

УДК 551.762.1:564.53

**МАТЕРИАЛЫ К СИСТЕМАТИКЕ НЕКОТОРЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА DACTYLIOCERATIDAE
НУАТТ, 1867 (AMMONOIDEA, НИЖНЯЯ ЮРА)**

В. П. Казакова

Содержание. В статье изложены данные, полученные при изучении онтогенеза представителей двух видов рода *Dactylioceras* и одного вида рода *Nodicoeloceras* из семейства Dactylioceratidae (аммониты). Эти данные могут быть использованы для систематики указанного семейства.

Многие исследователи при решении вопросов систематики придают большое значение выяснению характера онтогенетического развития лопастной линии. В частности, строение и развитие лопастной линии дактилиоцератид изучали в целях систематики Н. В. Безносов [2, стр. 34, 35, рис. 2], А. А. Дагис [3, стр. 23—69] и О. Шиндевольф [13, стр. 55б, 563].

Наши наблюдения несколько дополняют существующие представления о формировании лопастной линии отдельных представителей названного семейства. Попутно с развитием лопастной линии мы попытались проследить в онтогенезе также изменения поперечного сечения трубки раковины и орнаментации ее поверхности. Результаты этих наблюдений, как нам представляется, важны для систематики.

Были изучены некоторые стадии онтогенеза отдельных представителей семейства Dactylioceratidae из тоарских отложений Северного Кавказа: сравнительно многочисленные экземпляры вида *Dactylioceras* ex gr. *commune* (Sow.) (балка Наротлыкол в бассейне Кубани; сборы Ю. Г. Леонова) и экземпляры, определенные как *Dactylioceras?* aff. *kanense* Mc Learn и *Nodicoeloceras* sp. (р. Уруп близ ст. Преградной; сборы Н. В. Живаго и автора).

В работе в основном используется систематика дактилиоцератид, предложенная В. Аркеллом [6, стр. 252]. Однако в соответствии с работами М. К. Ховарта [10, стр. 407] и Р. Фишера [8, стр. 33] принимается род *Nodicoeloceras* Buckman, 1926, который В. Аркелл рассматривает в составе рода *Catacoeloceras* Buckman, 1923 [6, стр. L 252]. Будучи очень похожим на представителей рода *Catacoeloceras*, представители рода *Nodicoeloceras* имеют в отличие от первых фибулирующие ребра¹ на внутренних оборотах

¹ Термином фибуляция обозначается явление объединения двух или более боковых ребер одним бугорком, расположенным у внешнего края раковины.

Наши экземпляры отличаются от лектотипа *Dactylioceras commune* (Sow.) [8, табл. 72, фиг. 5, 1, табл. XXXIII, фиг. 4] более редкими ребрами на внутренних оборотах, что несколько сближает их с *D. strechense* Sapunov [12, стр. 123, табл. IV, фиг. 3а—е, табл. V, фиг. 1а, в]. Нами было изучено 20 ядер внутренних оборотов рассматриваемого вида. Некоторые стадии развития лопастной линии показаны на рис. 1. У нескольких экземпляров при $B^2 \sim 1—1,5$ мм, $v \sim 0,8—1,2$ мм, $T \sim 1,2—2$ мм среди элементов лопастной линии³ еще отсутствует лопасть U^2 , лопасти I и D не расщеплены (рис. 1, А, а—в). В коллекции имеется экземпляр, у которого при $v \sim 1,4—1,5$ мм уже присутствует лопасть U^2 , в то время как нет даже намека на расщепление лопасти I (рис. 1, В, а). У формы, развитие лопастной линии которой представлено на рис. 1, Г, а, видно, что при близких размерах ($B \sim 1,5$ мм, $v \sim 1$ мм, $T \sim 2$ мм) (рис. 1, Г, а) лопасть U^2 отсутствует, а в правой части линии наблюдается расщепление лопасти I; в левой части лопастной линии лопасть I еще не расщеплена. При $B \sim 2$ мм, $v \sim 1,8$ мм, $T \sim 2$ мм (рис. 1, Д, а) имеют место все элементы лопастной линии, свойственные поздним стадиям развития дактилиоцерасов: $(V_1V_1) UU^1U^2 : (U^3) (I_1I_2) (D_1D_1)$. Лопасть, обозначенная нами индексом U^3 , только иногда присутствует у представителей семейства *Dactylioceratidae* и обычно исследователями не индексируется.

