако в то время, как абсолютный диаметр сифона в онтогенезе увеличивается, его относительный диаметр (с/в) сильно уменьшается. Так, например, в начале первого оборота это соотношение равно 0,33-0,66, а на шестом - уменьшается до 0,07-0,10. Уменьшается также соотношение диаметра сифона к полному диаметру раковины.

С пятого оборота, в отличие от других келловейских перисфинктид, сифон плотно прилегает к вентральной стенке раковины.

Септы, септальные трубки и манжеты. Септальные трубки прохоанитовые, в их строении принимают участие манжеты, аннулярные валики и мембраны. В онтогенезе длина септальных трубок увеличивается, но они всегда остаются короткими (см. рис. 52ж). Так, на 1-м обороте их длина равна 0,02, на 2-м - 0,03-0,04, 3-м - 0,08-0,11, 4-м - 0,18-0,35, 5-м - 0,35-0,50. В септальных трубках си-

фон сжат. Если в начале 5-го оборота диаметр сифона между септами равен 0,42, то в септальных трубках уменьшается до 0,32-0,35 (см. рис. 50д, е; табл. XII, фиг. 1в-д).

Длина органической части сифона, т.е. расстояние между септальными трубками на первом обороте равно 0,21-0,27, на 2-м - 0,44-0,48, 3-м - 0,90-1,01, 4-м - 1,50-2,45, 6-м - 3,0-3,90.

Расстояние между септами на первом обороте увеличивается от 0,04 до 0,35, на 2-м до 0,68, 3-м - 1,38, 4-м - 2,75, 5-м - 6,0, 6-м - 7,5.

Количество септ на первом обороте 10-12, на 2-м - 9-11, 3-м - 9-11, 4-м - 8-10, 5-м - 8-11, 6-м - 8-11. Если взять среднее количество септ, приходящихся на каждый оборот (до 5-го оборота), то видно, что число септ постепенно уменьшается (11,5-10,33; 9,6-9,2-9,3).

Приблизительно до 35-й септы расстояние между ними увеличивается равномерно. В дальнейшем у экземпляров с семью оборотами, по сравнению с экземплярами с шестью оборотами, это расстояние резко увеличивается. У маленьких экземпляров хорошо наблюдается и финальное сближение нескольких последних септ (см. рис. 59).

Толщина септ увеличивается от 0,005 в середине первого оборота до 0,11 - на седьмом обороте (табл. XII, фиг. 1а).

Стенка раковины. Стенка протоконха построена из призматических микрокристаллов (табл. X, фиг. 2в; табл. XII, 1а). Пластинчатый слой впервые появляется в первичном валике, который имеет линзовидную форму. За первичным валиком следует первичный пережим, угол которого равен 305-315° (табл. X, фиг. 2г; табл. XI, фиг. 1а,б). За первичным пережимом стенка раковины состоит из двух слойков - наружного призматического и пластинчатого. Внутренний призматический слой появляется несколько позднее и в дальнейшем стенка раковины состоит из трех слоев (табл. XII, фиг. 1б). Толщина стенки раковины меняется от 0,01 в середине первого оборота, до 0,15 - на шестом.

Форма раковины и размеры. Форма поперечного сечения начальных оборотов очень низкая, полулунная, ширина почти в 2-3 раза превышает высоту. В дальнейшем обороты уплощаются, и сечение приобретает форму овала, вытянутого в высоту (рис. 62). Внутренняя высота меняется от 0,26-0,29 в конце первого оборота до 5,65-8,50 - в конце шестого. В целом раковина полуэволютная, дискоидальная. Пупок довольно широкий, ступенчатый, с округленным краем (табл. X, фиг. 1а-в). Диаметр аммонителлы колеблется в пределах 0,81-0,86, 1-го оборота - 0,88-0,90, 2-го - 1,60-1,75, 3-го - 3,0-3,5, 4-го - 5,75-7,0, 5-го - 10,9-14,0, 6-го - 20,4-28,0.

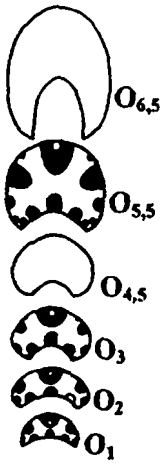


Рис. 62. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Volgaites elatmaensis* Sas., экз. №12(2144/4)

Скульптура. Начальные обороты раковины гладкие, без следов скульптуры. В середине третьего оборота появляются боковые бугорки и струйки нарастания, которые на четвертом обороте исчезают. С пятого оборота появляются довольно отчетливые двураздельные постепенно усиливающиеся ребра. На жилой камере множество ребер. Главные ребра начинаются у самого пупкового края и приблизительно в средней части боковой стороны делятся на две, редко на три ветви. У более крупных экземпляров ребра дихотомируют, делятся у умбиликального перегиба и в середине боковых сторон. Между главными ребрами часто присутствуют свободные промежуточные ребра. На вентральной стороне раковины ребра не прерываются (см. рис. 57б; табл. X, фиг. 1а-в).

Септальная линия. Просутура трехлопастная - LUD, а примасутура пятилопастная - $(V_1V_1)L\dot{U}ID$ (см. рис. 6). В конце второго оборота, вблизи вершины седла U/I появляется лопасть U^1, а в середине третьего оборота интернилатеральная лопасть I асимметрично делится - I_1I_2. В дальнейшем все лопасти и седла более или менее дифференцируются. В начале четвертого оборота латеральная лопасть L становится трехраздельной, а седла - двураздельными. В начале пятого оборота, на вершине седла U^1/I_1, одновременно образуются симметричные лопасти, а в начале шестого оборота на седле, расположенном между этими мелкими лопастями, в области шовной линии, появляется еще одна умбиликальная лопасть. Таким образом, септальная линия развивается по пути: $(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}I_1I_2D$.

Род *Binatisphinctes* Buckman, 1921

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости - 2 экз. *Binatisphinctes (Okaites) mosquensis* (Fischer); развернут до протоконха один экземпляр того же вида. Рязанская область, левый берег р. Оки, у с. Елатьмы, средний келловей, зона Kosmoceras jason.

Протоконх веретеновидный, ширина равна 0,65, диаметр - 0,41. Отношение ширины к диаметру - 1,58. Сечение протоконха округленное: Дп=0,44, дп=0,41 (см. рис. 45е, 63).

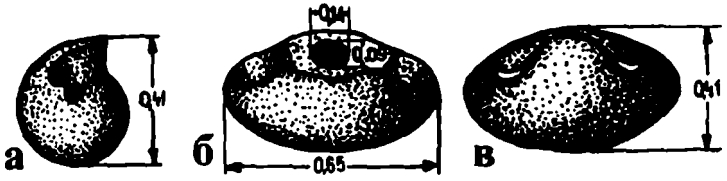


Рис. 63. Прототоконх: а - вид сбоку, б - вид спереди, в - вид сверху *Binatisphinctes (Okaites) mosquensis* (Fischer), экз. №10/6Е

Фиксатор средней длины: Ф=0,15 (см. рис. 45е).

Цекум каплевидный, средней величины: Дц=0,12, дц=0,11 (см. рис. 45е).

Сифон в начале занимает центральное положение. С середины первого оборота постепенно приближается и с начала второго - располагается вблизи вентральной стенки раковины (см. рис. 45а, 64а,б). Диаметр сифона в просепте равен 0,08; в конце O_1 составляет 0,09, в конце O_2 - 0,11, O_3 - 0,16, O_4 - 0,28, O_5 - 0,52.

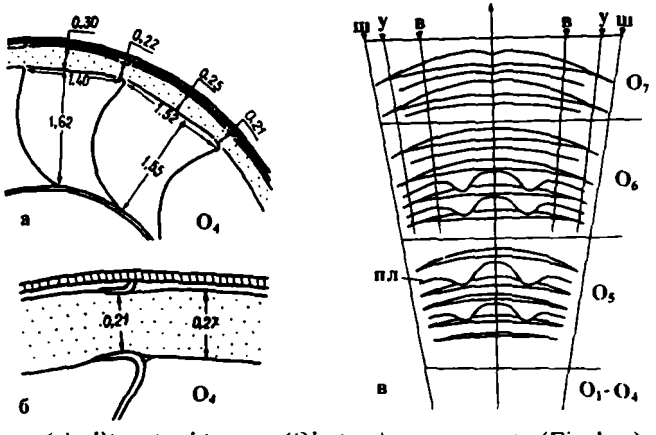


Рис. 64. *Binatisphinctes (Okaites) mosquensis* (Fischer): а,б - строение и размеры септальных трубок и сифона, экз. № 10/20Е; в - схема изменения скульптуры в онтогенезе, экз. № 10/6Е. Обозначения см. на рис. 47

Относительный диаметр сифона в онтогенезе уменьшается. В конце первого оборота отношение диаметра сифона к внутренней высоте равно 0,31, а на пятом обороте - 0,12.

Септы, септальные трубки. Септальные трубки прохоанитовые, хорошо наблюдаются с начала второго оборота. Их длина с дорсальной стороны раковины на втором обороте составляет 0,04, на 3-м - 0,11, на 4-м - 0,23, на 5-м - 0,36.

В септальных трубках сифон суживается. В середине четвертого оборота его диаметр между септами равен 0,25, а в септальной трубке - 0,21 (см. рис. 64а,б).

Количество септ на оборотах в онтогенезе возрастает: O_1 - 11, O_2 - 11, O_3 - 12, O_4 - 12, O_5 - 13. В среднем на оборот приходится 12 септ.

Расстояние между септами в онтогенезе увеличивается. В конце первого оборота оно - 0,32, в конце второго оборота - 0,47, третьего - 0,989, четвертого - 1,98, пятого - 3,15.

Первичный валик линзовидной формы, конец которого обозначен пережимом. Угол первичного валика - 310°, длина - 0,14 (см. рис. 45е).

Форма раковины и размеры. Обороты полуэволютные. Толщина первых оборотов в три раза превышает высоту, а в онтогенезе постепенно уплощается (см. рис. 65). Пупок довольно широкий. Диаметр аммонителлы равен 0,85, первого оборота - 0,96, второго - 1,85, третьего - 3,45, четвертого - 7,0, пятого - 13,94. Внутренняя высота в конце O_1 составляет 0,29, в конце O_2 - 0,51, O_3 - 1,08, O_4 - 2,18, O_5 - 4,30.

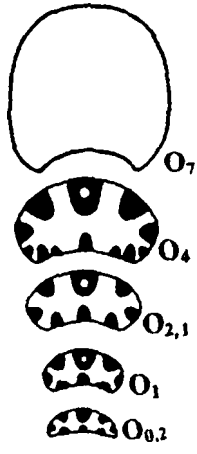


Рис.65. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Binatisphinctes (Okaites) mosquensis* (Fischer), экз. №10/6Е

Скульптура. Первые четыре оборота гладкие. Со второй четверти пятого оборота появляются тонкие, нитевидные, двураздельные ребра. Деление ребер происходит несколько выше умбиликального перегиба. На шестом обороте, между двураздельными ребрами появляются свободные, промежуточные ребра. На пятом и шестом оборотах наблюдаются параболические линии. Их количество на обороте обычно 2-5, но у некоторых экземпляров достигает 15. На седьмом обороте параболические линии отсутствуют, а ребра становятся высокими и более грубыми. В пределах жилой камеры они постоянно двураздельные и между ними присутствуют промежуточные ребра. Через сифональную сторону раковины ребра переходят без перерыва, однако в центральной части несколько понижаются и изгибаются назад (см. рис. 64в).

Септальная линия. Просутура состоит из трех лопастей - LUI, а третья линия - из пяти лопастей - (V_1V_1)LUID (см. рис. 7). В начале четвертого оборота, на внешнем склоне лопасти I, вблизи вершины седла U/I, у шовной линии, появляется шестая лопасть - U^1. Одновременно латеральная лопасть L симметрично делится на три ветви $L_2L_1L_2$. В середине четвертого оборота, на внутреннем склоне интернилатеральной лопасти I зарождается лопасть I_2. Спустя один оборот, на седле U^1/I_1 одновременно формируются симметричные умбиликальные ($U^2{}_1$:$U^2{}_1$) лопасти. Развитие септальной линии: (V_1V_1)LUID→$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1$:ID→$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1$:I_1I_2D.

Представители рода *Binatisphinctes* отличаются от представителей родов *Flabellisphinctes, Choffatia* и *Indosphinctes,* прежде всего, отсутствием трехраздельных ребер, присутствием и большим количеством параболических линий на пятом и шестом оборотах. Помимо этого, количество септ на оборотах в онтогенезе у рассматриваемого рода возрастает, тогда как у других родов семейства Perisphinctidae напротив - уменьшается. Кроме того деление лопасти I у представителей рода *Binatisphinctes* происходит позднее - в середине четвертого оборота.

Таким образом, наличие постоянно двураздельных ребер, большого количества параболических линий на пятом и шестом оборотах, а также некоторых других морфологических особенностей, описанных выше, приводит нас к выводу, что род *Binatisphinctes* Buckman является самостоятельной, реально существующей таксономической единицей.

Подотряд Olcostephanina Kvantaliani, Topchishvili, Lominadze, & Sharikadze, 1999

Надсемейство Olcostephanoidea Pavlov, 1892

Семейство Ataxioceratidae Buckman, 1921

Подсемейство Virgatitinae Spath, 1923

Род *Virgatites* Pavlov, 1892

Материал. Развернуты до протоконха 2 экз. *Virgatites virgatus* (Buch). Правый берег р. Волги, окр. с. Городище, волжский ярус, зона Virgatites virgatus.

Протоконх валиковидный. Его диаметр равен 0,59, а ширина 0,90; соотношение ширины к диаметру 1,52 (рис. 66).

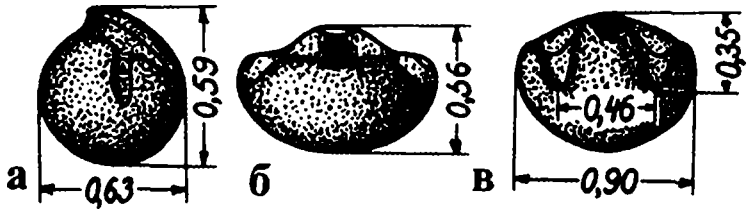


Рис. 66. Протоконх *Virgatites virgatus* (Buch), экз. № 4(12/1): а - вид сбоку, б - вид спереди, в - вид сверху

Форма раковины. На ранних стадиях развития раковины обороты умеренно возрастающие и полуобъемлющие. На первых трех оборотах поперечное сечение широкоовальное, обороты средней толщины. Начиная с третьего оборота высота возрастает значительно быстрее ширины. С середины четвертого - поперечное сечение сильно уплощается и становится высокоовальным (рис. 67). Наружная сторона на поздней стадии развития узкая и постепенно переходит в слабо выпуклые боковые стороны. Умбиликальная стенка в начале высокая и округленная, а на последних оборотах - крутопадающая. Пупок на ранних оборотах умеренной ширины, на средних - довольно узкий, а затем расширяется, углубляется и становится ступенчатым.

Скульптура. Первые два оборота гладкие. С конца 2-го оборота появляются значительные вентро-латеральные бугорки. В середине 3-го оборота от бугорков в сторону умбиликального перегиба начинают отходить одиночные ребра. Вскоре тонкие ребра отходят и в направлении вентральной стороны, а в конце этого же оборота

Рис.67. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Virgatites virgatus* (Buch), экз. № 4(12/1)

переходят ее без перерыва с сильным изгибом вперед. Боковые бугорки постепенно преобразуются во вдольреберные сильно приподнятые утолщения. От этих утолщений вначале отходят два или три ребра, затем их сменяют бидихотомные ребра (рис. 68). Последний оборот несет виргатитовые пучки; количество ветвей в пучках по мере роста раковины возрастает до 5-7 и более, а затем вновь начинает уменьшаться. Между пучками могут присутствовать как одиночные, так и двураздельные промежуточные ребра. Иногда передняя ветвь левой стороны переходит в заднюю следующего пучка на правой стороне раковины. Наибольшая частота ребер отмечается на средних оборотах, в дальнейшем количество ребер уменьшается, а межреберные промежутки увеличиваются. Пережимы присутствуют лишь на поздних оборотах в количестве 1-2; за каждым пережимом расположены простые неразветвленные ребра. Начальная точка ветвления ребер на внутренних оборотах находится у умбиликального перегиба и по мере роста раковины поднимается вверх.

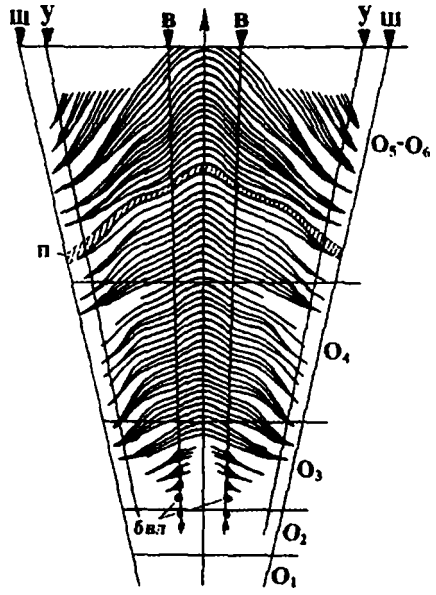


Рис. 68. Схема изменения скульптуры в онтогенезе *Virgatites virgatus* (Buch), экз. № 4(12/1). Обозначения см. на рис. 47 и 54

Септальная линия. Просутура ангустиселлатного типа, с тремя лопастями - LUI. Примасутура пятилопастная - (V_1V_1)LUID (см. рис. 69). В начале второго оборота интернилатеральная лопасть I делится на две асимметричные ветви - I_2 и I_1. В начале третьего оборота на внешнем склоне лопасти I_2 образуется лопасть U^1. Все седла одинаковой высоты; сутуральная лопасть умеренно провисающая. Онтогенез септальной линии: (V_1V_1)LUID → (V_1V_1)LU:I_2I_1D → (V_1V_1)LUU^1:I_2I_1D.

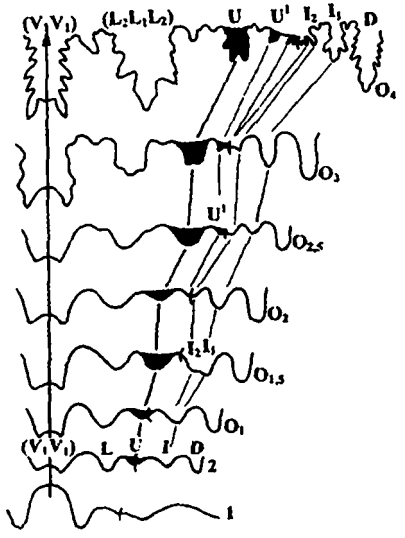


Рис. 69. Изменение септальной линии в онтогенезе *Virgatites virgatus* (Buch), экз. №4(12/1)

Таким образом, у Virgatitinae в раннем онтогенезе внутренняя боковая лопасть I дифференцируется на две асимметричные лопасти l_2 и l_1, и в дальнейшем появление новых элементов происходит за счет усложнения седла U^1/l_2.

Семейство Dorsoplanitidae Arkell, 1950
Подсемейство Dorsoplanitinae Arkell, 1950

Р о д *Dorsoplanites* Semenov, 1898

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости: *Dorsoplanites antiquus* Spath - 1 экз; *D. dorsoplanus* (Vischn.) - 1 экз., D. sp. - 2 экз. До протоконха развернут 1 экз. - *D. gracilis* Spath. Восточный склон Приполярного Урала, басс. р. Ятрии, волжский ярус.

Протоконх веретеновидной формы. Его диаметр равен 0,51, а ширина 0,76; соотношение ширины к диаметру - 1,49. В медиальном сечении протоконх почти круглый. Большой диаметр равен 0,47, а малый - 0,44 (см. рис.70, 71в; табл. XIII, фиг. 2а,б).

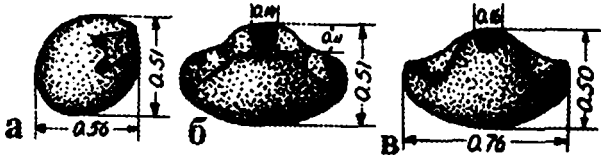


Рис. 70. Протоконх: а - вид сбоку, б - вид спереди, в - вид сверху *Dorsoplanites gracilis* Spath, экз. № 12(2145/26)

Фиксатор состоит из двух связок. Длинная связка (Ф=0,23) соединяет апикальный конец цекума, а короткая - вентральную часть цекума с внутренней стенкой протоконха. Короткая связка фиксатора состоит из двух лент. Конус длинной связки охватывает 1/6 часть цекума. Оболочки цекума и конуса сливаются. В конусе наблюдается апикальная полость (табл. XV, фиг.1а,б).

Цекум в сечении имеет почти округлую форму Дц=дц=0,09. Он окружен известковой оболочкой и полностью располагается в пределах протоконха (см. рис. 71в; табл. XIII, фиг. 2а,б; табл. XV, фиг. 1а).

Сифон. У просепты цекум сжат и переходит в сифон. В начале первого оборота сифон занимает центральное положение, затем субцентральное и с конца второго оборота вентрально-краевое. Абсолютный диаметр сифона изменяется в следующей последовательности: O_1=0,09, O_2=0,14, $O_{2.5}$=0,20, O_3=0,24, O_4=0,39, $O_{4.5}$=0,42, O_5=0,48, $O_{5.5}$=0,68 и O_6=0,75.

Расстояние сифона от вентральной стенки раковины увеличивается в онтогенезе довольно быстро. Так, например, если максима-

льное значение показателя положения сифона на четвертом обороте равно двум делениям, то уже на $O_{4,5}$=5, O_5=15, а на O_6=20.

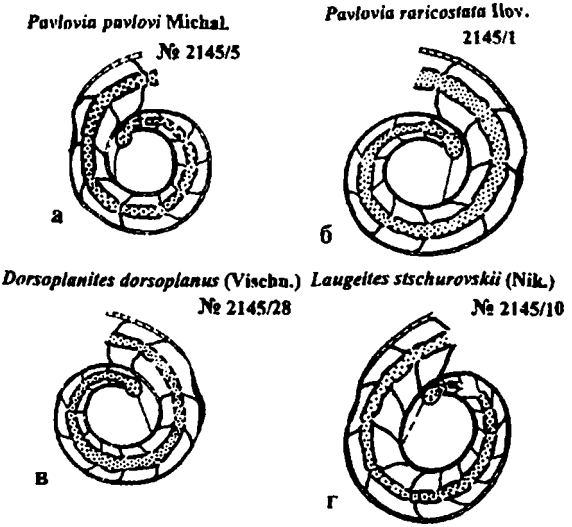


Рис.71. Схема строения протоконха и первого оборота представителей семейства Dorsoplanitidae

В септальных трубках сифон существенно сужается (рис. 72а,б). Если его диаметр на третьем обороте между септами равен 0,17, а на шестом 0,55, то в септальных трубках соотвественно уменьшается до 0,14-0,15 и 0,45.

Оболочка сифона состоит из двух конхиолиновых трубок, вставленных друг в друга. На таблице XVII, фиг. 1в,г хорошо видно строение стенки сифона.

Септы, септальные трубки и манжеты. Септальные трубки короткие и прохоанитовые. Их длина в онтогенезе постепенно увеличивается и если на третьем обороте длина септальных трубок как с вентральной, так и с дорсальной сторон равна 0,03-0,04, то уже на шестом обороте достигает 0,30 (см. рис. 72а,б; 73е; табл. XVII, 1б-е).

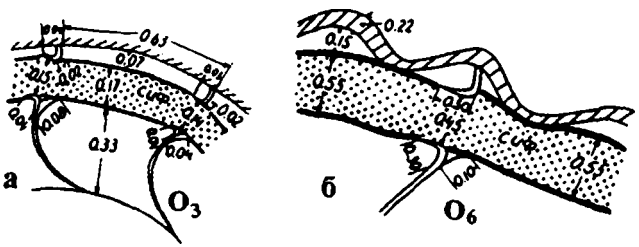


Рис. 72. Строение и размеры септальных трубок и сифона *Dorsoplanites dorsoplanus* (Vischn.), экз. 14(2145/28)

Органическая оболочка септальных трубок и сифона в местах их соединения обызвествляется и образуется т.н. аннулярные отложения и манжеты (см. рис. 73е). Как манжеты, так и аннулярные отложения служат для жесткого прикрепления сифона к септальным трубкам (Друщиц, Догужаева, 1981). Органический слой, покрывающий септу сзади и спереди, соединяется с таковой сифона, образуя мембрану.

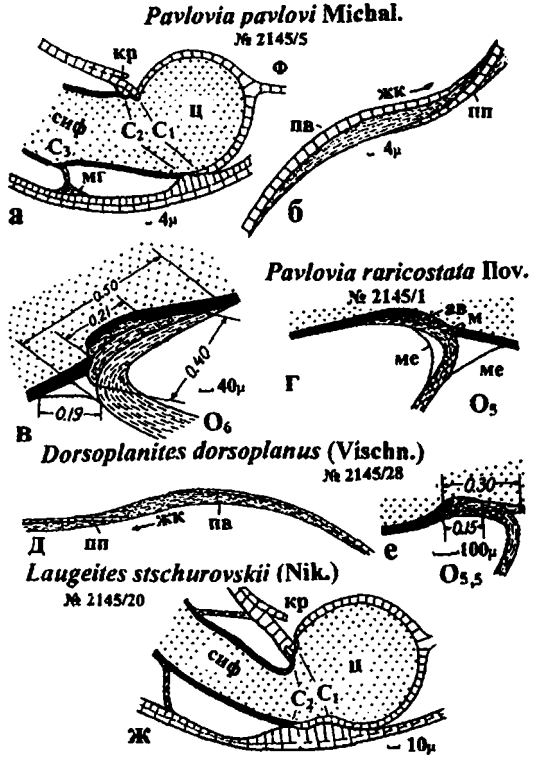


Рис. 73. Схема строения и размеры внутренних структур раковины в медиальной плоскости по данным снимков в РЭМ-е у представителей семейства Dorsoplanitidae: а,ж - цекум и начало первого оборота: б,д - первичный валик; в,г,е - септальные трубки с дорсальной стороны. Обозначения: **кр** - кромка, **ме** - мембрана, C_1,C_2... - 1-я, 2-я и т.д. септы, **сиф** - сифон. Остальные обозначения см. на рис. 52

На первом обороте насчитывается 10-13 септ, на втором - 11-12, 3-м -12-13, 4-м - 11-13. У маленького экз. № 12(2145/22), на 5-м обороте имеется 7 септ и далее начинается жилая камера. У большого экз. № 12(2145/22) на 5-м обороте - 16 септ, 6-м - 15, на 7-м - 4

септы и далее раковина обломана. Расстояние между септами изучено у двух видов (см. рис. 74).

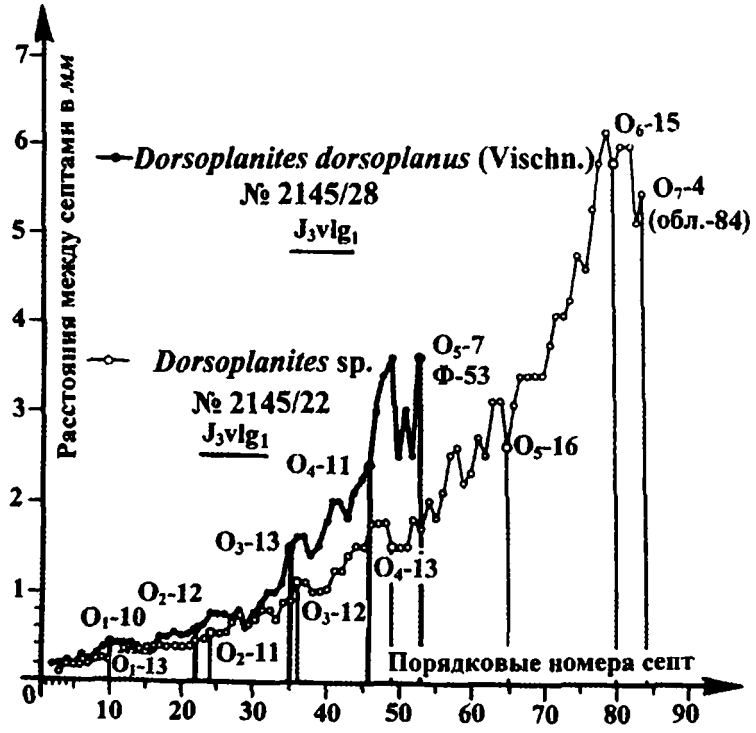


Рис. 74. Септограммы *Dorsoplanites dorsoplanus* (Vischn.) и *Dorsoplanites* sp. Обозначения см. на рис. 27

Манжеты и аннулярные отложения имеют пластинчатую микроструктуру.

Просепта всегда состоит из призматических кристаллов карбоната кальция. Примасепта, в зависимости от того, образовалась она в эмбриональной или постэмбриональной стадии развития раковины, может иметь как призматическую, так и пластинчатую микроструктуру. В большинстве случаев, начиная с примасепты, все септы имеют пластинчатую микроструктуру.

Изучая септы представителей *Dorsoplanites* в онтогенезе, мы обнаружили у них так же, как и у стенки раковины, трехслойное строение. Средний слой легко определяется как перламутровый, а два других плотно прилегающих к перламутровому, довольно толстые и по структуре очень похожи на призматические слои стенки

раковины (табл. XVIII, фиг. 1а,б; табл. XIX, фиг. 1а). Призматические слои в процессе онтогенеза постепенно утоньчаются и после четвертого оборота септа состоит из одного перламутрового и двух органических пленок, окружающих перламутровый слой септы (табл. XIX, фиг. 1б). Возможно, некоторые аммониты обладали способностью, особенно на ранних стадиях развития раковины, секретировать трехслойную септу.

Стенка раковины. Стенка протоконха призматического строения и состоит из двух слойков, каждый из которых окружен органическим слоем (табл. XIII, рис. 2д; табл. XIV). Апикальный конец стенки протоконха - кромка - имеет вид рычага, утолщающегося у цекума, однако не соприкасается с ним. Кромка так же, как и стенка протоконха, призматического строения и окружена органическим слоем (табл. XIV, фиг. 1б).

У цекума с вентральной стороны на два призматических слойка стенки протоконха накладывается третий - довольно толстый призматический слой (табл. XIII, фиг. 2г; табл. XV, фиг. 1а). Стенка первого оборота состоит из одного призматического слоя (табл. XVI, фиг. 1в,г). В конце первого оборота наблюдается первичный валик, заканчивающийся первичным пережимом. Угол первичного пережима равен 325°, а диаметр аммонителлы - 0,87 (см. рис. 73д, табл. XVI, фиг. 1а). За первичным пережимом стенка протоконха состоит из двух слоев - наружного призматического и пластинчатого (табл. XIII, фиг. 2в). Внутренний призматический слой секретируется позднее, но когда именно, не удалось проследить. В дальнейшем стенка раковины, подобно другим аммонитам, состоит из трех слоев - наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического (табл. XVI, фиг. 1д; табл. XVII, фиг. 1а). Дорсальная стенка раковины у изученных аммонитов состоит только из внутреннего призматического слоя. Остальные два слоя у умбиликального шва или же у стенки предшествующего оборота выклиниваются. Толщина дорсальной стенки довольно изменчива. В вершинах ребер она утончается, а в межреберных промежутках - утолщается. У форм данного рода дорсальная стенка плотно прилегает к вентральной стенке предыдущего оборота.

Форма раковины. Дорзопланиты обладают умеренно эволютными, медленно возрастающими оборотами. Форма сечения в начале поперечно-овальная, а толщина превышает высоту почти в

четыре раза. По ходу роста раковины в процессе онтогенеза обороты лишь незначительно уплощаются (см. рис. 75; табл. XIII, фиг. 1а-в).

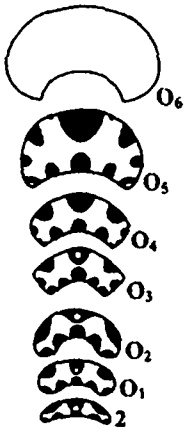


Рис. 75. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Dorsoplanites gracilis* Spath, экз. № 12(2145/26)

Скульптура. У изученного вида *D. gracilis* Spath до середины пятого оборота раковина почти гладкая и лишь потом появляются слабые ребра. По ходу роста раковины ребра постепенно становятся резкими и двураздельными (табл. XIII, фиг. 1а). Соединение ребер на обеих сторонах раковины, начиная с шестого оборота, зигзагообразное. На шестом обороте расположены два очень хорошо выраженных пережима (см. рис. 76а). На последующих оборотах у большинства дорзопланитесов ребра становятся трех-четырехраздельными.

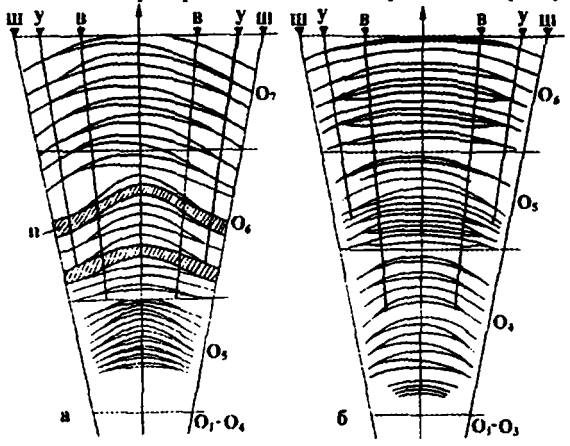


Рис. 76. Схема изменения скульптуры в онтогенезе: а - *Dorsoplanites gracilis* Spath, экз. № 12(2145/26). б - *Pavlovia iatriensis* Ilov., экз. № 12(2145/15); Обозначения: п - пережим. Остальные обозначения см. на рис. 46 и 54

Септальная линия. Просутура трехлопастная - LUI, а примасутура пятилопастная - $(V_1V_1)L\dot{U}ID$ (см. рис. 77). В начале первого оборота умбиликальная лопасть смещается к наружной стороне, а в конце этого же оборота интернилатеральная лопасть делится на две асимметричные части - I_2I_1. В дальнейшем в результате быстрого возвышения вторичного седла I_2/I_1 обе ветви обособляются и развиваются независимо друг от друга. В середине третьего оборота у шовной линии вблизи основания лопасти I_2 зарождается лопасть U^1. Латеральная лопасть постепенно принимает трехраздельную форму, а умбиликальная лопасть U становится отчетливо двураздельной. Если лопасть I_1 в онтогенезе углубляется постепенно, то лопасти U^1 и I_2 становятся глубокими лишь с пятого оборота. Дальнейшее развитие септальной линии происходит за счет усложнения седла U^1/I_2.

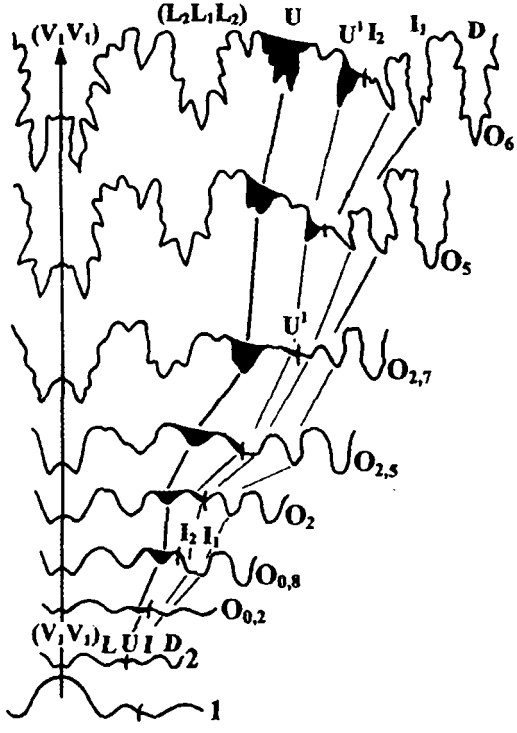


Рис. 77. Изменение септальной линии в онтогенезе *Dorsoplanites gracilis Spath.*, экз. №12(2145/26)

Конечная формула септальной линии имеет следующий вид: $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1)U^1\dot{U}^3U^2I_2I_1D$.

Род *Pavlovia* Ilovaisky, 1917

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости: *Pavlovia raricostata* Ilov. - 2 экз., *P. pavlovi* (Michal.) - 2 экз., *P. iatriensis* Ilov. - 1 экз., *P. memeri* (Mich.) - 2 экз., *P.* sp. - 1 экз. Развернут до протоконха *P. iatriensis* Ilov. - 1экз. Восточный склон Приполярного Урала, басс. р. Ятрии, волжский ярус.

Протоконх веретеновидный, Д=0,54, Ш=0,75. Отношение ширины к диаметру - 1,39. В сечении протоконх имеет почти округлую форму: Дп=0,48-0,54, дп=0,40-0,50 (см. рис. 70а,б, 78; табл. XX, фиг. 2а-г).

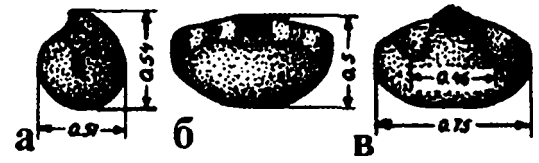


Рис. 78. Протоконх: *Pavlovia iatriensis* Ilov., экз. № 12(2145/15): а - вид сбоку, б - вид спереди, в - вид сверху

Фиксатор соединяет апикальный конец цекума с внутренней стенкой протоконха. У представителей рода *Pavlovia* имеются фиксаторы со связкой средней длины: ф=0,17-0,18 (см. рис. 70а,б; табл. XX, фиг. 2г; табл. XXI, фиг. 1а).

