

УДК 564.53

В. В. ДРУЩИЦ и И. А. МИХАЙЛОВА

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ ТЕТРАГОНИТИД (AMMONOIDEA)

Тетрагонитиды были широко распространены от апта до маастрихта включительно и представлены многими родами и видами. Впервые это семейство было установлено А. Хайэттом (Hyatt, 1900) в составе четырех родов: *Tetragonites*, *Pseudophyllites*, *Protetragonites* и *Gaudryceras*. Пятый род *Gabbioceras*, отнесенный позднее к этому семейству, А. Хайэтт по непонятным причинам включил вместе с родом *Pachydiscus* в семейство *Silesitidae*. В 1907 г. Ш. Жакоб (Jacob, 1907a,) в роде *Lytoceras* выделил два новых подрода — *Jauberticeras* и *Kossmatella*, однако в следующей работе (Jacob, 1907b) он переименовал первый подрод в *Jaubertella* на том основании, что, по его мнению, при создании названий подродов используется суффикс-ella. Следуя кодексу зоологической номенклатуры и учитывая, что такого правила нет, этот подрод, позднее возведенный в род, следует называть *Jauberticeras*. Через 20 лет Л. Спэт (Spath, 1927), пересматривая систематический состав меловых аммонитов, выделил из тетрагонитид семейство *Gaudryceratidae* в составе *Gaudryceras* и двух новых родов — *Eogaudryceras* и *Mesogaudryceras*. К тетрагонитидам Спэт отнес новый род *Epigoniceras*.

В 1953 г. М. Брейстроффер (Breistroffer et Villoutreys, 1953) предложил объединить *Jauberticeras* и *Gabbioceras* в новое подсемейство *Gabbioceratinae*, а род *Kossmatella* обособить в отдельное подсемейство *Kossmatellinae*.

В американской сводке по аммонитам Ч. Райт (Wright, 1957) разделил тетрагонитид на три подсемейства: *Gaudryceratinae* (роды *Eogaudryceras*, *Eotetragonites*, *Anagaudryceras*, *Mesogaudryceras*, *Zelandites*, *Parajaubertella*, *Gaudryceras*, *Vertebrites*), *Kossmatellinae* (род *Kossmatella*) и *Tetragonitinae*, включая *Gabbioceratinae* (роды *Gabbioceras*, *Tetragonites*, *Epigoniceras*, *Pseudophyllites*):

В. В. Друщиц (1958) включил в состав тетрагонитид *Tetragonites*, *Jauberticeras*, *Kossmatella*, *Pseudophyllites* и *Epigoniceras*. Позднее он (Друщиц, 1962) предложил рассматривать тетрагонитид в качестве надсемейства.

В том же году И. Видманн (Wiedmann, 1962, а, б) на основании особенностей скульптуры, формы раковины и строения лопастной линии неза-

висимо от Друщица также возвел тетрагонитид в ранг надсемейства. В его состав он включил два семейства и 10 родов:

Семейство Gaudryceratinae

Подсемейство Gaudryceratinae (роды Eogaudryceras, включая Eotetragonites в качестве подрода, Kossmatella, Zelandites, Gaudryceras)

Подсемейство Vertebratinae (род Vertebrites)

Подсемейство Gabbioceratinae (роды Gabbioceras, Jauberticeras)

Семейство Tetragonitidae (роды Tetragonites, Saghalinites и Pseudophyllites).

Как видно из списка, Видманн поместил род Kossmatella в подсемейство Gaudryceratinae, ликвидировав тем самым подсемейство Kossmatellinae, но выделил новое подсемейство Vertebratinae.

При изучении аптских и альбских тетрагонитид Калифорнии М. Марфи (Murphy, 1967) принял с некоторыми изменениями классификацию, предложенную Видманном:

~~Подсемейство Gaudryceratinae~~

Подсемейство Gaudryceratinae (роды Eogaudryceras и Gaudryceras) и Gaudryceras tenuiliratum из сена Хоккайдо и Gaudryceras tenuiliratum из сена Хоккайдо), установил, что их примасура состоит из шести лопастей. На этом основании он обособил тетрагонитид от литоцератид и поднял их до ранга подотряда. Правда, при этом автор подчеркнул, что он располагал только этим небольшим материалом. Как будет показано ниже, у аптских и альбских тетрагонитид в примасуре установлено наличие только пяти, а не шести лопастей. Вторым признаком, который отличает тетрагонитид от литоцератид, Шиндевольф считал образование сутуральной лопасти. Однако установлено, что способ развития вспомогательных лопастей на шве у ряда тетрагонитид иной, чем у аммонитов с характерной сутуральной лопастью. В первой части своей работы Шиндевольф (Schindewolf, 1961), писал, что у тетрагонитид сутуральная лопасть не образуется, но позднее он (Schindewolf, 1968) изменил свою точку зрения. Цитируемый автор подчеркивает, что по типу строения лопастной линии Gaudryceras не отличается от Tetragonites. В целом новый подотряд, по Шиндевольфу, отделившись от литоцератид, представлял собой прогрессивную ветвь в развитии меловых аммонитов. Наличие септальных крыльев у некоторых тетрагонитид сближает их с литоцератидами.

Подводя краткий итог сказанному, можно подчеркнуть, что существует несколько вариантов классификации тетрагонитид, которые отличаются друг от друга субъективными оценками рангов рассматриваемых таксонов. Для многих видов и родов до последнего времени морфогенез был неизвестен.

С целью восполнения этого пробела, нами были изучены представители родов Tetragonites, Kossmatella и Jauberticeras из апта и альба Дагестана и Северного Кавказа (колл. № 7), Копетдага (колл. № 150), Кубадага (колл. № 94) и Большого Балхана (колл. № 95). У первого рода были исследованы четыре вида: T. depressus (2 экз.) из среднего апта Северного Кавказа (р. Урух и р. Кубань), T. duvalianus (3 экз.) из среднего апта Копетдага (Казанджик) и Северного Кавказа (р. Урух), T. heterosulcatus (1 экз.) из среднего апта Дагестана (с. Акуша) и T. timotheanus (1 экз.) из верхнего альба Кубадага (Янгаджа). В составе рода Kossmatella был изучен морфогенез K. agassiziana из среднего альба Кубадага (Янгаджа), а в составе Jauberticeras — J. latericarinatum — из среднего апта Север-

ного Кавказа (р. Урух) и *J. jaubertianum* из среднего альба Большого Балхана (Боржоклы). У большинства исследованных экземпляров сохранились протоконх, первичный валик, лопастные линии, скульптура раковинного слоя и жилая камера. Поэтому удалось проследить изменение всех этих структур в онтогенезе.