В приведенных, хотя и очень ограниченных, примерах развития лопастной линии *Dactylioceras* ex gr. *commune* интересно отметить, что в одном случае (рис. 1, В, а) при $v \sim 1,4—1,5$ мм происходит образование лопасти U^2 , в то время как лопасть I не расщеплена, в другом случае (рис. 1, Г, а) при этих же размерах в правой части линии наблюдается расщепление лопасти I на две ветви прежде образования лопасти U^2 . По данным О. Шиндевольфа [13, стр. 560, рис. 154], у *Dactylioceras commune* лопасть U^2 возникает несколько позже расщепления лопасти I на две ветви. Шиндевольф отмечает, что в этом пункте его наблюдения значительно расходятся с наблюдениями Н. В. Безносова, согласно которым лопасть U^2 закладывается значительно раньше расщепления лопасти I [2, стр. 35, рис. 2]. На рисунке, изображающем развитие лопастной линии *Dactylioceras commune* (Sow.), в работе А. А. Дагис [3, стр. 28, рис. 9] видно, что расщепление лопасти I происходит значительно раньше заложения лопасти U^2 . Указанные данные позволяют допускать, что последовательность, с которой происходит заложение лопасти U^2 и расщепление лопасти I, у различных экземпляров *Dactylioceras commune* (Sow.) может изменяться: у одних форм заложение U^2 предшествует расщеплению I (рис. 1, В, а; рис. 2 [2]), у других — расщепление I предшествует заложению U^2 (рис. 1, Г, а данной статьи; [13, рис. 145]). Образование лопасти U^2 и расщепление лопасти I в некоторых случаях может происходить и одновременно, как это имеет место на рис. 1, Б, а. С только что описанным явлением тесно связано некоторое колебание размеров, при которых возникает лопасть U^2 .

Дорсальная лопасть сравнительно глубокая. При размерах

² Нами приняты следующие обозначения параметров раковины аммонитов: D — диаметр раковины; B — внешняя высота оборота; v — внутренняя высота оборота; T — толщина оборота [4].

³ Принятые обозначения элементов лопастной линии: вентральная лопасть — V; пупковые лопасти — U, U^1 , U^2 ; внутренняя лопасть — I; дорсальная лопасть — D [5].

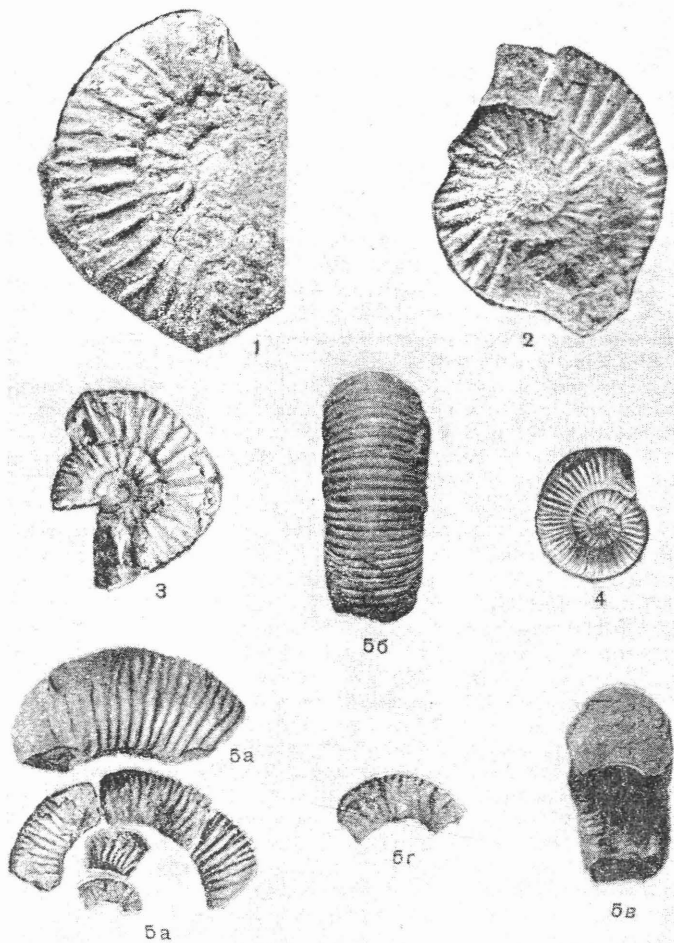


Таблица I*

- Фиг. 1—3. *Dactylioceras* ex gr. *commune* (Sow.), обр. 153, экз. И. К. Л, вид сбоку; Северный Кавказ, р. Наротлыкол; средний тоар
 Фиг. 4. *Dactylioceras?* aff. *kanense* Mc Learn**, обр. 116, А, вид сбоку; Северный Кавказ, р. Уруп; средний тоар
 Фиг. 5. *Nodicoeloceras* sp.: 5а — вид сбоку; 5б — вид с ventральной стороны; 5в — поперечное сечение; 5г — часть внутреннего оборота, увеличенная в два раза; обр. 116, Б, Северный Кавказ, р. Уруп; средний тоар

* Все изображения даны в натуральную величину, кроме фиг. 5г.