Цекум так же, как и протоконх, в продольном сечении почти круглый: Дц=0,08-0,12, дц=0,08-0,11 (см. рис. 70а,б; 73а; табл. XX, фиг. 2а-г; табл. XXI, фиг. 1а). В одних случаях он полностью находится в пределах протоконха *(Pavlovia pavlovi)*, а в других - частично (*Pavlovia raricostata*).

Сифон. По появлению в просепте и до середины первого оборота сифон занимает центральное положение, затем постепенно смещается к вентральной стороне и начиная с конца второго или начала третьего оборота - привентральное (см. рис. 71а,б; 79; табл. XX, фиг. 2а-г). Абсолютный диаметр сифона увеличивается от 0,04 мм - в начале первого оборота до 0,80 мм - в середине седьмого. В то же время если абсолютный диаметр сифона непрерывно возрастает, то его относительный диаметр (с/в) в процессе индивидуального развития сильно уменьшается. В онтогенезе уменьшается и соотношение С/Д.

В септальных трубках сифон сжат. У *Pavlovia pavlovi* в начале четвертого оборота диаметр сифона равен 0,23, а между септальными трубками уменьшается до 0,18. На шестом обороте диаметр сифона равен 0,48, а между соседними септальными трубками, по направлению к устью, уменьшается до 0,45. Такая же картина наблюдается и у *P. raricostata* (см. рис. 79).

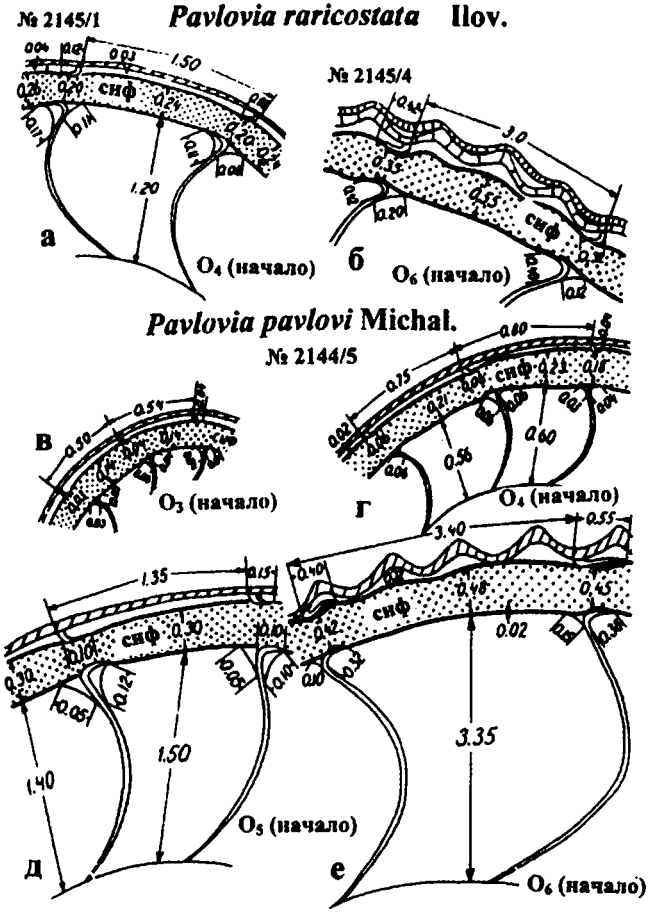


Рис. 79. Строение и размеры септальных трубок и сифона у представителей рода *Pavlovia*

Септы, септальные трубки и манжеты. Сепальные трубки, как и септы (таб. XXIV, фиг. 2г), пластинчатые. В их строении принимают участие также манжеты, аннулярные отложения и мембраны (см.рис. 73а-г, 79).

Септальные трубки короткие и прохоанитовые (табл. XXIV, фиг. 1, 2а-в). Длина их по ходу онтогенеза постепенно увеличивается. Так, у *P. pavlovi* в начале третьего оборота длина септальных трубок равна 0,03, а в начале шестого оборота достигает 0,38 (см.рис. 79). У другого вида *P. raricostata* длина септальных трубок в начале четвертого оборота равна 0,11, а в начале шестого оборота достигает 0,42.

Длина органической части сифона (табл. XXI, фиг. 2) у *P. pavlovi* меняется от 0,21 на первом обороте до 4,50 - на шестом. У *P.*

raricostata - от 0,29 на первом обороте до 3,35 - на пятом. Незначительно увеличивается в онтогенезе и длина мембран. У *P. pavlovi* - от 0,03 в начале третьего оборота до 0,15 - в начале шестого. У *P. raricostata* - от 0,08 в начале четвертого оборота до 0,20 в начале шестого (см. рис. 79; табл. XXIII, фиг. 2а-в).

Количество септ представителей рода *Pavlovia* изменяется в среднем в следующих пределах: на O_1=11, O_2=11,5, O_3=13,75 и O_4=14,75. Таким образом, количество септ на каждом последующем обороте увеличивается, однако обороты во всех случаях остаются малосептальными.

Толщина септ на первых шести оборотах изменяется от 0,005 в середине первого оборота до 0,08-0,15 - на шестом обороте.

Расстояние между септами у *P. raricostata* увеличивается на 1-м обороте от 0,04 до 0,41, на 2-м - до 0,58, на 3-м - до 1,25, на 4-м - до 2,15, на 5-м - до 4,0 и на 6-м - до 6,2. На 6-м обороте наблюдается финальное сближение нескольких последних септ (рис. 80).

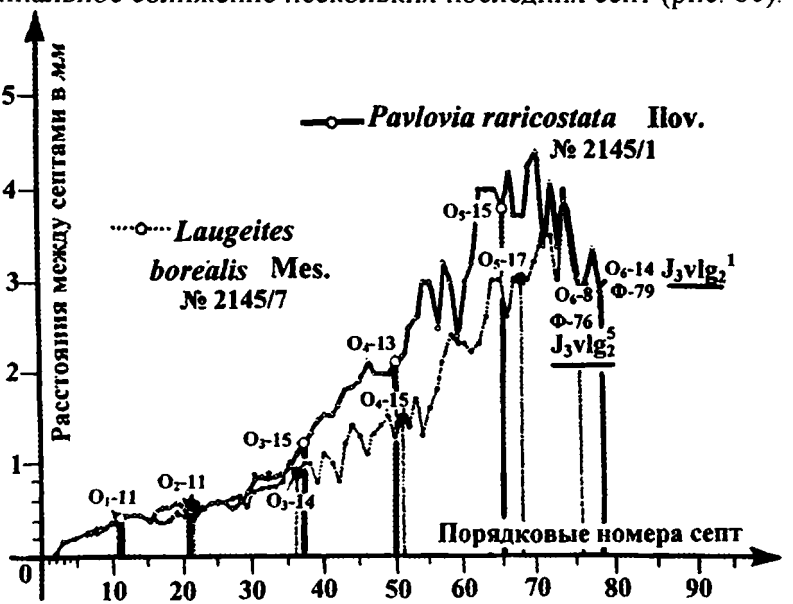


Рис. 80. Септограммы *Pavlovia raricostata* Ilov. и *Laugeites borealis* Mes. Обозначения см. на рис. 27

Толщина септ на первых шести оборотах изменяется от 0,005 в середине первого оборота до 0,08-0,15 на шестом.

Стенка раковины. Стенка протоконха двуслойного строения и до первичного валика состоит из призматических микрокристаллов (табл. XXI,фиг. 1б). Апикальный конец стенки раковины - кром-

ка - не соприкасается с цекумом. Дистальный конец ее несколько утолщен (табл. XXII, фиг. 1а,б). Пластинчатый слой впервые появляется в строении первичного валика. Он имеет линзовидную форму с наибольшей толщиной посредине первичного валика, впереди которого расположен первичный пережим (см. рис. 73б). Угол первичного пережима равен 310-320°, а диаметр аммонителлы - 0,83-1,10 (табл. XXIII, фиг. 1).

Стенка раковины после первичного пережима, приблизительно с конца второго-начала третьего оборота, состоит из трех слоев, повторяющих очертания ребер. Дорсальная стенка последующего оборота часто провисает между вершинами ребер в виде мостика. Толщина стенки раковины изменяется от 0,01 в середине первого оборота до 0,12-0,14 - на шестом обороте (табл. XXV, фиг. 1,2а,б; табл. XXVI, фиг. 1а, б; 2).

Форма раковины. Обороты эволютные, довольно быстро возрастающие в высоту. На первом обороте толщина превышает высоту в 3-4 раза. По ходу роста раковины обороты уплощаются и уже на седьмом обороте принимают почти округлую форму (см. рис. 81; табл. XX, фиг. 1а-в).

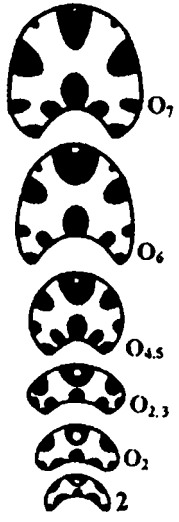


Рис. 81. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Pavlovia iatriensis* Ilov., экз. № 12(2145/15)

Скульптура. У изученного вида *P. iatriensis* Ilov. раковина на первых трех оборотах гладкая. В начале четвертого появляются одиночные ребра, которые в дальнейшем становятся двураздельными и на обеих сторонах раковины соединяются зигзагообразно. В конце четвертого оборота зигзагообразное соединение ребер исчезает и между двураздельными ребрами появляются промежуточные.

Начиная с пятого оборота появляются трехраздельные ребра и в дальнейшем одиночные, двух- и трехраздельные ребра чередуются друг с другом. Соединение ребер на обеих сторонах пятого и шестого оборотов как прямое, так и зигзагообразное. Редко присутствуют и промежуточные одиночные ребра (см. рис. 76б; табл. XX, фиг. 1а-в).

Септальная линия. Просутура трехлопастная - LUI, а примасутура - пятилопастная - (V_1V_1)LUID (см. рис. 82). В начале второго

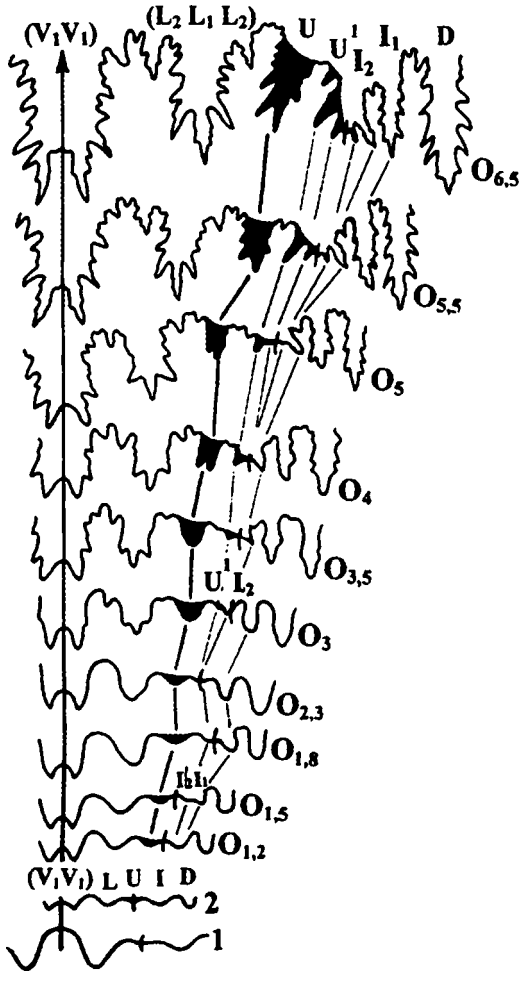


Рис. 82. Изменение септальной линии в онтогенезе *Pavlovia iatriensis* Ilov., экз. № 12(2145/15)

оборота интернилатеральная лопасть I разделяется на две асимметричные лопасти - I_2I_1 ; первая из них в конце второго оборота распо-

лагается в пришовной части. В середине третьего оборота на внешнем склоне I_2, у шовной линии зарождается лопасть U^1. В то же время латеральная лопасть L становится симметрично трехраздельной. В дальнейшем почти до середины пятого оборота новые элементы не возникают, а все старые углубляются и усложняются. Лопасть U разделяется на две части и несколько наклоняется к шовной линии. В середине пятого оборота на седле U^1/I_2 одновременно формируются две мелкие лопасти; в дальнейшем между этими лопастями зарождается лопасть U^3. Септальная линия на этой стадии развития имеет следующий вид: $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_1U_1)U^1U_1{}^2U^3U_1{}^2I_2I_1D$.

Характерной чертой для септальной линии данного рода является наличие провисающей сутуральной лопасти с очень глубокими элементами, небольшого расстояния между лопастями U^1 и I_2 и в большинстве случаев двураздельной, наклоненной к шовной линии умбиликальной лопасти.

Подсемейство Laugeitinae Lominadze & Kvantaliani, 1985

Род *Laugeites* Spath, 1936

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости: *Laugeites stschurovskii* (Nik.) - 1 экз., *Laugeites* sp. - 1 экз. Развернуты до протоконха *L. borealis* Mes. - 1 экз., *Laugeites* sp. - 1 экз. Восточный склон Приполярного Урала, басс. р. Ятрии, волжский ярус.

Протоконх валиковидный, гладкий. Размеры: Д=0,46, Ш=0,58. В сечении протоконх округлой формы: Дп=0,51, дп=0,44-0,50 (см. рис. 71г, 83б; табл. XXVII, фиг. 1б, 2, 3а, б).

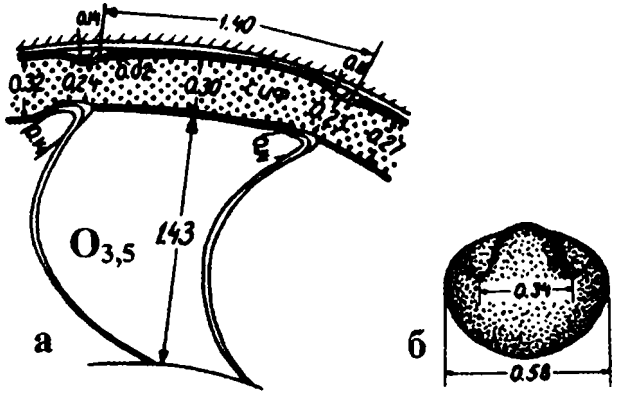


Рис. 83. Протоконх, сифон и септальные трубки *Laugeites borealis* Mes.: а - экз. № 12(2145/16), б - экз. № 12(2145/8)

Фиксатор длинный: ф=0,30-0,38.

Цекум в сечении почти круглый: Дц=0,11-0,13, дц=0,08-0,12. Он полностью находится в пределах протоконха и окружен известковой оболочкой (см. рис. 71г, 73ж; табл. XXVII, фиг. 1б).

Сифон. Абсолютный диаметр сифона возрастает от 0,04-0,06 в начале первого оборота до 0,48 в середине пятого. В то же время относительный диаметр сифона (с/в) в онтогенезе сильно уменьшается: от 0,36-0,40 в начале O_1 до 0,14 в середине O_5, а соотношение с/Д от 0,06-0,07 на первом обороте до 0,03-0,04 на O_4. Расстояние сифона от вентральной стенки раковины на первом обороте равно 5 единицам, на O_2 - 3. Уже на третьем обороте сифон плотно прилегает к вентральной стенке раковины.

Сифон в септальных трубках сжат. Так, если на четвертом обороте диаметр сифона между септами равен 0,30, то в септальных трубках уменьшается до 0,23-0,24 (см. рис. 83а). Длина органической части сифона на втором обороте равна 0,48, а септальной трубки - 0,04. На O_4 размеры этих структур достигают соответственно - 1,85 и 0,20.

Септы, септальные трубки. Первые две септы призматического строения, остальные же имеют пластинчатую микроструктуру (табл. XXVIII, фиг. 1б, 2а, б).

Количество септ по оборотам в среднем изменяется в следующих пределах: O_1=11,8, O_2=13, O_3=14,6, O_4=15,2. Изменение числа септ и расстояний между ними показано на рис. 80.

Стенка раковины. Стенка протоконха до первичного валика состоит из призматических микрокристаллов (табл. XXVII, фиг. 1в). Кромка несколько шире стенки протоконха и расположена с внутренней ее стороны. Кромка не касается цекума (табл. XXVIII, фиг. 1а). Пластинчатый слой впервые появляется в первичном валике. Угол первичного пережима равен 293-312°, а диаметр аммонителлы - 0,99-1,13. Толщина стенки раковины в онтогенезе изменяется также незначительно - от 0,01 на первом обороте, до 0,03-0,05 на четвертом.

Форма раковины. Обороты дисковидные с довольно широким пупком. Поперечное сечение в начале раковины очень широкое. Ширина оборотов в 2-3 раза превышает высоту. В процессе развития обороты уплощаются и на седьмом обороте высота уже превышает его толщину (см. рис. 84).

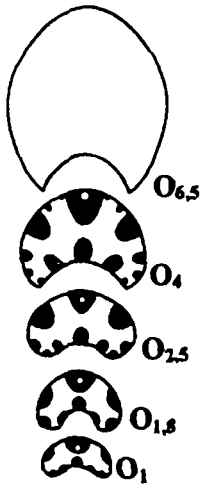


Рис. 84. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Laugeites borealis* Mes., экз. № 12(2145/16)

Скульптура прослежена у вида *L. borealis*. До середины четвертого оборота раковина гладкая. Затем появляются тонкие двураздельные ребра, которые в онтогенезе становятся все более рельефными. Начиная с середины четвертого и до конца седьмого оборота они двураздельные, а соединение их на обеих сторонах раковины зигзагообразное (см. рис. 85; табл. XXVIII, фиг.1а).

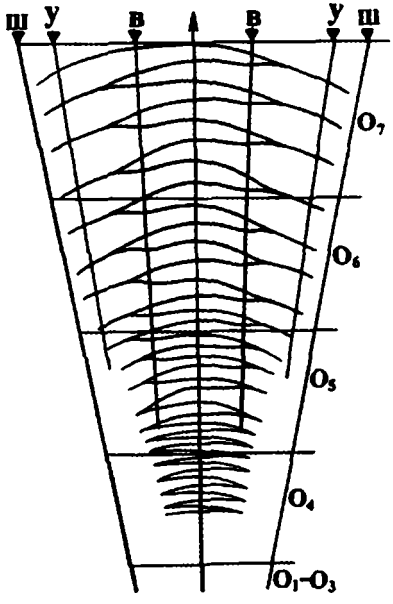


Рис. 85. Схема развития скульптуры в онтогенезе у *Laugeites borealis* Mes., экз. № 12(2145/16). Обозначения см. на рис. 47 и 54

Септальная линия (см. рис. 86). Примасутура пятилопастная - (V_1V_1)LUID. На первом обороте умбиликальная лопасть смещается к наружной стороне, а в середине второго оборота интернилатеральная лопасть I разделяется на две асимметричные лопасти - I_2I_1, одна из которых (I_2) располагается на шовной линии. Лопасть U постепенно углубляется. В середине третьего оборота I_2 и I_1 становятся вполне обособленными, L начинает разделяться на три части, а на внешнем склоне лопасти I_2, у шовной линии формируется лопасть U^1. В начале пятого оборота на седле U^1/I_2 сначала зарождается лопасть U^2, а несколько позже - лопасть U^3. В дальнейшем, на шестом обороте, на седле U^2/U^3 сперва образуется U^4, а затем - U^5. Конечная формула септальной линии приобретает следующий вид: $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^4{:}U^5U^3I_2I_1D$.

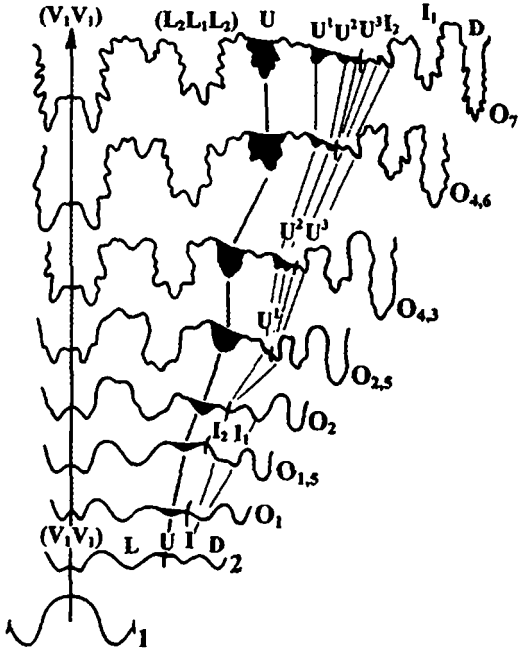


Рис. 86.Изменение септальной линии в онтогенезе *Laugeites borealis* Mes., экз. № 12(2145/16)

Характерной чертой для септальной линии представителей рода *Laugeites* является наличие широкого и двураздельного седла V/L, довольно зазубренной лопасти U и, что самое главное, расстояние между лопастями U^1 и I_2 очень большое, а элементы септальной линии низкие.

Надсемейство Desmoceratoidea Steinmann, 1890
Семейство Silesitidae Hyatt, 1900

Род *Neoastieria* Egoian, 1969

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости 2 экз. *Neoastieria reliqua* Eg. Развернут до протоконха один экземпляр того же вида. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха; Восточная Грузия, с. Биджниси; Дагестан, сс. Муги и Акуша; верхний апт, зона Hypacanthoplites jacobi.

Протоконх мелкий, валиковидный, широкий Ш=0,55; в медиальном сечении круглый, слегка овальный; Дп=0,38, дп=0,32 (см. рис. 87а, б).

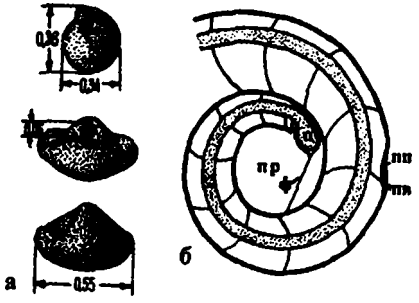


Рис. 87. *Neoastieria reliqua* Eg.; а - протоконх, экз. № 8(403/33), б - схема строения протоконха и первого оборота, экз. № 8(105/41). Обозначения см. на рис. 1

Фиксатор длинный: ф=0,24, имеет вид ленты; в месте сочленения с цекумом образуется коническая воронка (см. рис. 87б; табл. XXIX, фиг. 2б,в). На фотоснимках, полученных с помощью РЭМ, видно, что внутри ленты имеется полость (табл. XXIX, фиг. 2б). Фиксатор прикреплен изнутри к стенке протоконха.

Цекум мелких размеров: Дц=0,09, дц=0,07, в медиальном сечении имеет овальную форму. Во второй камере цекум переходит в сифон (см. рис. 87б; табл. XXIX, фиг. 2а; табл. XXX, фиг. 1а). оболочка которого состоит из двух слойков - органического и известкового (табл. XXIX, фиг. 2г).

Сифон в начале спирали занимает центральное положение, в конце первого оборота - привентральное, а примерно с 1,6 оборота прилегает к вентральной стенке (см. рис. 87б, 88а, б). Абсолютный диаметр сифона в начале спирали равен 0,04, в конце 1-го оборота - 0,07, 2-го оборота - 0,10, 3-го - 0,13, 4-го - 0,15. Диаметр сифона в

гидростатической камере больше, чем при прохождении через септальные трубки. В конце 4-го оборота разница составляет 0,05. Относительный диаметр сифона с ростом раковины уменьшается: в начале 1-го обороа он равен 0,5, а в конце - 0,28, в конце 2-го оборота - 0,23, 3-го - 0,17, 4-го - 0,10.

Септы, септальные трубки и манжеты. На первом обороте насчитывается 12 септ, на втором, третьем и четвертом оборотах - по 13, на пятом - 14. Весь фрагмокон состоит из 65 септ. Жилая камера занимает 0,6 шестого оборота. Устьевой край не сохранился. Расстояния между септами увеличиваются на первом обороте от 0,04 до 0,27, на втором - до 0,38, на третьем - до 0,70, на четвертом - до 1,32, на пятом - до 2,6. Просепта прикрепляется к протоконху около края короткой кромки. Кромка соприкасается с цекумом (табл. XXX, фиг. 1а). Просепта и примасепта, по-видимому, имеют призматическую структуру (табл. XXIX, фиг. 2д; табл. XXX, фиг. 1в), а септы 2-го и последующих оборотов - пластинчатую (табл. XXX, фиг. 1г).

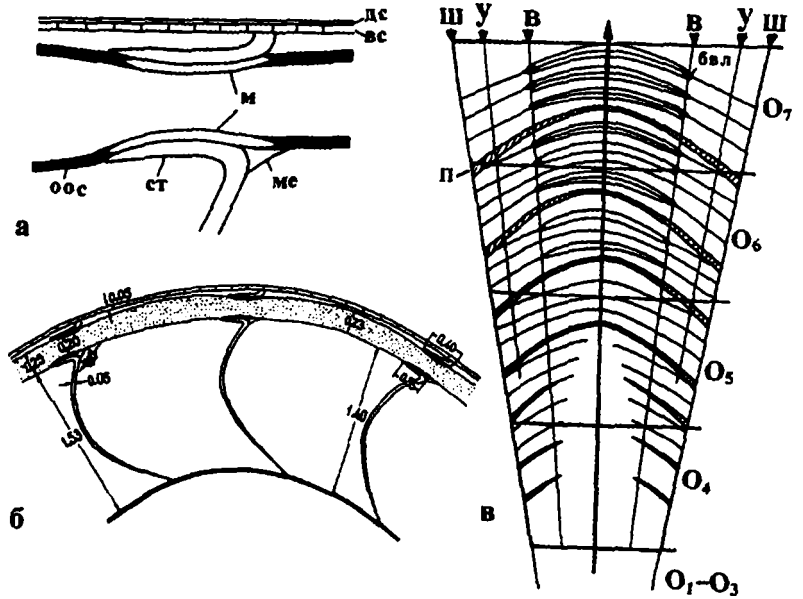


Рис. 88. *Neoastieria reliqua* Eg.: а-б - строение и размеры септальньных трубок и сифона на пятом обороте, экз.№ 8(105/41), в - схема изменения скульптуры в онтогенезе, экз. № 8(403/33). Обозначения: **дс** - дорсальная стенка, **вс** - вентральная стенка, **оос** - органическая оболочка сифона, **ст** - септальная трубка; ребра: **бвл** - вентральные бугорки. Остальные обозначения см. на рис. 47

Септальные трубки у про- и примасепт не наблюдаются, а у остальных септ - прохоанитовые (табл. XXX, фиг. 1д). Абсолютная длина септальных трубок увеличивается с ростом раковины: в конце 1-го оборота она составляет 0,03, 2-го оборота - 0,06, 3-го - 0,17, 4-го - 0,31. Привентральная часть септальной трубки немного длиннее придорсальной (см. рис. 88а). Относительная длина септальных трубок от 0,11 (конец 1-го оборота) до 0,24 (конец 3-го оборота). Иногда сохраняются мембраны, соединяющие задний органический слой септы и оболочку сифона (табл. XXX, фиг. 1д).

Форма раковины и размеры. Обороты медленно или умеренно возрастающие, вздутые, эволютные. Наружная сторона широкая, закругленная, постепенно переходящая в сравнительно низкие и выпуклые боковые стороны. Пупок довольно широкий, ограничен низкими и крутыми стенками. Диаметр раковины аммонителлы 0,71, диаметр 1-го оборота - 0,81, 2-го - 1,58, 3-го - 2,93, 4-го - 7,50, 5-го - 10,50. Поперечное сечение у примасепты полулунное с шириной заметно превышающей высоту. В онтогенезе высота оборота постепенно возрастает, но она на протяжении индивидуального развития остается меньше ширины. Форма поперечного сечения взрослых экземпляров имеет широкоовальный профиль (см. рис. 89). Внутренняя высота оборота в начале спирали составляет 0,08, в конце первого оборота - 0,25, в конце 2-го - 0,43, 3-го - 0,75, 4-го - 1,45, 5-го - 3,00.

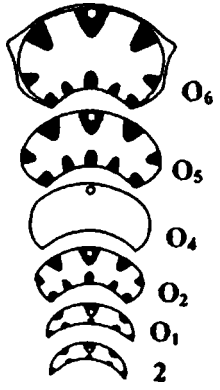


Рис. 89. Форма поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Neoastieria reliqua* Eg., экз. № 8(403/33)

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика имеет призматическую структуру. Первичный валик выражен недостаточно ясно. Его длина составляет 0,21 при максимальной толщине 0,03. Угол первичного пережима

равен 305°. В начале 2-го оборота стенка раковины состоит из двух слойков - наружного призматического и пластинчатого. На третьем и последующих оборотах эволютная часть раковины состоит из трех слоев - наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического. В инволютной части раковины к ним добавляется четвертый - тонкий внутренний призматический слой последующего оборота (табл. XXX, фиг. 1б).

Толщина стенки раковины в конце 1-го оборота равна 0,014, в конце 2-го - 0,021, 3-го - 0,028, 4-го - 0,042.

Протоконх и первые три оборота гладкие. В середине 4-го оборота появляются пережимы, которые одинакого хорошо выражены как на раковине, так и на ядре. На 4-ом обороте всего 2 пережима, а на последующих насчитываются 5-6 пережимов (см. рис. 88в). Они начинаются у шовной линии, на пупковой стенке и на боковых сторонах наклоняются вперед, а на наружной сторогне образуют довольно широкую дугу, обращенную выпуклостью в сторону устья. Наиболее резко они выражены на пупковой стенке, а переходя на наружную сторону постепенно ослабевают. На более поздних оборотах сзади пережима параллельно ему прослеживается валик. В начале 5-го оборота появляются ребра, которые наиболее четко выражены в области наружного перегиба. До конца пятого оборота наружная сторона почти гладкая, так как здесь пережимы и ребра еще отсутствуют. Начиная с 6-го оборота они без перерыва переходят через наружную сторону, но здесь всегда выражены слабее, чем на пупковой стенке и на боковых сторонах. Ребра сначала одиночные, простые, слабые. Между пережимами располагаются по 5-6 ребер. В начале шестого оборота, на наружном перегибе у ребер сначала появляются вдольреберные гребневидные утолщения, которые затем в конце этого же оборота превращаются в вытянутые вдоль радиуса бугоки. В бугорках ребра делятся сначала на две, а затем на три ветви. Довольно часто наблюдается вилообразное замещение ветвей главных ребер. Между главными иногда наблюдается по одному промежуточному ребру. Они развиты лишь на наружной стороне и лишены бугорков. На последних оборотах главные ребра на боковых сторонах приобретают гребневидную форму. На наружной стороне ребра и пережимы параллельны друг другу, а на боковых сторонах последние наклоняются вперед сильнее ребер, вследствие чего пережимы как бы "срезают" расположенные сзади него ребра.

На 6-м обороте у *N. reliqua* Eg. наблюдаются 37 главных ребер (табл. XXIX, фиг. 1а-в).

Септальная линия. Просутура трехлопастная - LUI, а примасутура - пятилопастная - (V_1V_1)LUID (см. рис. 16). В середине первого оборота интернилатеральная лопасть делится симметрично - I_1I_1. В дальнейшем, одна ветвь, расположенная рядом с дорсальной лопастью, занимает положение, обычное для интернилатеральной лопасти, а вторая ветвь перемещается к шовной линии. В начале второго оборота на склоне седла U/I^1 зарождается лопасть U^1. Примерно на этой же стадии развития латеральная лопасть становится трехраздельной - $L_2L_1L_2$.В конце второго оборота на седле U^1/I_1 у шовной линии появляется новый элемент - лопасть U^2, который несколько позже смещается к наружной стороне. В начале третьего оборота на седле U^2/I_1 формируется лопасть U^3, которая затем смещается к внутренней стороне оборота. К этому моменту у умбиликальной и дорсальной лопастей образуются боковые ветви. В интервале 1,5-2,5 оборота на вершинах седел зарождаются вторичные лопасти. В дальнейшем в области шва появляется еще несколько мелких дополнительных лопастей, где и формируется провисающая сутуральная лопасть. Развитие септальной линии в онтогенезе происходит следующим образом: (V_1V_1)LUID → (V_1V_1)LU:ID → $(V_1V_1)LUU^1$:I_1I_1D → $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1U^2U^4U^5U^3I_1I_1$D.

ГЛАВА III

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ

Юрско-меловые аммонитиды обладают плоскоспиральными, преимущественно эволютными или полуэволютными оборотами; инволютные раковины встречаются у ранних представителей.

Форма сечения оборотов у всех изученных видов вначале поперечно-овальная и ширина в два раза превышает высоту. По ходу роста раковина в высоту увеличивается быстрее, чем в ширину и на конечных стадиях обороты часто имеют округлую или высокоовальную форму. Изменение отношения ширины и высоты оборота к диаметру раковины у разных форм происходит по-разному, но уловить какую-нибудь закономерность для отдельных родов нам пока не удалось. У некоторых аммонитид вентральная сторона оборота либо заострена, либо имеются четко выраженые кили.

Протоконх у представителей Perisphinctina, Olcostephanina и Haploceratina большей частью валиковидной или веретиновидной формы, а в медиальном сечении почти круглый. Его диаметр в процессе филлогенеза во всех изученных нами подотрядах увеличивается, хотя бывают исключения. Соответственно увеличиваются и размеры аммонителлы и первых четырех оборотов. У представителей Cardioceratina протоконх элипсоидальной формы.

Фиксаторы у перисфинктин в основном с длинными связками (*Flabellisphinctes, Choffatia, Indosphinctes, Volgaites* - 0,23-0,32), хотя у *Binatisphinctes* он равен 0,15. У олкостефанин встречаются средние (*Pavlovia, Beudanticeras* - 0,17-0,18), длинные (*Dorsoplanites, Zuercherella* - 0,21-0,28) и весьма длинные связки (*Laugeites, Simbirskites* - 0,30-0,38). Длина фиксатора у волжских форм изменяется в более широких пределах. У Cardioceratina фиксаторы большей частью короткие (0,08-0,13).

Цекум овальной или округлой формы. Во всех подотрядах диаметр цекума у более ранних форм больше, чем у молодых.

Сифон у всех изученных форм на первом обороте занимает центральное положение, затем субцентральное и с середины или конца второго оборота - вентрально-краевое.

Расстояние сифона от вентральной стенки раковины изменяется в онтогенезе по-разному. Так, например, у *Volgaites* (Perisphinctina) сифон на пятом обороте полностью прилегает к стенке раковины. У представителей родов *Pavlovia* и *Dorsoplanites* (Olcostephanina) наблюдается несколько иная картина. На 4-6-м оборотах у них сифон от вентральной стенки раковины находится на значительном расстоянии. Однако у *Laugeites*, начиная с третьего оборота - полностью прилегает к вентральной стенке раковины. У кардиоцератин он занимает вентрально-краевое с конца второго (*Cadoceras*), с середины третьего (*Pseudocadoceras*) или с четвертого оборота (*Kosmoceras*).

Диаметр сифона у олкостефанин увеличивается быстрее, чем у перисфинктин, а у подотряда Cardioceratina, по сравнению с представителями других подотрядов - гораздо медленнее.

Септы. Первые три оборота почти во всех рассматриваемых подотрядах - малосептальны, хотя у некоторых представителей Cardioceratina (*Cadoceras*, *Pseudocadoceras*) количество септ несколько больше. У перисфинктин и олкостефанин на первом обороте насчитывается 10-13 септ, на втором - 9-14, на третьем - 9-16. Иная картина наблюдается у кардиоцератин. Так например, если у представителей семейства Cardioceratidae на первом обороте насчитывается 15-16 септ, на O_2 - 15-16, O_3 - 16-20, O_4 - 15-21, O_5 - 22, то у Kosmoceratidae почти все обороты остаются малосептальными - O_1 - 10-11, O_2 - 11-12, O_3 - 10-11, O_4 - 9.

На приведенных септограммах (см. рис. 51, 59, 74, 80) хорошо видно, что приблизительно до 35 септы расстояние между септами увеличивается одинаково как у келловейских, так и у волжских форм. В дальнейшем у келловейских видов кривая расстояний между септами резко идет вверх.

Закономерность изменения числа септ в онто-филогенезе, установленная И.В. Кванталиани (1984, 1989), прослеживается и на изученном обширном материале данной монографии. Как правило, предковые формы имеют меньшее число септ и значительные меж-

септальные расстояния, чем потомки. Эта последовательность хорошо выражена, что можно наблюдать и на приведенных септограммах.

Септальные трубки у всех изученных форм короткие и прохоанитовые. Однако интересно отметить, что на одном и том же диаметре трубки у молодых форм зачастую бывают гораздо короче по сравнению с древними.

Микроструктура септ. 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 (Друщиц, Хиами, 1969, 1970; Захаров, 1978; Друщиц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982; Mutvei, 1967; Erben, Flajs, Siehl, 1969; Westermann, 1971; Kulicki, 1975, 1979 и др.). Теперь же выяснилось, что такая структура септ имеется не у всех аммонитид (Захаров, Грабовская, 1984).

С целью изучения микроструктуры септ нами подверглись исследованию раковины родов *Dorsoplanites, Pavlovia,* а также *Kosmoceras, Cadoceras* и *Pseudocadoceras* (Ломинадзе, 1982). Оказалось, что септы не во всех случаях имеют только перламутровую микроструктуру. По обе стороны перламутрового слоя у *Dorsoplanites* (менее отчетливо у *Pavlovia*) наблюдаются слои, структура которых ничем не отличается от структуры призматических слоев стенки раковины. Эти слои наблюдаются у септ в конце первого и на последующих трех оборотах. Мы полагаем, что отмеченные слои являются призматическими. Следовательно, у некоторых аммонитов можно допустить наличие трехслойных септ - задний призматический слой, средний перламутровый и передний призматический (табл. XVIII, XIX).