Протоконх у исследованных видов рода *Tetragonites* изменяется от почти шаровидного (Дл: Д = 1,04—1,08) до валиковидного (Дл: Д = 1,20—1,27), у рода *Jauberticeras* протоконх валиковидный (Дл: Д = 1,25—1,33) и у рода *Kossmatella* — слабо удлинённый, валиковидный (Дл: Д = 1,13). Диаметр протоконха колеблется от 0,45 мм (*Jauberticeras*) до 0,625 мм (*Tetragonites*), длина его — от 0,6 мм (*T. timotheanus*, *J. latericarinatum*) до 0,75 мм (*T. duvalianus*). Размеры протоконха и брюшного седла просутуры сведены в табл. 1.

Таблица 1

Размеры протоконха и брюшного седла просутуры

Вид	Протоконх		Брюшное седло	
	Д	Дл (Дл:Д)	В	Ш
<i>Tetragonites heterosulcatus</i> Anth. (№7/1072)	0,60	0,65 (1,08)	—	—
» <i>duvalianus</i> Orb. (№ 150/10350)	0,625	0,75 (1,20)	—	—
» <i>duvalianus</i> Orb. (№ 150/10351)	0,55	0,65 (1,18)	0,225	0,30
» <i>depressus</i> Rasp. (№ 7/6708)	0,50	0,575 (1,15)	0,25	0,25
» <i>depressus</i> Rasp. (№ 7/11606)	0,55	0,70 (1,27)	0,20	0,30
» <i>timotheanus</i> Pict. (№ 94/6619)	0,575	0,60 (1,04)	—	—
<i>Jauberticeras jaubertianum</i> Orb. (№ 95/9097)	0,45	0,60 (1,33)	0,20	0,30
» <i>latericarinatum</i> Anth. (№ 7/5674)	0,50	0,60 (1,20)	0,20	0,30
<i>Kossmatella agassiziana</i> Pict. (№ 94/6343)	0,575	0,65 (1,13)	0,20	0,30

Поперечное сечение первой половины начального оборота полулунное, с глубокой выемкой на внутренней части, что связано с особенностями конструкции начала спирали, охватывающей протоконх. Ширина поперечного сечения первой половины начального оборота всегда больше ширины его второй половины (рис. 1, 2). У *Tetragonites timotheanus* и *T. duvalianus* высота второго и третьего оборотов увеличивается быстрее ширины. У первого вида на четвертом обороте существенно возрастает инволютность, и сечение приобретает характерную субтрапецевидную форму (рис. 1, А). У второго вида сечение приближается к округленно-квадратному (рис. 1, Б). У рода *Jauberticeras* на четвертом обороте происходит существенное изменение формы поперечного сечения. Оно становится полулунным (рис. 2, Б, д), со слабо выпуклыми боками и небольшой инволютностью. Форма поперечного сечения, таким образом, на первых трех оборотах рассматриваемых видов и родов имеет много общего. Существенное отличие начинается после третьего оборота.

Скульптура, валики и пережимы. У всех рассмотренных видов протоконх и первый оборот гладкие. Примерно в конце первого оборота на ядре и раковине наблюдается первичный пережим, со-

рождаемый первичным валиком. Его положение варьирует от 315 до 360°. У представителей рода *Tetragonites* на втором обороте появляются три-четыре валика, которым на ядре соответствуют пережимы. Валики, по-видимому, были связаны с воротниками — особыми структурами, характерными для литоцератид. У *T. duvalianus* в конце второго оборота сохранились остатки одного воротника, на третьем обороте — остатки

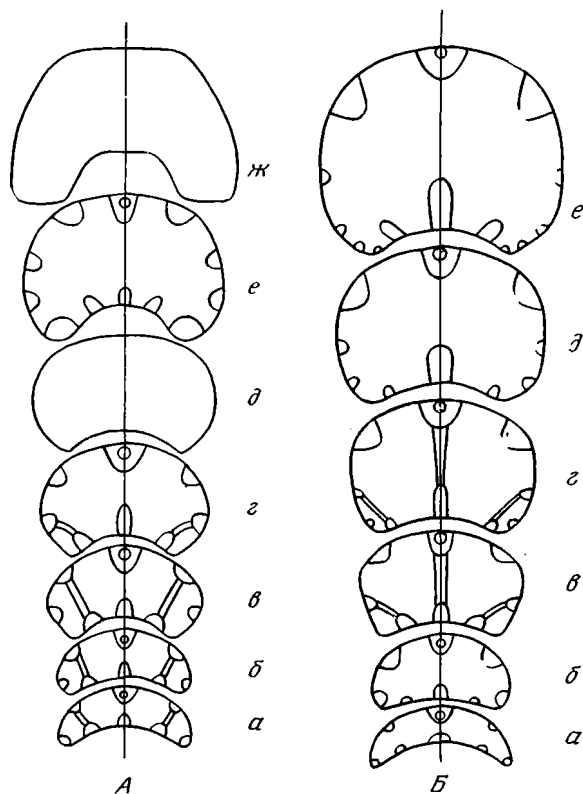


Рис. 1. Изменение поперечного сечения оборотов в онтогенезе представителей рода *Tetragonites*: А — *T. timotheanus* Pict.; экз. № 94/6619: а — 3-я перегородка ($\times 24$), б — 7-я перегородка, 0,6 оборота ($\times 24$), в — 15-я перегородка, 1,3 оборота ($\times 20,5$), г — 20-я перегородка, 1,8 оборота ($\times 20,5$), д — 36-я перегородка, начало 4-го оборота ($\times 11$), е — 46-я перегородка, конец 4-го оборота ($\times 8,5$), ж — 61-я перегородка, 5,2 оборота ($\times 2,15$); Кубадаг, Янгаджа; верхний альб; Б — *T. duvalianus* Orb.; экз. № 150/10350: а — 0,25 оборота ($\times 28$), б — 1,2 оборота ($\times 28$), в — 1,7 оборота ($\times 25$), г — начало 3-го оборота ($\times 26$), д — 2,3 оборота ($\times 24$), е — конец 4-го оборота ($\times 10,5$); Копетдаг, Казанджик; средний апт