** На изображении ребра кажутся несколько толще ребер оригинала.

$B \sim 4,5$ мм, $v \sim 3,5$ мм, $T \sim 3,2$ мм высота срединного седла дорсальной лопасти составляет около $\frac{1}{5}$ ее глубины (рис. 1, Д, б).

Онтогенетические изменения поперечного сечения и скульптурных образований показаны на рис. 1, E^1 , а—д. Внешняя высота оборота приближается к превышавшей ее ранее толщине только при $T \sim 6,2$ мм (рис. 1, E^1 , а—д).

Скульптурные образования внутренних оборотов заметно отличаются от таковых поздних оборотов. У некоторых ядер внутренних оборотов при $D \sim 3,2-4,2$ мм, $B \sim 1,2$ мм, $v \sim 1-1,5$ мм, $T \sim 2-2,2$ мм боковые стороны характеризуются наличием узких промежутков, как бы пережимов, разделяющих сравнительно широкие, плоские или слегка вздутые участки оборота. Эти пережимы иногда прослеживаются на вентральной стороне, а чаще имеют место только на боковых сторонах, затухая к вентральной (рис. 1, E^1 , а; Ж, а; З, а); в единственном случае нечетко выраженные пережимы наблюдались при сохранившейся раковине. Иногда при указанных размерах от внешней части боковых сторон на отдельных участках оборота между пережимами отходят и пересекают вентральную сторону 4—5 тонких, очень слабо заметных штрихов, наблюдавшихся только на ядрах (рис. 1, Ж, а; З, а).

Интересно отметить, что среди изученного материала присутствуют ядра внутренних оборотов с диаметром преимущественно около 3,2—4,2 мм, характеризующиеся очень слабо выраженной вентральной бороздкой с еле заметным килем посередине (рис. 1, Ж, б). Обычно бороздка с килем исчезает раньше появления четких боковых ребер.

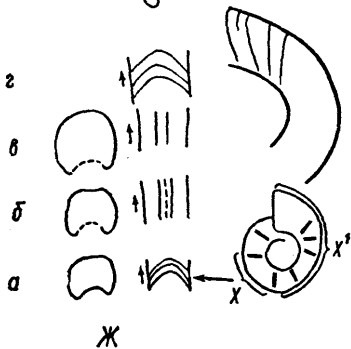
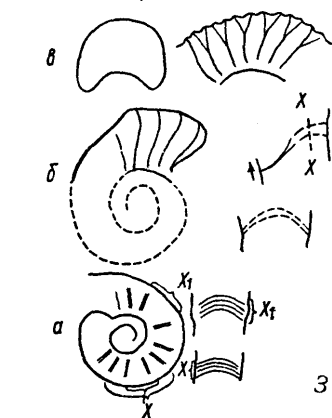
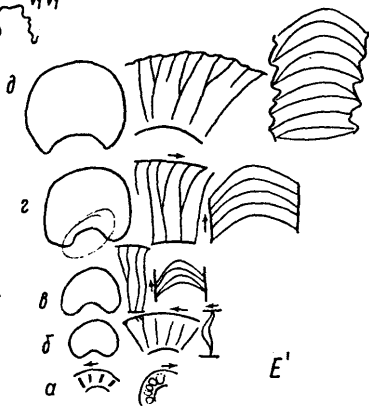
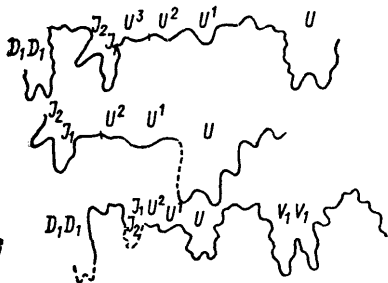
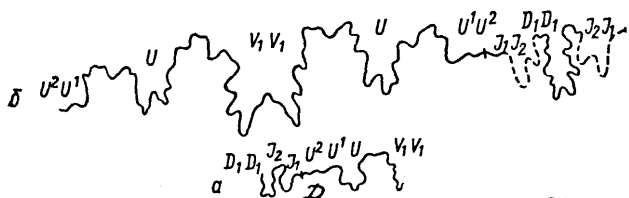
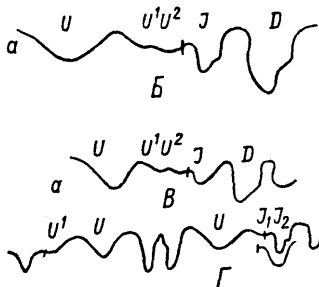
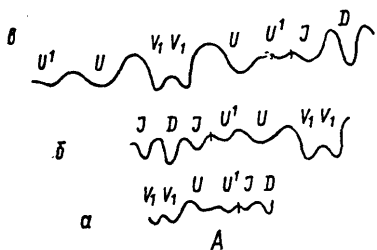
При $B \sim 3$ мм, $v \sim 2,5$ мм, $T \sim 3,2-4$ мм (рис. О, E^1 , в; З, в) характер ребристости становится полностью аналогичным характеру ребристости взрослых экземпляров. Какую-либо связь между строением и развитием лопастной линии, с одной стороны, и характером поперечного сечения и ребер, с другой стороны, установить не удалось.