Органическая оболочка, покрывающая септы спереди или сзади, соединяется с таковой сифона и часто образует органическую мембрану, усиливающую прикрепление перегородки спереди и сзади. Мембраны, как у келловейских, так и волжских форм, бывают одинаковой длины. Септы, манжеты и аннулярные отложения имеют перламутровую микроструктуру. Аннулярные отложения хорошо наблюдаются как у волжских, так и келловейских форм.

Интересно отметить, что толщина дорсальной стенки, перекрывающей вентральную стенку предыдущего оборота, довольно

изменчива. В вершинах ребер она утоньчается, а в межреберных пространствах утолщается. Дорсальная стенка перисфинктин почти всегда занимает все межреберное пространство предыдущего оборота. У олкостефанин межреберное пространство иногда полностью заполнено дорсальной стенкой последующего оборота, а иногда дорсальная стенка провисает в виде мостика между вершинами соседних ребер.

Септальная линия. Наиболее сильно различия проявляются в строении септальной линии (см. главу I. Морфогенез септальной линии представителей подотряда Cardioceratina рассматривается в монографии Т.А. Ломинадзе, 1982).

Характерно закономерное соотношение изменения размеров элементов начальных септальных линий в онтогенезе с таковыми в филогенезе. В частности, больших размеров достигают филогенетически наиболее древние элементы - протолопасти (V, L, D), а меньшими размерами характеризуются сравнительно молодые элементы - металопасти (I и U).

Среди седел примасутуры господствующее положение занимают латеральное и внутреннее. Такая же картина сохраняется и на более поздних стадиях развития.

Общее очертание вентральной лопасти в онто-филогенезе почти не изменяется, происходит лишь ее усложнение вторичными элементами. Латеральная лопасть почти всегда асимметрично трехраздельная. Исключение составляют некоторые гоплитиды; у взрослых позднемеловых плацентицератид, в частности, эта лопасть асимметрично двураздельная (Михайлова, 1983). Наиболее поздно образовавшаяся у мезозойских аммонитов и, в большинстве случаев, наиболее мелкая среди первичных лопастей - умбиликальная, в примасутуре всегда располагается на строго определенном месте - на шве. Шовная линия проходит в центре лопасти и делит ее на две равные части. В области первичного пережима, в результате сужения оборота, эта лопасть уменьшается в размерах и нередко приобретает вид небольшой выемки (см. рис. 4-6, 8, 10, 12, 14, 18, 86). В дальнейшем умбиликальная лопасть постепенно смещается к боковой стороне. В процессе индивидуального развития она и по размерам и степени дифференциации часто отстает от других лопастей. В большинстве случаев эта лопасть становится трехраздельной и асимметричной. В развитии дорсальной лопасти существенных изменений

не наблюдается, и в разных группах процесс усложнения лопасти протекает по единому плану. Вначале появляется пара боковых отростков, а затем и другие мелкие вспомогательные элементы. При этом она постепенно сужается и удлиняется. За редким исключением, основание дорсальной лопасти всегда цельное. Что же касается интернилатеральной лопасти, то она и прилегающие к ней участки в онто-филогенезе претерпевают существенные изменения.

И, наконец, несколько слов о седлах, которым из-за характерного для них консерватизма в онто-филогенетических исследованиях в большинстве случаев не уделяется внимания.

Седла у различных представителей подотрядов развиваются по-разному. У Perisphinctina и Olcostephanina они, в основном, асимметричны, двураздельны, невысоки, однако у Desmoceratoidea сравнительно высоки, нередко симметрично двураздельны. Седло L/U выше остальных. Обращает внимание и способ расчленения внутреннего седла представителей Cardioceratina. У них оно уже на ранних этапах развития становится двураздельным. На более поздних - в результате углубления и расширения вторичной лопасти вместо первичного седла образуются два самостоятельных седла (см. рис. 17, 19, 20).

Почти аналогичная картина наблюдается и у некоторых представителей Hoplitoidea в развитии бокового седла. Вторичная лопасть, возникшая на вершине этого седла, постепенно углубляется, дифференцируется и в результате разделяется на две части. Это явление особенно хорошо выражено у позднемеловых Placenticeratidae (Мирзоев, 1967; Михайлова, 1974, 1978, 1983; Ильин, Михайлова, Хакимов, 1982; Smith, 1900; Matsumoto, 1953; Schindewolf, 1966).

ГЛАВА IV

ОТПЕЧАТКИ МУСКУЛОВ АММОНОИДЕЙ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

Сведения об отпечатках мускулов мезозойских аммоноидей в литературе встречаются довольно редко. Следовательно, каждая новая находка этих структур вызывает большой интерес, так как дает возможность судить о строении мягкого тела и образе жизни животного.

Г. Крик (Crick, 1898), Д. Джон (Jones, 1961), Р. Джордан (Jordan, 1968), В. Кеннеди и В. Коббан (Kennedy, Cobban, 1976), М. Ракус (Rakus, 1978) описали различные отпечатки на внутренних ядрах аммонитов. По их данным встречаются четыре типа отпечатков: 1) пара языкообразных или округлой формы структур, расположенных в задней части жилой камеры близ умбиликального края, которые являются отпечатками ретракторных мускулов. Р. Джордан (Jordan, 1968) и У. Байер (Bayer, 1970) указывают на темную полосу, идущую параллельно умбиликальному перегибу. Эта полоса, по их мнению, соответствует положению мускулов в период роста животного; 2) округленная или полулуннообразная структура небольших размеров, расположенная в задней части жилой камеры, на вентральной стороне. Г. Мутвей и Р. Реймент (Mutvei, Reyment, 1973) предполагают, что здесь закреплялась сократительная мышца жабр. Однако, по мнению И. Байера (Bayer, 1974), эта структура является местом прикрепления сифона к внутреннему призматическому слою раковины; 3) кольцеобразные структуры (поднятия) в задней части жилой камеры (Crick, 1898; Jordan, 1968). Г. Мутвей (Mutvei, 1957, 1964) сравнивает их с кольцеобразным поднятием наутилуса, на котором закрепляются продольные мышцы мантии и субэпителиальные мускулы (эти структуры нами не обнаружены и, по всей вероятности, не являются отпечатками мускулов); 4) пара крупных языкообразных неопределенного происхождения отпечатков на боковых сторонах жилой камеры и, несколько реже, на фрагмоконе

(Jordan, 1968). Описанные Д. Палфраманом (Palframan, 1969) окрашенные участки разных размеров в жилых камерах экземпляров *Hecticoceras*, по нашему мнению, не имеют ничего общего с мускульными отпечатками.

Л. А. Догужаева с Г.К. Кабановым (1987, 1988) и Л.А. Догужаева (1991) описали вентральные, латеральные и дорсальные мускульные отпечатки у некоторых представителей юрских и меловых аммоноидей. Вентральные мелкие непарные отпечатки находятся на вентральной стороне, на некоторм удалении от последней септы. Латеральные - самые крупные, вытянуты вдоль спирали, сужены спереди и располагаются на боковых сторонах. Дорсальные отпечатки мелкие, парные, симметричные, находятся вблизи последней септы.

Материалом для наших исследований послужили хорошо сохранившиеся экземпляры из келловейских отложений Польши, центральной части Русской платформы, Новой Земли и из аптских образований Ульяновского Поволжья, Северного Кавказа и Дагестана. Изучены представители 22 родов, принадлежащих 15 семействам: *Indosphinctes (Elatmites)*, *Quenstedtoceras*, *Longaeviceras* (**келловей**), *Phyllopachyceras*, *Euphylloceras*, *Salfeldiella*, *Tetragonites*, *Hemitetragonites*, *Deshayesites*, *Epicheloniceras*, *Colombiceras*, *Protacanthoplites*, *Acanthohoplites*, *Hypacanthoplites*, *Parahoplites*, *Aconeceras*, *Melchiorites*, *Zuercherella*, *Pseudosilesites*, *Pictetia*, *Ptychoceras* и *Pseudocrioceratites* (**апт**).

На ядрах и раковинах аммонитов обнаружены следы, оставленные, по всей вероятности, прикрепительными органами мягкого тела, которые в большинстве случаев напоминают описанные вышеупомянутыми авторами отпечатки. По структурным особенностям обнаруженные нами следы, находящиеся в задней части жилой камеры, в непосредственной близости с последней септальной линией (рис. 90-105), похожи на отпечатки аддукторных мускулов двустворчатых моллюсков. Это позволяет предположить, что структуры, о которых идет речь, являются отпечатками мускулов. Судя по отпечаткам, аммониты характеризуются четырьмя типами мускулов (Шарикадзе, Ломинадзе, Кванталиани, 1988, 1989, 1990; Sharikadze, Lominadze, Kvantaliani, 1990): 1) парой латеральных, 2) парой переднелатеральных, 3) вентральным и 4) дорсальным.

Отпечатки всех типов мускулов на одном экземпляре, как правило, не наблюдаются. Сравнительно часто встречаются отпечатки латеральных и вентрального мускулов. Все они отличаются по местоположению, форме, размерам и структуре. Форма и размеры отпечатков мускулов у представителей разных родов отличаются друг от друга, в пределах же одного рода они почти одинаковы. Наиболее крупными являются латеральные и переднелатеральные. Отпечаток дорсального мускула наиболее мелкий. Наблюдается определенная закономерность - у грубоскульптированных форм по сравнению с аммонитами, имеющими гладкую или слабоскульптированную раковину, латеральные отпечатки более крупные.

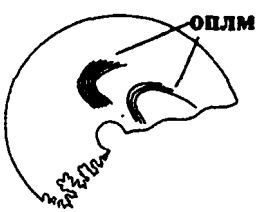


Рис. 90. *Salfeldiella guettardi* (Rasp.); экз. №8 (401/136); Д=24,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт. Обозначение: **оплм** - отпечаток переднелатерального мускула

На некоторых экземплярах аптских *Melchiorites, Zuercherella* и *Salfeldiella* на боковых сторонах жилой камеры, недалеко от конечной септальной линии наблюдаются длинные, порой доходящие до переднего края, языкообразные светлые параллельные полоски (см. рис. 90, 91). Эти структуры, скорее всего, соответствуют 4-му типу *отпечатков, описанному* Р.Джорданом (Jordan, 1968). Строго симметричное расположение по боковым сторонам жилой камеры и то удивительное постоянство конфигурации, которым характеризуются экземпляры одного и того же рода, говорит о том, что эти отпечатки соответствуют местам прикрепления мускулистого органа животного. Мы их называем переднелатеральными.

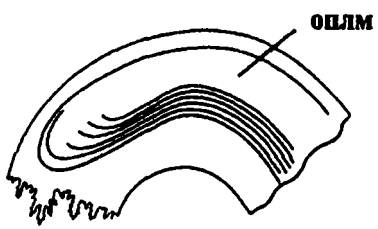


Рис. 91. *Melchiorites* sp., экз. № 8(ХК-15/8); Д=27,5 мм, Северо-Запаный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт. Обозначения см. на рис. *90*

По форме наиболее консервативны отпечатки вентрального мускула, имеющие в общем округленно-овальную форму. В частно-

сти, они бывают закругленными (см. рис. 92), яйцевидными (см. рис. 93) или овальными (см. рис. 94, 95).

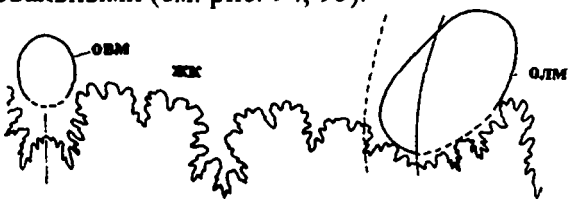


Рис. 92. *Indosphinctes (Elatmites) submutatus* (Nikit.), экз. №14/6; Д=49,00 мм. Русская Платформа, р. Ока, с. Елатьма, келловей. Обозначения: **овм** - отпечаток вентрального мускула; **олм** - отпечаток латерального мускула; **жк** - жилая камера

Более разнообразна конфигурация отпечатков латеральных мускулов, но, как уже отмечалось, в пределах одного семейства в подавляющем большинстве случаев она почти одинаковая. Ступнеобразная форма отпечатков характерна для *Melchiorites* и *Zuercherella.*

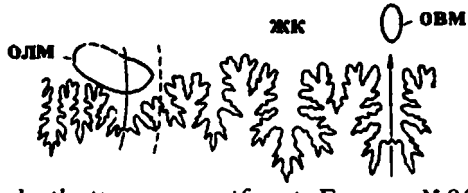


Рис. 93. *Pseudosilesites seranoniformis* Eg., экз.№8(404/1), Д=19,00 мм. Западный Кавказ, р. Вулан, клансей. Обозначения см. на рис. 92

Почти аналогичную конфигурацию имеет отпечаток у *Pseudosilesites* (см. рис. 93). Такой же формой характеризуются отпечатки латеральных мускулов *Salfeldiella*, но "обратной" конфигурации.

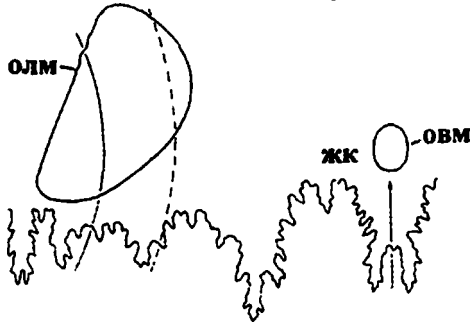


Рис. 94. *Colombiceras crassicostatum* (d'Orb.), экз. № 8(К-11/1), Д=30,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний апт. Обозначения см. на рис. 92

Треугольно-округленную форму имеют отпечатки *Deshayesites* (см. рис. 96), яйцевидную - *Tetragonites* (см. рис. 97), округло-овальную - *Ptychoceras, Hemitetragonites* (см. рис. 95, 98), удлиненно-овальную - *Longaeviceras* (см. рис. 99), овальную - *Indosphinctes* (см. рис. 92). Своеобразной треугольно-каплевидной формой отличаются представители *Epicheloniceras, Acanthohoplites, Colombiceras, Hypacanthoplites, Protacanthoplites* и *Parahoplites* (см. рис. 94, 100-103), хотя каждый из этих родов характеризуется индивидуальными особенностями.

Рис. 95. *Ptychoceras* sp., экз. № 8(401/141); конец 1-го ствола. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт. Обозначения см. на рис. 92

Своеобразной конфигурации также переднелатеральные отпечатки. Они удлиненные, языкообразной формы с "открытой" передней частью. У *Melchiorites* эти отпечатки очень узкие и длинные, у *Zuercherella* - более широкие, а у *Salfeldiella* - короткие и несколько асимметричные (см. рис. 90, 91).

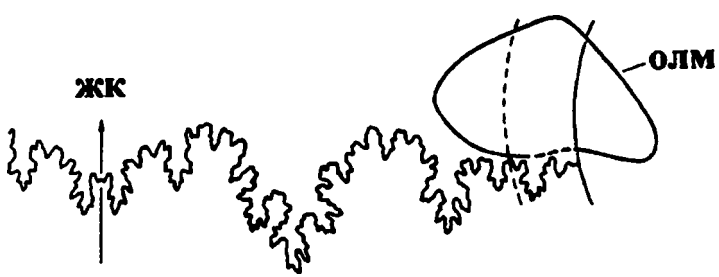


Рис. 96. *Deshayesites deshayesi* (Leym.), экз. № 636; Д=61,00 мм. Ульяновское Поволжье, нижний апт. Обозначения см. на рис. 92

Наиболее изменчива форма дорсального мускула. У *Acanthohoplites* этот отпечаток узкий и длинный, симметричный или асимметричный, червеобразно извилистый (см. рис. 101); у *Tetragonites* и *Phyllopachyceras* - удлиненно-овальный (см. рис. 104а).

Рис. 97. *Tetragonites duvalianus* (d'Orb.) экз. № 8(403/99); Д=18,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения: **вп** - внутренний перегиб, **пп** - пупковый перегиб. Остальные обозначения см. на рис. 92

У гетероморфных аммонитов - *Ptychoceras, Pictetia* и *Pseudocrioceratites,* дорсальный мускульный отпечаток узкий, имеет вытянутую вдоль спирали форму с расширенным передним и узким задним частями (см. рис. 104б-г). Однако у *Pseudocrioceratites* и *Pictetia* верхушка переднего края заострена, а у *Ptychoceras* - закруглена.

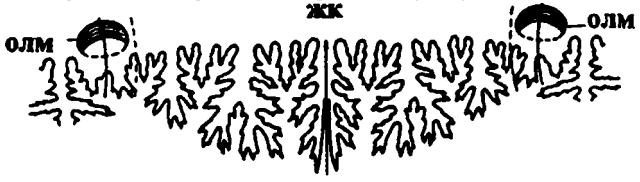


Рис. 98. *Hemitetragonites elegans* Eg., экз. № 8(403/100); Д=32,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения см. на рис. 92

У разных представителей *Pseudocrioceratites* форма дорсального мускульного отпечатка различная - у одних асимметрично-червеобразная, а у других - симметричная, многоугольно-заостренная. У всех изученных планоспирально свернутых аммонитов задний край дорсального мускульного отпечатка примыкает к септальной линии, а у гетероморфных аммонитов несколько отдален от него.

Рис. 99. *Longaeviceras* sp. juv., экз. № 2168/1; Д=13,00 мм. Остров Новая Земля, келловей. Обозначения см. на рис. 92, 97

Каждый тип отпечатка мускулов занимает определенное положение.

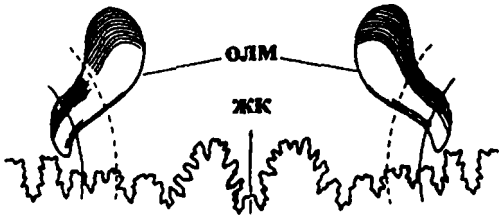


Рис. 100. *Epicheloniceras pusillum* (Kas.), экз. № 8(101/6-37). Дагестан, с. Ходжалмахи, средний апт. Обозначения см. на рис. 92

Отпечаток вентрального мускула расположен в средней части вентральной стороны впереди одноименной лопасти; отпечаток дорсального мускула занимает место на дорсальной стороне, в пределах одноименной лопасти. Отпечатки латеральных мускулов в большинстве случаев находятся на пупковой стенке и в нижней части боковой стороны; относительно небольшая часть переходит на внутреннюю боковую сторону. К примеру, 2/3 части отпечатка мускула у *Epicheloniceras, Parahoplites, Acanthohoplites, Hypacanthoplites, Colombiceras, Protacanthoplites* и *Deshayesites* (см. рис. 94, 96, 100-103) расположена на пупковой стенке и в нижней части внешней боковой стороны, тогда как у *Hemitetragonites, Salfeldiella, Melchiorites* и *Zuercherella* (см. рис. 98) половина отпечатка приходится на внутреннюю боковую сторону. У *Longaeviceras* отпечатки почти полностью находятся на пупковой стенке (см. рис. 99), а у *Ptychoceras* - на внутренней стороне (см. рис. 95). Следует отметить также, что у *Hemitetragonites, Tetragonites, Deshayesites, Salfeldiella, Melchiorites, Zuercherella* и *Longaeviceras* отпечатки ориентированы по радиусу, а у других родов направлены косо к плоскости симметрии.

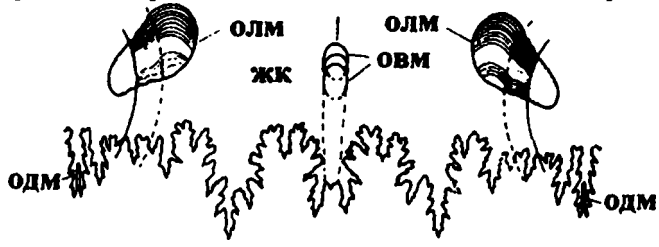


Рис. 101. Acanthohoplites nolani planulata Eg., экз. № 8(403/98); Д=56,00 мм. Ссверо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения см. на рис. 92

Отпечатки мускулов на внутренних ядрах представлены незначительными возвышенностями, которым на раковинах соответствуют вдавленности. В этом отношении наиболее рельефны вентральные и дорсальные отпечатки мускулов. Это особенно заметно на экземплярах *Acanthohoplites* и гетероморфных аммонитов.

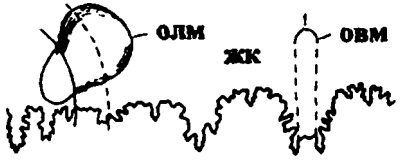


Рис. 102. *Parahoplites transitans* Sinz., экз. № 8(103/59); Д=42,00 мм. Дагестан, с. Акуша, средний апт. Обозначения см. на рис. 92

Места прикрепления латеральных и вентрального мускулов отличаются от остальной поверхности внутреннего ядра своеобразным блеском и нередко наличием многочисленных очень мелких, иногда извилистых полосок и дугообразных линий (см. рис. 100-102). У разных родов эти линии и полоски различных очертаний. Кроме того, у взрослых экземпляров *Tetragonites* и *Euphylloceras* в пределах вентрального мускульного отпечатка видны также многочисленные мелкие параллельные борозды (см. рис. 105). На дорсальных и латеральных мускульных отпечатках упомянутые структуры не были найдены. На некоторых экземплярах *Acanthohoplites, Colombiceras, Parahoplites* и *Epicheloniceras* отпечатки латеральных мускулов спереди ограничены довольно глубоким рубцом. Контур же задней части (в том числе вентрального мускульного отпечатка) наблюдается в редких случаях.

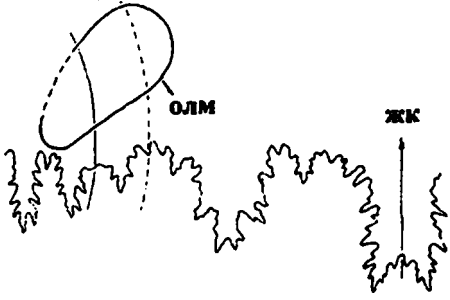


Рис. 103. *Protacanthoplites* sp., экз. № 8(103/97); Д=21,00 мм. Дагестан, с. Акуша, средний апт. Обозначения см. на рис. 92

Отпечатки мускулов, как уже отмечалось, наиболее отчетливо наблюдаются в задней части жилой камеры. В пределах же гидро-

статических камер на ядре обнаружены лишь отпечатки дорсального мускула. В некоторых случаях на экземплярах *Acanthohoplites*, *Epicheloniceras* и *Indosphinctes* в нижней части боковых сторон фиксируется узкая светлая полоска, идущая параллельно умбиликальному краю и соединяющаяся в жилой камере с верхним боковым краем отпечатка латерального мускула. У некоторых экземпляров на вентральной стороне видны также две параллельные линии. Они продолжаются в жилой камере и прерываются у боков отпечатка вентрального мускула. Эти линии и полоски, по всей вероятности, являются следами перемещения мускулов в жилой камере. Впереди отпечатка дорсального мускула у филлоцератид и гетероморфных аммонитов, подобно мускульным трассам двустворчатых моллюсков, видна мелкая штриховатость, отражающая следы передвижения мускула на раковине (см. рис. 104а,б).

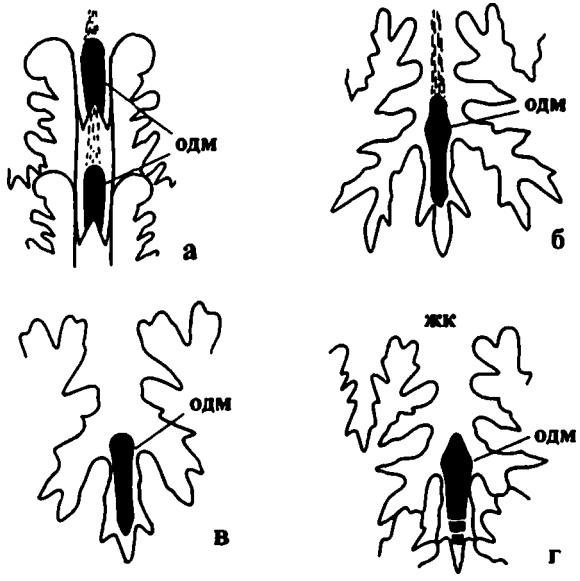


Рис. 104. Отпечатки дорсального мускула: а - *Phyllopachyceras baborense* (Coq.), экз. № 8(403/87); Д=24,00 мм; б - *Pseudocrioceratites* sp.; экз. № 8(403/92), В=5,8 мм; Ш=5,0 мм; в - *Ptychoceras* sp.; экз. № 8(403/86), первый ствол; г - *Pictetia* sp., экз. № 8(403/93); Д=33,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения: **одм** - отпечаток дорсального мускула, **жк** - жилая камера

Интересно отметить, что у некоторых экземпляров в пределах жилой камеры часто наблюдается несколько отпечатков вентрально-

го мускула в виде довольно многочисленных и близкорасположенных дугообразных линий и светлых полосок (см. рис. 101, 105). Подобное явление не характерно для латеральных и дорсального мускульных отпечатков. По-видимому, при очередном подтягивании вперед в жилой камере животное "отрывало" дорсальный и латеральные мускулы от места прикрепления и без промежуточной остановки медленно передвигалось на определенное расстояние и вновь "присасывалось" к раковине. В то же время вентральный мускул, по всей верятности, начинал передвигаться задолго до подтягивания тела животного вперед. Перемещение, очевидно, шло дискретно, независимо от других мускулов на небольшие расстояния.

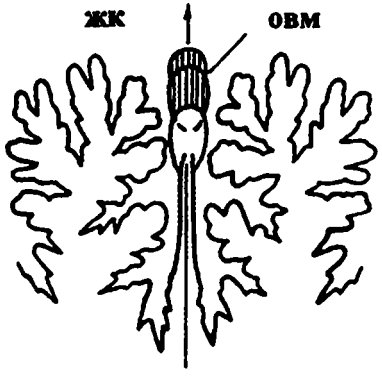


Рис. 105. *Tetragonites duvalianus* (d'Orb.), экз. № 8(401/81); Д=33,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, верхний апт. Обозначения см. на рис. 92

В связи с тем, что описанные типы отпечатков мускулов значительно отличаются друг от друга, можно предположить, что соответствующие им мускулы выполняли различные функции. Например, мускульную систему *Aconeceras trautscholdi* Л.А. Догужаева (1991) интерпретирует следующим образом. Функциональное значение дорсальных мускулов (латеральных по нашей классификации) сводилось к прикреплению тела к раковине на дорсальной стороне. Вентральный мускул служил для поддержания формы и положения циркумсифонной инвагинации. Латеральные отпечатки (переднелатеральные по нашей классификации) были местами прикрепления ретракторов воронки и головы. Мы разделяем мнение Р. Джордана (Jordan, 1968) и М. Ракуса (Rakus, 1978), что латеральные отпечатки соответствуют мускулам-ретракторам. Подобно ретрак-

торным мускулам современного наутилуса (Mutvei, Reyment, 1973), они, помимо функций прикрепления мягкого тела животного к стенке раковины, втягивания и вытягивания его в жилой камере, возможно, выполняли и плавательные функции. От заднего конца тела пара латеральных мускулов тянулась до головы, где прочно сочленялась с головным хрящем. Переднелатеральные отпечатки, по предположению Р. Джордана (Jordan, 1968), являются местами кратковременных прикреплений мускулов во время их передвижения при образовании новой камеры. Вентральный мускул, вероятно, поддерживал сифон. Возможно, этот орган соответствовал оттягивающим мускулам ктенидий (Mutvei, Reyment, 1973). Основной функциональной нагрузкой дорсального мускула, видимо, было прикрепление тела к дорсальной стенке раковины.

Наличие многочисленных мускулов у аммонитов, скорее всего, говорит о том, что они были более активными пловцами, чем современный *Nautilus*.

Таким образом, изученные нами аммониты характеризуются отпечатками мускулов различных по форме, структуре и размерам. Это обстоятельство, естественно, ставит вопрос о возможности использования их в систематике аммоноидей. Имеющийся материал дает возможность высказать некоторые соображения. Для определения систематического значения отпечатков мускулов главное внимание должно быть уделено их форме, размерам и расположению. У представителей *Colombiceras*, *Protacanthoplites*, *Acanthohoplites* и *Hypacanthoplites*, т.е. тех родов, филогенетические связи между которыми хорошо установлены, отпечатки мускулов мало чем отличаются по основным параметрам. Подобная картина наблюдается и у *Melchiorites*, *Zuercherella* и *Pseudosilesites*, близкие родственные связи которых не вызывают сомнений. Иллюстрируемые М. Ракусом (Rakus, 1978) отпечатки латеральных мускулов тоарских литоцератид обнаруживают большое сходство с мускульными отпечатками аптских литоцератид. Эти примеры доказывают, что родственные группы аммонитов имеют сходные очертания отпечатков мускулов. Отпечатки латеральных мускулов акантогоплитид (см. рис. 94, 101, 103) наибольшее сходство обнаруживают с аналогичными структурами *Epicheloniceras* (см. рис. 100). Изучение морфогенезов представителей Douvilleiceratidae и Acanthohoplitidae дает основание полагать, что последние произошли от дувиейцератид, в состав

которого входит *Epicheloniceras*. Отпечатки мускулов у *Parahoplites* (см. рис. 102) также имеют сходство с аналогичными структурами представителей Douvilleiceratidae и Acanthohoplitidae (см. рис. 94, 100, 101, 103). Это обстоятельство, а также близость других морфологических признаков, показывает, что предка *Parahoplites* надо искать среди ранних акантогоплитид или дувиейцератид. Названные семейства справедливо объединены в надсемейство Douvilleiceratoidea. Здесь же следует заметить, что у *Protacanthoplites* (Acanthohoplitidae) отпечатки мускулов (см. рис. 103) по форме и в некоторой степени по размерам отличаются от аналогичных структур анцестрального рода *Colombiceras* (см. рис. 94) и потомкового рода *Acanthohoplites* (см. рис. 101). Наряду с характерными чертами скульптуры, формы оборотов, это указывает на обособленность *Protacanthoplites*, самостоятельность которого некоторыми исследователями ставится под сомнение. В то же время ввиду резкого отличия отпечатков мускулов *Deshayesites* (см. рис. 96) ничего общего не имеет с *Parahoplites* (см. рис. 102). Это было доказано морфогенетическими исследованиями И.А. Михайловой (1957, 1958а,б), хотя впоследствии высказывались предположения о близости Deshayesitidae и Parahoplitidae.

Приведенные примеры убеждают нас в том, что отпечатки мускулов можно использовать при решении спорных вопросов систематики и филогении аммоноидей.

Суммируя вышеизложенное, можно прийти к следующим выводам:

1. Позднеюрско-раннемеловые аммоноидеи характеризовались четырьмя типами мускулов: двумя парами латеральных и переднелатеральных, вентральным и дорсальным.

2. Отпечатки мускулов отличаются друг от друга местоположением, формой, размерами и поэтому могут иметь систематическое значение.

3. Основное функциональное значение мускулов, очевидно, заключается в прикреплении тела к раковине и обеспечении реактивной локомоции.

ГЛАВА V

СИФОН МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

Развитие и функциональное значение сифона. Сифон у аммоноидей начинается в протоконхе в виде шаровидного вздутия - цекумом, который в свою очередь прикреплен к стенке протоконха органической связкой - просифоном (фиксатором). Он характеризуется изменчивыми параметрами, проходит через все септы в фрагмоконе, занимая в нем разное положение (у мезозойских аммоноидей - привентральное) и в жилой камере сливается с мягким телом животного. Таким образом, фиксатор, цекум и сифон следует рассматривать как составные части мягкого тела животного.

Формированию сифона, его функциональному значению и образу жизни посвящены многочисленные работы (Друщиц, Догужаева,1974; Друщиц и др., 1977, 1982; Догужаева, Михайлова, 1982; Шарикадзе, 1986; Какабадзе, Шарикадзе, 1991; Kulicki, 1979, 1994; Bandel, 1981; Doguzhaeva, Mutvei, 1986; Doguzhaeva, 1988; Tanabe et al., 1993; Kakabadze, Sharikadze, 1993; Tanabe, Landman, 1996 и др.; Kvantaliani et al., 1998 и др.).

В жизни головоногих моллюсков сифон с проходящими в нем кровеносными сосудами играл важную роль. Общеизвестно, что он регулировал газово-жидкостную систему в гидростатических камерах и передвижение мягкого тела вперед в жилой камере при построении новой септы.

Процесс регуляции газово-жидкостной системы хорошо изучен у наутилусов (Denton, Gilpin-Brown, 1973).

У современного наутилуса сифон окружен эпителием (Denton, Gilpin-Brown, 1966). Его внутренний край покрыт тонкими ресничками. В эпителии расположены продольные протоки, соединенные дренажными каналами. Сифонный эпителий формирует оболочку, состоящую из многочисленных конхиолиновых мембран, между ко-

торыми лежит ряд полостей, связанных с такими же полостями в эпителии. По этим полостям жидкость из камеры перекачивалась в сифон и удалялась из организма через почки. В центре сифона расположена сифонная вена, окруженная сложным сплетением сети трабекул. Рядом с веной проходит сифонная артерия и одна или несколько артериолей, окруженных плотной соединительной тканью. Система кровообращения высоко развита и почти замкнута. Сложный процесс перекачивания жидкости в камеру и обратно, через почки наружу, а также вертикального перемещения наутилуса в водной толще описан довольно подробно (Несис, 1978; Друщиц, Догужаева, 1981; Друщиц и др., 1982).

У аммонитов сифон, очевидно, выполнял ту же функцию, хотя строение внутрисифонных сосудов несколько отличается от таковых наутилуса.У аммонитов обособлены шесть сосудов, один из которых принадлежал сифонной артерии, а другой - венозному сосуду. Через третий, по-видимому, проходила целомическая жидкость, остальные также были связаны с системой кровообращения (Друщиц, Догужаева, 1981; Друщиц и др., 1982). Естественно возникает вопрос - выполнял ли сифон у аммоноидей s. lato жизненно важную функцию **на всех** стадиях индивидуального развития организма.

На этот вопрос частично уже был дан ответ (Шарикадзе, 1986; Какабадзе, Шарикадзе, 1991) в результате изучения гетероморфных аммонитов. Что же касается мономорфных головоногих моллюсков, то этот вопрос не изучался, если не считать нашу попытку (Kvantaliani et al., 1998).

Изучения аншлифов раковины *Ptychoceras* в медиальной плоскости показало, что во многих случаях первый оборот (табл. XXXI, фиг. 1) и часть первого ствола (10-20% общей длины) - обломаны. Следовало ожидать, что после трункации первого ствола, поворот и дальнейшее построение второго ствола должны были начаться сразу же у места трункации (см. рис. 106). В действительности же второй ствол продолжал расти по прямой до места поворота при нормальном развитии раковины. Третий ствол перекрывал место трункации, полностью маскируя сохранившуюся часть первого ствола и участок трункации, не образуя в этом промежутке характерного желобка с дорсальной стороны. Если бы кровеносная система функционировала на всем протяжении сифона, то, следовало ожидать, что трункация части первого ствола могла оказаться летальной для

животного. Однако, как показали исследования, животное продолжало расти нормально и трункация никак не отражалась на дальнейшем развитии организма. По всей вероятности, после трункации в септальных трубках, в местах наибольшего суживания сифона, кровь свертывалась и возникала своеобразная закупорка кровеносных сосудов. Таким образом, последние одна-две гидростатические камеры, оказывались герметически закупоренными. С помощью артериол кровообращение полностью восстанавливалось, и в дальнейшем система продолжала нормально функционировать.

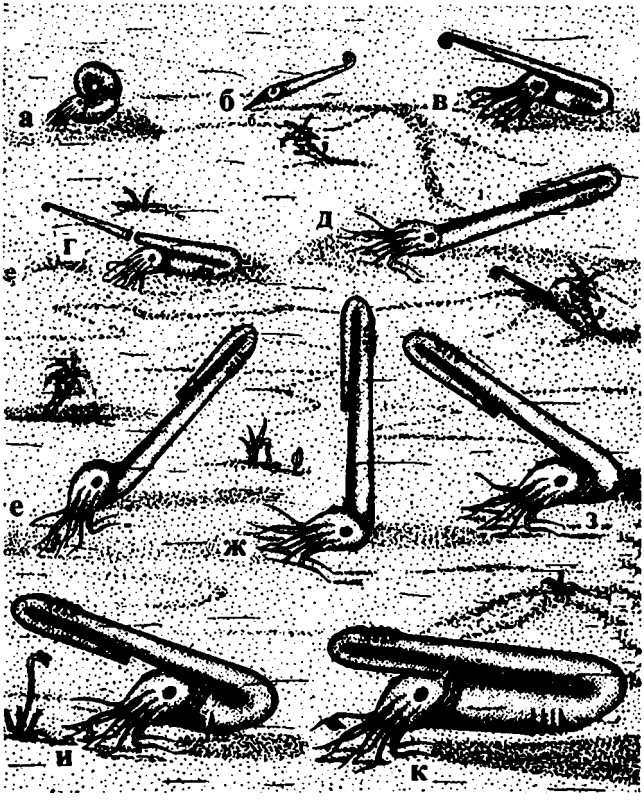


Рис. 106. Возможное прижизненное положение, трункация и дальнейший рост раковины *Ptychoceras:* **а** - аммонителла; **б** - ранний онтогенез (рост первого ствола); **в** - рост второго ствола; **г** - трункация части первого ствола; **д** - завершающая стадия роста второго ствола; **е-и** - последовательность роста третьего ствола; **к** - конечная стадия роста третьего ствола

Мономорфным аммонитам, благодаря особому строению раковины, трункация не угрожала. Следовательно, сифон у них прису-

тствовал на всем протяжении трубки раковины, однако он, как и у *Ptychoceras*, по нашему мнению, функционировал лишь на последних стадиях развития.