четырёх воротников и на пятом вместо воротников видны валики. В конце шестого оборота у этого вида насчитывается 11 валиков, у *T. heterosulcatus* — 12. У *J. jaubertianum* с начала третьего оборота появляется тонкая струйчатость, которая усиливается к внешнему краю пупковой стенки и хорошо прослеживается на остальных оборотах. На жилой камере этого вида на $\frac{1}{4}$ оборота насчитывается четыре валика, ограниченных спереди и сзади пережимами. Поверхность раковины покрыта тонкими струйками. У *J. latericarinatum* жилая камера занимает весь оборот, на котором насчитывается шесть валиков. У *K. agasziana* первые четыре оборота гладкие. В конце четвертого оборота на половине оборота видны четыре валика, доходящих до середины боковой стороны. Затем появляется тонкая струйчатость, переходящая в тонкие ребра, простые или раздваивающиеся, иногда с середины боковой

стороны пучковидные. На шестом обороте появляются вблизи пупка 13 удлиненных вздутий, разделенных четкими выемками. Ребра проходят и по вздутиям и по выемкам (перезжимам). На половине седьмого (последнего) оборота установлено семь вздутий.

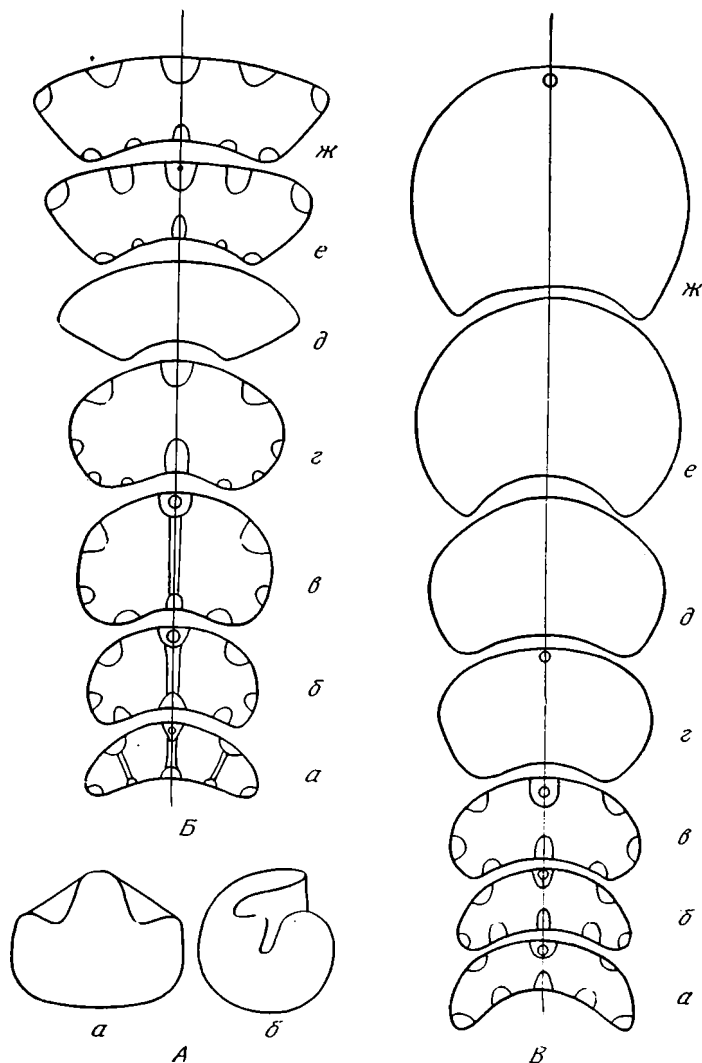


Рис. 2. Начальная камера и изменение поперечного сечения оборотов в онтогенезе представителей родов *Jauberticeras* и *Kossmatella*: А — *J. latericarinaratum* Anth.; экз. № 7/5674, начальная камера ($\times 43$); Северный Кавказ, р. Урух; средний альт; Б — *J. jaubertianum* Orb.; экз. № 95/9079; а — 7-я перегородка ($\times 42$), б — 13-я перегородка, 0,8 оборота ($\times 42$), в — 17-я перегородка, конец 1-го оборота ($\times 35$), г — 2,2 оборота ($\times 18$), д — 3,7 оборота ($\times 6$), е — 4,7 оборота ($\times 3,5$), ж — 5,2 оборота ($\times 2,7$); Большой Балхан, Боржожлы; средний альб; В — *K. agassiziana* Pict.; экз. № 94/6343: а — 4-я перегородка ($\times 43$), б — 8-я перегородка, 0,5 оборота ($\times 43$), в — 14-я перегородка, начало 2-го оборота ($\times 43$), г — 32-я перегородка, 2,7 оборота ($\times 21$), д — 54-я перегородка, 4,2 оборота ($\times 9$), е — 5,2 оборота ($\times 7$), ж — 5,5 оборота ($\times 7$); Кубадаг, Янгаджа; средний альб

Л о п а с т н а я л и н и я. В составе рода *Tetragonites* было изучено четыре вида: *T. duvalianus* (3 экз.), *T. heterosulcatus* (1 экз.), *T. depressus* (2 экз.) и *T. timotheanus* (1 экз.). Особенности, свойственные этому роду, кратко освещались ранее (Друщиз и Михайлова, 1972, 1973, 1974). Просутира трехлопастная. Полностью она была изображена

только у *T. depressus* (Друщиц и Михайлова, 1974, рис. 4). На наружной части просутуры, помимо пупковой лопасти, отчетливо видна рассекающаяся швом первая пупковая лопасть (там, же рис. 5, а).

Примасура пятилопастная: рядом с двураздельной брюшной лопастью располагается пупковая, за ней наиболее мелкая первая пупковая, а на внутренней стороне оборота — внутренняя боковая и спинная (рис. 3, а).