Dactylioceras? aff. kanense Mc Larn

Табл. I, фиг. 4

К виду *Dactylioceras? aff. kanense* Mc Larn условно отнесен единственный экземпляр из нашей коллекции; его родовая принадлежность также условна, потому что наряду с признаками, характерными для представителей рода *Dactylioceras*, на ранних оборотах его отмечается как бы недоразвитая фибуляция ребер. М. Ховарт [10, стр. 406] считает, что в составе рода *Dactylioceras* присутствуют виды с фибуляцией ребер на внутренних оборотах. Не имея сравнительного материала, мы условно рассматриваем вид, о котором идет речь, в составе рода *Dactylioceras*.

Некоторые стадии развития лопастной линии представлены на рис. 2, А, в—е. При $v \sim 1,5$ мм, $T \sim 2,5$ мм (рис. 2, А, в) почти одновременно с расчленением лопасти I на большую вентральную и меньшую дорсальную ветви у шва (во всяком случае в правой части линии) закладываются две лопасти: с внешней и с внутренней стороны от шва; индексация этих лопастей вызывает некоторые затруднения; условно мы индексом U^2 обозначаем лопасть, расположенную с внешней стороны от шва, а индексом U^3 — лопасть, расположенную с внутренней стороны между лопастями U^2 и I (рис. 2, А, в). В левой части линии, как это видно из дальнейшего развития (рис. 2, А, д), по-видимому, закладывается только одна лопасть, которая может уверенно обозначаться индексом U^2 . Таким образом, здесь наблюдается некоторая асимметрия в строе-



нии левой и правой частей лопастной линии. Итак, при $v \sim 1,5$ мм, $T \sim 2,5$ мм (рис. 2, А, в) лопастная линия характеризуется уже всеми основными элементами, свойственными лопастной линии взрослых особей, и ее формула имеет следующий вид: $(V_1V_1)UU^1U^2: (U^3) (I_1I_2) (D_1D_1)$.