Следовательно, жизненно важную функцию сифон у аммоноидей выполнял лишь на определенных стадиях, в частности в одной или двух последних гидростатических камерах, где с помощью осмотического давления происходило балансирование газа и жидкости. За этими камерами сифон не функционировал.

Сифон в жилой камере мезозойских аммоноидей. В ископаемом состоянии сифон довольно часто встречается, в основном, в фрагмоконе, однако в исключительных случаях он сохраняется и в жилой камере - чаще у филлоцератид, крайне редко у аммонитид. Случаи нахождения сифона в жилой камере филлоцератид были описаны В.В. Друщицем и Л.А. Догужаевой (1974), Ц. Кулицким (Kulicki, 1979), М.З. Шарикадзе и др. (1991), а также у аммонитид - Л.А. Догужаевой (Doguzhaeva, 1988).

Нами были просмотрены и изучены раковины более 10 000 экземпляров среднеюрско-раннемеловых аммоноидей центральной части Русской платформы, Кавказа и Средней Азии. Изготовлено около 800 аншлифов. Сифон в жилой камере обнаружен у 50 экземпляров филлоцератид, принадлежащих 5 родам, из них - у келловейского *Holcophylloceras* (1 экз.), у средне- и позднеаптских представителей *Phyllopachiceras* (39 экз.), *Salfeldiella* (6 экз.) и *Euphylloceras* (3 экз.), а также у одного экземпляра аммонитид - ааленского *Leioceras*. Приведенные числа, по нашему мнению, приблизительно отражают частоту встречаемости сифона в жилой камере. Ниже дается описание наиболее характерных экземпляров с сифоном в жилой камере.

***Phyllopachyceras* sp. juv**. Очень тонкая органическая оболочка сифона наблюдается с дорсальной стороны. Она в жилой камере заполнена прозрачным кальцитом желтоватого цвета, а сама жилая камера - карбонатным тонкозернистым песчаником темно-серого цвета (см. рис. 107а).

***Phyllopachyceras baborense* Coq**. (см. рис. 107б; табл. XXXI, фиг. 2). В медиальном сечении органическая оболочка видна лишь с дорсальной стороны. Она очень тонкая, нитевидная, коричневатого цвета; непосредственно продолжает септальную трубку. У другого экземпляра (см. рис. 107в) органическая оболочка сифона очень тонкая, ее задний конец обызвествляется и непосредственно продол-

жает последнюю септальную трубку. У третьего экземпляра (см. рис. 107г; табл. XXXI, фиг. 3) за последней септальной трубкой си-

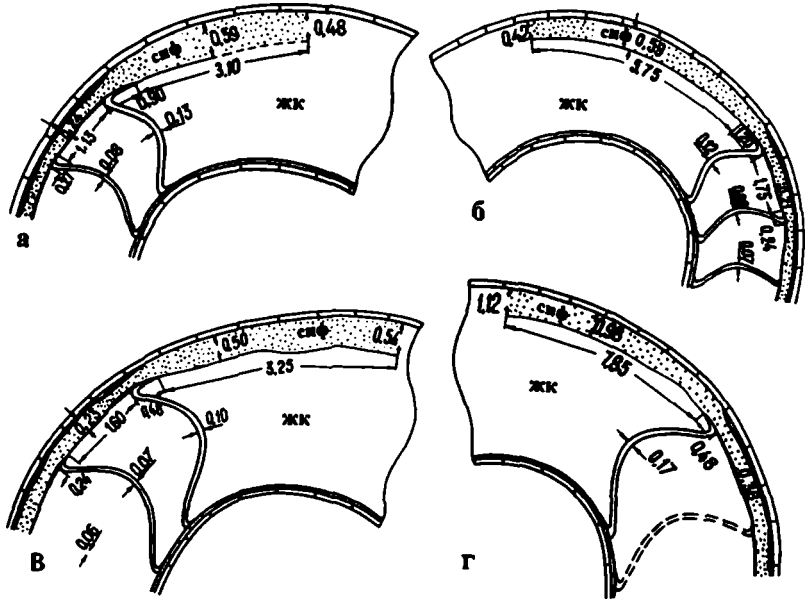


Рис. 107. Сифон в жилой камере Phylloceratida: а - *Phyllopachyceras* sp. juv., № 403/85, б-г - *Phyllopachyceras baborense* (Coq.): б - № 401/135; в - №401/134; г - № ХК-12/2 - апт Северо-Западного Кавказа, р. Пшеха. Обозначения см. на рис. 1

фон расширяется медленно, зетем его диаметр быстро увеличивается от 0,39 до 0,98 мм. Задний конец оболочки сифона обызвествлен. Толщина оболочки к переднему краю постепенно уменьшается, составляя здесь 1/3-1/4 его толщины у заднего края. Почти аналогичная картина наблюдается и у четвертого экземпляра, принадлежащего тому же виду (см. рис. 108а), диаметр которого 18,4 мм. За последней септальной трубкой диаметр сифона сначала (на расстоянии 1,75 мм) возрастает медленно - от 0,51 до 0,57 мм, а затем резко и на переднем крае достигает 0,81 мм. На заднем крае дорсальной стороны оболочка сифона обызвествлена и состоит из двух слойков одинаковой толщины. Внешний слой непосредственно продолжает сифонную трубку, а внутренний связан с манжетой. Толщина оболочки сифона на заднем крае в 2-3 раза больше, чем на переднем. Двуслойное строение оболочки сифона наблюдается и на других экземплярах представителей рода *Phyllopachyceras*. Без пришлифов-

ки сифон можно наблюдать и на прекрасно сохранившемся экземпляре данного вида (см. табл. XXXI, фиг. 4).

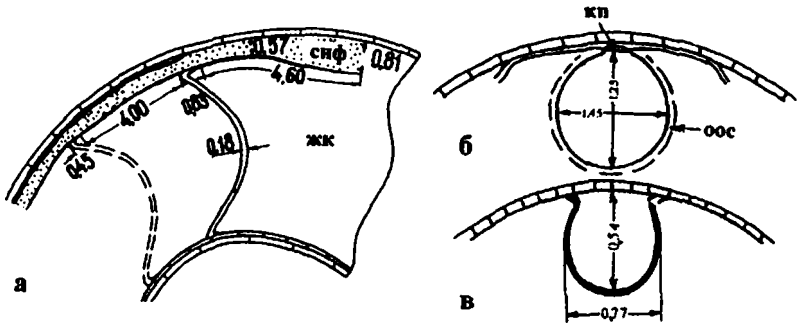


Рис. 108. Сифон в жилой камере Phylloceratida: а-б - *Phyllopachyceras baborense* (Coq.): а - № ХК-12/1, р. Хокодзь; б - № 403/62; в - *Phyllopachyceras* sp. juv., № 401/94, р. Пшеха. Апт Северо-Западного Кавказа. Обозначения: **кп** - кальцитовая пластинка; **ООС** - органическая оболочка сифона

Сифон в жилой камере у представителей рода *Phyllopachyceras* изучен также и в **поперечном** сечении у разных экземпляров на разном расстоянии от последней септы. У ***Phyllopachyceras baborense* Coq.** (см. рис. 108б) при Д=30,0 мм, в жилой камере, вблизи септальной трубки оболочка сифона состоит из известнякового и органического слойков. Сифон плотно прилегает к вентральной стенке. Слои оболочки сифона не соединены. От этих точек отходят тонкие известковые пластинки, которые присоединены к септе. У другого экземпляра (***Phyllopachyceras* sp. juv.**) при Д=11,8 мм поперечный срез проходит на уровне вершин вентральных седел (см. рис. 108в). С вентральной стороны органическая оболочка сифона отсутствует - ее обызвествленные концы примыкают к внутреннему призматическому слою раковины на заметном расстоянии от плоскости симметрии. При удалении раковинного слоя на ядре видны две полоски - следы прикрепления краев оболочки сифона к раковине.

Объемная картина положения сифона в жилой камере наблюдается на прекрасно сохранившемся экземпляре позднеаптского ***Phyllopachyceras* sp. juv.** (см. табл. XXXI; фиг. 5) при Д=14,00 мм. Задняя часть жилой камеры заполнена полупрозрачным кальцитом, вследствие чего хорошо видны контуры сифонной оболочки. Длина сифона в жилой камере составляет 4,20 мм. За последней септальной трубкой сифон быстро расширяется, достигая максимальной толщины в средней части (0,65 мм), а адорально постепенно сужается. Сифон с трех сторон окружен известковой оболочкой, толщина

которой к переднему краю постепенно уменьшается, а в заднем конце сливается с септальной трубкой. С вентральной стороны оболочка прерывается, а ее края примыкают к стенке раковины. На ядре ясно видно, как расстояние между линиями прикрепления сифона постепенно уменьшается к переднему краю. Такая же картина наблюдается еще на трех экземплярах представителей рода *Phyllopachyceras*. Наличие четко выраженных таких линий на ядре дает возможность не шлифуя раковины с плотным прилеганием сифона к вентральной стенке, определить продолжается ли он в жилой камере.

Длина сифона в жилой камере представителей другого рода - ***Euphylloceras velledae*** **Michelin,** при Д=110,00 мм, составляет 7,80 мм, что значительно меньше длины последней гидростатической камеры (рис. 109а). Диаметр сифона в жилой камере постепенно уве-

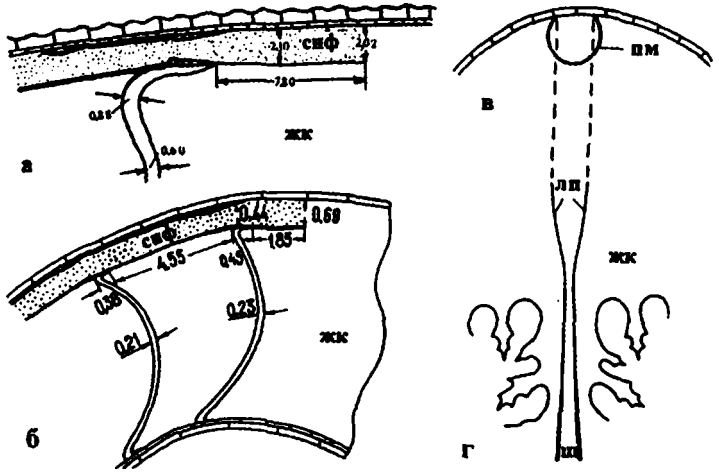


Рис. 109. Сифон в жилой камере Phylloceratida: а - *Euphyloceras velledae* (Mich.), № 101/437, б - *Salfeldiella guettardi* (Rasp.), № ХК-2/5, р. Хокодзь; в-г - *Euphylloceras* sp., № 403/63, р. Пшеха. Апт, Северо-Западный Кавказ; а,б - в плоскости симметрии, в - в поперечном сечении, г - вид с вентральной стороны. Обозначения: **лп** - линия прикрепления первичной мембраны к стенке раковины; **пм** - первичная мембрана; **щ** - щель

личивается. Оболочка сифона в аншлифе видна лишь с дорсальной стороны, где она состоит из двух слойков примерно одинаковой толщины: внутреннего - темно-коричневого и внешнего - светло-серого. Внешний слой продолжает септальную трубку, а внутренний - связан с аннулярными отложениями. Толщина оболочки уменьшается к переднему краю от 0,20 до 0,12 мм. Здесь оба слоя соединяются.

В поперечном сечении раковины ***Euphylloceras sp.*** (рис. 109б) при Д=20,00 мм органическая оболочка сифона также отсутствует с вентральной стороны. Как правило, раскрытые края оболочки прикреплены изнутри к раковине. У вершин вентральных седел последней септы концы оболочки сближаются. Об этом свидетельствуют две линии прикрепления сифонной оболочки к раковине, хорошо заметные на ядре. Адорально заметно увеличение расстояния между точками прикрепления оболочки сифона к внутреннему слою раковины.

У представителей рода ***Salfeldiella*** сифон в жилой камере наблюдается очень редко и никогда не достигает по длине последних гидростатических камер. Например, ***Salfeldiella guettardi*** **Rasp.** (см. рис. 109в,г) при диаметре 30,00 мм имеет короткий сифон - 1,85 мм, а расстояние между двумя последними септами - 4,55 мм. За последней септальной трубкой сифон равномерно расширяется. Оболочка сифона состоит из двух тонких слойков и наблюдается лишь на дорсальной стороне. Задний ее конец обызвествляется и берет начало внутри септальной трубки.

Единственный случай нахождения сифона в жилой камере аммонитид в нашей коллекции зафиксирован у раннеааленского *Leioceras opalinum* (Rein.) (Kvantaliani et al., 1998). Диаметр раковины 26,0 мм. Длина сифона в жилой камере - 1,55 мм. Диаметр сифона постепенно увеличивается до 0,50 мм, однако в средней части резко сужается до 0,20 мм. Вполне возможно, что на этом месте строилась новая септа (см. рис. 110).

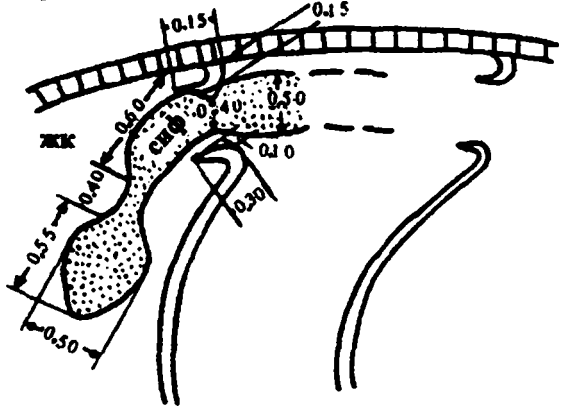


Рис. 110. Сифон в жилой камере Ammonitida: *Leioceras opalinum* (Rein.), № L-2, аален, местонахождение неизвестно

Рассмотренные случаи дают возможность судить о формировании сифона у филлоцератид.

Наиболее длинный сифон в жилой камере имеется у ***Phyllopachyceras.*** При полном сохранении сифона он имеет сигарообразную форму - в задней и средней его частях сужается, а в передней - расширяется. Почти во всех случаях оболочка сифона с вентральной стороны прерывается, а ее концы прикрепляются к стенке раковины. В средней части сифона в жилой камере расстояние между краями оболочки постепенно возрастает, а затем снова уменьшается, т.е. линия прикрепления краев оболочки к раковине отражают форму сифона. Сохранность оболочки сифона в жилой камере в процессе диагенеза определялась прикреплением ее к стенке раковины.

Толщина оболочки сифона в жилой камере, как правило, меньше, чем в предыдущих гидростатических камерах. Когда длина сифона в жилой камере примерно в два или более раза превышает длину предыдущих камер (***Phyllopachyceras***), оболочка очень тонкая, нитевидная, однослойная, примерно одинаковой толщины или, в редких случаях, в задней части состоит из двух слойков и имеет темно-коричневую окраску. Если длина сифона примерно равна или несколько больше длины последних гидростатических камер, часто ее оболочка состоит из двух слоев одинаковой толщины: внешнего - светло-серого и внутреннего - темно-коричневого цвета. В большинстве случаев внутренний слой прикреплен к манжете, а внешний снаружи облекает септальную трубку или непосредственно продолжает ее. Часто задний край оболочки обызвествлен, а адорально толщина оболочки постепенно уменьшается.

Наши исследования подтверждают ранее высказанное предположение (Друщиц, Догужаева, 1974, 1981) о формировании сифона в теле животного. Скорее всего это происходило путем инвагинации септального эпителия. Образовался, так называемый, двуслойный "рукав", секретировавший септальную трубку и первичную мембрану (Mutvei, 1967; Mutvei, Reyment, 1973; Друщиц, Догужаева, 1981; Henderson, 1984).

Сифон у филлоцератид (и литоцератид) плотно прилегает к вентральной стенке примерно с четвертого оборота, вследствие чего септальный эпителий на вентральной стороне вдоль плоскости симметрии остается открытым, образуя узкую щель. Это обстоятельство способствует образованию, так называемого, разрыва вторичного седла вентральной лопасти. По этой же причине на раковинах, при-

шлифованных строго в медиальной плоскости, септальная трубка на вентральной стороне не наблюдается. В некоторых случаях, по-видимому, одновременно с секрецией септы и септальной трубки передний край "рукава" непрерывно продолжал расти внутри тела животного, а его внешний слой выделял первичную мембрану (см. рис. 111). Внутренний слой "рукава" - сифонный эпителий секретировал соответственный слой конхиолиновой оболочки сифона. В пределах вентральной лопасти вследствие сжатия мускулатуры края щели внешнего слоя "рукава" стягивались и секретировались тонкие кальцитовые пластинки. За пределами вентральных седел щель, а также диаметр сифона довольно резко увеличиваются. По этой причине с вентральной стороны отсутствует и первичная мембрана.

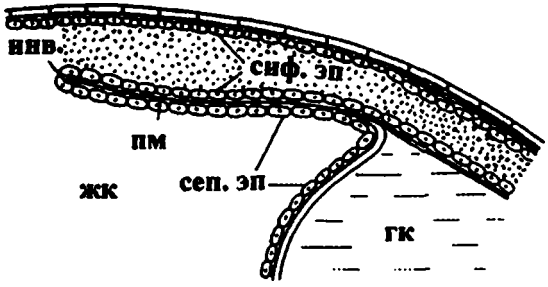


Рис. 111. Схема образования сифона. Обозначения: **гк** - гидростатическая камера; **инв** - инвагинация септального эпителия; **сиф эп** - сифонный эпителий; **сеп эп** - септальный эпителий

Следует обратить внимание еще на одну закономерность. Когда сифон в жилой камере в несколько раз превосходит размеры предыдущих камер, тогда толщина конечной септы соответственно в 1,5 раза превышает толщину предпоследней септы, а длина последней септальной трубки в два-три, иногда и четыре раза превышает длину предыдущих септальных трубок. В тех случаях, когда длина сифона в жилой камере меньше или равна расстоянию между двумя последними септами, разница в размерах этих скелетных образований незначительна. Можно предположить, что в первом случае по каким-то причинам, возможно, вызванным болезненным состоянием животного, оно не могло передвигаться в жилой камере. Относительно длительная остановка у последней септы вела к дополнительной секреции слоев и удлиннению септальной трубки.

Таким образом, встречаемость сифона в жилой камере филлоцератид явление относительно частое. Интересно все-таки, почему сифон встречается крайне редко в жилой камере аммонитид ?

Толщина сифонной трубки у аммонитид, по сравнению с другими группами, сильно сокращается в последних камерах (Westermann, 1971). По подсчетам Е. Дентона и Дж. Джилпин-Брауна (Denton, Gilpin-Brown, 1966) толщина стенки сифона для наутилусов равна 12% радиуса трубки. Лишь у филлоцератид и литоцератид эта величина приближается или больше, чем у наутилусов (от 10 до 19%). У аммонитид же соотношение толщины сифонной трубки к ее диаметру колеблется от 3 до 6,5%. Кроме того, хотя абсолютная величина диаметра сифона в онтогенезе у аммонитид возрастает, соотношение его с высотой оборотов постепенно уменьшается (Ломинадзе, 1982). Так, например, у Cadoceratinae (семейство Cadoceratidae) диаметр сифона на первых четырех оборотах возрастает от 0,064 до 0,353 мм (берутся средние значения), однако соотношение его диаметра к высоте оборота уменьшается от 0,512 до 0,13 мм. Такая же картина наблюдается и у Kosmoceratinae (семейство Kosmoceratidae) - 0,51-0,142 мм.

Надо полагать, что толщина стенки сифона и соотношение его диаметра с высотой оборота в жилой камере аммонитид были очень малыми, вследствие чего во время разложения органической части животного или выпадания его из раковины, сифон легко подвергался разрушению.

ГЛАВА VI

МЕХАНИЗМ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МЯГКОГО ТЕЛА АММОНИТОВ В ЖИЛОЙ КАМЕРЕ

Механизм перемещения мягкого тела аммонитов и наутилусов в жилой камере и способ образования септ рассмотрены в работах многих исследователей (Джанелидзе, 1946; Друщиц, 1956; Химшиашвили, 1957; Попов, 1959; Кванталиани, 1989; John, 1909; Blind, 1975, 1980; Bugher at al., 1996 и др.). В настоящее время появился новый фактический материал, накопленный за последние десятилетия. У современных наутилоидей, а также палеозойских ортоцератоидей и некоторых позднеюрских и позднемеловых аммоноидей были обнаружены, так называемые, муральные гребни (Кванталиани, 1989; Blind, 1975, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981; Lominadze et al., 1993b и др.), участвующие в сложном процессе септообразования.

У наутилусов в момент образования по всему периметру раковины мурального гребня (Ward et al., 1981, fig. 7) септальная мантия прижата к предыдущей септе. Далее, при возрастающем давлении жидкости, после продвижения тела вперед в жилой камере она прикрепляется к новому, предварительно образованному муральному гребню и начинает кальцификацию новой септы. Позднее одновременно с секрецией септы сифон начинает кальцификацию нового соединительного кольца, а новая септа продолжает утолщаться.

Процесс образования септ у аммонитов, очевидно, происходил несколько иначе. Гребни у них представляют собой сильно гофрированные периферийные участки септы, повторяющие морфологию септальных линий. В отличие от наутилоидей данная структура, по нашему мнению, должна была сформироваться после передвижения мягкого тела животного; вслед за этим происходила секреция задней органической пленки и кальцификация септы. По достижении нужной толщины, выделялся передний органический слой септы.

Новая гидростатическая камера изнутри покрывалась органической пеликулой.

Однако прежде чем приступить к рассмотрению интересующих нас вопросов вкратце остановимся на результатах исследований современных цефалопод - *Nautilus* и *Spirula,* получивших отражение в ряде работ (Denton, Gilpin-Brown, 1966, 1973; Denton, 1974; Ward, Martin, 1978; Ward, 1979; Ward, Chamberlain, 1979; Ward, Greenwald, 1981; Ward et al., 1981; Collins et al., 1980; Chamberlain, 1981; Chamberlain, Moore, 1982). Выяснилось, что на образование камер *N. macromphalus* уходит от 70 до 120 дней, а *N. pompilius* - от 85 до 132 дней (Ward, 1979; Collins et al., 1980; Ward et al., 1981). Выделяемая организмом жидкость в последних камерах фрагмокона, осуществляет две основные функции: 1) поддерживает вновь образованную септу до того момента, пока не будет достигнута достаточная степень кальцификации, 2) выталкивает жидкость наружу, обеспечивая резерв баласта. П. Уорд и др. (Ward, Greenwald, 1981; Ward et al., 1981) определили, что полное освобождение камеры от жидкости у *N. macromphalus* заканчивается за 135 дней. По всей вероятности, главную роль в этом процессе играет низкая скорость осмотической откачки (Chamberlain, Moore, 1982). П. Уорд и др. (Ward, 1979; Ward, Greenwald, 1981; Ward et al., 1981) показали, что *Nautilus* не способен быстро изменять соотношение "жидкость-газ" в камерах. Оказалось, что среди современных цефалопод только *Sepia* способна на кратковременное регулирование плавучести (Denton, Gilpin-Brown, 1966). *Nautilus* осуществляет вертикальную миграцию с помощью воронки. По расчетам Дж. Чемберлена (Chamberlain, 1981), если бы *Nautilus* использовал механизм изменения плавучести, то он тратил бы 3 часа на преодоление давления столба воды в 100 м высоты, в то время как при помощи воронки на это ему требуется только 7 мин. Камерная жидкость имеет существенное значение только при росте животного. Особи, завершившие рост, фактически совершенно не содержат жидкости в последних камерах фрагмокона (Ward, 1979; Collins at al., 1980). У *Nautilus* в процессе роста перемещение задней части тела происходит медленно, но значительно быстрее апертурного роста. У *N. macromphalus* оно осуществляется максимум за 6 (Ward, Greenwald, 1981; Ward et al., 1981; Henderson, 1984), а у *N. pompilius* - за 10-20 дней (Ward, Chamberlain, 1979).

По данным Е. Дентона и Дж. Джилпин-Брауна (Denton, Gilpin-Brown, 1966; Denton, 1974), процесс образования камеры *Spirula* происходит медленно. Вновь образующаяся камера заполняется жидкостью, выделяемой тканями тела. Чтобы сохранить нейтральную плавучесть, из предшествующих камер удаляется жидкость и вновь образованные камеры заполняются ею.

На ядрах изученных нами аммонитов, в пределах фрагмокона (в редких случаях и в жилой камере), между септальными линиями часто наблюдаются различные кальцитизированные отпечатки в виде темных полос, штрихов, продольных и концентрических линий, прикрепленных к внутреннему призматическому слою раковины и белой расцветкой хорошо выделяются на разноцветном прозрачном фоне кальцита, заполняющего внутрикамерное пространство (см. рис. 112-118). Однако отпечатки видны не по всему периметру оборота, а представлены фрагментарно на вентральной и боковых сторонах и не выходят за пределы отдельных камер, по существу, отличаясь друг от друга лишь степенью сохранности. Небходимо подчеркнуть, что они почти всегда связаны с септальными линиями, повторяя в общих чертах их конфигурацию. Это особенно касается концентрических линейных отпечатков (см. рис. 112). У агониатитов рода *Neopronorites* количество этих структур между смежными септальными линиями 40-50, а у *Timanites* - 5-6 (см. рис. 113). У первого рода концентрические линии тонкие, а расстояние между ними почти одинаковое. У *Timanites* они расположены равномерно, но на значительном друг от друга расстоянии, что имеет определенное значение при расшифровке механизма образования камер. Концентрические линии филлоцератид и литоцератид (см. рис. 115, 116), в большинстве случаев связаны со вторичными элементами септальной линии, вблизи которых эти структуры густо расположены, а по мере удаления расстояние между ними увеличивается. У аммонитид (см. рис. 117, 118) эти линии почти всегда связаны с лопастями, повторяют их конфигурацию и расположены равномерно. По расположению концентрических линий гониатиты (например, *Kargalites*, рис. 114) почти ничем не отличаются от мезозойских аммоноидей. Эти линии мы предлагаем называть псевдосутурами.

На ядрах раковин видны также продольные линии, штрихи, мелкие складки, желобки и темные полоски. Последние в большинстве случаев фиксируются при наклонном освещении образца в би-

нокуляре. У взрослых экземпляров филлоцератид и литоцератид продольные линии создают сложную картину древообразного ветвления. Они всегда расположены в центральной части основных и вторичных седел (см. рис. 115,116). Эти линии, как и псевдосутуры, представляют собой тонкие известковые образования, прикрепленные к внутреннему призматическому слою раковины. Мы их называем линиями продольного контакта.

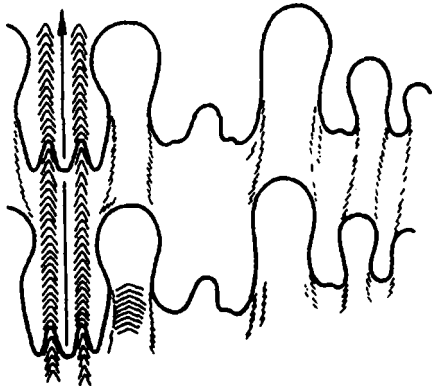


Рис. 112. *Neopronorites permicus* Tschern., экз. № 134. Д=13,00 мм. Актюбинск, нижняя пермь

Количество псевдосутур аммоноидей на разных стадиях роста, по-видимому, разное. У взрослых экземпляров филлоцератид и литоцератид в пределах одной камеры оно достигает 30-40, а у аммонитид сокращается - 10-20. Если говорить о закономерностях, то чем сложнее септальная линия, тем больше число псевдосутур. То же касается и линий продольных контактов - они присутствуют лишь у аммоноидей со сложнорассеченными септальными линиями.

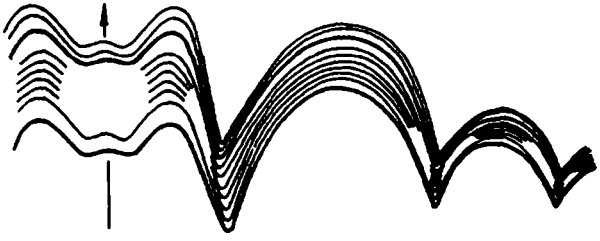


Рис. 113. *Timanites acutus* Keys., экз. № 175. Д=58,00 мм. Южный Тиман, р. Чуть, верхний девон

Первым исследователем, обратившим внимание на подобные структуры, был Р. Джон (John, 1909). Впоследствии отпечатки продо-

льных борозд, морщин, линейных и концентрических структур на сифональной стороне раковины были описаны многими исследователями, в том числе и нами (Ломинадзе и др., 1991; Grandjean, 1910; Neaverson, 1927; Holder, 1954; Vogel, 1959; Bayer, 1977; Henderson, 1984; Zaborski, 1986; Lominadze et al., 1993b). Р. Джон (John, 1909) в триасовых цератидах *Koninckites* и *Clypeoceras* описал концентрические борозды как "следы волочения септальных линий". Он предполагал, что различные типы этих отпечатков были связаны с ростом и смещением мантии, особенно с поздними сростками мышц, сконцентрированных на лопастях. Отпечатки в виде темных продольных борозд и складок Г. Хелдер (Holder, 1954) называет "полосами прикрепления" (Haftstreifen), а концентрические борозды, которые отображают седла септальных линий - "полосами волочения" (Schleppstreifen). Г. Хелдер (Holder, 1954) и К. Фогель (Vogel, 1959), вслед за Р. Джоном (John, 1909), предполагали, что полосы волочения образовались в процессе смещения мантии в камере. У. Байер (Bayer, 1977) полагал, что эти отпечатки (Pseudolobenline) были связаны с мелкими складками на вентральной стороне раковины и считал их следствием секреции недоразвитой септы в результате временной остановки и закрепления септальной мантии к стенке раковины.

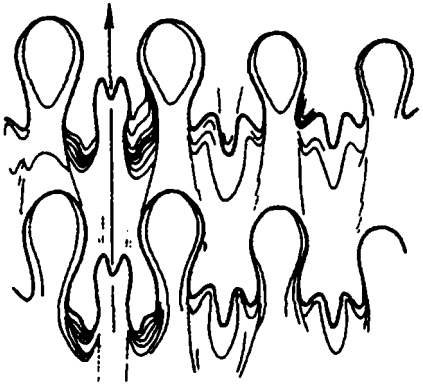


Рис. 114. *Kargalites typicus* Ruz., экз. № 1252.
Д=19,00 мм. Актюбинск, нижняя пермь

Р. Гендерсон (Henderson, 1984) обнаружил у позднемелового *Sciponoceras glaessneri* Wright полосу, состоящую из призматического материала, т.н. "досептальную призматическую зону". Эта полоса шире в седлах и прослеживается на значительном расстоянии.

Рис. 115. *Phyllopachyceras baborense* (Coq.), экз. №8(403/108); а - Д 2 ,50 мм: б-г - детали. Северо-Западный Кавказ. Пшеха, верхний апт

П. Заборский (Zaborski, 1986) описал линейные и концентрические отпечатки на ядрах позднемелового *Paravascoceras.* Они, по его мнению, тесно взаимосвязаны с седлами септальной линии соответствующим отросткам на верхней поверхности предсептальной призматической зоны вещества раковины, выделенные теми участками мантии, которые соответствовали седлам в период их смещения.

Рис. 116. *Hemitetragonites* sp., экз. № 8(403/117); Д26 ,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, верхний апт

Описанные нами структуры ограничены отдельными камерами и тесно связаны с септальными линиями, в общих чертах повторяя их конфигурацию. Это позволяет предположить, что они оставлены периферийными (муральными) частями мягкого тела, которые секретировали септу.

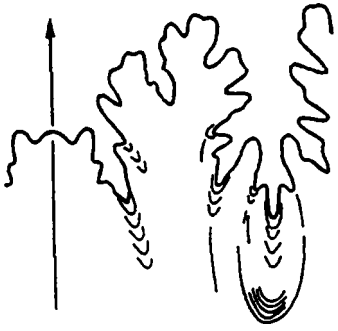


Рис. 117. *Putealiceras* (*Zieteniceras*) *pseudocracoviense* (Tsyt.); экз. № 10/613. Северный Кавказ, р. Черек Балкарский, средний келловей

Рассмотренные отпечатки, и прежде всего псевдосутуры, дают возможность судить о механизме и динамике перемещения мягкого тела в жилой камере. Так как эти отпечатки в различных группах аммонитов отличаются, то можно говорить о не совсем одновременном перемещении задней части тела в жилой камере.

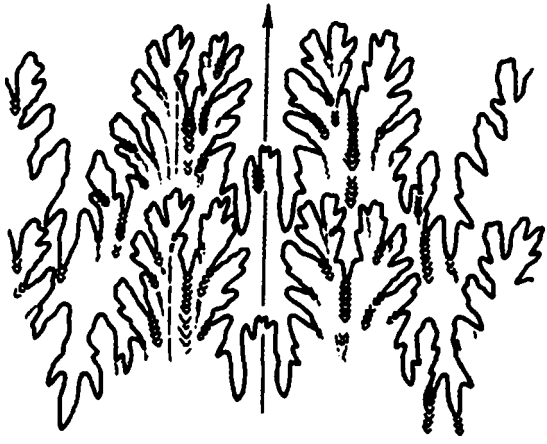


Рис. 118. *Acanthohoplites nolani* (Seun.); экз. № 8(403/119); Д=34,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, верхний апт

Описанные линейные отпечатки - псевдосутуры скорее всего указывают на временные остановки при перемещении задней части

тела животного. У аммонитов, как было показано выше, количество псевдосутур значительно больше. Это обстоятельство указывает на то что процесс перемещения тела в раковинах аммонитов, очевидно, был более длительным, чем у *Nautilus*. Если эти предположения верны, то у филлоцератид и литоцератид, с большим числом псевдосутур, процесс передвижения тела в жилой камере был наиболее длительным.

Рассматривая этот вопрос на примере *Paravascoceras*, П. Заборский (Zaborski, 1986) отмечает, что перемещение мантии не было таким "стремительным", как у *Nautilus*. Согласно Р. Гендерсону (Henderson, 1984), у аммонитов функции, зависящие от продольной мускулатуры, были приостановлены в период смещения мантии. На этом основании он пришел к выводу, что перемещение осуществлялось очень интенсивно, возможно, всего за несколько часов.

Этому соображению противоречит и то, что условия, при которых могло происходить перемещение в быстром темпе, по нашему мнению, требовались большие скорости перераспределения камерной жидкости для поддержания нейтральной плавучести. Такие скорости не наблюдаются у современных цефалопод и, по всей вероятности, не могли быть и у аммонитов.

На степень интенсивности перемещения указывает количество псевдосутур - чем их больше, тем медленнее протекал этот процесс. Наличие линий продольных контактов также подтверждает это предположение. Принимая во внимание это обстоятельство, можно говорить о том, что у филлоцератид и литоцератид смещение мантии происходило гораздо медленнее, чем у других групп аммоноидей.

Перемещение мягкого тела осуществлялось с помощью жидкости, выполняющей следующие основные функции: 1) обеспечивать отделение задней части тела от септы в начальной стадии перемещения; 2) выполнять роль буфера для поддержания задней части тела во время секреции новой септы; 3) служить баластом для поддержания нейтральной плавучести; 4) действовать как поршень: жидкость по мере поступления в новую камеру, осуществляла давление на заднюю часть тела и обеспечивала его постепенное, поступательное перемещение. Скорость продвижения вперед, очевидно, зависела от степени обводнения новой камеры.

Перемещение задней части тела, скорее всего, происходило в три этапа: 1) начальный; 2) промежуточный (основной) - относите-

льно быстрый; 3) конечный - медленный. Этапность перемещения особенно хорошо наблюдается у филлоцератид и литоцератид, псевдосутуры которых в пределах одной камеры в начальной и конечной стадиях, по мере приближения к месту прикрепления новой септы, расположены очень плотно, а в средней части - сравнительно реже (см. рис. 115, 116). Исходя из количества псевдосутур и их расположения можно предположить, что у *Neopronorites* (см. рис. 112) перемещене осуществлялось в одном темпе, но очень медленно; у *Timanites* - в начальной фазе - быстро, затем медленно, но равномерно, а в конце - вновь быстрыми темпами (см. рис. 113). Этапность перемещения мантии наблюдается и в других группах аммонитов (см. рис. 117, 118).

На **первом этапе** жидкость, выделяемая телом животного (Zaborski, 1986), поступала в новую камеру и, по-видимому, была гипосмотичной по сравнению с жидкостью тела животного, предотвращая обратный процесс поглащения поверхностью септального эпителия. Перекачка жидкости в новую камеру через сифонную трубку не могла происходить на начальной стадии перемещения. Как предполагают Г. Мутвей и Р. Реймент (Mutvei, Reyment, 1973), этого не могло произойти до того момента, пока септальная трубка и частично прилегающее соединительное кольцо не достигнут своей полной (или максимальной) толщины, чтобы выдержать гидростатическое давление воды. В данном случае (в конечной фазе первого этапа) жидкость через сифонную трубку могла перекачиваться у тех филлоцератид и некоторых литоцератид, у которых соединительное кольцо формируется в жилой камере до начала смещения мантии. Проникновение жидкости между септой и прилегающим септальным эпителием вызывает дефляцию и деформацию задней части тела; оно отделяется от септы и по мере возрастания гидростатического давления медленно передвигается вперед. Вторичные элементы лопастей и седел сильно уменьшаются в размерах, теряя свою конфигурацию. Чем сложнее септальная линия, тем интенсивнее деформация задней части тела. Например, у *Timanites*, судя по очертанию псевдосутур, деформация лопастей почти не происходит. Очевидно, чем более зазубренными септальными линиями характеризовались аммониты, тем более длительно и сложно протекал процесс перемещения мягкого тела.