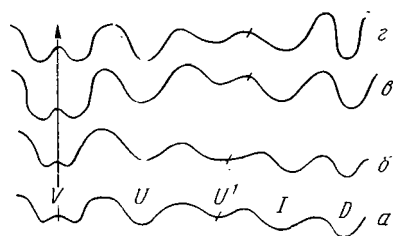


Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Tetragonites heterosulcatus* Anth.; экз. № 7/1072 ($\times 48$): а — 2-я линия, б — 4-я линия, в — 1,3 оборота, г — 1,5 оборота; Дагестан, Акуша; средний апт

Третья (рис. 5, б), четвертая (рис. 3, б, 4, а) и шестая (рис. 4, б) лопастные линии по существу не отличаются, хотя шестая — девятая линии короче, чем более ранние. В результате укорочения линии, безусловно, связанного с уменьшением ширины оборота, о чем говорилось выше, заметно изменяется только форма спинной лопасти и расположенного рядом седла.

Появление новых элементов происходит в области шва и всегда приурочено к наружному склону внутренней боковой лопасти. Это хорошо видно на рис. 3, е, ж, 4, з, д и 5, з, д (Друщиц и Михайлова, 1973) и рис. 4, е, ж (Друщиц и Михайлова, 1974).

Судя по указанным рисункам, можно с уверенностью говорить, что новая лопасть возникает в результате поднятия вторичного седла на склоне внутренней боковой лопасти, которая к этому моменту из симметричной становится асимметричной с пологим наружным и крутым внутренним склонами. Для того чтобы подчеркнуть, что появление новой лопасти приурочено к склону лопасти, а не к ее основанию, введен индекс I (от латинского слова *latus* — бок); поэтому новая лопасть получает индекс I_1^1 . В некоторых случаях может явиться спорным, как правильнее трактовать появление новой лопасти: на склоне лопасти или склоне седла. Рис. 5, з, д для *T. duvalianus* наглядно свидетельствует о том, что правильнее говорить о делении лопасти, а не седла. Поэтому индекс I поставлен внизу. У шести изученных экземпляров точно зафиксирован момент появления лопасти I_1 , приуроченный к концу второго оборота; он колеблется в пределах 20—22 лопастных линий. Как исключение, следует отметить более раннее появление лопасти I_1 у *T. depressus* в середине второго оборота на 18-й лопастной линии (Друщиц и Михайлова, 1974, рис. 4). Однако этот экземпляр отличается несколько большим числом перегородок в первых двух оборотах. Возможно, с ускоренным появлением перегородок связано и более раннее возникновение новой лопасти.

Примерно через половину оборота около шва появляется новая лопасть. По способу образования она отличается от только что рассмотренной, так как возникает в вершине седла I_1/I . Эта лопасть обозначается как I_1^1 . По времени появления она приурочена у большинства экземпляров к середине или концу третьего оборота. Несколько позднее на четвертом обороте, но таким же способом эта лопасть закладывается у *T. duvalianus* и *T. heterosulcatus*. Следующие одна или две лопасти возникают аналогичным образом и получают соответственно индексы I_1^2 и I_1^3 , причем вторая из этих лопастей хорошо прослеживается только у *T. timotheanus* (рис. 4). У этого вида, вероятно, в связи с увеличением инволютной части оборота возникают и дополнительные лопасти в области шва.

Таким образом, у большинства изученных видов рода *Tetragonites* онтогенез лопастной линии можно представить в следующем виде: $VUU^1:ID \rightarrow VUU^1 I_1 ID \rightarrow VUU^1 I_1 I_1^1 ID \rightarrow VUU^1 I_1 I_1^1 I_1^2 ID \rightarrow VUU^1 I_1 I_1^1 I_1^3 ID$. У *T. timotheanus* картина получается иная: $VUU^1 ID \rightarrow VUU^1 I_1 ID \rightarrow$

→ $VUU^1I_1I_1^2I_1^3I_1^1ID$. Принципиальное различие сводится к положению лопасти I_1^1 : в первом случае между I_1 и I_1^2 , а во втором — между I_1^3 и I_1 . Иными словами, у *T. timotheanus* на внутренней стороне оборота помимо