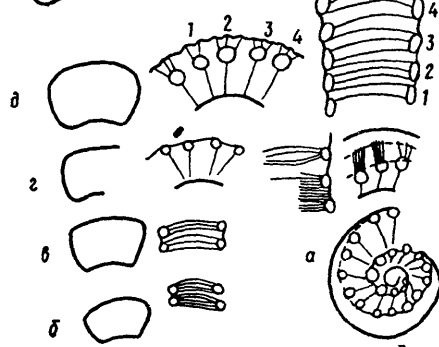
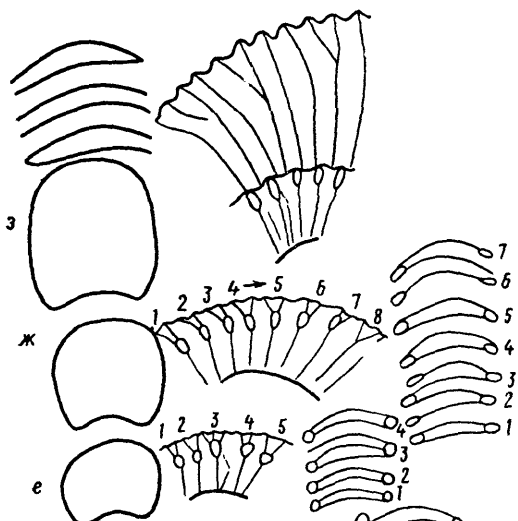
В строении лопастной линии при $B \sim 2$ мм, $v \sim 1,5-1,8$ мм, $T \sim 2,5-3$ мм (рис. 2, А, в, г) обращает на себя внимание значительно бо́льшая рассеченность стенок лопасти (V_1V_1) , вентральной стенки лопасти U и седла $(V_1V_1)/U$, расположенных в пределах вентральной стороны, на которой практически отсутствуют ребра и наблюдаются только штрихи. Дорсальная стенка лопасти U , седло U/U^1 и лопасть U^1 , расположенные в пределах боковой стороны, на которой уже развиты довольно грубые боковые ребра, по существу совсем не расчленены (рис. 2, А, г). Дорсальный отрезок лопастной линии характеризуется, так же как и вентральный отрезок, бо́льшей рассеченностью, чем отрезок, ограниченный боковой стороной. В дальнейшем эти различия сглаживаются (рис. 2, А, д, е). При $B \sim 2$ мм, $v \sim 1,8$ мм, $T \sim 3$ мм намечается расчленение вентральной ветви лопасти I , в результате чего эта последняя приобретает вид трехраздельной (рис. 2, А, г— e^1). При $B \sim 2,5$ мм, $v \sim 2,2$ мм, $T \sim 3,5$ мм правая часть лопастной линии будет иметь следующую формулу: $(V_1V_1)UU^1U^2(U^3) (I_3I_1I_2) (D_1D_1)$ (рис. 2, А, д); левая часть линии $(V_1V_1)UU^1U^2(I_3I_1I_2) (D_1D_1)$. Лопастей более высокого ранга при увеличении размеров не образуется. Дорсальная лопасть довольно глубокая. При $B \sim 3,8$ мм, $v \sim 3,5$ мм, $T \sim 4,5$ мм высота срединного седла дорсальной лопасти составляет $1/5$ ее глубины (рис. 2, А, е).

Не решая окончательно вопроса о родовой принадлежности нашей формы из-за недостатка материала, отметим, что О. Шиндевольф [13, стр. 562, 563] трехраздельную внутреннюю лопасть считает характерным признаком для представителей рода *Catacoeloceras*.

Изменения в процессе онтогенеза поперечного сечения и характера ребристости показаны на рис. 2, А¹, а—з. Форма сечения оборотов постепенно изменяется от субтрапецевидной (рис. 2, А¹, б—г) до субпрямоугольной с толщиной, превышающей внешнюю высоту (рис. 2, А¹, д—ж) и овальной (рис. 2, А¹, з).

Скульптура внутренних и внешних оборотов очень различна. При $D \sim 4,3$ мм (рис. 2, А¹, а) боковые стороны наиболее внутренних из видимых оборотов имеют только округлые бугорки; боковые ребра на