Второй этап. В начальной фазе данного этапа у аммонитов со сложнорассеченными септами периферийные части заднего конца тела, соответствующие, в основном, первичным и вторичным лопастям, выходят из узких перешейков септы и расслабляясь, расширяются. В результате смежные лопасти, за исключением вторичных седел филлоцератид и литоцератид, приходят в непосредственное соприкосновение. На данном месте начинается секреция тонких линейных образований кальцита, которые нами названы "линиями продольных контактов". Во время перемещения аммонитов основная масса жидкости, видимо, перекачивалась из предыдущих камер в новую через сифонную трубку. Если предположения Г. Мутвея и Р. Реймента (Mutvei, Reyment, 1973) верны, то такой процесс должен осуществляться только у филлоцератид и частично у литоцератид. С наступлением этого момента камерная жидкость и жидкость, находящаяся между задней частью тела животного и септой, вероятно, становилась изосмотичной. В результате обмен жидкости должен был сократиться до минимума. Тем не менее, динамика подачи жидкости в новую камеру возрастала и обусловливала более высокие темпы перемещения тела по сравнению с начальным и конечным фазами. Процесс перекачки жидкости во вновь образующуюся камеру мог осуществляться лишь в том случае, если осмотическое давление в предыдущих камерах было ниже давления внутри сифонной трубки. В то же время во вновь образованной камере давление должно было быть выше, чем в адоральной части соединительного кольца. П. Заборский (Zaborski, 1986) для *Paravascoceras* допускает возможность переноса жидкости из фрагмокона в новую камеру через сифонную трубку. В таких случаях, по нашему мнению, скорость перемещения тела должна была зависеть от размеров соединительных колец сифона. Чем больше их длина и диаметр, тем интенсивнее процесс перекачки жидкости в камеру и, соответственно, - перемещение мантии. Возможно, этим и объясняется низкая скорость перемещения тела в жилой камере филлоцератид и литоцератид, для которых характерны небольшие размеры соединительных колец, плотно прилегающих к стенке раковины.

На **третьем, завершающем этапе** перемещения, когда задняя часть тела приближалась к новому месту прикрепления, начиналась ее дифференциация. В местах соприкосновения тех частей тела, которые секретировали лопасти, прекращалось выделение продоль-

ных кальцитовых образований. Возвращение задней части мантии в исходное, первоначальное состояние происходит вследствие повышения давления камерной жидкости. В этот момент начинается секреция мурального гребня и закрепление к нему постепенно расправляющейся периферии задней части септального эпителия. В жизни аммонита наступал новый значительный момент - прикрепление тела к стенке раковины и секреция новой септы. По мере возрастания внутрикамерного давления приток жидкости из предыдущих камер через соединительные кольца постепенно уменьшался или прекращался вообще. Возрастание внутрикамерного давления способствовало также поступлению жидкости из тела животного в камеру. В завершающей фазе рассматриваемого этапа давление камерной и сифонной жидкостей и жидкости, содержащейся в теле животного, становилось одинаковым и обмен флюидов прекращался.

Рассмотренная модель перемещения тела в жилой камере, очевидно, приемлема для филлоцератид и литоцератид. Представленный материал дает нам право утверждать, что перемещение мягкого тела происходило дискретно. Каждый рассмотренный этап, судя по количеству псевдосутур, можно разделить на более мелкие подфазы. Кратковременные остановки задней части тела, во время которых секретировались псевдосутуры, были необходимы для того, что-бы новая порция поступающей жидкости и вместе с ней возросшее давление могли бы обеспечить перемещение тела на новый небольшой отрезок (Lominadze et al.,1993b).

Можно также предположить, что внутрикамерные органические мембраны, нередко наблюдаемые в области сифона, выделялись во время кратковременных остановок задней части тела.

П. Заборский (Zaborski, 1984) предполагает, что перемещение мантии *Paravascoceras* шло одновременно с апертурным ростом. По нашим же предположениям процесс перемещения протекал несколько быстрее, опережая рост апертуры. В пользу этого говорит то обстоятельство, что расстояние между линиями роста раковины почти одинаковое, но гораздо меньше, чем промежутки между псевдосутурами, т.е. темпы роста раковины и интенсивность перемещения тела животного в жилой камере значительно отличались. Если даже допустить, что во время секреции септы апертурный рост замедлялся (Doguzhaeva, 1982), то все равно нет оснований для допущения синхронности этих процессов.

Суммируя вышеизложенное, можно заключить:

1. Среди обнаруженных в отдельных камерах фрагмокона палеозойских и мезозойских аммоноидей различных отпечатков в виде морщин, складок, штрихов и линий наибольшее значение имеют кальцитовые линейные продольные и концентрические структуры. Первые отмечены только у филлоцератид и литоцератид и именуются нами "линиями продольных контактов", а вторые, наблюдающиеся почти у всех изученных аммонитов - "псевдосутурами". Все они секретированы задним концом тела животного в период перемещения в раковине.

2. Псевдосутуры, секретируемые муральными частями септального эпителия, фиксируют кратковременные остановки тела во время его перемещения в жилой камере. Они отображают длительность и динамику этого процесса. Линии продольных контактов, секретируемые на стыке периферийных частей заднего конца тела указывают на степень деформации тела при перемещении. Обе структуры позволяют восстановить конфигурацию заднего конца тела в процессе перемещения в жилой камере.

3. Перемещение начиналось одновременно по всему периметру раковинной трубки, а заканчивалось неодновременно - сперва прикреплялись основания лопастей, а затем - седла. Этот процесс был длительным, сложным и протекал аритмично. В этом процессе выделяются три этапа: начальный, промежуточный (основной) и конечный. На первом и последнем этапах перемещение шло медленно, а на промежуточном - относительно быстрыми темпами. У аммонитов со сложнорассеченными линиями (филлоцератиды и литоцератиды) процесс перемещения был более длительным и сложным, по сравнению с аммонитами с простыми линиями (агониатиты). По характеру перемещения мягкого тела гониатиты ближе стоят к аммоноидеям, чем агониатиты. Во всех аммонитах темп передвижения мантийного эпителия опережал апертурный рост.

4. Перемещение мантии осуществлялось путем гидростатического давления на заднюю часть тела. Кроме того, жидкость, на начальном этапе перемещения, обеспечивала дефляцию задней части тела; выполняла роль буфера для поддержания задней части тела во время секреции новой септы, служила баластом для поддержания нейтральной плавучести.

5. Переместившись на новое место, септальный эпителий по всему периметру раковины секретировал муральный гребень, повторяющий конфигурацию септальной линии. Вслед за этим формировалась септа, состоящая из заднего органического, перламутрового и переднего органического слоев.

6. Сифон формировался в жилой камере. Основная масса жидкости во вновь образующуюся камеру поступала из предыдущих камер через сифонную трубку. Возможно, в этом состоит главное функциональное значение формирования сифона в жилой камере.

7. Скорость перемещения была в прямой зависимости от скорости осмотической перекачки, которая в свою очередь определялась размерами и расположением соединительного кольца сифона. Это, а также большое число псевдосутур, скорее всего, указывает на низкую скорость перемещения мягкого тела филлоцератид и литоцератид в жилой камере.

ВЫВОДЫ

Изучение раковины юрско-меловых аммонитид, анализ изменчивости в онтогенезе септальной линии, скульптуры, формы раковины и внутренних структур позволили произвести ревизию систематики, установить филогенетические связи, а также рассмотреть некоторые вопросы биологии этих животных.

Систематика высших таксонов аммоноидей основана, главным образом, на онто-филогенезе септальной линии.

Изучен морфогенез 28 родов, принадлежащих 4 подотрядам, 8 надсемействам и 16 семействам.

Юрско-меловые аммонитиды рассматриваются в составе шести подотрядов. Из них изучены четыре.

Первым наиболее древним представителем отряда **Ammonitida,** возникшем в раннеюрскую эпоху, является подотряд **Ammonitina.** У них примасутура пятилопастная, однако может переходить в четырехлопастную. Дальнейшее появление новых элементов септальной линии происходит в пришовной части, за счет деления интернилатеральной лопасти с образованием часто провисающей сутуральной лопасти. Характерно деление дорсальной лопасти на две ветви и в отдельных случаях, разрыв вентральной лопасти.

На рубеже плинсбахского и тоарского веков от Ammonitina происходит подотряд **Perisphinctina** (включая надсемейство Hammatoceratoidea). От своих предков они унаследовали лопасть I_2 с внутренней стороны интернилатеральной лопасти, которая, в отличие от предков, сильно наклонена по отношению к дорсальной.

В байосском веке, почти одновременно возникли два подотряда - **Cardioceratina** и **Olcostephanina** (оба подотряда предложены нами).

Ранние представители **Cardioceratina** имеют признаки, присущие их предкам - Perisphinctina. Для подотряда характерно появление на седле I/D или в непосредственной близости от него лопасти

I^1, которая занимает место основной, интернилатеральной лопасти. Все лопасти параллельны друг другу.

Другой подотряд **Olcostephanina,** в отличие от перисфинктин, характеризуется симметричным (I_1I_1) или асимметричным (I_2I_1) делением лопасти I, однако I_2, появляется уже с внешней стороны интернилатеральной лопасти. Для подотряда характерно прямолинейное, параллельное расположение лопастей.

Подотряд **Haploceratina,** возникший в байосском веке от Ammonitina, характеризуется появлением новых элементов септальной линии по обе стороны шовной линии путем многократного деления седла U/I (Безносов, Михайлова, 1991).

Таким образом, на основании изучения полного морфогенеза раковин мезозойских Ammonitida и анализа литературных данных можно заключить, что кардинальные преобразования септальных линий происходят, в основном, в области шовной линии и имеют важное систематическое значение.

В развитии других элементов строения раковины в онтогенезе установлены следующие закономерности: форма в поперечном сечении начальных оборотов широко-овальная, ширина в два раза превышает высоту. По ходу роста раковины высота большей частью увеличивается быстрее ширины.

Протоконх у изученных представителей подотрядов валиковидный, веретеновидный и эллипсоидный, а в медиальном сечении - почти круглый.

Фиксаторы у перисфинктин в основном с длинными связками. У олкостефанин встречаются средние и длинные, а также весьма длинные связки. У Cardioceratina фиксаторы большей частью короткие.

Цекум имеет овальную или округлую форму.

Сифон у всех изученных форм на первом обороте занимает центральное положение, затем субцентральное и с середины или конца второго оборота - вентрально-краевое.

Расстояние сифона от вентральной стенки раковины изменяется в онтогенезе по-разному. Так, например, у *Volgaites* (Perisphinctina) сифон на пятом обороте полностью прилегает к стенке раковины.

У представителей родов *Pavlovia* и *Dorsoplanites* (Olcostephanina) наблюдается несколько иная картина. На 4-6-м оборотах у них

сифон от вентральной стенки раковины находится на значительном расстоянии. Однако у *Laugeites*, начиная с третьего оборота он полностью прилегает к вентральной стенке. У кардиоцератин сифон занимает вентрально-краевое положение с конца второго (*Cadoceras*), с середины третьего (*Pseudocadoceras*) или с четвертого оборотов (*Kosmoceras*).

Септальные трубки у всех изученных форм короткие и прохоанитовые, однако, при одном и том же диаметре у молодых форм они зачастую бывают гораздо короче по сравнению с древними.

Внутри подотрядов установлены три филогенетических ряда: а) Psiloceratoidea → Eoderoceratoidea→Hammatoceratoidea→Stephanoceratoidea→Perisphinctoidea →Olcostephanoidea →Desmoceratoidea→ Hoplitoidea; б) Hammatoceratoidea → Stephanoceratoidea →Cardioceratoidea; в) Eoderoceratoidea →Hildoceratoidea→Sonniniioidea→Haploceratoidea→Acanthoceratoidea.

Изучены отпечатки мускулов 22 родов, принадлежащих 15 семействам.

Установлено, что позднеюрско-раннемеловые аммоноидеи характеризовались четырьмя типами мускулов: двумя парами латеральных и переднелатеральных, вентральным и дорсальным. Отпечатки мускулов отличаются друг от друга местоположением, формой, размерами и поэтому могут иметь систематическое значение. Основное функциональное значение мускулов, очевидно, заключается в прикреплении тела к раковине и обеспечении реактивной локомоции.

Рассмотрен вопрос о функциональном значении сифона головоногих моллюсков и случаи его нахождения в жилой камере.

На основании изучения гетероморфного *Ptychoceras*, с трункацией первого ствола, сделан вывод о том, что сифон у всех аммонитов выполнял жизненно важную функцию лишь в одной или двух последних гидростатических камерах. В жилой камере сифон обнаружен, в основном, у представителей Phylloceratida, а также у *Leioceras* (Ammonitida). Обосновано мнение о том, что в жилой камере сифон образовывался путем инвагинаций септального эпителия.

Рассматривается проблема механизма перемещения мягкого тела в жилой камере.

Длительный и сложный процесс перемещения тела начинался одновременно по всему периметру раковинной трубки, а заканчива-

лся неодновременно - сперва прикреплялись основания лопастей, затем - седла. Выделяются три этапа перемещения: начальный, промежуточный (основной) и конечный. На первом и последнем этапах перемещение шло медленно, а на промежуточном - более быстрыми темпами.

Перемещение мантии осуществлялось путем гидростатического давления на заднюю часть тела. Кроме того, жидкость выполняла следующие основные функции: обеспечивала дефляцию задней части тела на начальном этапе перемещения; выполняла роль буфера для поддержания задней части тела во время секреции новой септы; служила баластом для поддержания нейтральной плавучести. Скорость перемещения, по всей вероятноси, была в прямой зависимости от скорости осмотической перекачки.

I.V. KVANTALIANI, T.A. LOMINADZE, M.V. TOPCHISHVILI,
M.Z. SHARIKADZE

SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF MESOZOIC AMMONITIDA

Summary

The study of shells of Jurassic-Cretaceous Ammonitida, analysis of changeableness in ontogeny of septal line, sculpture, shell form and internal structures have allowed us to carry out the revision of systematics, to establish phylogenetic links, and to consider some problems concerning the biology of these animals.

The systematics of highest taxons of Ammonitida is based mainly on onto-phylogeny of septal line.

There have been studied 28 genera belonging to 4 suborders, 8 superfamilies and 16 families.

The Jurassic-Cretaceous Ammonitida are considered within 6 suborders of which 4 ones have been studied.

The first, oldest, representative of the order Ammonitida coming into existence in Early Jurassic time is the suborder Ammonitina. They have five-lobed primasuture which, however, can turn into four-lobed. Further appearance of new elements of septal line takes place in near-suture area as a result of the division of internilateral lobe with formation of the sutural lobe. A characteristic feature is the division of the dorsal lobe into two branches and, in some cases, the break-up of ventral lobe.

At the turn of the Pliensbachian and Toarcian ages Ammonitina gives rise to the suborder Perisphinctina (including superfamily Hammatoceratoidea). From their ancestors they inherited lobe I_2 on the inner side of internilateral lobe which is, unlike their ancestors, strongly inclined with respect to the dorsal lobe.

In the Baiocian age, there emerged, almost simultaneously, two suborders - **Cardioceratina** and **Olcostephanina** (both suborders were proposed by us).

The early representatives of Cardioceratina have features common with their ancestors - Perisphinctina. It is very characteristic to the subor-

der the appearance of lobe I^1 on or near the saddle I/D. Lobe I^1 occupies the place of principal internilateral lobe. All lobes are parallel to one another.

The other suborder Olcostephanina, unlike Perisphinctina, is characterized by symmetrical (I_1I_1) or asymmetrical (I_2I_1) division of lobe I; however, lobe I_2 appears on the outer side of the internilateral lobe. This suborder is characterized by rectilinear, parallel arrangement of all lobes.

Suborder Haploceratina emerging from Ammonitina in the Bajocian age is characterized by appearance of new elements of septal line on both side of suture line as a result of repeated division of lobe U (Besnosov, Michailova, 1991).

Thus, on the basis of study of total morphogenesis of shells of Mesozoic Ammonitida and thorough analysis of avialable materials, it becomes possible to conclude that cardinal transformation of septal lines occurs mainly within the umbilical line area and is of considerable importance for systematics.

The following regularities have been established in the development of other elements of shell structure in ontogeny: the initial whorls have widened-oval shape in cross-section, the width two times exceeds the height. During the growth of the shell its height increases faster than its width.

Protoconch of the representatives of the suborders may be spindle-shaped, roller-shaped or ellipsoidal, and in the medial section almost round.

Prosiphon of Perisphinctina is mainly long. Olcostephanina have middle and long, sometimes very long, whereas Cardioceratina in most cases have short prosiphons.

Caecum is of oval or rounded configuration.

Siphuncle in all studied forms occupys the central position in the first whorl, then subcentral, and from the second half of the second whorl - ventral-marginal position.

The distance between the siphuncle and ventral wall changes differently in ontogeny. For instance, the siphuncle of *Volgaites* (Perisphinctina) closely skirts the shell wall on the fifth whorl.

Somewhat different picture is observed with representatives of genera Pavlovia and *Dorsoplanites* (Olcostephanina). On the fourth-sixth whorls their siphuncle is situated at a considerable distance from the ventral wall. In *Laugeites*, however, the siphuncle, begining with the third

whorl, completely fits to the ventral wall. As for Cardioceratina, the siphuncle occupys ventral-marginal positioin from the end of the second (*Cadoceras*), from the middle of the third (*Pseudocadoceras*), or from the fourth whorl (*Kosmoceras*).

Septal necks in all forms under study are short and prochoanitic. It is noteworthy, that at the same diameter the necks of younger forms often are much more shorter than those of the older ones.

Within the suborders, three phylogenetic series have been established: Psiloceratoidea →Eoderoceratoidea →Hammatoceratoidea→ Stephanoceratoidea→ Perisphinctoidea→ Olcostephanoidea Desmoceratoidea→ Hoplitoidea; Hammatoceratoidea→ Stephanoceratoidea →Cardioceratoidea; Eoderoceratoidea→ Hildoceratoidea→ Sonniniioidea →Haploceratoidea →Acanthoceratoidea.

There have been studied muscle scars of 22 genera belonging to 15 families.

It has been established that Late Jurassic-Early Cretaceous Ammonitida were characterized by four types of muscles: two pairs of lateral and prelateral, ventral and dorsal. Muscle scars differ from one another by their location, form, dimensions and, therefore, can be of some significance with regard to systematics. The main functional significance of muscles is in fastening of a body to a shell and ensuring reactive locomotion.

The work deals with the problem of functional significance of siphuncle and the cases of its presensce in the body chamber.

Analysis of the polished sections of the shell of *Ptychoceras* has revealed that in most cases the first whorl and the part of the first shaft were broken off (10-20% of the total length). It is expected that after the truncation of the first shaft construction of the second one with subsequent volution should have begun just from the truncation spot. In fact, construction of the second shaft proceeds just from that place, as under the normal development of the shell. The third shaft completely covers both the truncation place and the preserved part of the first shaft, without forming within this space a specific groove on the dorsal side.

Monomorphic ammonites, thanks to specific structure of a shell, were not threatened with truncation. Consequently, they have the siphuncle throughout the whole length of the shell but the latter, just as with *Ptychoceras*, must be functioning only during the latest stages of evolution.

Thus, the siphuncle only performed vital function at certain stages of development of *Ammonoidea*, in particular, within one or two last hydrostatical chambers, whereas gas and liquid balancing took place through osmotic pressure. Beyond these chambers, with the caecum inclusive, the siphuncle did not function at all.

In the body chamber the siphuncle is found chiefly in the representatives of Phylloceratida, and also *Leioceras* (Ammonitida). It is proposed that the siphuncle originates in the body chamber by invagination of septal epithelium.

The work also considers the mechanism of displacement of a soft body within the body chamber.

In separate phragmocone chambers of Paleozoic and Mesozoic ammonoids, different imprints have been discovered, such as crumples, folds, scars and lines. Calcite linear longitudinal and concentric structures are most important among them. The forms are observed only on cores of phylloceratids and lytoceratids and are called "lines of longitudinal contacts", whereas the latters, observed almost in all the studied ammonites, are called "pseudosutures". They all are secreted by mural parts of the body rear end while displacement in the shell. The mantle displacement was carried out by pressure of chamber liquid on the near part of ammonite body: most likely, started from the near-ventral part, whereas near-sutural element of the soft body shifted at the end. The displacement process was long, complex and arhythmical. Three stages are distinguished in it - initial, intermediate (main) and final. Displacement proceeded slowly on the first and final stages, while on intermediate stage its rate was comparatively fast. Velocity of displacement depended directly on the rate of osmotic pumping.

Литература

Алексеев С.Н. Развитие лопастных линий в онтогенезе некоторых позднеюрских и раннемеловых Craspeditidae и Polyptychitidae. //В кн.: "Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазоносных бассейнов СССР". Л. - **1982.** - 115-128.

Безносов Н.В. К систематике юрских Ammonitida. //ПЖ, 1, **1960.** - 29-44.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигзагицератин. //ПЖ, 3. - **1981.** - 47-60.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Эволюция юрско-меловых аммоноидей //ДАН СССР. - Т. 269. - 3. - **1983**. - 733-737.

Безносов Н.В., Михайлова И. А. Высшие таксоны юрских и меловых Ammonitida. //ПЖ. - 4. - **1991.** - 3-18.

Богословская М.Ф., Михайлова И.А., Шевырев А.А. Система аммоноидей. //В кн: Системавтика и филогения беспозвоночных. //М. Наука. - **1990.** - 69-98.

Грабовская В.С. Онтогенез лопастнолй линии позднемеловых десмоцератацей Сахалина. //В кн.: "Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока". Владивосток. - **1984.** - 94-99.

Джанелидзе А.И. К вопросу о механизме образования септ в раковине Ammonoidea. //Сообщ. АН ГССР. VII, 9-10. - **1946.** - 623-626.

Догужаева Л.А. Структура раковины и буккального аппарата аммоноидей и ее функциональный анализ. //Автореф. докт. дисс.-М.- **1991.** - 35.

Догужаева Л.А., Кабанов Г.К. Мускульные отпечатки и предполагаемый образ жизни аптского аммонита *Aconoceras.* // Моллюски. Результаты и перспективы исследования. - Л. Наука. - **1987.** - 212-214.

Догужаева Л.А., Кабанов Г.К. Мускульные отпечатки аммоноидей. // ДАН СССР, 301, 1. - **1988.** - 210-212.

Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Сифон меловых гетероморфных аммоноидей // ДАН СССР. - 264, 4. - **1982.** - 965-968.

Друщиц В.В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. //М. Изд-во МГУ. - **1956.** - 147.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (Ammonoidea). //ПЖ, 1. - **1974.** - 42-53.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. //М.: Изд-во МГУ, - **1981.** - 238.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. //ПЖ, 2. - **1977.** - 57-69.

Друщиц В.В., Месежников М.С., Алексеев С.Н. Строение сифонной системы у аммонитов. //ДАН СССР, 264, 1. - **1982.** - 225-228.

Друщиц В.В., Хиами Н. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов. //Бюлл. МОИП, отд. геол., 2. - **1969.** - 156-157.

Друщиц В.В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. //ПЖ, 1. - **1970.** - 35-47.

Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. //М.: Наука. -**1978.** -224.

Захаров Ю.Д., Грабовская В.С. Строение раковины и стадии развития рода *Zelandites* (Lytoceratida). //ПЖ, 1. - **1984.** - 19-29.

Ильин В.Д., Михайлова И.А., Хакимов Х.К. Морфогенез сеноманских плацентицератид. //ДАН СССР, 266, 2. - **1982.** - 474-477.

Какабадзе М.В., Шарикадзе М.З. Об образе жизни *Ptychoceras* d'Orbigny (Ammonoidea). //Сообщ. АН Грузии, 141, 2. - **1991.** - 345-348.

Кванталитани И.В. Щ Интерпретация септограмм некоторых мезозойских аммоноидей. //Изв. АН СССР, сер. геол., 5. - **1984.** - 124-128.

Кванталиани И.В. Раннемеловые аммонитиды Крыма и Кавказа и их биостратиграфическое значение. //Тр. Геол. ин-та АН ГССР, нов. сер., 98. - **1989.** - 228.

Кванталиани И.В. Берриасские головоногие моллюски Крыма и Кавказа. //Тбилиси, изд-во Кегели. - **1999.** - 284.

Кванталиани И.В., Ломинадзе Т.А. К систематике Perisphinctina (Ammonoidea). //Сообщ. АН ГССР, 116, 3. - **1984.** - 553-556.

Кванталиани И.В., Ломинадзе Т.А., Шарикадзе М.З. Вопросы систематики подотряда Perisphinctina (Ammonoidea). //Тр. ГТУ, 6 (379). - **1991.** - 41-47.

Кривошапкина В.С. Онтогенез лопастной линии позднемеловых тетрагонитид Сахалина. //ПЖ., 1. - **1978.** - 69-77.

Ломинадзе Т.А. Келловейские аммонитиды Кавказа. //Тбилиси: Мецниереба. - **1982.** - 272.

Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Вопросы систематики подотряда Perisphinctina (Ammonoidea). // Тр. ГТУ, 6 (379). - **1991.** - 41-47.

Ломинадзе Т.А., Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В. О механизме перемещения мягкого тела аммонитов в жилой камере. //В кн.: Флора и фауна мезо-кайнозоя Грузии. - Тбилиси. - **1991.** - 122-131.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловея суббореальных районов СССР. //М.: "Наука". - **1987.** - 182.

Мирзоев Г.Г. О взаимоотношении семейств Hoplitidae и Placenticeratidae. //ПЖ., 4. - **1967.** - 56-70.

Михайлова И.А. О систематике семейств Parahoplitidae Spath и Deshayesitidae Stoyanov. //Вестн. МГУ. - 3. - **1957.** - 173-182.

Михайлова И.А. Некоторые данные о роде *Acanthohoplites* Sinzow и *Hypacanthoplites* Spath. //Вестн. МГУ, сер. биол., почвовед., геол. и географ. - 1. - **1958а.** - 101-108.

Михайлова И.А. Дегезиты из нижнемеловых отложений Дагестана и Центрального Предкавказья. //В кн.: Материалы к Основам палеонтологии, 2. - **1958б.** - 21-29.

Михайлова И.А. Связь раннемеловых и позднемеловых гоплитаций. //Списаниас на Българского геологического дружество. //Год. 35, кн. 2. - **1974.** - 117-132.

Михайлова И.А. О шестилопастной примасутуре меловых аммонитов. //ДАН СССР, 234, 5. - **1977.** - 213-216.

Михайлова И.А. Особенности морфогенеза семейства Placenticeratidae Hyatt. //ДАН СССР, 242, 1. - **1978.** - 207-210.

Михайлова И.А. Онтогенетическое развитие некоторых позднемеловых тетрагонитид. //Вестн. МГУ, 4, 1. - **1979.** - 23-34.

Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения аммоноидей. //Бюл. МОИП, отд. геол., 57, 3. - **1982.** - 107-114.

Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. //М.: Наука. - **1983.** - 280.

Несис К.Н. Личинки головоногих моллюсков. //В кн.: Моллюски. Основные результаты их изучения. - М.: Наука. - **1979.** - 33-35.

Попов Ю.Н. Биологическое и систематическое значение септы и лопастной сутуры аммоноидей. //ПЖ, 4. - **1959.** - 41-46.

Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. //Тр. ПИН, 83. - **1960.** - 331.

Руженцев В. Е. Основы палеонтологии. Моллюски, головоногие, т. I. Надотряд Ammonoidea. //М.: Изд-во АН СССР. - **1962.** - 243-334.

Химшиашвили Н.Г. Верхнеюрская фауна Грузии. //Тбилиси: Изд-во АН ГССР. -**1957.** - 313.

Шарикадзе М.З. О шестилопастной примасутуре раннемеловых тетрагонитид (Ammonoidea). //ДАН СССР, 275, 5. - **1984.** - 1182-1184.

Шарикадзе М.З. Морфогенез рода *Ptychoceras* Orbigny (Lytoceratidae, Ammonoidea). //Палеонт. сб. Львовского ГУ, 23. - **1986.** - 12-17.

Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Следы прикрепления мускулов на раковинах келловейских и аптских аммонитов. //Сообщ. АН ГССР, 132, 2. - **1988.** - 325-328.

Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Об отпечатках мускулов позднеюрских и раннемеловых аммоноидей. //Изв. АН ГССР, сер. биол., 15, 1. - **1989.** - 58-62.

Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. О систематическом значении отпечатков мускулов у позднеюрско- раннемеловых аммоноидей. //Тр. ГПИ. 3 (359). - **1990.** - 21-26.

Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Сифон в жилой камере филлоцератид. //Пробл. геол. и гидрогеол. Азербайджана. Баку. - **1991.** - 69-76.

Шевырев А.А. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. //Бюлл. МОИП. отд. геол., 35, 1. - **1960.** - 69-78.

Шульгина Н.И. Бореальные бассейны на рубеже юры и мела. //М.: "Наука". - **1985.** - 162.

Bandel K. The structure and formation of the siphuncular tube of *Quenstedtoceras* compared with that of *Nautilus* (Cephalopoda). //N. Jb. Geol. Palaont. Abh. 161. - **1981.** - 153-173.

Bayer U. Anomalien bei Ammoniten des Aakeniums und Bajociunes und Beziehung zur Lebensweise. //In: N. Jahrb. Geol. u. Palaont., Abh. - Stuttgart. 135. - **1970.** - 19-41.

Bayer U. Die Runnzeischicht - ein Leichtbaunelement der Ammonitenschale. //In: Palaont. Z. Stuttgart 48. - **1974.** - 6-15.

Bayer U. Cephalopoden-Septen. Teil 1. Konstructions morphologie des Ammoniten - Septums. //Neues Jb., Geol. Palaont. Abh., 154. - **1977.** - 290-366.

Blind W. Uber die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen. //Palaont. Z., 49, 3. - **1975.** - 254-267.

Blind W. Uber Anlage und Austormung von Cephalopoden-Septum. //Neues Jb., Geol. und Palaont. Abh., 160, 2. - **1980.** - 217-240.

Bugher H., Landman N.H., Klofak S.M., Guex I. Mode and Rate of Gowth in Ammonoids. //Ammonoid Paleobiology, 13. New York. - **1996.** - 407-461.

Chamberlain J.A. Hydromechanical desing of fossil cephalopods. The Ammonoidea. //Spec. Vol. Syst. Assoc., 18. - **1981.** - 289-336.

Chamberlain J.A., Moore W.A. Rupture strength and flow rate of *Nautilus* siphuncular tube. //Palcobiology, 8. - **1982.** - 408-425.

Collins D., Ward P.D., Westermann E.G. Function of cameral water in *Nautilus*. //Paleobiology, 6. - **1980.** - 168-172.

Crick G.G. On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammonoidea). //In:Nrans. Linn. Soc. London, 7. - **1898.** - 71-114.

Denton E.J. On Buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. //Proc. Roy. Soc. Lond., (B), 185. - **1974.** - 273-299.

Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. //J. mar. Biol. Ass. U.K., 46. - **1966.** - 723-759.

Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. Flotation mechanisms in modern and fossil cephalopods. //Adv. mar. Biol., 11. - **1973.** - 197-268.

Doguzhaeva L. Siphoncular Tube and Septal necks in Ammonoid Evolution. Cephalopods - Present and Past , Stuttgardt. - **1988.** - 291-301.

Doguzhaeva L., Mutvei H. Retro- and Prochoantic Septal Necks in Ammonoids, and Transition between them. Palaeontographica Abt. A, 195. - **1986.** - 1-18.

Donovan D.T., Callomon J.H., Howarth M.K. Classification of the Jurassic Ammonitina. //Systematics Assoc. Spec., 18, "The Ammonoidea". **1980.** - 101-155.

Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Die Fruhontogenitische entwicklung der schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. //Palaeontogr., Stuttgart, A, 132, 1-3. - **1969.** - 54.

Grandjean F. Le siphon des ammonites et des belemnites. //Bull. Soc. Geol. Fr., 10. - **1910.** - 496-519.

Henderson R.A. A muscle attachment proposal for septal function in Mesozoic ammonites. //Palaeontology, 27, 3. - **1984.** - 461-486.

Holder H. Uber die Sipho-anheftung bei Ammoniten. //Neues Jb. Geol. Palaont Mh., 8. - **1954.** - 372-379.

John R. Uber die Lebensweise und Organisation der ammoniten. //Inaugural dissertation, University of Tubingen. - **1909.** - 53.

Jones D.L. Muscle attechment impressions in a Cretaceous ammonite. //J. Paleont. Nulsa (Okia.), 35. - **1961.** - 502-504.

Jordan R. Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehause-Innenwand. //Geol. J. Ab., Beih., 77. Hannover. - **1968.** - 1-64.

Kakabadze M., Sharikadze M. On the mode of life of heteromorph ammonites (heterocone, ancylocone, ptychocone). //Geobios, M.S., 15. - **1993.** - 209-215.

Kennedy W.J., Cobban W.A. Aspekts of Ammonite Biology, Biogeography and Biostratigraphy. //Spec. Pap. Paleont., 17. London. - **1976.** - 1-94.

Kulicki C. Structure and mode of origin of the ammonite proseptum. //Acta Palaeontol. Polonica, Warszawa, 20, 4. - **1975.** - 535-544.

Kulicki C. The Ammonite Shell: Its Structure, Development and Biological Significance (Ammonitina). Paleont. Polon., 39. - **1979.** - 97-142.

Kulicki C. Septal neck-siphoncular complex in *Stolleyites* (Ammonoidea), Triassic, Svalbard. Polish Polar Research. 15, 1-2. - **1994.** - 37-49.

Kullmann J., Wiedmann J. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. //Univ Kansas. Palaeont. Contr., 47. - **1970.** - 32.

Kvantaliani I.V., Lominadze T.A., Sharikadze M.Z., Topchishvili M.V. The siphuncle of Mesozoic Ammonoidea. Geol. Inst. of Georgian Acad. of Sci., proceed. //Tbilisi, - **1998.** - 110-118.

Kvantaliani I.V., Topchishvili M.V., Lominadze T.A., Sharikadze M.Z. Upon the systematics of the Mesozoic Ammonites.//Bull. Georg. Acad. of Sci., 160 (1). - **1999.** - 102-105.

Lominadze T.A., Sharikadze M.Z., Kvantaliani I.V. Phylogeny and systematics of Perisphinctids as interpreted from suture ontogenies.//Geobios, M.S., 15. - **1993a.** - 275-286.

Lominadze T.A., Sharikadze M.Z., Kvantaliani I.V. On mechanism of soft body movement within body chamber in ammonites. //Geobios, M.S., 15. - **1993b.** - 267-274.

Matsumoto T. On the ontogeny *Metaplacenticeras subtilistriatum* (Jimbo). //Jap. J. Geol. and Geogr., 23. - **1953.** - 139-150.

Mutvei H. On the relation of the principak muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil nautiloids. //Ark. fur Miner. ogh. Geol. Upsala, 10. - **1957.** - 210-254.

Mutvei H. Remarks on the anatomy of recent Cephalopoda with descriptions of the minute shell structure of belemnoids. //Stockheim Contr. Geol. Stockheim, 11. - **1964.** - 79-102.

Mutvei H. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. //Neues Jahr. Geol. Palaontol. Abh., 129 (2). Stuttgart. - **1967.** - 157-166.

Mutvei H., Reyment R.A. Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. //Palaeontology. London, 16. - **1973.** - 623-636.

Neaverson E. The attachment of the ammonite siphuncle. //Proc. Lpool. geol. Soc., 14. - **1927.** - 65-77.

Palframan D.F.B. Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites morphogenetic evidense in *Hecticoceras brighiti* (Pratt). //Internat. Union Geol. Sci., A. London, 1. - **1969.** - 127-154.

Rakus M. Sur l'existencce de deux types distincts d'emprients de muscles retracteurs chez les ammonites. //Bull. Soc. vaud. sci. nat. Lausanne, 74. - **1978.** - 139-145.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. //Abh. der Math.-nature. Kl. Akad. der Wiss. und Lit., III, 6. - **1963.** - 261-407.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. //Abh. der Math.-natur. Kl. Akad. der Wiss. und Lit., IV, 3. - **1965.** - 411-508.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Amoniten. //Abh. Acad. Wiss. Liter. - 5, 3, - 511-640, 6, 8, - **1966.** - 643-730.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. // Abh. der Math.-natur. Kl. Akad. der Wiss. und Lit., VII, 3. - **1968.** - 731-901.

Sharikadze M.Z., Lominadze T.A., Kvantaliani I.V. Systematische Bedeutung von Muskelabdrucken spatjurassischer und fruhkretazischer Ammonoideae. //Z. geol. Wiss. Berlin. 18. - **1990.** - 1031-1039.

Smith J.P. The development and phylogeny of *Placenticeras*. //Proc. Cal. Acad. Sci., 3, 1, 7. - **1900.** - 181-240.

Tanabe K., Landman N.H. Septal Neck- Siphuncular Complex of Ammonoids. //Ammonoid Paleobiology, 13, New York. - **1996.** - 129-165.