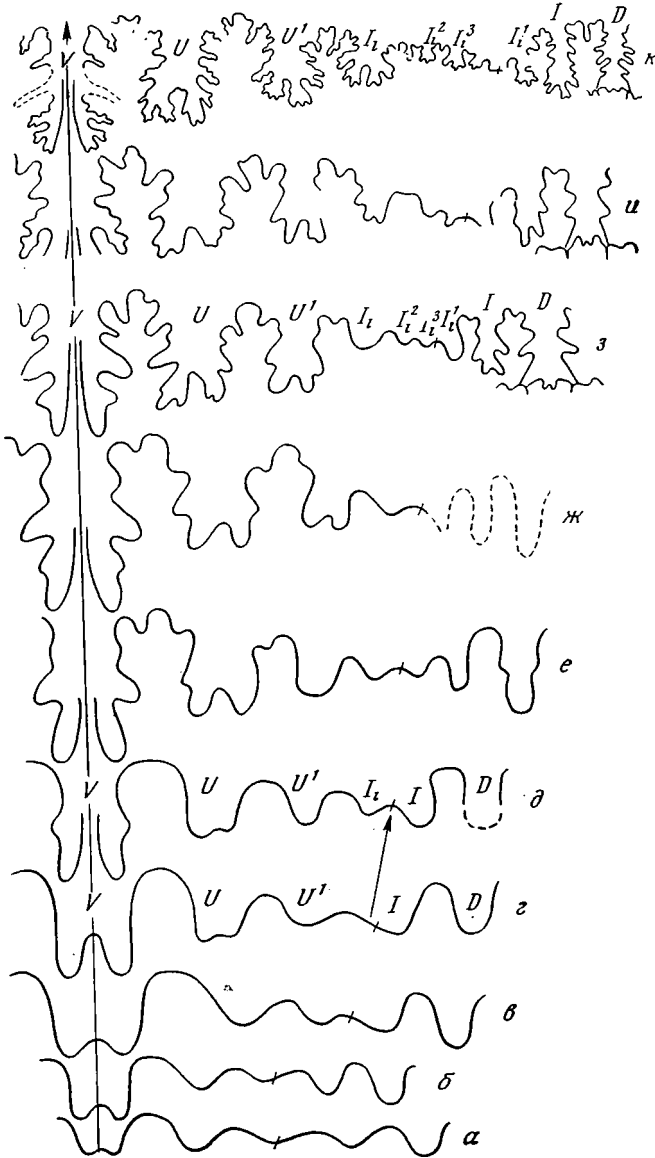


Рис. 4. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Tetragonites timotheanus* Pict.; экз. № 94/6619: а — 4-я линия ($\times 54$), б — 6-я линия, 0,6 оборота ($\times 54$), в — 13-я линия, 1,3 оборота ($\times 54$), г — 19-я линия, 1,8 оборота ($\times 48$), д — 22-я линия, конец 2-го оборота ($\times 40$), е — 30-я линия, 2,5 оборота ($\times 30$), ж — 34-я линия, начало 4-го оборота ($\times 25$), з — 41-я линия, 3,6 оборота ($\times 15$), и — 45-я линия, конец 4-го оборота ($\times 11$), к — 64-я линия, 5,6 оборота ($\times 3$); Кубадаг, Ян-гаджа; верхний альб

двух первоначально существующих спинной и внутренней боковой лопастей развивается относительно глубокая лопасть I_1^1 , а у других видов внутренняя часть лопастной линии ограничивается внутренней боковой и спинной лопастями.

Усложнение седел и лопастей начинается несколько раньше появления новых лопастей. В середине или во второй половине второго оборота (16—18 лопастные линии) пупковая лопасть становится двураздельной, приобретая вместе с тем не расходящиеся вверх, а почти параллельные стороны (рис. 4, з). Непосредственно вслед за этим наблюдается разрыв вторичного седла брюшной лопасти и появление зубцов на ее боковых сторонах, после чего наружное и расположенное рядом с ним боковое седло становятся двураздельными. Одновременно или несколько позднее усложняется внутренняя часть линии, начиная со спинной лопасти.

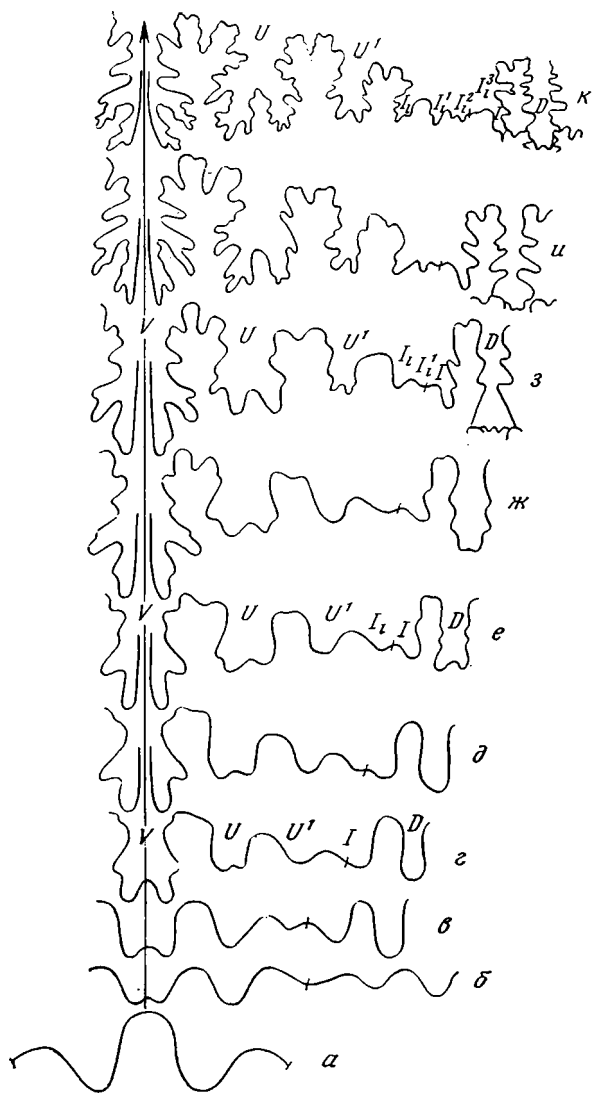


Рис. 5. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Tetragonites duvalianus* Orb.; экз. № 150/10350: а — 1-я линия ($\times 45$), б — 3-я линия ($\times 45$), в — 1,2 оборота ($\times 45$), г — 1,7 оборота ($\times 32$), д — начало 3-го оборота ($\times 30$), е — 2,5 оборота ($\times 26$), ж — 2,8 оборота ($\times 22$), з — 3,3 оборота ($\times 22$), и — конец 4-го оборота ($\times 9$), к — 5,2 оборота ($\times 3,5$); Копетдаг, Казанджик; средний апт

являются достаточно рано — на четвертом, и, как исключение, в середине третьего оборота. Наиболее наглядно септальные крылья спинной лопасти были описаны и изображены в работе В. В. Друщיצа (1956) для *Viasaloceras subsequens*.

Септальные крылья представляют собой линию прикрепления перегородки к поверхности предыдущей перегородки в отличие от лопастной линии, являющейся линией прикрепления перегородки к стенке рако-

дельной, приобретая вместе с тем не расходящиеся вверх, а почти параллельные стороны (рис. 4, з). Непосредственно вслед за этим наблюдается разрыв вторичного седла брюшной лопасти и появление зубцов на ее боковых сторонах, после чего наружное и расположенное рядом с ним боковое седло становятся двураздельными. Одновременно или несколько позднее усложняется внутренняя часть линии, начиная со спинной лопасти.

Общим для всех видов является более быстрое увеличение глубины брюшной лопасти по сравнению с остальными лопастями. На средних оборотах эта лопасть может почти в два раза превосходить по глубине соседнюю пупковую (рис. 4, г-ж, 5, г-ж). В дальнейшем эта резкая разница исчезает (рис. 4, и, к, 5, и, к).