Рис. 1. Изменение лопастной линии, поперечного сечения и орнаментации в онтогенезе *Dactyloceras* ex *g. commune* (Sow.), обр. 153; р. Наротлыккол (бассейн р. Кубани); средний тоар. А: а ($B \sim 1$ мм, $v \sim 0,8$ мм, $T \sim 1,2$ мм; $\times \sim 10,5$); б ($B \sim 1,4$ мм, $v \sim 1$ мм, $T \sim 1,8$ мм; $\times \sim 10,5$); в ($B \sim 1,5$ мм, $v \sim 1,2$ мм, $T \sim 2$ мм; $\times \sim 10,5$). Б: а ($v \sim 1,4-1,5$ мм; $\times \sim 21$). В: а ($v \sim 1,4-1,5$ мм; $\times \sim 12$). Г: а ($B \sim 1,5$ мм, $v \sim 1$ мм, $T \sim 2$ мм; $\times \sim 10,5$). Д: а ($B \sim 2$ мм, $v \sim 1,8$ мм, $T \sim 2$ мм; $\times \sim 7$); б ($B \sim 4,5$ мм, $v \sim 3,5$ мм, $T \sim 3,2$ мм; $\times \sim 7$). Е: б ($B \sim 2,5$ мм, $v \sim 2$ мм, $T \sim 3$ мм; $\times \sim 7$); в ($B \sim 3$ мм, $v \sim 2,5$ мм, $T \sim 4$ мм; $\times \sim 7$); г ($B \sim 5$ мм, $v \sim 4$ мм, $T \sim 6$ мм; $\times \sim 7$); д ($B \sim 6$ мм, $v \sim 5$ мм, $T \sim 6,2$ мм, $\times \sim 7$). Е¹: а ($D \sim 4$ мм, $T \sim 2$ мм, $\times \sim 2,4$); б ($B \sim 2,5$ мм, $v \sim 2$ мм, $T \sim 3$ мм; $\times \sim 2,4$); в ($B \sim 3$ мм, $v \sim 2,5$ мм, $T \sim 4$ мм; $\times \sim 2,4$); г ($B \sim 5$ мм, $v \sim 4$ мм, $T \sim 6$ мм; $\times \sim 2,4$); д ($B \sim 6$ мм, $v \sim 5$ мм, $T \sim 6,2$ мм; $\times \sim 2,4$). Ж: а, б ($D \sim 3,2$ мм, $v \sim 1,2$ мм, $T \sim 1$ мм; $\times \sim 2$); в ($B \sim 2,5$ мм, $v \sim 2$ мм, $T \sim 3$ мм; $\times \sim 4$); х¹ — часть оборота с вентральной бороздкой; в, г ($D \sim 5$ мм, $B \sim 2$ мм, $v \sim 1,8$ мм, $T \sim 2$ мм; $\times \sim 4$); з: а ($D \sim 4,5$ мм, $T \sim 2$ мм; $\times \sim 4$); х, х¹ — штрихи на вентральной стороне, отходящие от широких ребер вздутий на боковых сторонах; видны также углубления на боковой стороне, разделяющие широкие ребра (видны только с одной стороны); б ($D \sim 6$ мм, $T \sim 2,2$ мм; $\times \sim 4$); ХХ — середина вентральной стороны; в ($B \sim 2,5$ мм, $v \sim 2$ мм, $T \sim 3$ мм; $\times \sim 4$)



этой стадии не наблюдались. В дальнейшем появляются вначале слабо, а затем четко выраженные боковые ребра, как бы отходящие от бугорков назад (т. е. наклоненные вперед) (рис. 2, А¹, а). Позже направленные ребер приближается к радиальному. В начале оборота при Д ~ 4,3 мм, в ~ 1,5 мм, Т ~ 2,5 мм, а также при В ~ 2 мм, в ~ 1,8 мм, Т ~ 3 мм (рис. 2, А¹, б, г) на сохранившейся раковине видны отходящие от каждого бугорка и тянущиеся через вентральную сторону к соответствующему бугорку противоположной стороны 4—5 вентральных штрихов. В дальнейшем скульптура существенно меняется. Резкие радиально направленные ребра заканчиваются вентролатеральными бугорками, от которых на вентральную сторону отходит сначала преимущественно по три, а потом преимущественно по два хорошо развитых ребра (рис. 2, А¹, д—ж). На второй половине жилой камеры бугорки исчезают, а дихотомирующие ребра разделены одним или двумя недихотомирующими ребрами (рис. 2, А¹, з). Начиная от размеров В ~ 3,8 мм, в ~ 3,5 мм, Т ~ 4,5 мм, пока бугорки еще хорошо выражены, появляется намек на фибуляцию ребер (рис. 2, А¹, е). Всего, включая начало жилой камеры, в четырех случаях наблюдалось появление как бы дополнительных ребер, немного не доходящих до соответствующего бугорка (рис. 2, А¹, е, з — предпоследний оборот).