Tanabe K., Landman N.H., Weitshat W. Septal neck in Mesozoic Ammonoidea: structure, ontogenetic development and evolution. The Ammonoidea, Environment, Ecology and Evolucionary Change. //Systematics Ass. spec. 47. - **1993.** - 57-84.

Thierry J. Ontogenese de la ligne de suture et origine des Mayaitidae Spath, 1928 (Ammonitina, Stephanocerataceae) de l'Oxfordien moyen de la province Indo-Malgache. //C.R. Acad. Sci., 280, D. - **1975.** - 1543-1546.

Thierry J. Le genre *Macrocephalites* du Callovien inferieur (Ammonoides, Jurassique moyen). //Memoires Geol. de L'Univ. de Dijon. - **1978.** - 490.

Vogel K.H. Zwergwuchs dei Polyptychiten (Ammonoidea). //Geol. Jb., 76. - **1959.** - 469-540.

Ward P.D. Cameral liquid in *Nautilus* and *Ammonites*. //Paleobiology, 5. - **1979.** - 40-49.

Ward P.D., Chamberlain J.A. Radiographic observation of chamber formation in *Nautilus pompilius*. //Nature, 304. - **1979.** - 57-59.

Ward P.D., Chamberlain J.A. Chamber relilling in *Nautilus pompilius*. //J. mar. biol. Ass. U.K., 62. - **1981.** - 469-475.

Ward P., Greenvald L., Magnier Y. The chamber formation cycle in *Nautilus macromphalus*. //Paleobiology, 7, 4. - **1981.** - 481-493.

Ward P.D., Martin A.W. On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. //J. exp. Zool., 205. - **1978.** - 5-12.

Westermann G.E.G. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. //Neues Jahr. Geol. und Palaontol., 103, 1/2. - **1956.** - 233-270.

Westermann G.E.G. The Significance of Septa and Sutures in Jurassic Ammonite Systematics. //Geol. Mag., 95, 6. Londres. - **1958.** - 441-455.

Westermann G.E.G. Forma, Structure and Function of Shell and Siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids. //Life Sci. Contr. Roy. Ontario Museum, 78. - **1971.** - 39.

Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. //Neues Jahrb. Geol., Palaontol. Abh. - Stuttgart, - 127. - 1. **1966.** - 13-81.

Wiedmann J., Kullmann J. Ammonoid Sutures in Ontogeny and Phylogeny. //In: The Ammonoidea Ed. M.R. House, J.R. Senior. L; V.: Acad. press, Systematics Assoc., Spec. V., 18. - **1980.** - 215-255.

Wright C.W. Cretaceous Ammonoidea. - Systematics Association. //Spec. vol. № 18, "The Ammonoidea", edit by M.R. Hause and J.R. Senior. London-New Youk. - **1980.** - 157-174.

Wright C.W., Callomon J.H., Hovarth M.K. Treatise on Invertebrate Paleontology. //L, Mollusca, 4, 4, Cretaceous Ammonoidea.- **1996.** - 362.

Zaborski P.M.P. Internal mould markings in a Cretaceous Ammonite from Nigeria. //Palaeontology, 29, 4. - **1986.** - 725-738.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

ТАБЛИЦА I

Фиг. 1. ***Flabellisphinctes villanyensis*** **Till,** экз. № 12(2144/34).

Фиг. 2. ***Flabellisphinctes lineatus*** **Mang.,** экз. № 12(2144/5): 2а - середина второго оборота (х 50), 2б - стенка протоконха (х 2500), 2в - септальная трубка с вентральной стороны в конце O_3 (х 500), 2г - первичный валик (х 500).

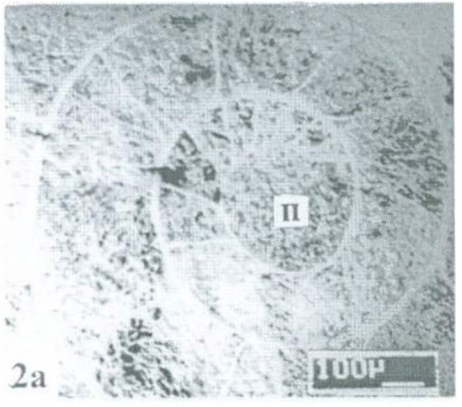
Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей.

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, **жк** - жилая камера, **нп** - наружный призматический слой, **п** - протоконх, **пв** - первичный валик, **пл** - пластинчатый слой, **пп** - первичный пережим, **с** - септа.

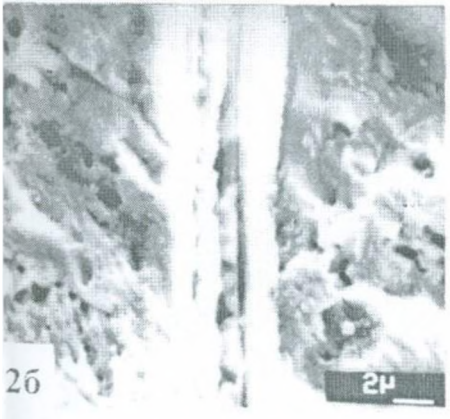
Таблица I

1а

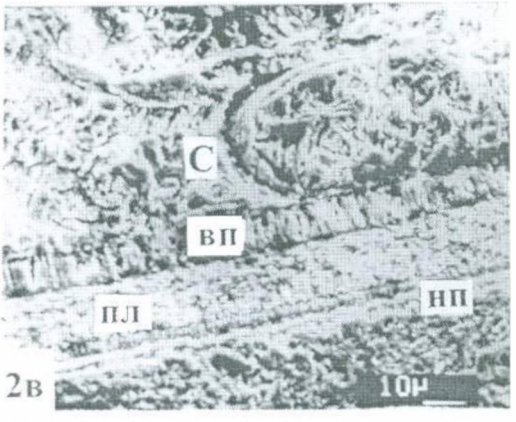
1б



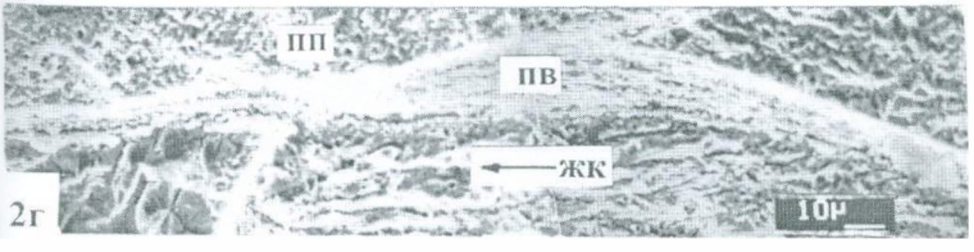
2а



2б



2в



2г

ТАБЛИЦА II

Фиг. 1. ***Flabellisphinctes lineatus*** **Mang.**, экз. № 12(2144/5). Септальная трубка: 1а - с дорсальной стороны в конце O_3 (х 500), 1б - с вентральной стороны в конце O_3 (х 250), 1в - с дорсальной стороны в конце O_4 (х 250), 1г. - стенка раковины в конце O_3 (х 2500).

Обозначения: с - септа, **вп** - внутренний призматический слой, **нп** - наружный призматический слой, **пл** - пластинчатый слой.

Таблица II

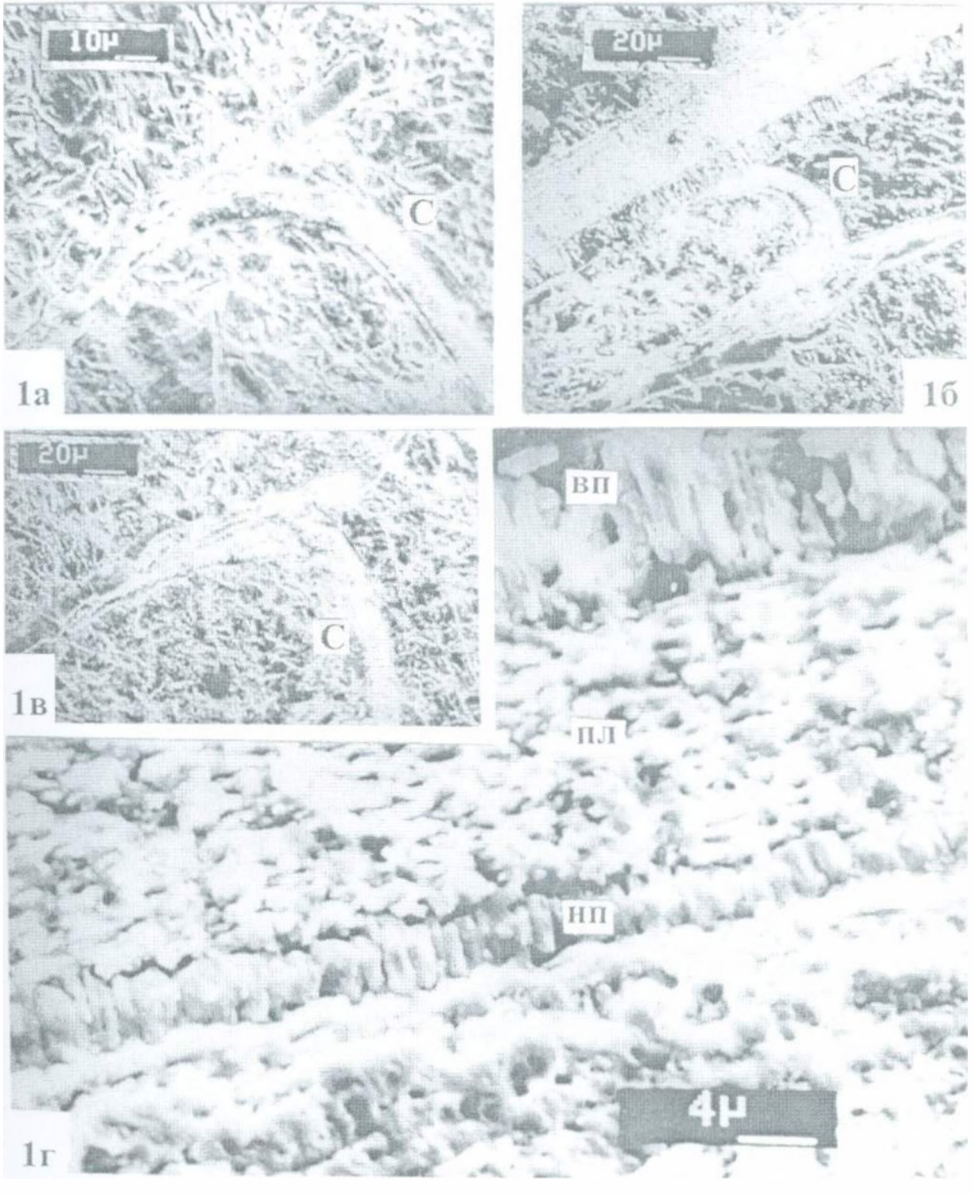


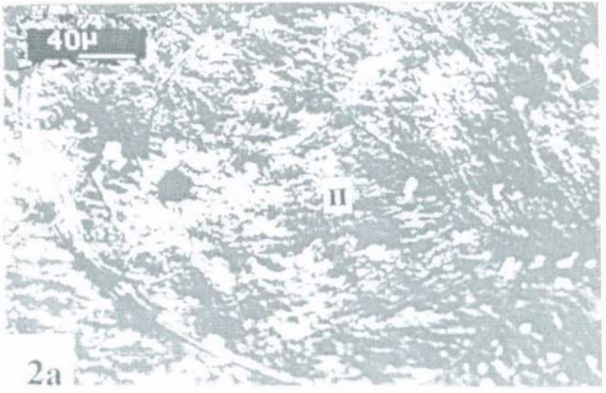
ТАБЛИЦА III

Фиг. 1, 2. ***Choffatia (Grossouvria) mutatus*** **(Trautsch.),** экз. № 12(2144/6): 1 - вид сбоку, 2а - протоконх (х 175), 2б - стенка протоконха у цекума (х 3000), 2в - цекум; виден фрагмент фиксатора (х 500), 2г - фиксатор, деталь 2в (х 1750), 2д - сочленение фиксатора с цекумом, деталь 2в (х 3500). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с.Елатьмы, средний келловей.

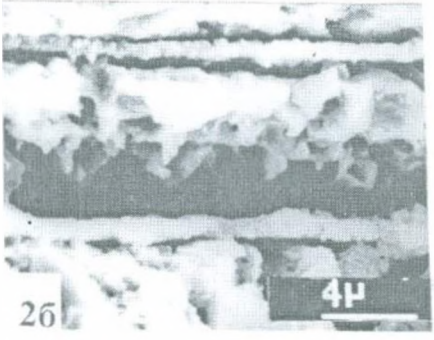
Обозначения: п - протоконх, **ц** - цекум, **ф** - фиксатор.

Таблица III

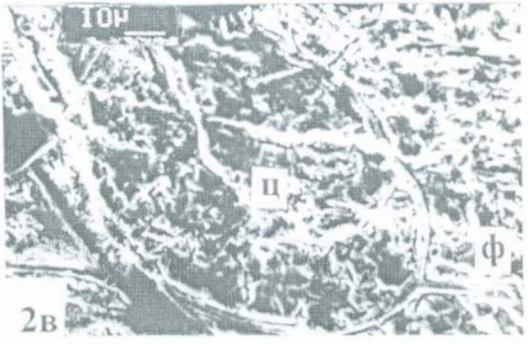
1



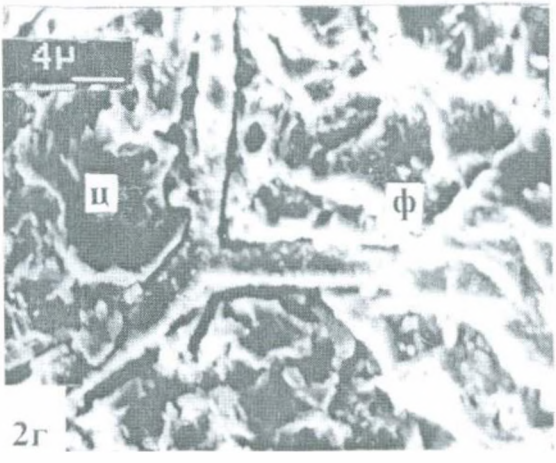
2а



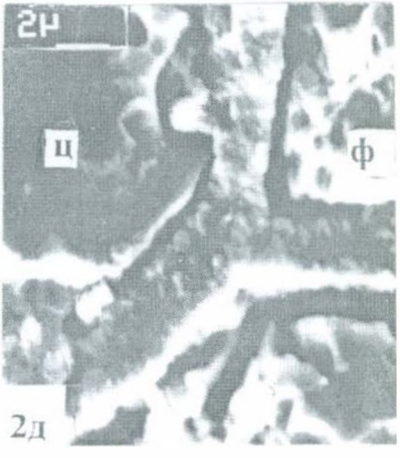
2б



2в



2г



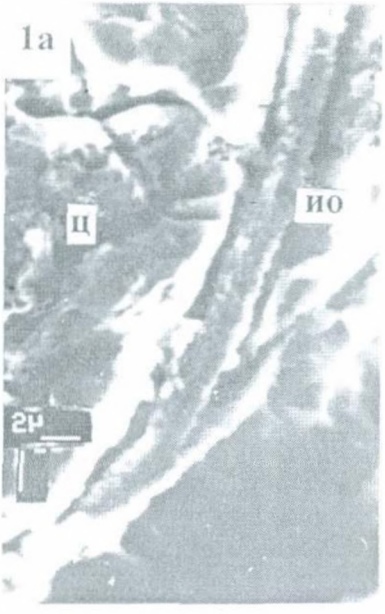
2д

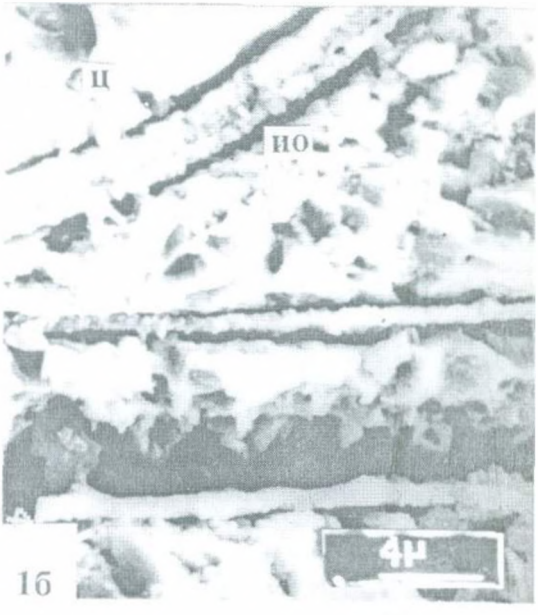
ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. ***Choffatia (Grossouvria) mutatus*** **(Trautsch.),** экз. № 12(2144/6): 1а - сочленение цекума и стенки протоконха (х 2500), 1б - известковая оболочка цекума и стенка протоконха (х 3500), 1в - известковая оболочка цекума, деталь 1б (х 12000), 1г - цекум, фиксатор и распорки фиксатора (х 700). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей.

Обозначения: ио - известковая оболочка цекума, **ц** - цекум, **ф** - фиксатор, **р** - распорки фиксатора.

Таблица IV





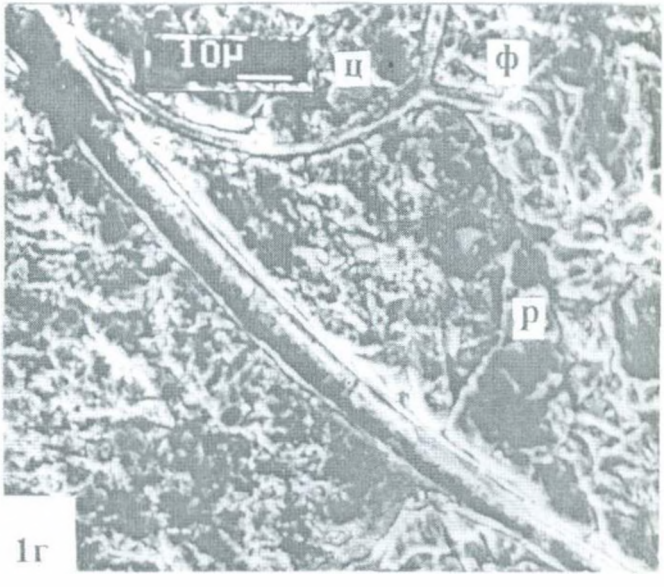


ТАБЛИЦА V

Фиг. 1. ***Choffatia (Grossouvria) mutatus*** **(Trautsch.),** экз. № 12(2144/6): 1а - первые септы с вентральной стороны (х 1300), 1б - первичный валик (х 600); септальная трубка: 1в - с дорсальной стороны в конце O_3 (х 800), 1г - с вентральной стороны в начале O_3 (х 400), 1д - с вентральной стороны в начале O_6 (х 275). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей.

Обозначения: C_1, C_2... - просепта, примасепта и т.д.., **пв** - первичный валик, **пп** - первичный пережим, **жк** - жилая камера, **нп** - наружный призматический слой, **пл** - пластинчатый слой, **ме** - мембрана.

Таблица V

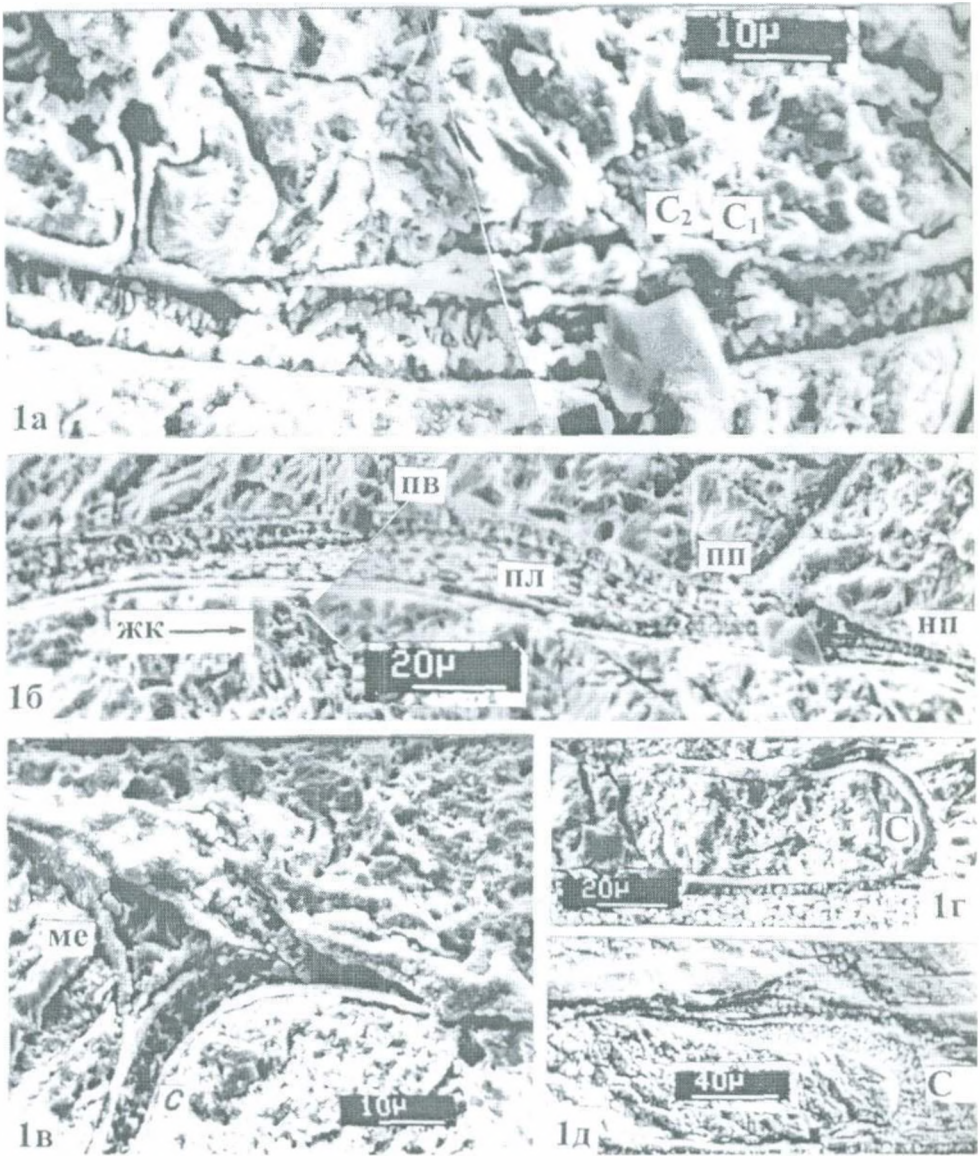
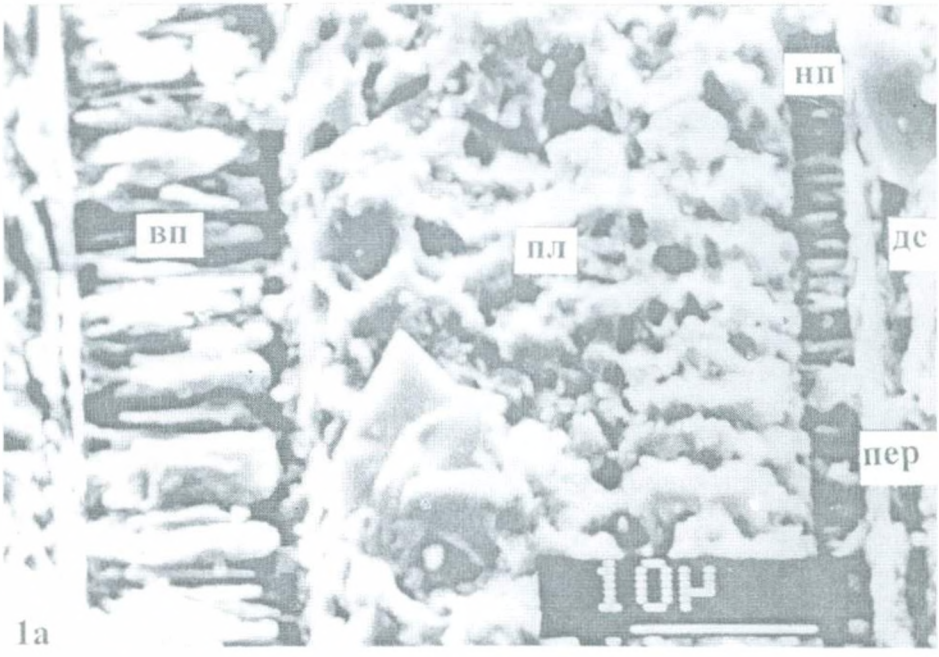


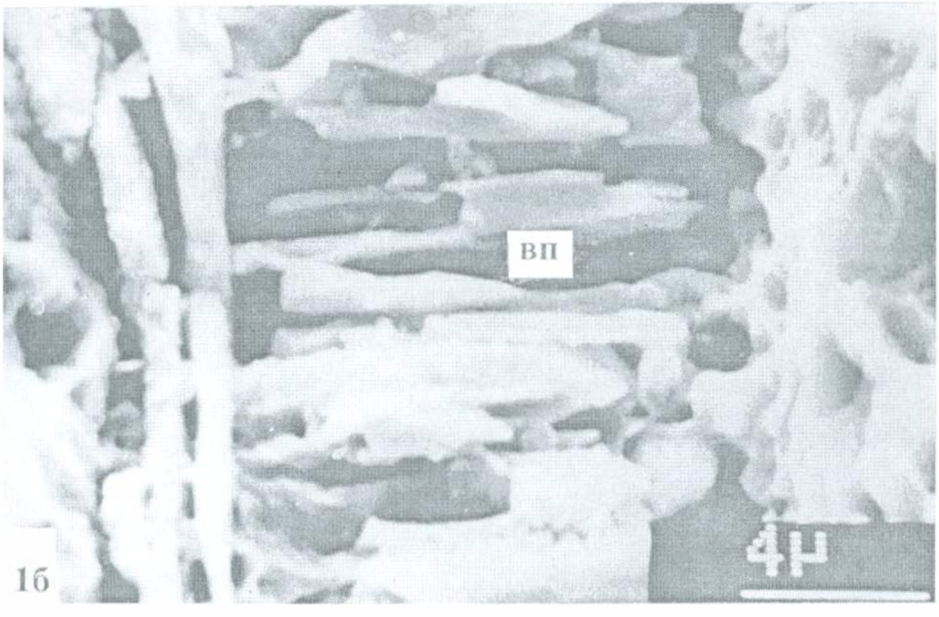
ТАБЛИЦА VI

Фиг. 1. ***Choffatia (Grossouvria) mutatus*** **(Trautsch.),** экз. № 12(2144/6): 1а - стенка раковины в конце O_4 (х 2500), 1б - деталь 1а (х 6250). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей.

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, **пер** - периострак, **дс** - дорсальная стенка следующего оборота.



1а

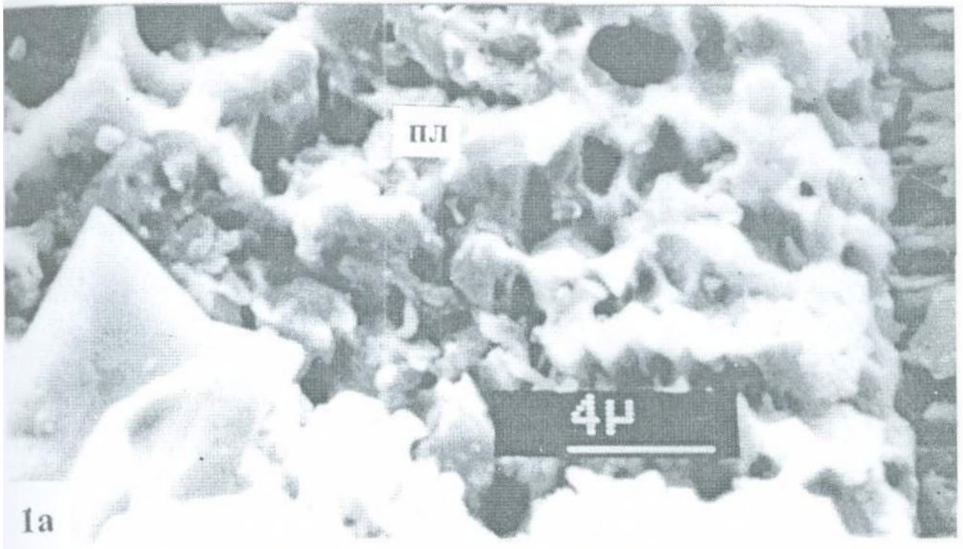


1б

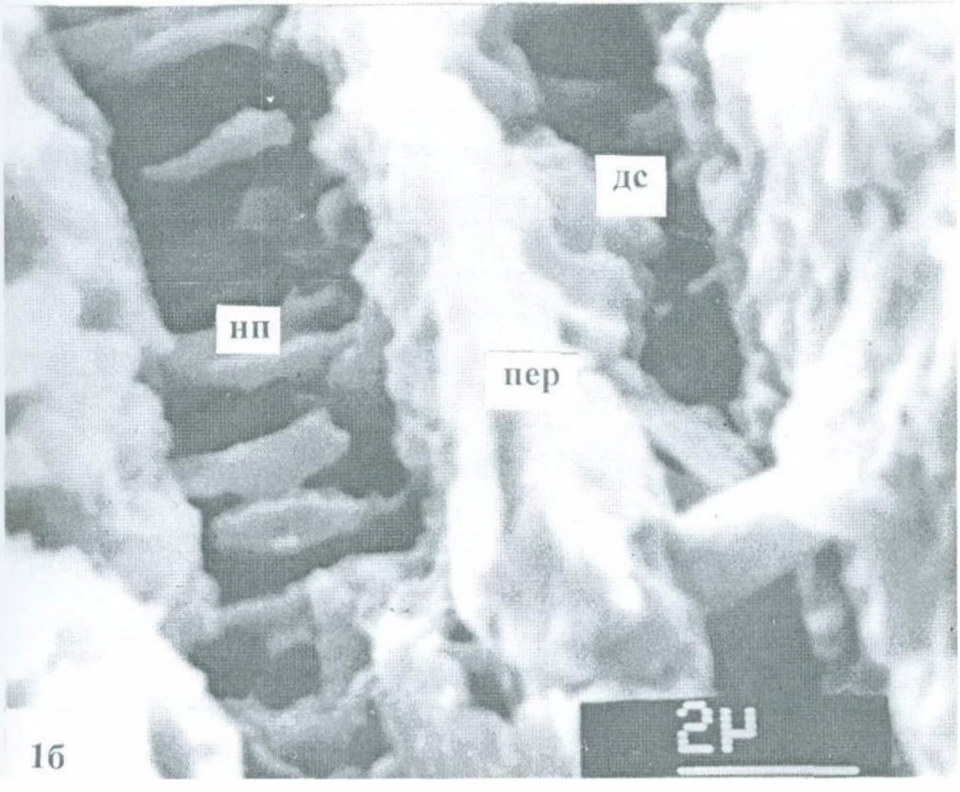
ТАБЛИЦА VII

Фиг. 1. ***Choffatia (Grossouvria) mutatus*** **(Trautsch.),** экз. № 12(2144/6). Детали стенки раковины (см. табл. VI, фиг. 1а) в конце O_4 (х 2500), (а - х 500, б - х 12000). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей.

Обозначения см табл. III-VI.



1а



1б

ТАБЛИЦА VIII

Фиг. 1. ***Indosphinctes (Indosphinctes) peregrinus*** **Spath,** экз. № 12(2144/35).

Фиг. 2. ***Indosphinctes (Elatmites) nikitinoensis Sas.,*** экз. № 12(2144/13): 2а,б - первые три оборота (а-х 15, б-х 30), 2в - протоконх и начало первого оборота (х 110), 2г - цекум (х 300), 2д - стенка протоконха с дорсальной стороны (х 1500).

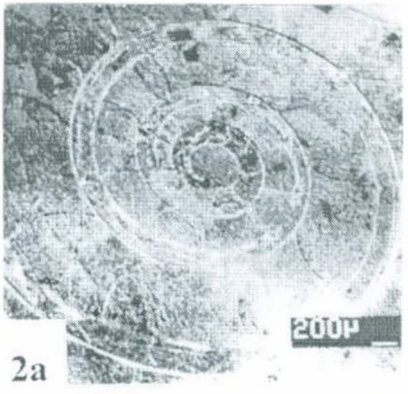
Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей.

Обозначения: п - протоконх. **ц** - цекум.

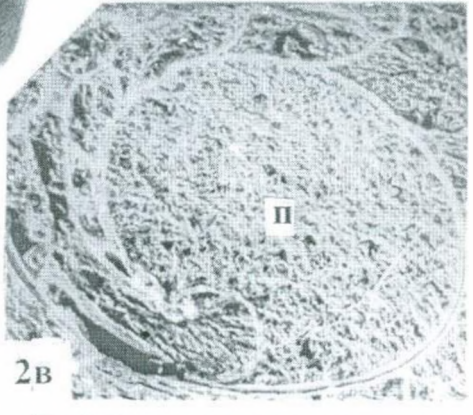
Таблица VIII

1а

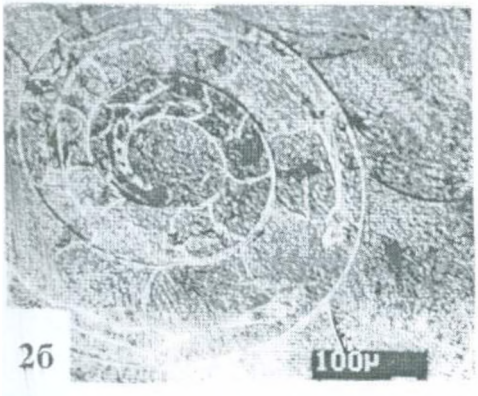
1б



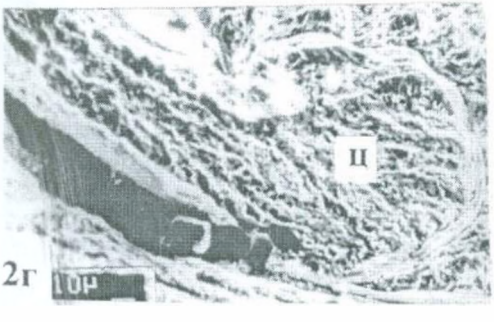
2а



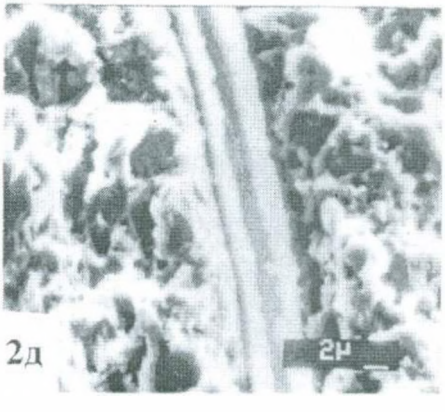
2в



2б



2г



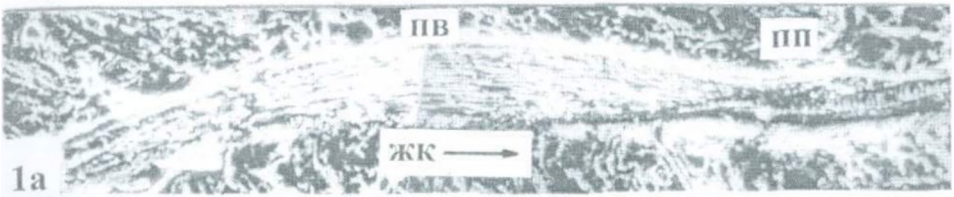
2д

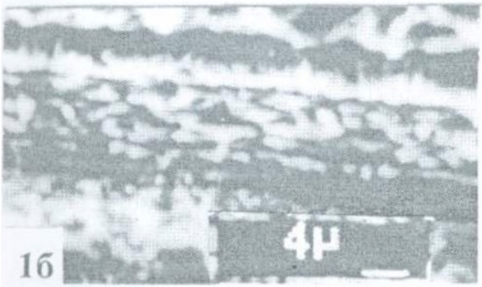
ТАБЛИЦА IX

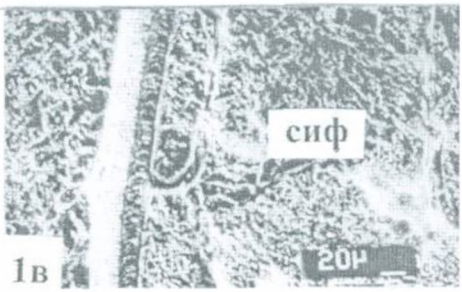
Фиг. 1. ***Indosphinctes (Elatmites) nikitinoensis Sas.***, экз. № 12(2144/13): 1а - первичный валик (х 500), 1б - стенка раковины в конце O_1 (х 1500), 1в - септальная трубка и сифон в конце O_2 (х 150), 1г - стенка раковины в конце O_3 (х 750), 1д - септальная трубка с дорсальной стороны в конце O_4 (х 300), 1е - септа в конце O_4 (х 750), 1ж - септальная трубка в конце O_4 (х 300). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, средний келловей.

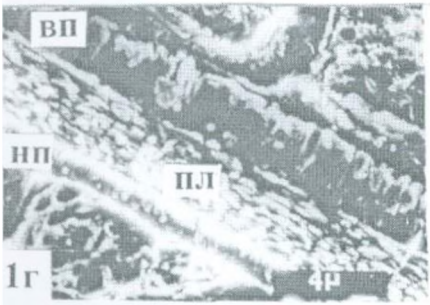
Обозначения: вп - внутренний призматический слой, **жк** - жилая камера, **нп** - наружный призматический слой, **пв** - первичный валик, **пл** - пластинчатый слой, **пп** - первичный пережим, **с** - септа, **сиф** - сифон, **м** - манжета.