Специфическая особенность литоцератид — септальные крылья. Они были достаточно подробно прослежены у видов рода *Tetragonites*. С возрастом соседние перегородки располагаются таким образом, что концы лопастей одной перегородки могут не только касаться следующей, но и заходить на ее поверхность. Само по себе сближение перегородок обычно трактуется как признак старения, при котором рост происходит более медленно и поэтому перегородки сближаются. Однако у рассматриваемых форм септальные крылья по-

вины. Естественно, чтобы увидеть лопастную линию, нужно видеть ядро оборота, а чтобы увидеть септальные крылья, нужно видеть предыдущую перегородку. Наиболее интересно, но и наиболее трудно соединить часть лопастной линии с линией септальных крыльев. На рис. 6 полностью показаны спинная и частичная внутренняя боковая лопасти. В верхней части рис. 6, *в*, *г* видно, как касаются друг друга две линии, в нижней части заштрихована поверхность, ограниченная линией септальных крыльев. Естественно, что поверхность, на которой располагается спинная лопасть, и поверхность перегородки лежат в различных плоскостях примерно под прямым углом друг к другу; искусственно они переведены в одну плоскость. Хорошо видно, что септальные крылья увеличиваются в размерах, края их гофрируются и линия их прикрепления от

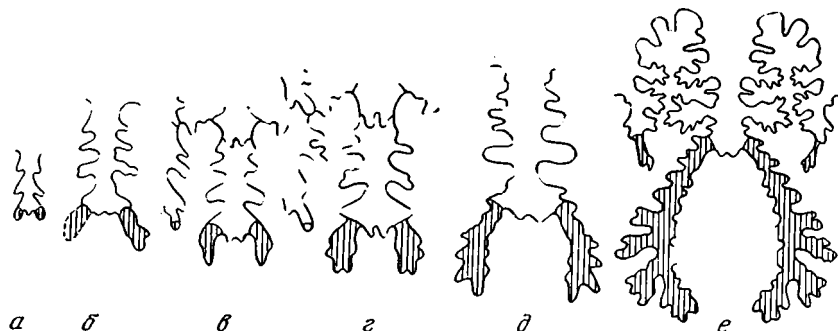


Рис. 6. Септальные крылья представителей *Tetragonites*; *a* — *Tetragonites* sp.; экз. № 95/9398, 4,2 оборота ($\times 8$); Большой Балхан, Боржоклы; средний альб; *б* — *T. depressus* Rasp.; экз. № 7/6708, 4,5 оборота ($\times 12$); Северный Кавказ, Урух; средний апт; *в* — *д* — *T. duvalianus* Orb.: *в* — экз. № 150/10351, 4,5 оборота ($\times 11$); *г* — экз. № 150/10351, 4,7 оборота ($\times 10$); *д* — экз. № 150/10350, конец 5-го оборота ($\times 2$); Копетдаг, Казанджик; средний апт; *е* — *T. heterosulcatus* Anth.; экз. № 7/1072, 6,5 оборота ($\times 2$); Дагестан, Акуша, средний апт

простой (рис. 6, *а*) переходит к слабо рассеченной (рис. 6, *б* — *г*) и очень сложно рассеченной (рис. 6, *е*). На последней из показанных стадий спиновая лопасть по своим размерам становится меньше ветвей септальных крыльев. Впервые наблюдалось, что септальные крылья могут быть не только у спинной, но и у внутренней боковой лопасти (рис. 6, *е*). Наконец, у *T. duvalianus* можно предположить наличие септальных крыльев и у брюшной лопасти, так как концы этой лопасти касаются предыдущей лопастной линии и, возможно, заходят на поверхность перегородки, как это было показано для спинной и внутренней боковой лопастей.

В составе родов *Jauberticeras* и *Kossmatella* было изучено по одному виду. Морфогенез лопастной линии *J. jaubertianum* прослежен до пятого оборота включительно. Первая лопастная линия с высоким срединным седлом. Вторая линия состоит из пяти лопастей: брюшной, пупковой, первой пупковой, внутренней боковой и спинной (рис. 7, *б*). Брюшная лопасть приобретает двураздельность с третьей линии (рис. 7, *в*). На последующих линиях видно некоторое изменение формы лопастей (особенно брюшной и пупковой) при сохранении их целостности. 11-я лопастная линия короче, чем изображенные до и после нее (рис. 7, *д* — *ж*), что связано с изменением формы оборота, о котором говорилось выше. Новые элементы появляются в конце первого оборота (16-я лопастная линия): в основании внутренней боковой лопасти (а не на склоне!) закладывается небольшое возвышение (рис. 7, *ж*), рост которого приводит к ее двураздельности (рис. 7, *з*). В этот момент внутренняя боковая лопасть располагается за швом, а через четыре линии частично перемещается на наружную сторону оборота и разделяется швом почти симметрично. Дальнейшие