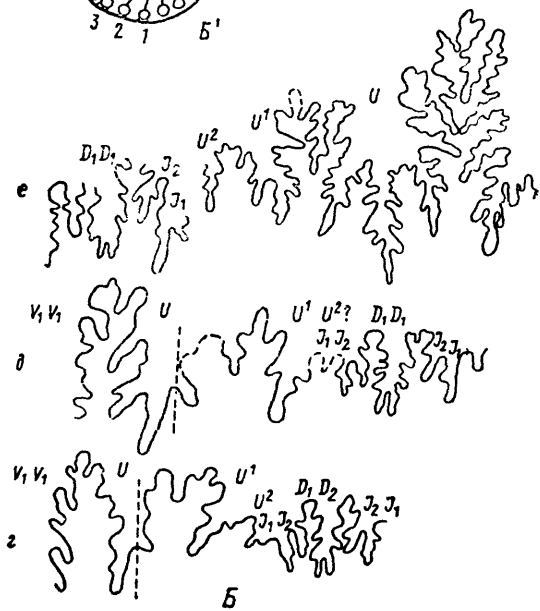
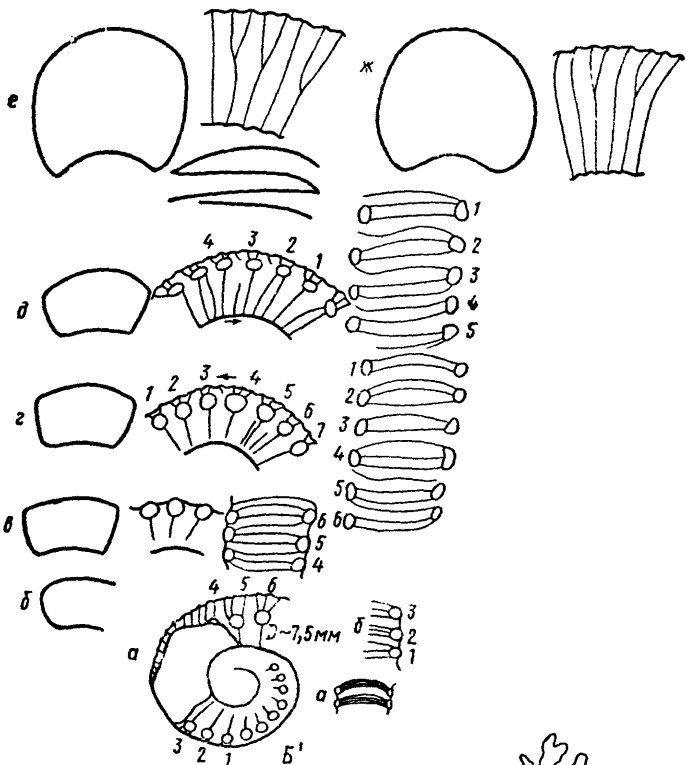
Nodicoeloceras sp.

Табл. I, фиг. 5а, 5б, 5в, 5г

В коллекции имеется неполной сохранности экземпляр, который мы рассматриваем в составе рода *Nodicoeloceras* Buckman, 1926.

Лопастную линию на самых ранних оборотах снять не удалось. При В ~ 2,8 мм, в ~ 2,5—3 мм, Т ~ 4—4,5 мм лопастная линия характеризуется всеми элементами, свойственными представителям дактилоцератид, т. е. ее формула имеет вид: $(V_1V_1)UU^1U^2:(I_1I_2)(D_1D_1)$ (рис. 3, Б, г). Лопасть U^2 без всяких сомнений расположена с внешней стороны от шва. Лопастей UU^1 , U^2 трехраздельны. При указанных размерах лопасть I разделена на две почти совершенно равные ветви. При В ~ 3,2 мм, в ~ 3 мм, Т ~ 4,8 мм высота срединного седла дорсальной лопасти составляет $\frac{1}{4}$ ее глубины (рис. 3, Б, д). Характер рассеченности лопастей и седел, расположенных в пределах вентральной, боковых и дорсальной сторон, почти одинаков (рис. 3, Б, г). В дальнейшем рассеченность лопастной линии значительно возрастает. При размерах В ~ 9 мм, в ~ 7 мм, Т ~ 9,5 мм наблюдается особенно интенсивная рассеченность и седел и лопастей (рис. 3, Б, е). При только что указанных размерах вентральная и дорсальная ветви лопасти I перестают быть равными: значительно увеличивается вентральная ветвь (I_1) по сравнению с дорсальной ветвью (I_2) (рис. 3, Б, е).

Рис. 2. Изменение лопастной линии, поперечного сечения и орнаментации в онтогенезе *Dactyloceras?* aff. *kanense* Mc Leagn., обр. 116; р. Уруп; средний тоар. А: в (в ~ 1,5 мм, Т ~ 2,5 мм; × ~ 7); г (В ~ 2 мм, в ~ 1,8 мм, Т ~ 3 мм; × ~ 7); д (В ~ 2,5 мм, в ~ 2,2 мм, Т ~ 3,5 мм; × ~ 7); е (В ~ 3,8 мм, в ~ 3,5 мм, Т ~ 4,5 мм; × ~ 7); е¹ (В ~ 3,8 мм, в ~ 3,5 мм, Т ~ 4,5 мм; × ~ 6); А¹: а (Д ~ 4,3 мм, в ~ 1,5 мм, Т ~ 2,5 мм; × ~ 4); б (в ~ 1,2 мм, Т ~ 2 мм; × ~ 4); в (в ~ 1,5 мм, Т ~ 2,5 мм; × ~ 4); г (В ~ 2 мм, в ~ 1,8 мм, Т ~ 3 мм; × ~ 4); д (В ~ 2,5 мм, в ~ 2,2 мм, Т ~ 3,5 мм; × ~ 4); е (В ~ 3,8 мм, в ~ 3,5 мм, Т ~ 4,5 мм; ~ 3); ж (В ~ 5 мм, в ~ 4,5 мм, Т ~ 5,2 мм; ~ 3); з (жилая камера В ~ 7 мм, в ~ 6,5 мм, Т ~ 6,8 мм; ~ 3)