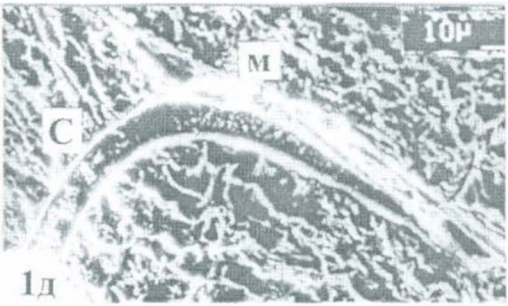
Таблица IX

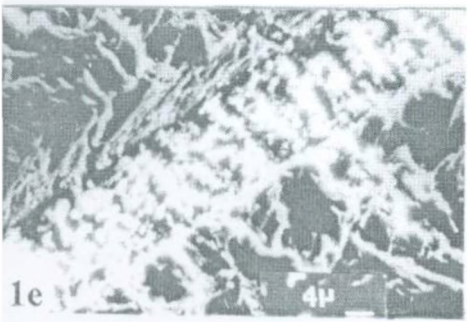












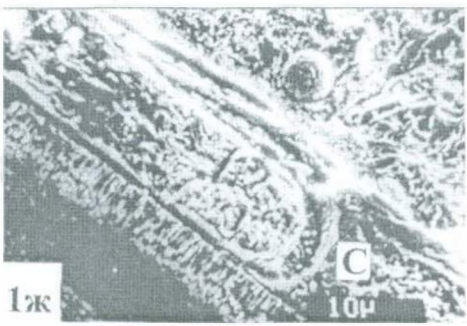
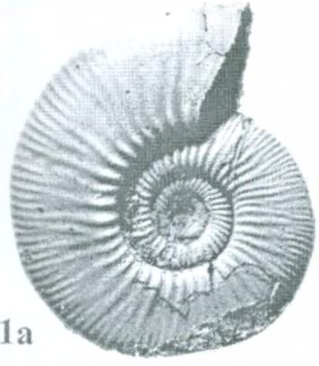


ТАБЛИЦА X

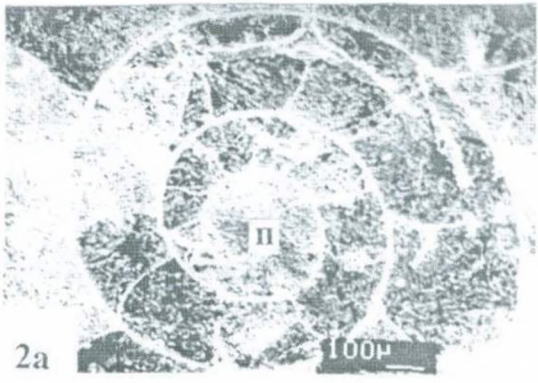
Фиг. 1,2. ***Volgaites elatmaensis*** **Sas.** 1 - экз. № 12(2144/38). 2 - экз. № 12(1111/1). 2а - полтора оборота (х 50), 2б - протоконх (х 125), 2в - стенка протоконха (х 2500), 2г - первичный валик (х 400). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, келловей.

Обозначения: п - протоконх, **жк** - жилая камера, **пв** - первичный валик, **пп** - первичный пережим.

Таблица X



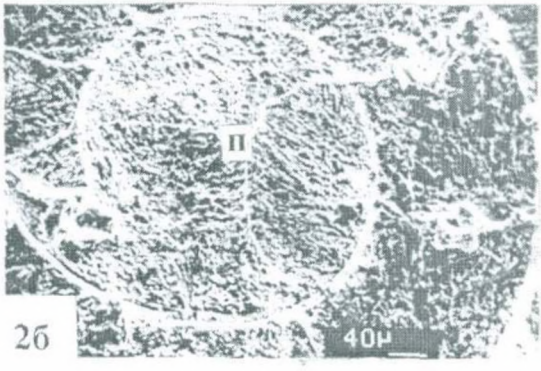
1а



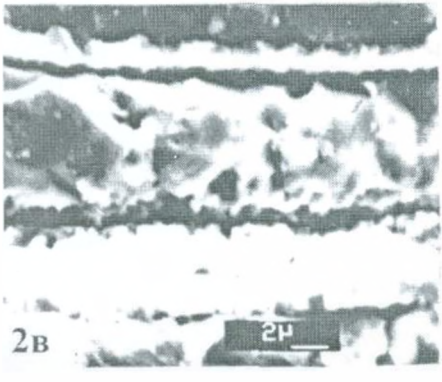
2а

1б

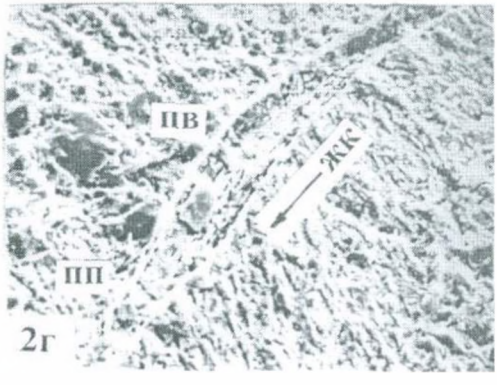
1в



2б



2в



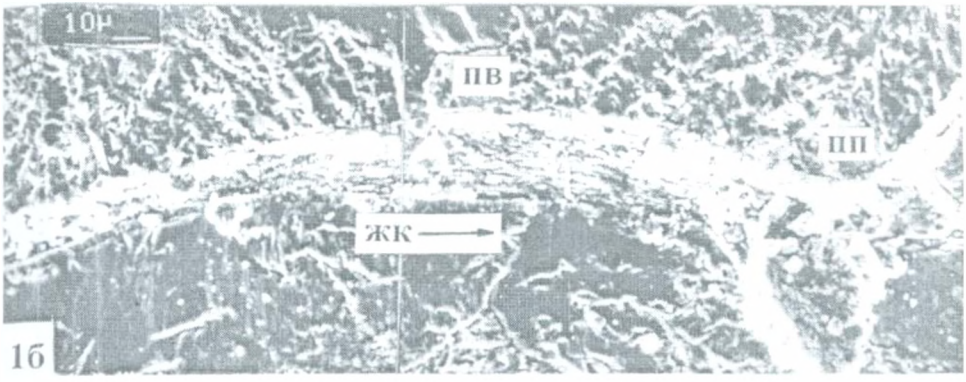
2г

ТАБЛИЦА XI

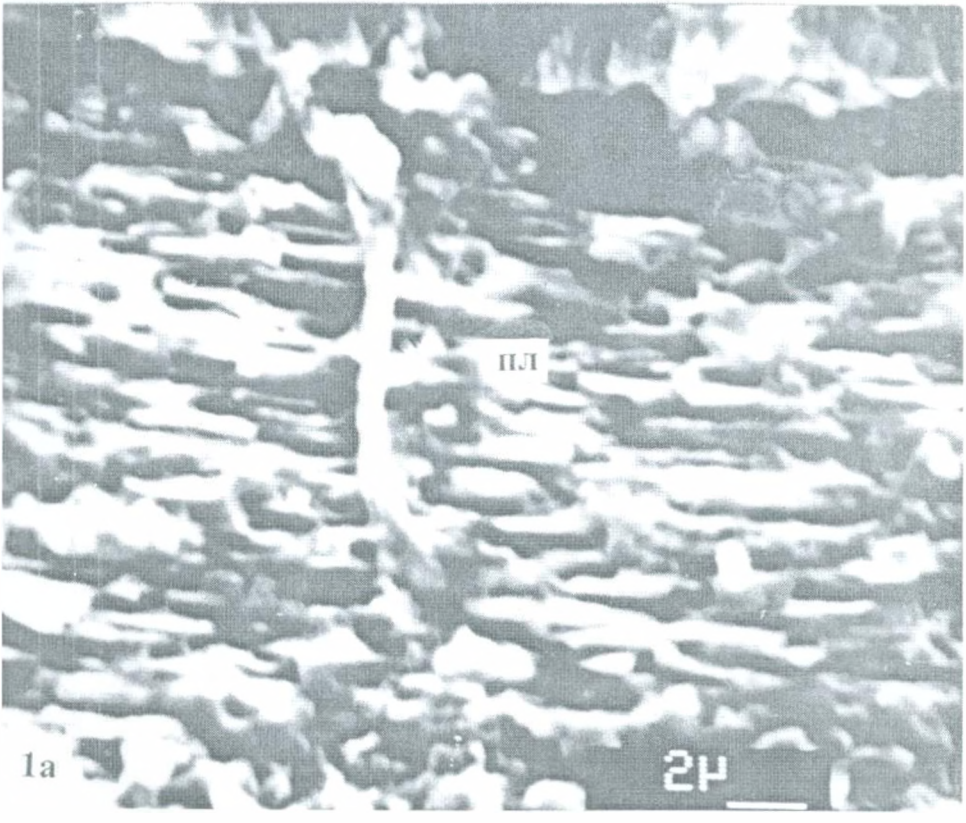
Фиг. 1. ***Volgaites elatmaensis* Sas.,** экз. № 12(1111/1). 1а- первичный валик (х 500), 1б - пластинчатый слой первичного валика, деталь 1а (х 5000). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, келловей.

Обозначения: жк - жилая камера, **пв** - первичный валик, **пл** - пластинчатый слой, **пп** - первичный пережим.

Таблица XI



1б



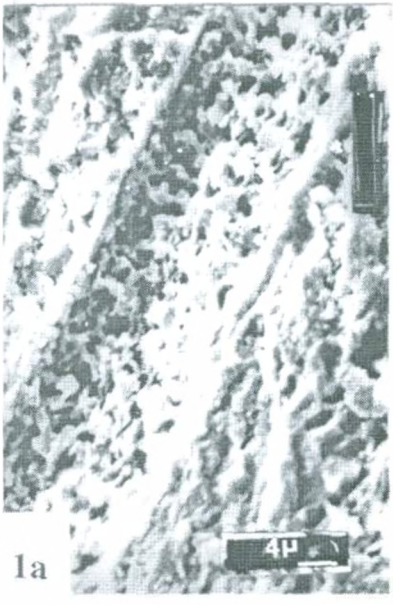
1а

ТАБЛИЦА XII

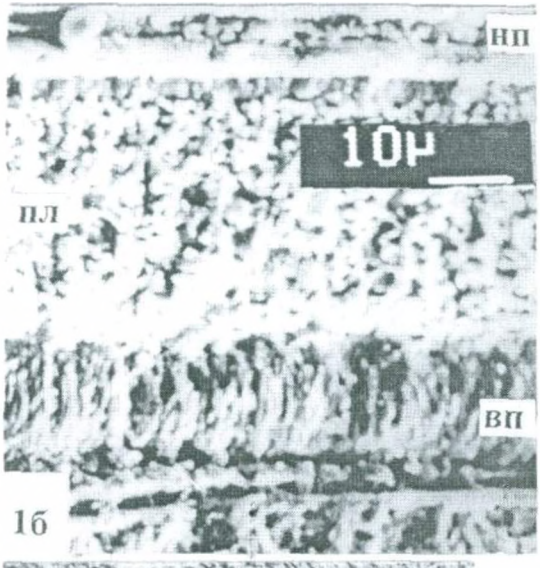
Фиг. 1. ***Volgaites elatmaensis*** **Sas.,** экз. № 12(1111/2): 1а- септа в конце O_4 (х 1250), 1б - стенка раковины в конце O_5 (х 1100); септальная трубка: 1в - в конце O_5 с дорсальной стороны (х 250), 1г - с дорсальной стороны на $O_{6,5}$ (х 250), 1д - с вентральной стороны того же оборота (х 500). Рязанская область, левый берег р. Оки, окр. с. Елатьмы, келловей.

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, **м** - манжета, **нп** - наружный призматический слой, **пл** - пластинчатый слой, **с** - септа.

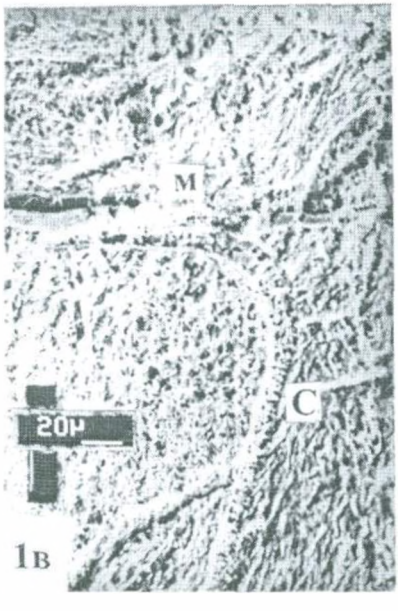
Таблица XII



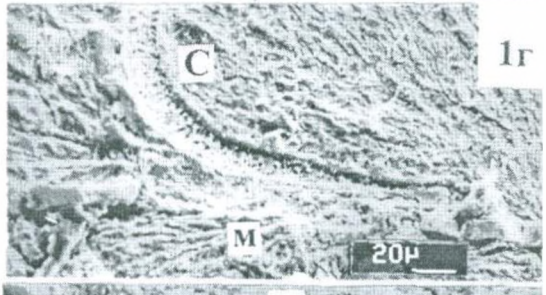
1а



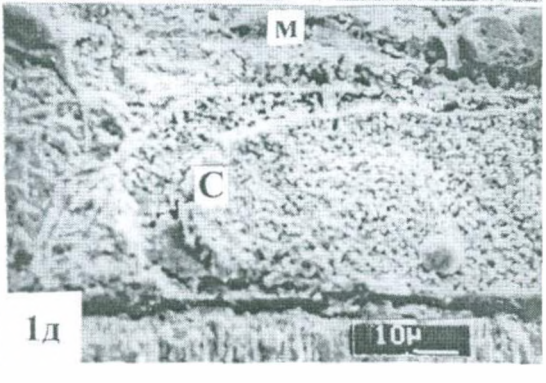
1б



1в



1г



1д

ТАБЛИЦА XIII

Фиг. 1. ***Dorsoplanites gracilis*** **Spath,** экз. № 12(2145/26): 1а - вид сбоку, 1б - вид спереди, 1в - вид с вентральной стороны.

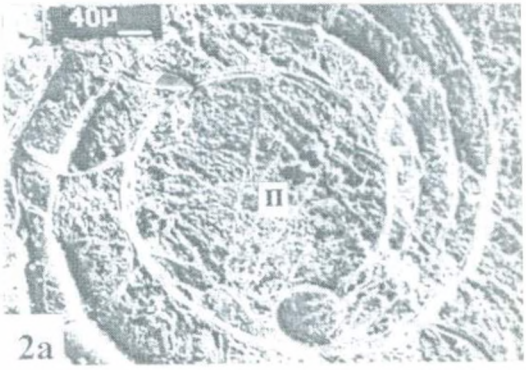
Фиг. 2. ***Dorsoplanites dorsoplanus*** **(Vischn.),** экз. № 12(2145/28): 2а - протоконх и первый оборот (х 100), 2б - протоконх (х 150), 2в - стенка раковины при $O_{1.5}$ (х 1000), 2г - стенка протоконха и первые септы с вентральной стороны (х 1000), 2д - стенка протоконха (х 1000).

Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

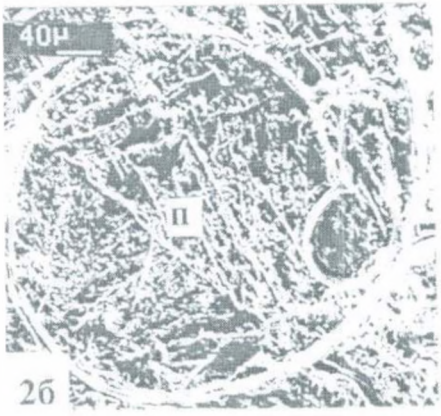
Обозначения: C_1, C_2 - про- и примасепта, **п** - протоконх.

Таблица XIII

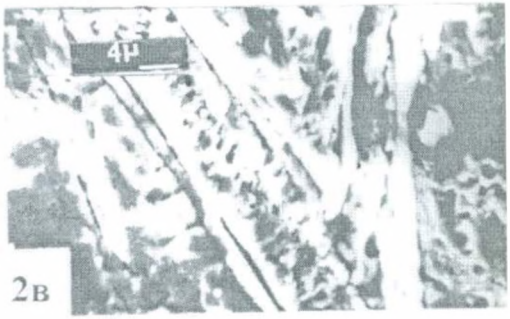
1а 1б 1в



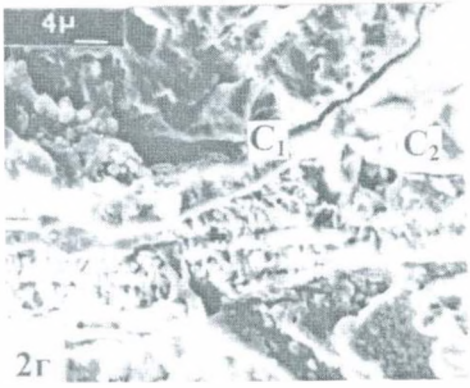
2а



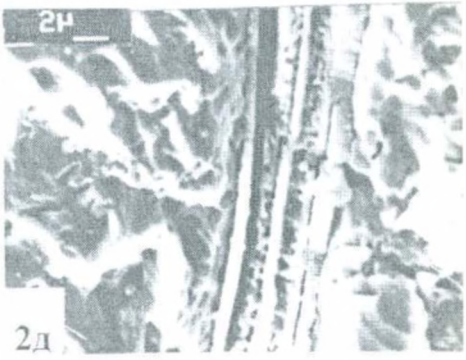
2б



2в



2г



2д

ТАБЛИЦА XIV

Фиг. 1. ***Dorsoplanites dorsoplanus* (Vischn.),** экз. № 12(2145/28). Двухслойная стенка протоконха под цекумом (х 3500). Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

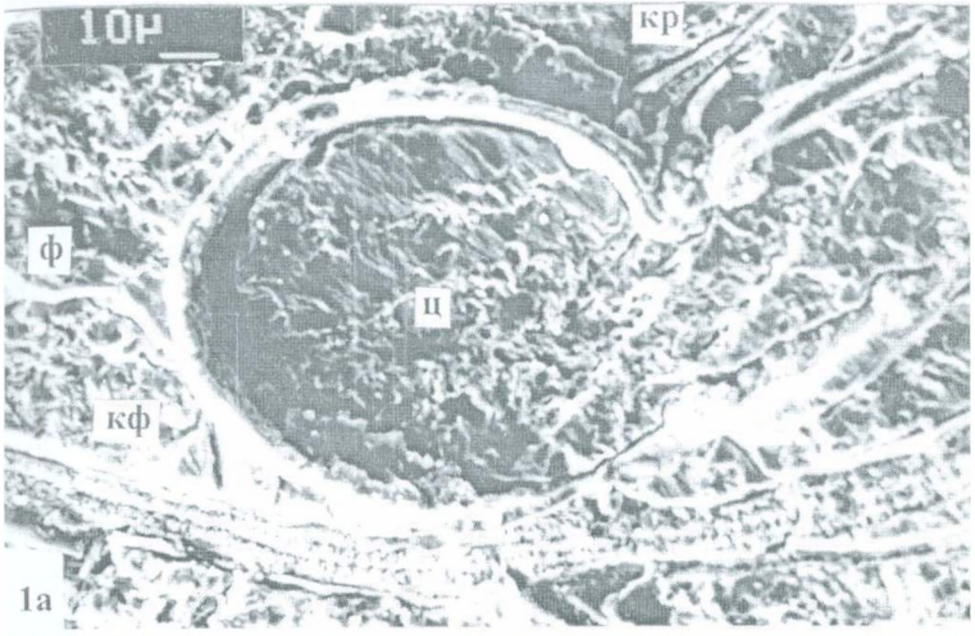
5μ
5μ

ТАБЛИЦА XV

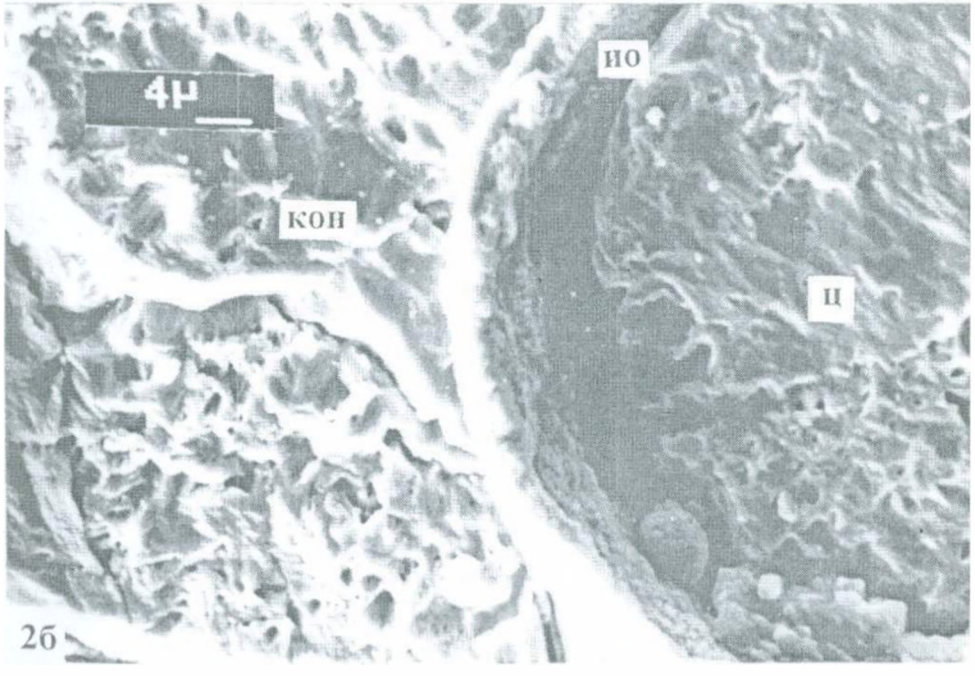
Фиг. 1. ***Dorsoplanites dorsoplanus*** **(Vischn.),** экз. № 12(2145/28): 1а - цекум и начало O_1 (х 700), 1б - деталь 1а (х 1750). Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: ц - цекум, **ф** - длинная связка фиксатора, **кф** - короткая связка фиксатора, **кон** - конус, **кр** - кромка, **ио** - известковая оболочка цекума.

Таблица XV



1а



2б

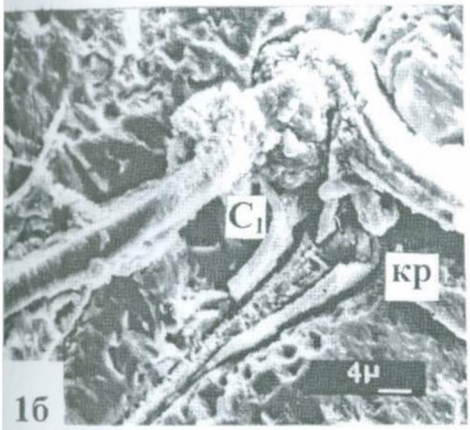
ТАБЛИЦА XVI

Фиг. 1. ***Dorsoplanites dorsoplanus*** **(Vischn.),** экз. № 12(2145/28): 1а - первичный валик (х 370), 1б - кромка и первые септы (х 1000); стенка раковины: 1в - при $O_{0,5}$ (х 1000), 1г - в конце O_1 (х 1000), 1д - в конце O_2 (х 700).Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

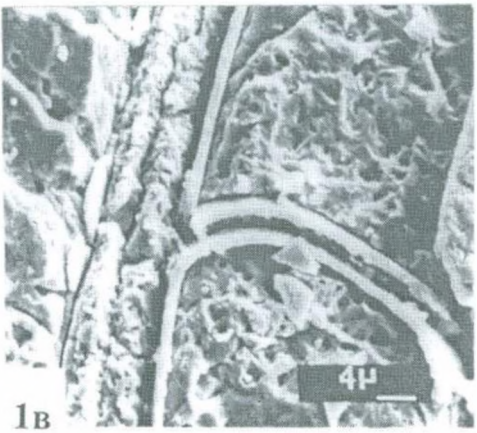
Обозначения: кр - кромка, **жк** - жилая камера, **пв** - первичный валик, **пл** - пластинчатый слой, **пп** - первичный пережим, **нп** - наружный призматический слой, C_1 - проссепта.

Таблица XVI

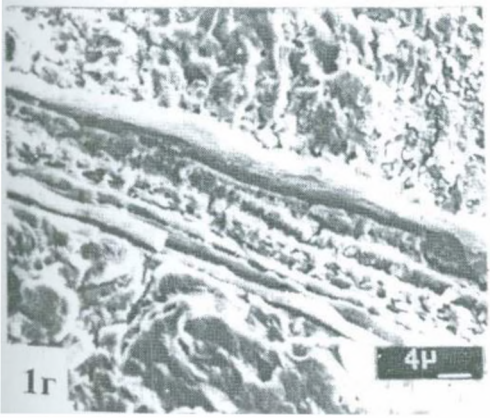
1а



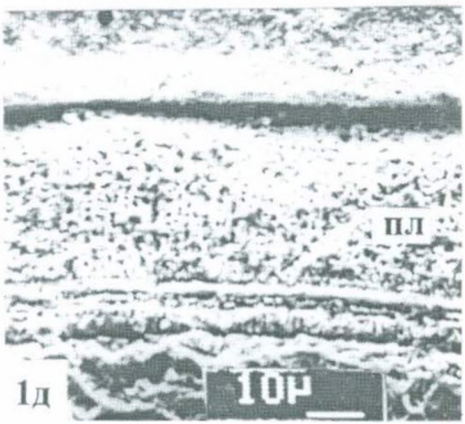
1б



1в



1г



1д

ТАБЛИЦА XVII

Фиг. 1. ***Dorsoplanites dorsoplanus* (Vischn.),** экз. № 12(2145/28): 1а - стенка раковины и септа в конце O_3 (х 400); септальные трубки: 1б - в первой половине O_1 (х 400), 1в - в конце O_3 (х 100), 1г - на четвертом обороте (х 40), 1д - с дорсальной стороны в конце O_3 (х 400), 1е - с дорсальной стороны в конце O_4 (х 400). Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: с - септа, **сиф** - сифон, **м** - манжета, **ме** - мембрана.

Таблица XVII

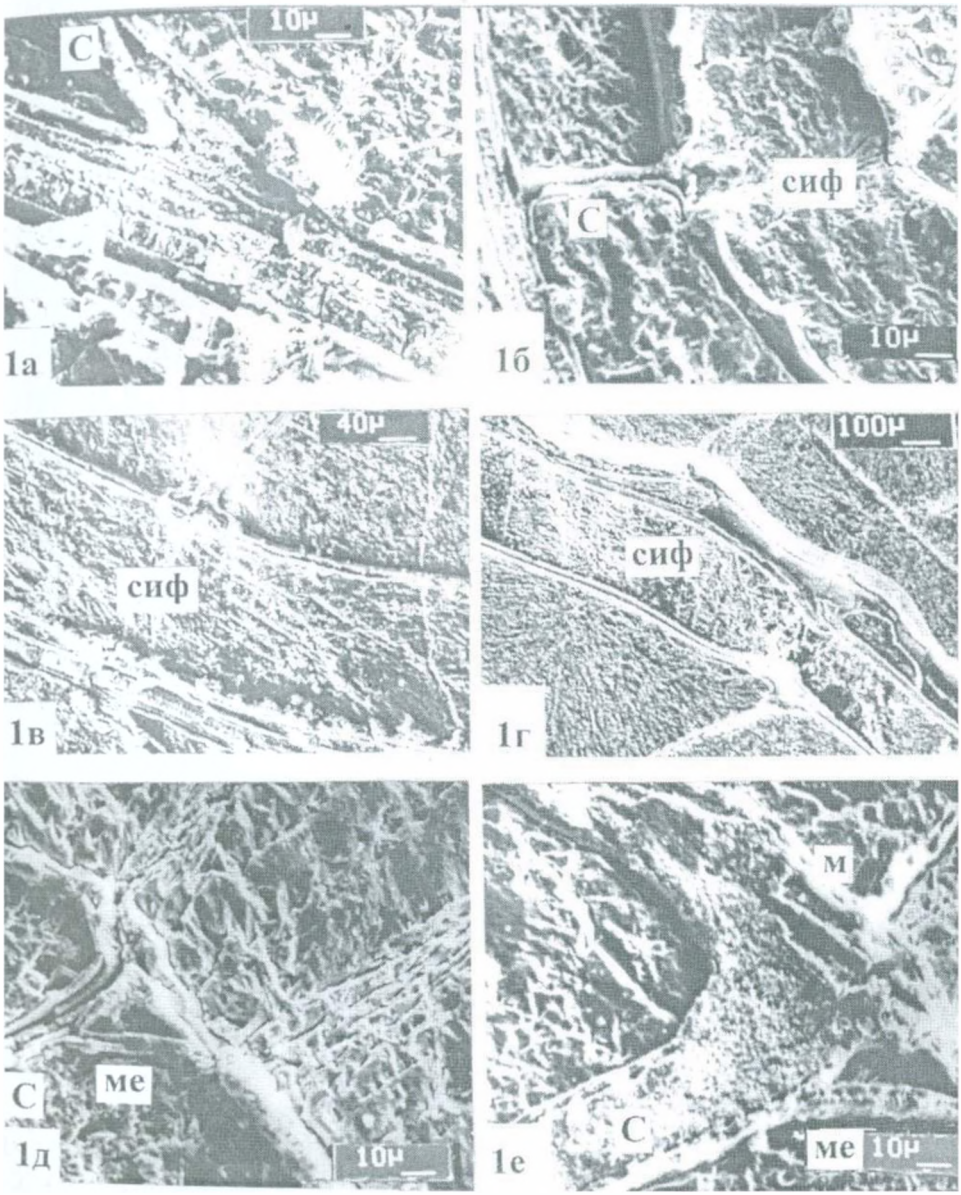
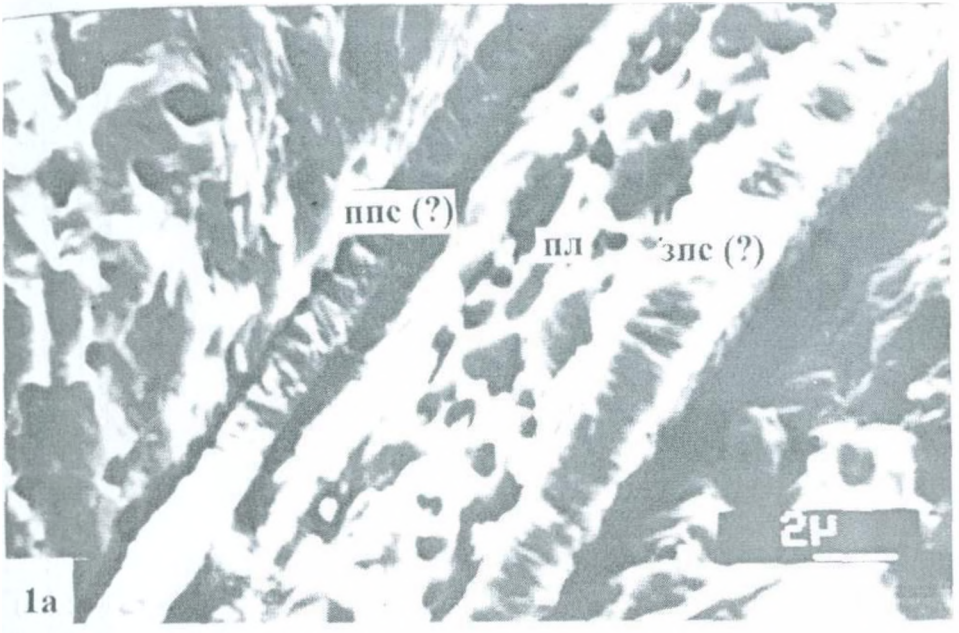


ТАБЛИЦА XVIII

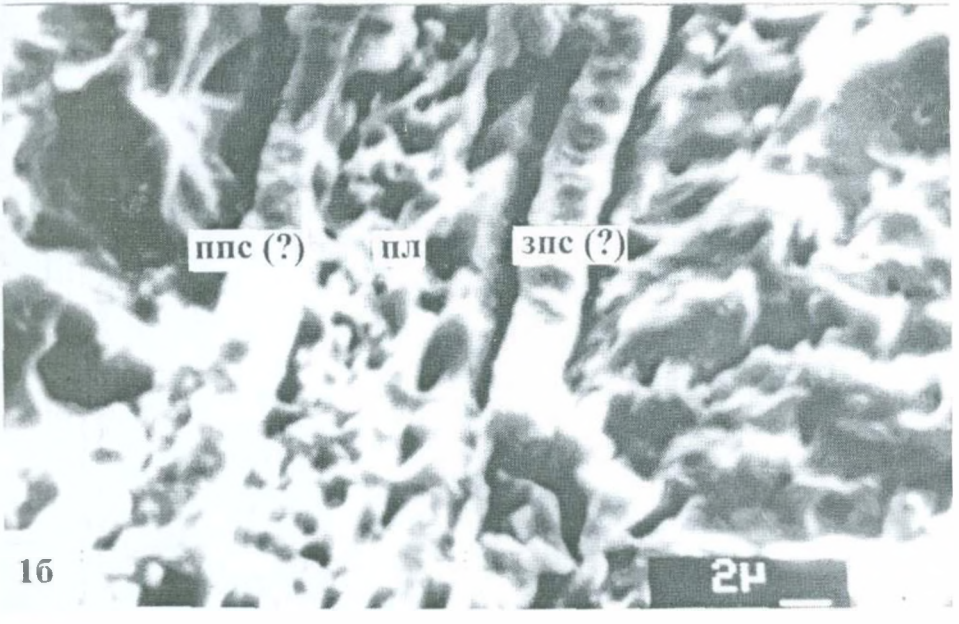
Фиг. 1. ***Dorsoplanites dorsoplanus*** **(Vischn.),** экз. № 12(2145/28) Структура септ в конце O_2 (1а - х 5500, 1б - х 3500). Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: зпс - задний призматический слой, **пл** - пластинчатый слой, **ппс** - передний призматический слой.

Таблица XVIII



1а

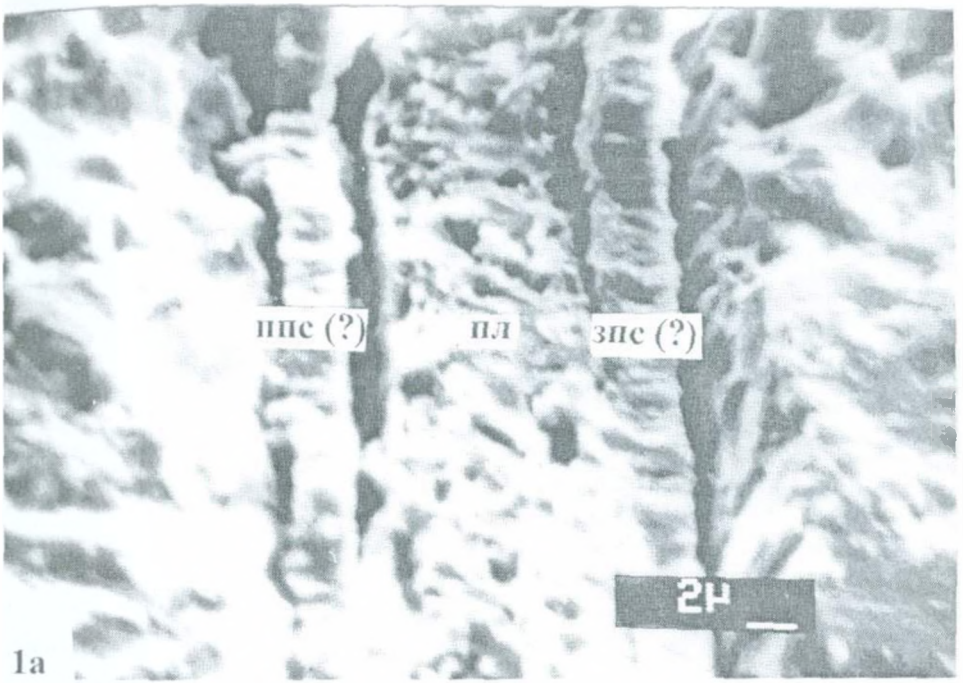


1б

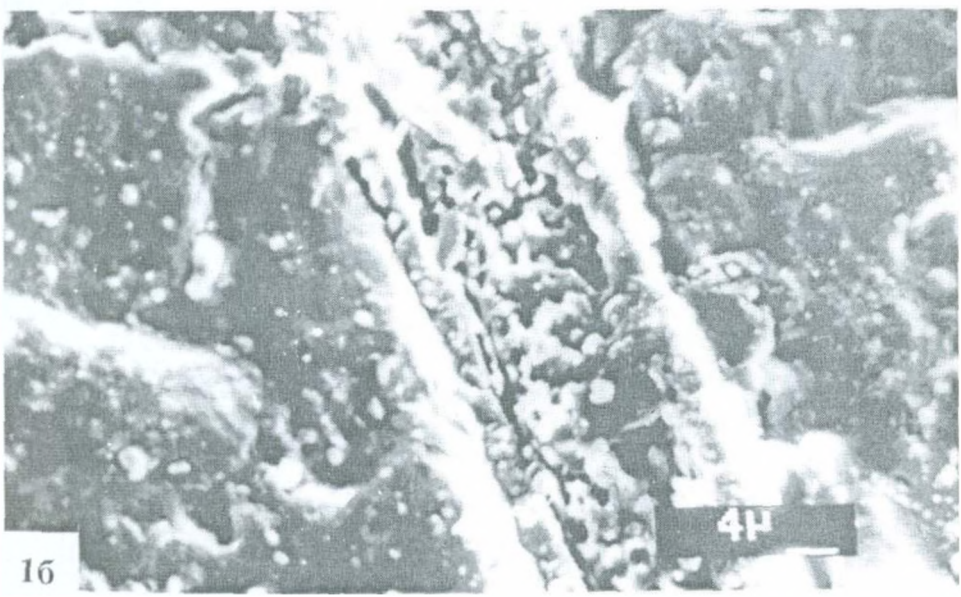
ТАБЛИЦА XIX

Фиг. 1. ***Dorsoplanites dorsoplanus*** **(Vischn.),** экз. № 12(2145/28). Структура септ: 1а - в конце O_3 (х 3500) и 1б - в конце O_4 (х 1750). Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: зпс - задний призматический слой, **пл** - пластинчатый слой, **ппс** - передний призматический слой.