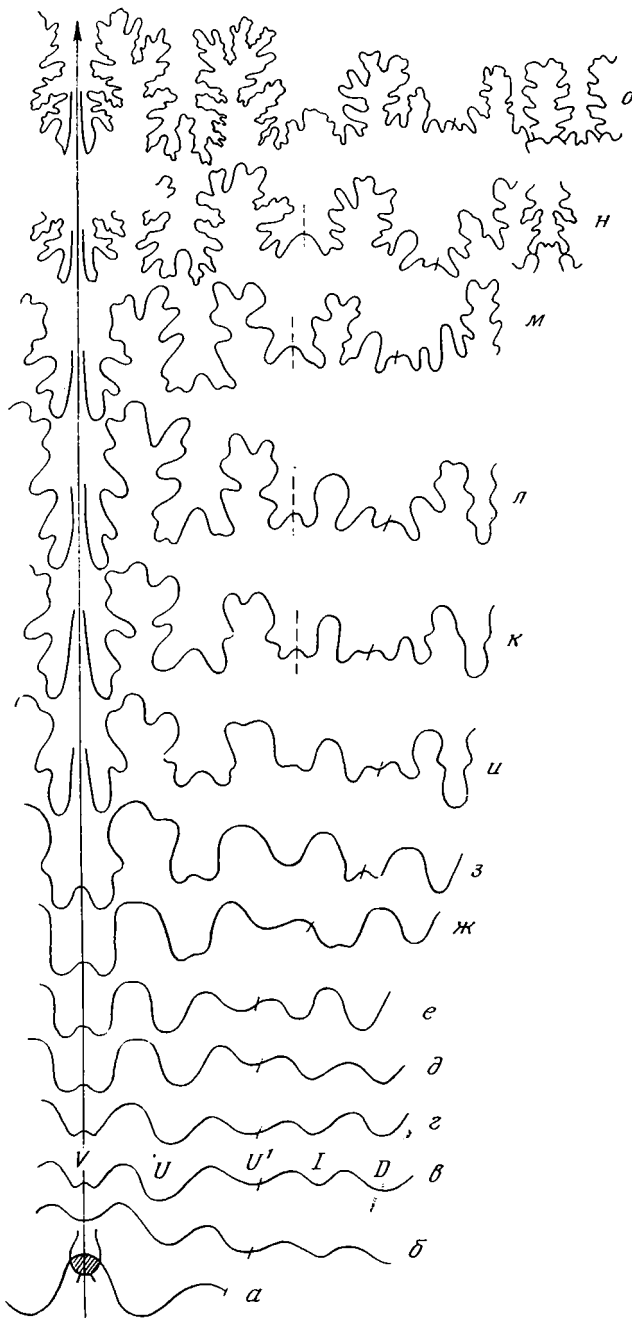


Рис. 7. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Jauberticeras jaubertianum* Orb.; экз. № 95/9079: а — д — 1, 2, 3, 4, 6-я линии ($\times 55$), е — 11-я линия, 0,7 оборота ($\times 55$), ж — 16-я линия, конец 1-го оборота ($\times 55$), з — 20-я линия, 1,5 оборота, ($\times 43$), и — 24-я линия, 1,7 оборота ($\times 40$), к — конец 2-го оборота ($\times 34$), л — 2,2 оборота ($\times 30$), м — 3,2 оборота ($\times 16$), н — 4,2 оборота ($\times 7$), о — 5,2 оборота ($\times 3,5$); Большой Балкан, Боржоклы; средний апт

преобразования в области шва сводятся к появлению новых лопастей в результате деления седла (рис. 7, и, к, м).

Одновременно с появлением новых лопастей существенные преобразования испытывает внутренняя из образовавшихся ветвей, располагаю-

щаяся на месте первоначальной внутренней боковой лопасти. На третьем и четвертом оборотах эта ветвь сильно укорачивается (рис. 7, л, м), входя наряду с наружной ветвью и дополнительно возникшими лопастями в состав провисающей лопасти, конвергентно напоминающей сутуральную. На последней изображенной лопастной линии она заметно длиннее по сравнению с предыдущей и задним концом касается предшествующей перегородки (рис. 7, о), так же как и спинная лопасть). Таким образом, для *J. jaubertianum* характерно наличие септалных крыльев, как и для видов рода *Tetragonites*.

Начало усложнения седел и лопастей в отличие от *Tetragonites* совпадает с моментом деления внутренней боковой лопасти (у *Tetragonites* сначала наблюдается усложнение пупковой лопасти, а затем происходит деление внутренней боковой лопасти). В середине второго оборота уже появляются зубцы на боковых сторонах внутренней боковой лопасти, и наружное седло приобретает двураздельность. Разрыв вторичного седла брюшной лопасти происходит после появления боковых зубцов (у *Tetragonites* наоборот). Существенную особенность *J. jaubertianum* составляет строение первой пупковой лопасти. Эта лопасть располагается на килеватом перегибе боковой стороны, с чем и связано ее гипертрофированное развитие, конвергентно повторяющее облик провисающей сутуральной лопасти. Будучи сначала наиболее мелкой (рис. 7, е), эта лопасть с момента появления бокового кия быстро увеличивается в размерах, обходя к началу шестого оборота по ширине все остальные лопасти, а по глубине отставая только от пупковой лопасти.

В процессе онтогенеза наблюдается быстрый рост глубины брюшной лопасти. На рис. 7, з — к видно, что эта лопасть значительно глубже расположенной рядом с ней пупковой лопасти. Однако на последних изученных линиях это соотношение изменяется в пользу пупковой лопасти.

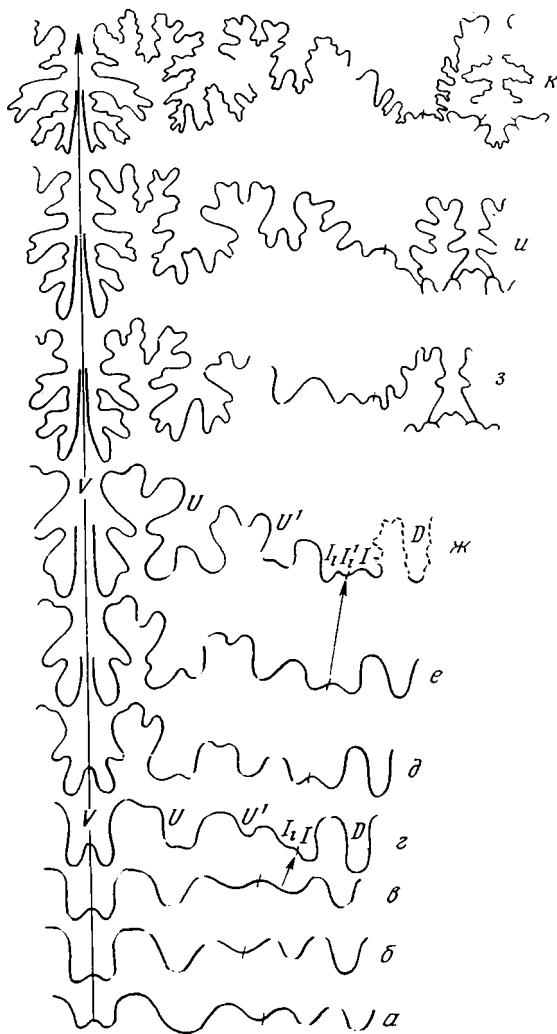


Рис. 8. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Kossmatella agassiziana* Pict.; экз. № 94/6343: а — 3-я линия ($\times 48$), б — 7-я линия, 0,7 оборота ($\times 48$), в — 16-я линия, 1,2 оборота ($\times 48$), г — 23-я линия, 1,8 оборота ($\times 37$), д — 24-я линия, конец 2-го оборота ($\times 32$), е — 25-я линия, 2,2 оборота ($\times 32$), ж — 29-я линия, 2,7 оборота ($\times 28$), з — 42-я линия, 3,5 оборота ($\times 15$), и — 52-я линия, 4,2 оборота ($\times 10$), к — начало 7-го оборота ($\times 3,5$); Кубадаг, Янгаджа; средний альб

Септальные крылья появляются в начале пятого оборота, когда концы спинной лопасти касаются предыдущей перегородки (рис. 7, н).

Итак, по сравнению с *Tetragonites* в морфогенезе лопастной линии *Jauberticeras* можно отметить ряд отличий: 1) появление новых лопастей и усложнение имеющихся элементов начинается значительно раньше (в конце первого оборота, а не в конце второго или даже на третьем обороте); 2) появление новых лопастей и усложнение имеющихся элементов начинается одновременно (у *Tetragonites* появление новых элементов несколько запаздывает); 3) первая пупковая лопасть приобретает облик, конвергентно напоминающий форму провисающей сутуральной лопасти; 4) брюшная лопасть на последних стадиях отстает от пупковой (у *Tetragonites* этого не наблюдается); 5) сначала появляются зубцы брюшной лопасти на третьем обороте, а затем наблюдается разрыв срединного седла этой лопасти.

Морфогенез *Kossmatella agassiziana* на начальных стадиях почти полностью совпадает с таковым у рода *Tetragonites*. Примасутура, судя по третьей лопастной линии (рис. 8, а), пятилопастная. Внутренняя боковая лопасть в начале второго оборота становится асимметричной, а в конце этого оборота на ее более пологой стороне появляется новая лопасть I_1 , располагающаяся к наружи от шва (рис. 8, з). Следующая лопасть возникает в вершине седла I_1/I и обозначается как I_1^1 . Однако в отличие от *Tetragonites* в середине четвертого оборота лопасти I_1 и I теряют значение самостоятельных элементов, образуя единую лопасть. В начале пятого оборота внутренняя боковая лопасть временно за счет быстрого удлинения и соединения с предшествующей перегородкой вырисовывается вновь (рис. 8, и), а затем, в начале седьмого оборота, хотя и касается предыдущей перегородки, полностью утрачивает самостоятельное значение.

Усложнение седел и лопастей совпадает с появлением лопасти I_1 . Зубцы брюшной лопасти, как и у *J. jaubertianum*, возникают до разрыва срединного седла этой лопасти.

Брюшная лопасть долгое время имеет наибольшую глубину, пока в начале седьмого оборота ее не догоняет спинная лопасть (рис. 8, ж). Быстро увеличиваются боковые зубцы брюшной лопасти, образуя две крупные почти поперечные ветви.

Итак, особенности морфогенеза *K. agassiziana* проявляются в характере лопасти, находящейся на шве, потере самостоятельности лопастей I и I_1 , резком увеличении поперечных зубцов брюшной лопасти.

Резюмируя, можно сделать следующие выводы.

1. У всех изученных видов протоконых от почти шаровидного до валиковидного.

2. Форма поперечного сечения первых трех оборотов изменяется почти одинаково у представителей всех родов; различия возникают на четвертом обороте.

3. Протоконых и первый оборот гладкие. На остальных оборотах раковина гладкая или покрыта тонкими ребрышками, имеются пережимы и валики; у одного из видов *Tetragonites* сохранились воротники.

4. Просутура ангустиселлатная. Примасутура пятилопастная. Возникновение новых лопастей начинается с появления вторичного седла на склоне или в середине внутренней боковой лопасти, а последующие лопасти развиваются из седла I_1/I .

5. Сутуральная лопасть у тетрагонитид не образуется. Лопасть, расположенная на шве, только внешне похожа на сутуральную. У всех родов наблюдаются септальные крылья.

6. Тетрагонитиды принадлежат к отряду *Lytoceratida* и их, по-видимому, следует рассматривать в ранге надсемейства.

- Друщиц В. В.* 1956. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа (литоцератиды, тетрагонитиды и филлоцератиды). Изд-во Моск. ун-та, стр. 1—147.
- Друщиц В. В.* 1958. Надсемейство *Lytocerasataceae*. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. Госгеолтехиздат, стр. 56—61.
- Друщиц В. В.* 1962. Объем отряда *Lytocerasatida*. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 37, № 6, стр. 132—133.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А.* 1972. О значении изучения онтогенеза для систематики и филогении раннемеловых аммонитов. Тез. докл. на сессии, посв. 100-летию со дня рожд. А. А. Борисяка. М., стр. 22—25.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А.* 1973. О систематическом положении тетрагонитид (*Lytocerasatida*, *Ammonoidea*). Докл. АН СССР, № 4, т. 209, стр. 953—955.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А.* 1974. О систематике раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., № 4, стр. 32—44.
- Breistroffer M. et Villoultreys O.* 1953. Les ammonites albiennes de Peille (Alpes — Maritimes). Trav. Labor. geol. Grenoble, vol. 30, p. 69—74.
- Huatt A.* 1900. *Ammonoidea*. In: Zittel — Eastman «Textbook of palaeontology», vol. 1. London — New York, p. 536—592.
- Jacob Ch.* 1907a. Etudes paléontologiques et stratigraphique sur la partie moyenne des terrains Crétacés dans les Alpes françaises et les régions voisines. Thèses Fac. sci. Paris, p. 1—314.
- Jacob Ch.* 1907b. Etude sur quelques ammonites du Crétacé moyen. Mém. Soc. géol. France, paléontol. t. 15, fasc. 3, 4, mém. 38, p. 1—63.
- Murphy M.* 1967. Aptian and Albian Tetragonitidae (*Ammonoidea*) from Northern California. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., vol. 70, p. 1—32.
- Schindewolf O. H.* 1961, 1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 1, 1961. Lief. 7, 1968, S. 43—209.
- Spath L. F.* 1927. Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). Palaeontol. Indica, Pt. 1, p. 1—72.
- Wiedmann J.* 1962a. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina, Palaeontographica, Bd. 118, S. 119—237.
- Wiedmann J.* 1962b. Die Gabbioceratinae Breistroffer (Notizen zur Systematik der Kreideammoniten. II). Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. H., 115, S. 1—43.
- Wright C. W.* 1957. «Mesozoic Ammonoidea». In: Arkell, Kummel and Wright. Treatise on invertebrate paleontology, vol. L, p. 80—472.

Московский государственный
университет

Статья поступила в редакцию
13 VI 1973