1а



1б

ТАБЛИЦА XX

Фиг. 1. ***Pavlovia raricostata* Ilov.,** экз. № 12(2145/24).

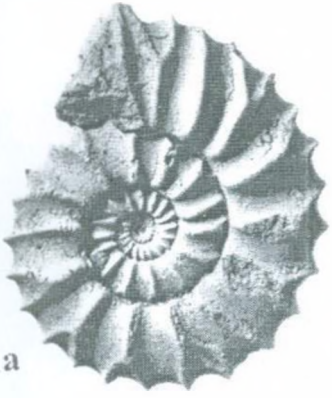
Фиг. 2а, в, г. ***Pavlovia pavlovi* (Michal.)**, экз. 12(2145/5).

Фиг. 2б. ***Pavlovia raricostata* Ilov.,** экз. № 12(2145/1). Первыс два оборота, протоконх и цекум (2а,б - х 30, 2в - х 75, 2г - х 100).

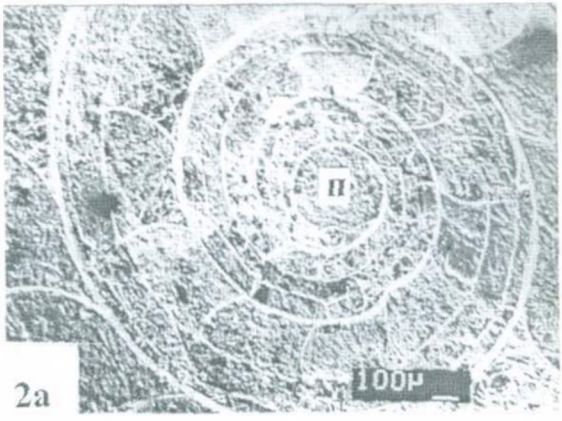
Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: п - протоконх, **ф** - фиксатор.

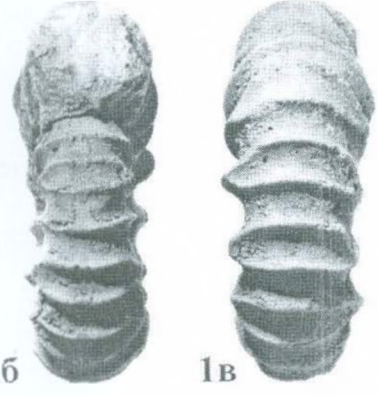
Таблица XX



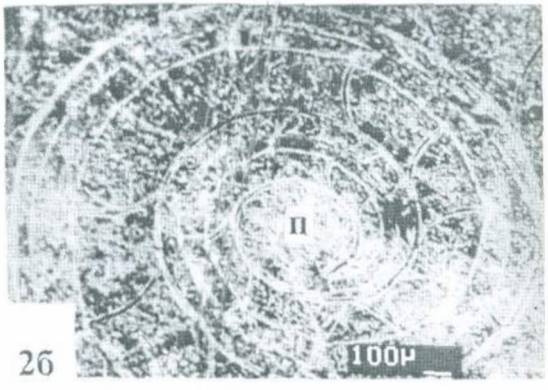
1а



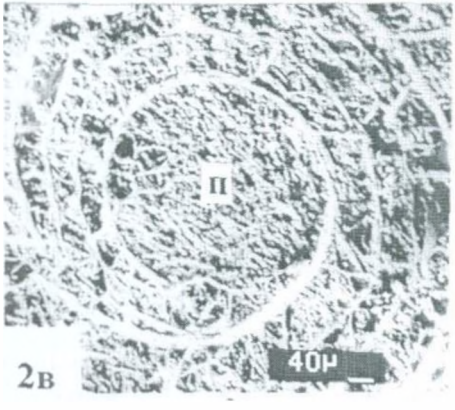
2а



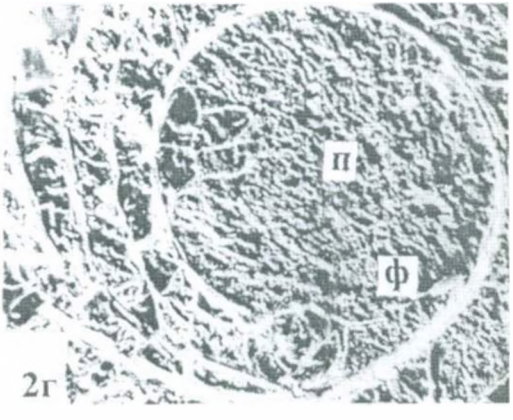
1б 1в



2б



2в



2г

ТАБЛИЦА XXI

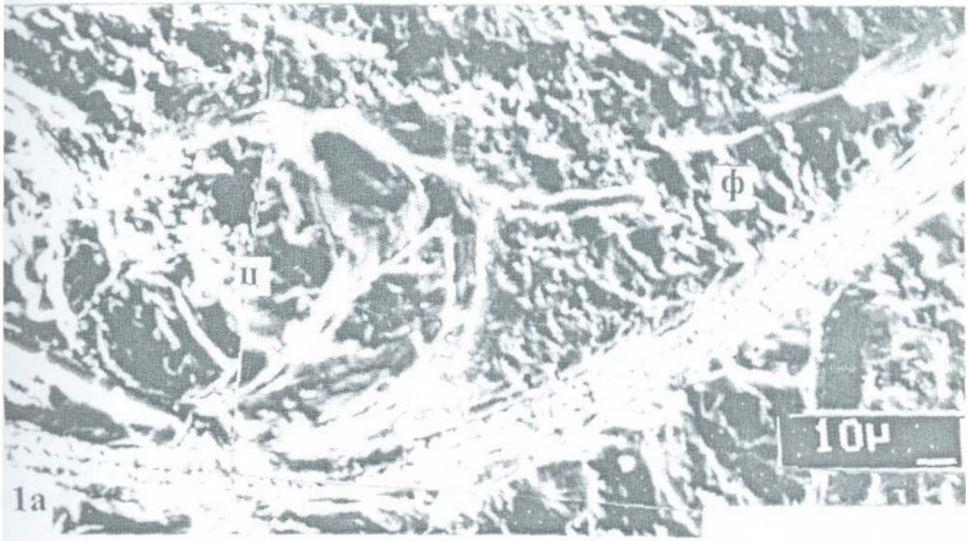
Фиг. 1. ***Pavlovia pavlovi* (Michal.),** экз. 12(2145/5): 1а - цекум, фиксатор и начало O_1 (х 400), 1б - стенка протоконха с вентральной стороны (х 2500).

Фиг. 2. ***Pavlovia raricostata* Ilov.,** экз. № 12(2145/1): стенка сифона в начале O_2 (х 1500).

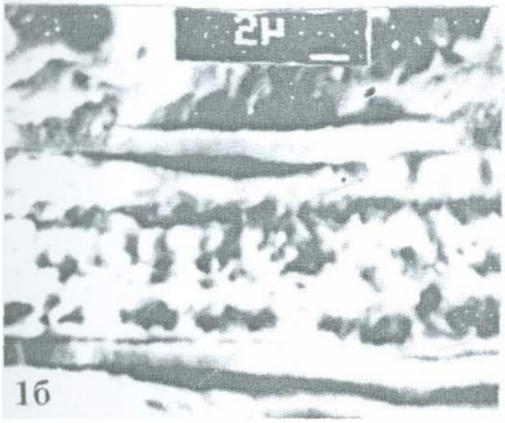
Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: ц - цекум, **ф** - фиксатор.

Таблица XXI



1а



1б

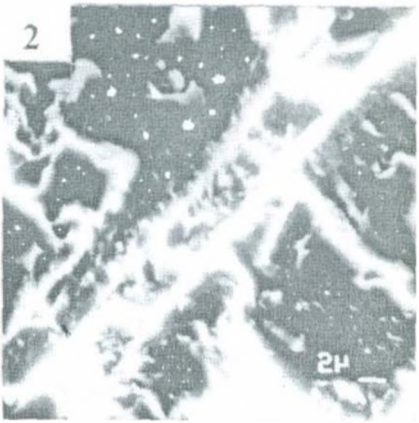


ТАБЛИЦА XXII

Фиг. 1. ***Pavlovia pavlovi* (Michal.),** экз. 12(2145/5): 1а - кромка, первые септы и цекум (х 1250), 1б - первые три септы и стенка протоконха (х 750). Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: C_1, C_2... - первая, вторая и т.д. септы, **кр** - кромка, ***мг*** - *муральный гребень*.

Таблица XXII

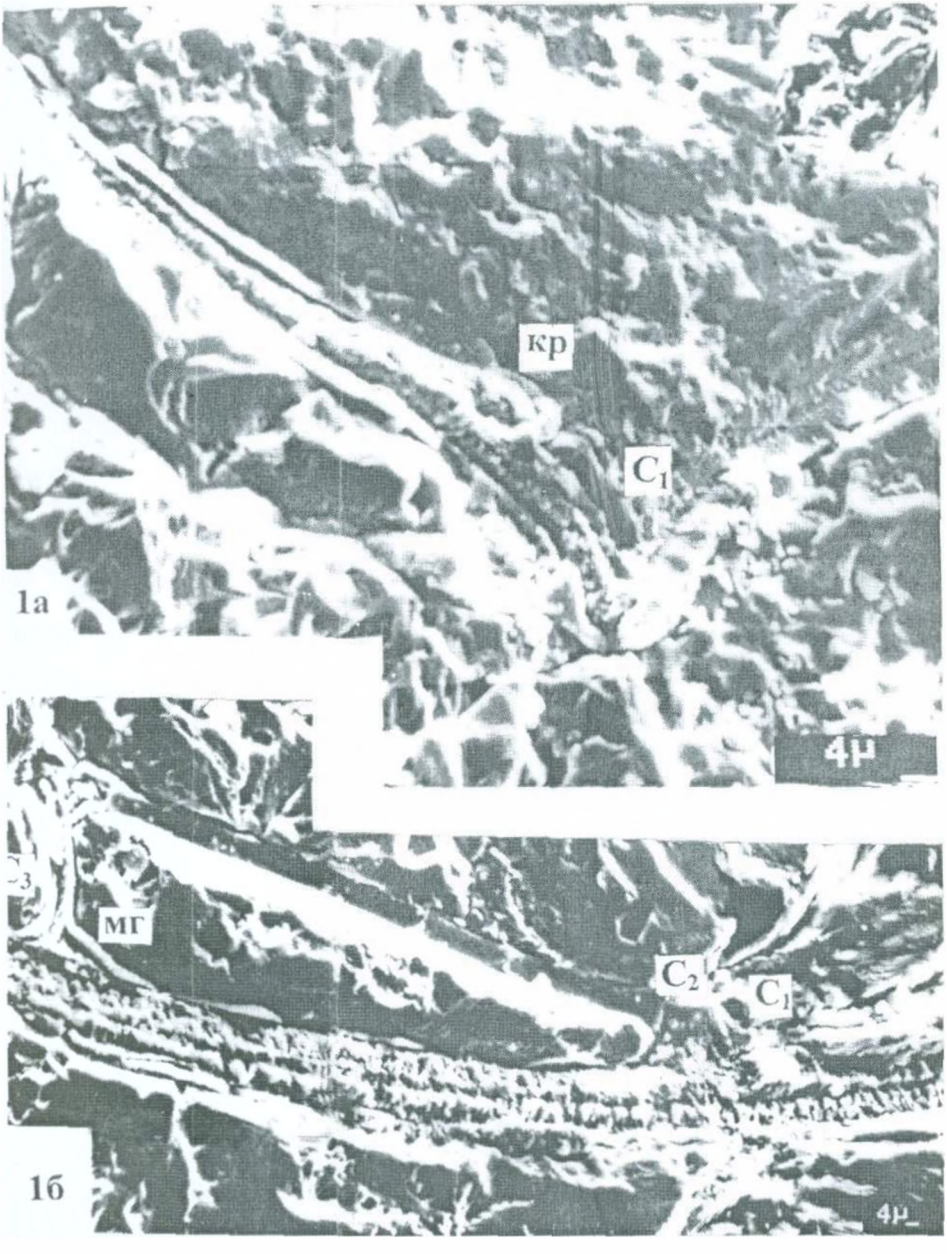


ТАБЛИЦА XXIII

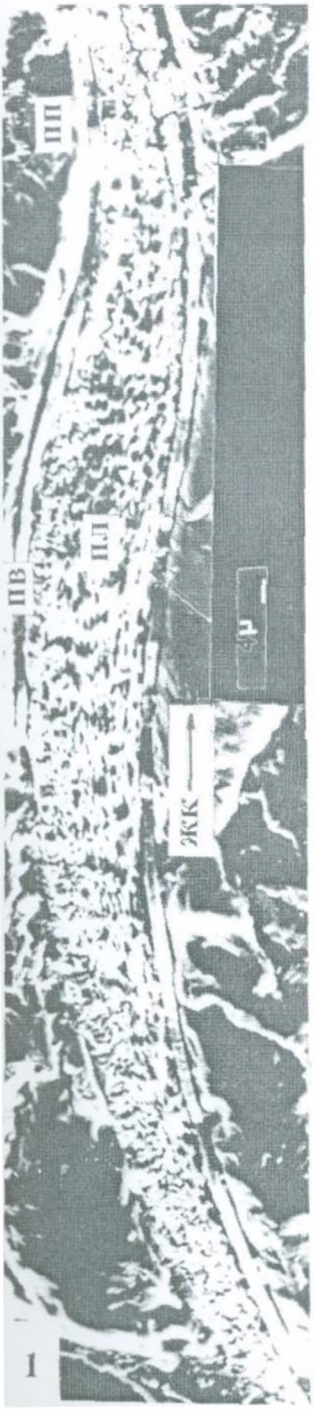
Фиг. 1. ***Pavlovia pavlovi* (Michal.)**, экз. 12(2145/5): первичный валик (х 750).

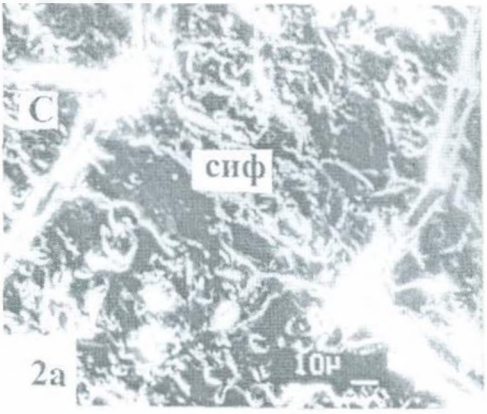
Фиг. 2. ***Pavlovia raricostata* Ilov.,** экз. № 12(2145/1). Септальные трубки: 2а - в начале O_2 (х 300), 2б - в начале O_3 (х 150), 2в - в начале O_4 (х 110).

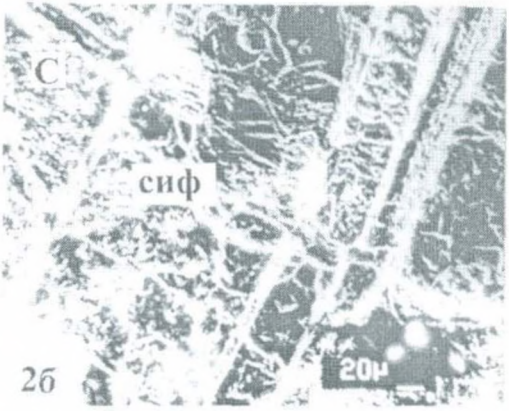
Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: жк - жилая камера, **пв** - первичный валик, **пл** - пластинчатый слой, **пп** - первичный пережим, **с** - септы, **сиф** - сифон.

Таблица XXIII







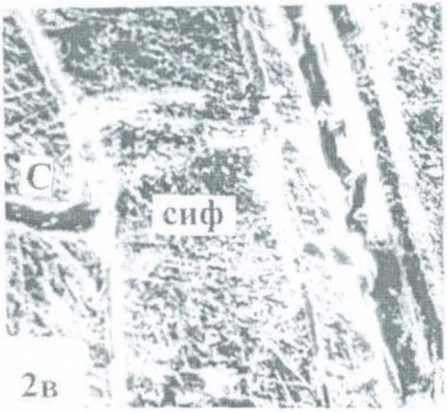


ТАБЛИЦА XXIV

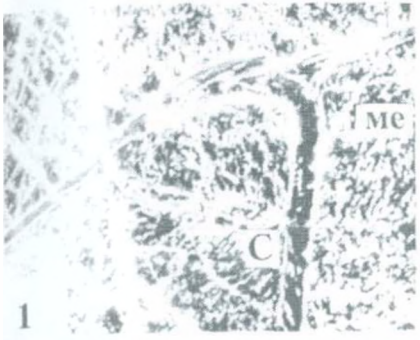
Фиг. 1. ***Pavlovia raricostata*** **Ilov.,** экз. № 12(2145/1): септальная трубка с дорсальной стороны в начале O_5 (х 100).

Фиг. 2. ***Pavlovia pavlovi*** **(Michal.)**, экз. 12(2145/5). Септальные трубки: 2а - в конце O_4 с дорсальной стороны (х 300), 2б - в конце O_5 с дорсальной стороны (х 150), 2в - в конце O_6 с дорсальной стороны (х 100), 2г - септа в конце O_4 (х 3000).

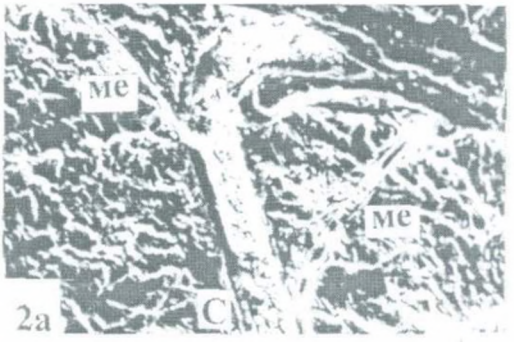
Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: с - септы, **м** - манжеты, **ме** - мембраны, **ав** - аннулярный валик.

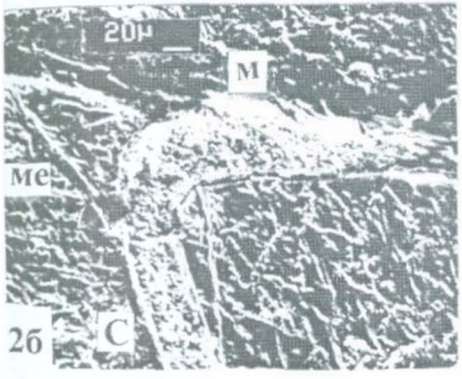
Таблица XXIV



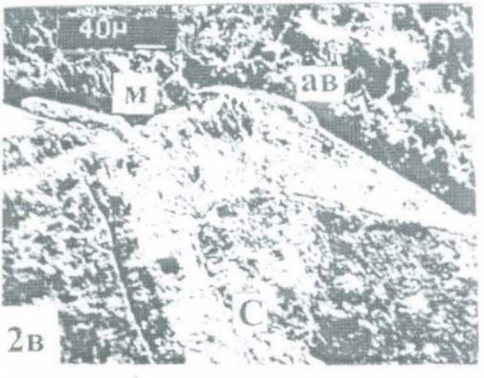
1



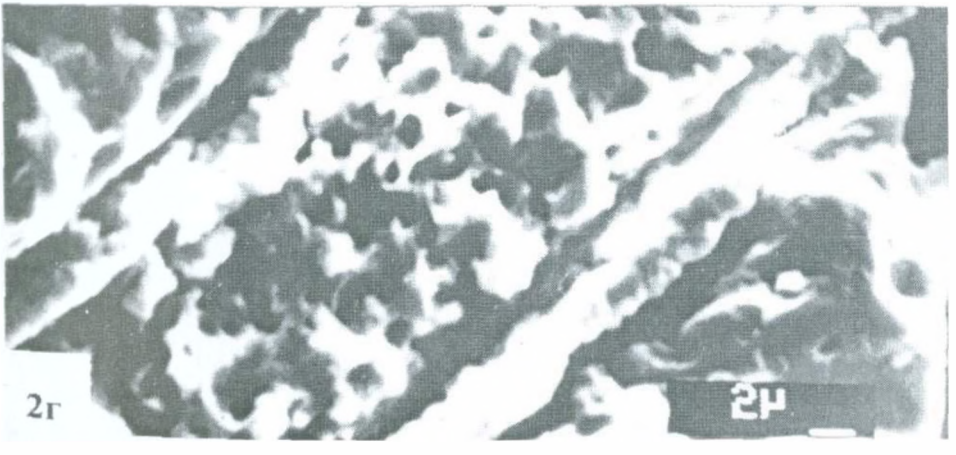
2а



2б



2в



2г

ТАБЛИЦА XXV

Фиг. 1. ***Pavlovia pavlovi* (Michal.)**, экз. 12(2145/5). Стенка раковины в конце O_4 (х 500).

Фиг. 2. ***Pavlovia raricostata* Ilov.**, экз. № 12(2145/4). Стенка раковины: 2а - в середине пятого оборота (х 600), 2б - деталь 2а (х 3000).

Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

Обозначения: пл - пластинчатый слой, **нп** - наружный призматический слой, **вп** - внутренний призматический слой.

Таблица XXV

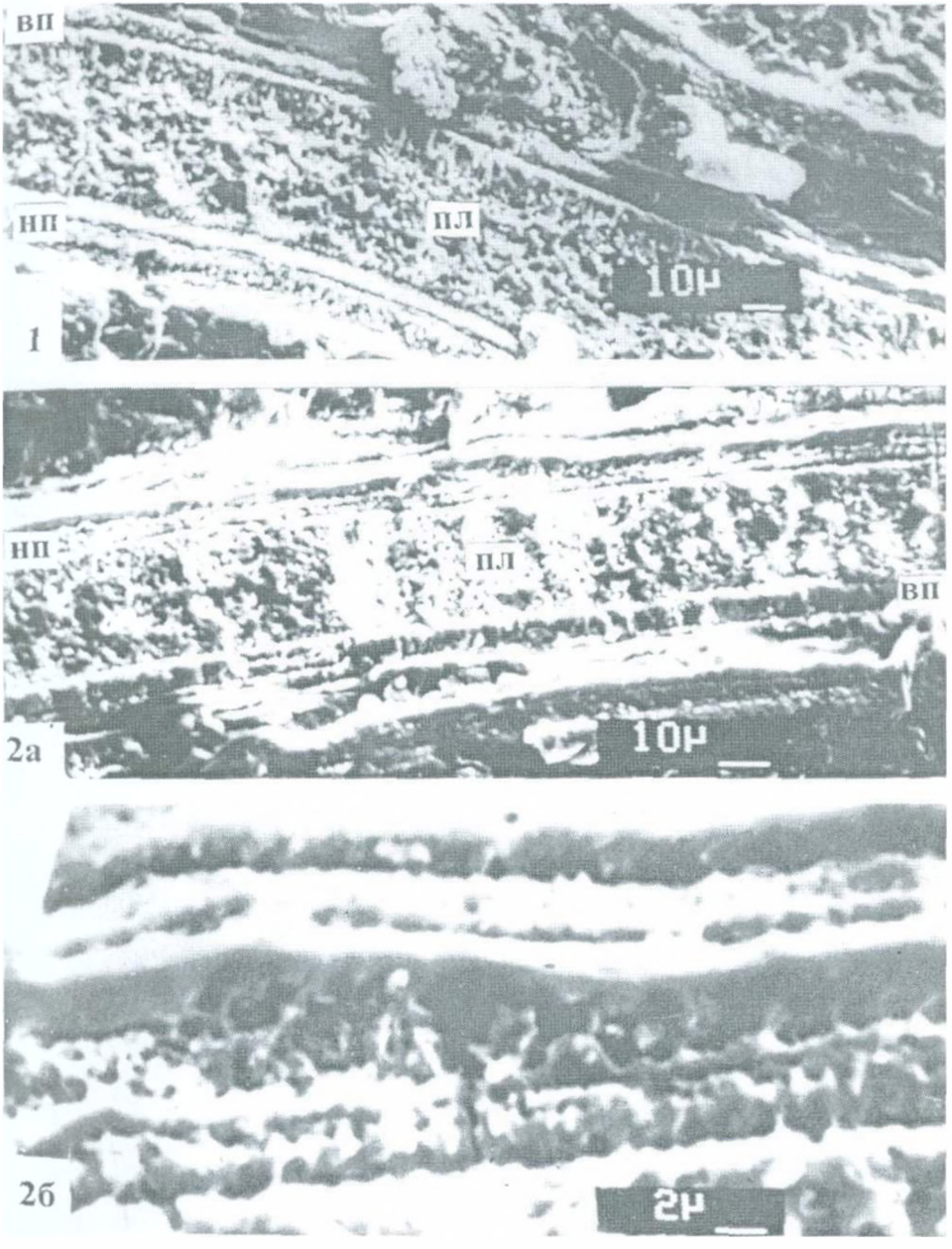


ТАБЛИЦА XXVI

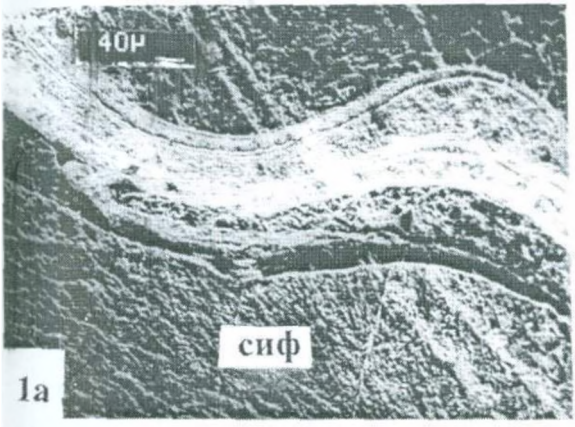
Фиг. 1. ***Pavlovia pavlovi* (Michal.)**, экз. 12(2145/5). Ребристость и септальная трубка: 1а - в конце O_5 (х 75), 1б - в конце O_7 (х 15).

Фиг. 2. ***Pavlovia raricostata* Ilov.,** экз. № 12(2145/4): стенка раковины в конце шестого оборота (х 2000).

Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

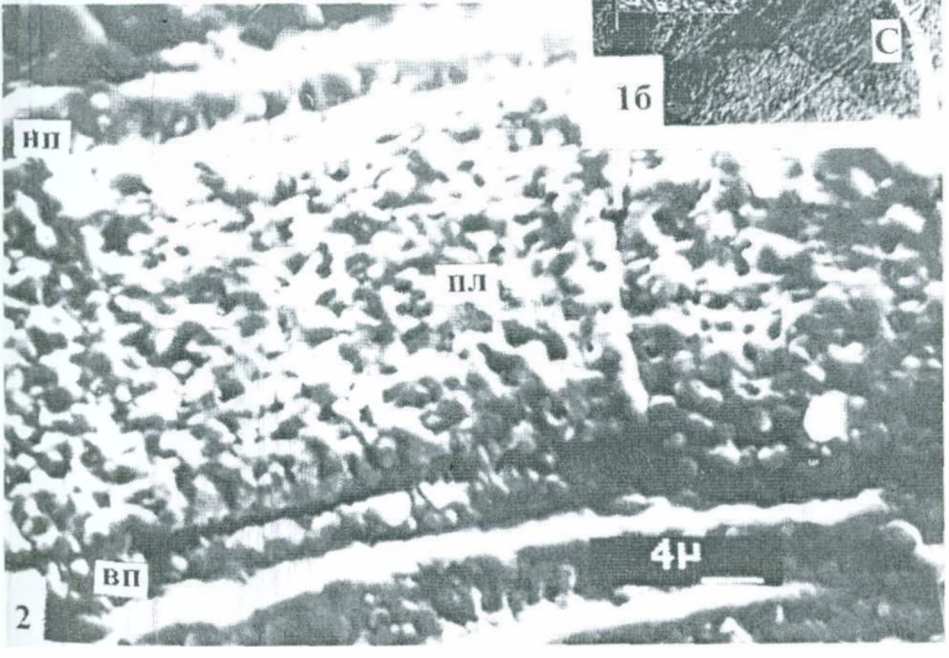
Обозначения: пл - пластинчатый слой, **нп** - наружный призматический слой, **вп** - внутренний призматический слой, **с** - септы, **сиф** - сифон.

Таблица XXVI



1а

1б



2

ТАБЛИЦА XXVIII

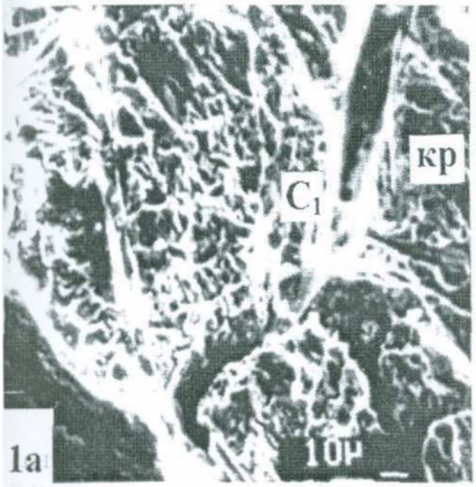
Фиг. 1. ***Laugeites stschurovskii* (Nik.)**, экз. 12(2145/20): 1а - кромка и первые септы (х 300), 1б - септальная трубка с дорсальной стороны в конце O_2 (х 750).

Фиг. 2. ***Laugeites borealis* Mes.,** экз. № 12(2145/8): 2а - септальная трубка в конце O_3 (х 150), 2б - септальная трубка в конце O_3 с дорсальной стороны (х 300).

Восточный склон Приполярного Урала, бассейн р.Ятрии, волжский ярус.

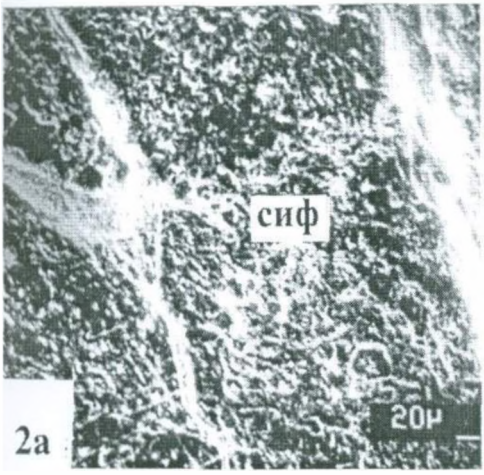
Обозначения: кр - кромка, **ме** - мембрана, **С, C_1**... - септа, просепта, **сиф** - сифон.

Таблица XXVIII

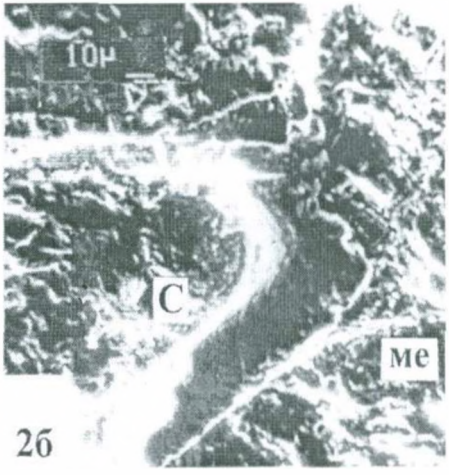


1а

1б



2а



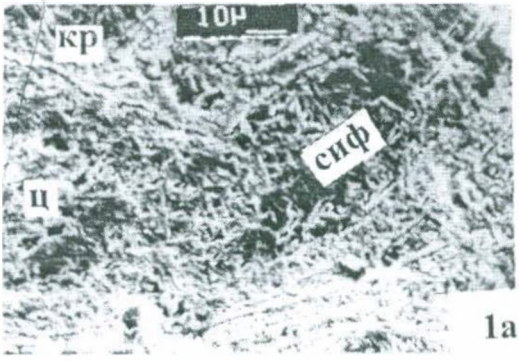
2б

ТАБЛИЦА XXX

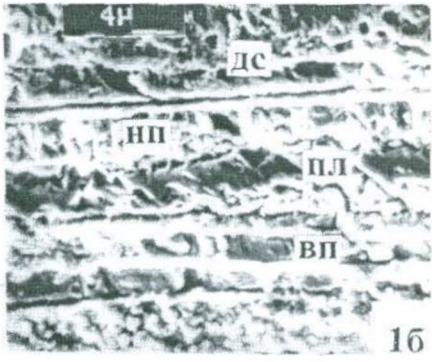
Фиг. 1. ***Neoastieria reliqua*** **Eg.**, экз. 8(105/41): 1а - начало сифона (х 550), 1б - стенка раковины в начале O_3 (х 1400), 1в - проссепта с вентральной стороны (х 1400), 1г - септа на O_5 (х 1300), 1д - септальная трубка с дорсальной стороны в начале O_4 (х 500). Дагестан, с. Муги, верхний апт.

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, **дс** - дорсальная стенка следующего оборота, **кр** - кромка, **м** - манжета, **ме** - мембрана **нп** - наружный призматический слой, **пл** - пластинчатый слой, **ст** - септальная трубка, **сиф** - сифон, C_1... - просепта, **ц** - цекум.

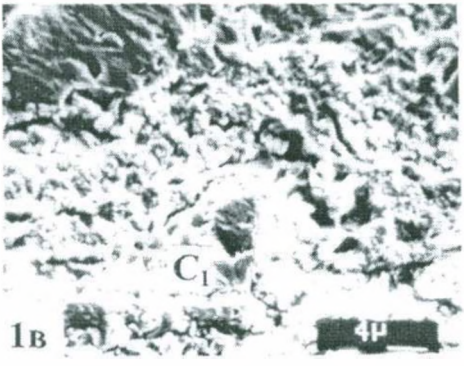
Таблица XXX



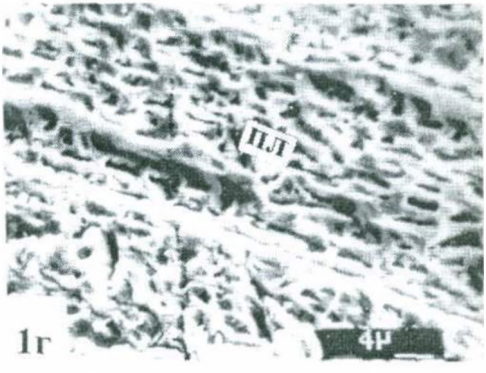
1а



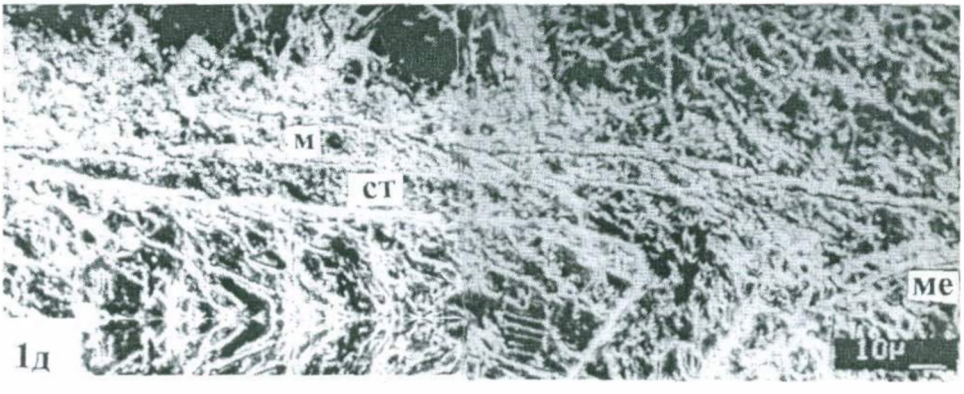
1б



1в



1г



1д

Оглавление

стр.

ВВЕДЕНИЕ 3

ГЛАВА I. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНИТИД 7

ГЛАВА II. МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНИТИД 39

ГЛАВА III. НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ 105

ГЛАВА IV. ОТПЕЧАТКИ МУСКУЛОВ АММОНОИДЕЙ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ 110

ГЛАВА V. СИФОН МЕЗОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ 122

ГЛАВА VI. МЕХАНИЗМ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МЯГКОГО ТЕЛА АММОНИТОВ В ЖИЛОЙ КАМЕРЕ 133

Выводы 146

Summary 150

Литература 154

Палеонтологические таблицы и объяснения к ним 161

ი. კვანტალიანი, თ. ლომინაძე, მ. თოფჩიშვილი,
მ. შარიქაძე

მეზოზოური ამონიტიდების სისტემატიკა და ფილოგენეზი

თბილისი
1999

000. "პოლიგრაფისტი"
თბილისი, სურამის ქ., 13

---

000. "Полиграфист"
Тбилиси, ул. Сурамская, 13

---

000. "Polygraphisti"
Tbilisi, Surami, 13