Онтогенетические изменения поперечного сечения и характера скульптуры показаны на рис. 3, Б¹, а—ж. Форма сечения оборотов изменяется от субтрапециевидной (рис. 3, Б¹, б—д) до субквадратной (рис. 3, Б¹, е) и, наконец, до поперечно-овальной на жилой камере (рис. 3, Б¹, ж). Существенно изменяются в процессе онтогенеза скульптурные образования. В начале оборота при $D \sim 7,5$ мм в скульптуре боковых сторон основную роль играют бугорки, от которых как бы отходят, несколько отклоняясь, назад (т. е. наклоненные вперед) сравнительно слабые боковые ребра (рис. 3, Б¹, а), при сохранившейся раковине на этой стадии видно, что от вентролатеральных бугорков отходит, пересекая вентральную сторону, до 6 слабо заметных штрихов, причленяющихся к соответствующим бугоркам противоположной боковой стороны (рис. 3, Б¹, а). Несколько позже в пределах того же оборота боковые ребра усиливаются, а на ядре видны отходящие по три от каждого бугорка вентральные ребра (рис. 3, Б¹, б). На отрезке оборота с размерами $B \sim 2,8-3,2$ мм, $v \sim 2,5-3$ мм, $T \sim 4-4,5$ мм при сохраняющемся субтрапециевидном сечении у боковых ребер впервые появляются признаки фибуляции (рис. 3, Б¹, г). Особенности ветвления ребер можно видеть на том же рисунке. При $B \sim 3,2$ мм, $v \sim 3$ мм, $T \sim 4,8$ мм (рис. 3, Б¹, д) наблюдаются частые фибулирующие ребра, которые затем становятся более редкими. На отрезке оборота с $B \sim 4$ мм, $v \sim 3,8$ мм, $T \sim 5$ мм поперечное сечение меняется от трапециевидного к поперечно-овальному. При $B \sim 9$ мм, $v \sim 7$ мм, $T \sim 9,5$ мм (рис. 3, Б¹, е) вентролатеральные бугорки исчезают полностью так же, как и фибуляция ребер. Характер ребристости становится близким к ребристости последнего оборота *Nodicoeloceras crassoides* (Simps.) [7, стр. 89 в; 8, стр. 118].

Некоторые выводы. В изученном материале обращает на себя внимание различный характер сечения молодых оборотов *Dactyloceras* ex gr. *commune* (Sow.), с одной стороны, и *Dactyloceras?* aff. *kanense* Mc Larn и *Nodicoeloceras* sp. — с другой. Как уже указывалось, ранние обороты *Dactyloceras* ex gr. *commune* имеют овальное или субовальное сечение (см. рис. 1, Е¹, з), а ранние обороты *Dactyloceras?* aff. *kanense* и *Nodicoeloceras* sp. характеризуются трапециевидным сечением (см. рис. 2, А¹, б—д; рис. 3, Б¹, б—д). Различия между названными видами имеются и в характере скульптуры внутренних оборотов. Боковым сторонам ранних оборотов *Dactyloceras* ex gr. *commune* свойственны широкие слабые вздугия, разделенные узкими промежутками (см. рис. 1, Е¹, а; Ж, а; 3, а); у некоторых экземпляров иногда от вздутий отходят и пересекают вентральную сторону 4—5 тонких еле заметных штрихов (см. рис. 1, Ж, а; 3, а) на отдельных участках ядра вентральная сторона иногда имеет очень слабую бороздку с тонким килем посередине (см. рис. 1, Ж, б). Характер ребристости, присущий взрослым формам, впервые наблюдается при $B \sim 2,5-3$ мм, $v \sim 2-2,5$ мм, $T \sim 3-4$ мм (см. рис. 1, Е, в; 3, в). Подчеркнем, что четко выраженные вентролатеральные бугорки полностью отсутствуют в скульптуре *Dactyloceras* ex gr. *commune*.

Рис. 3. Изменение лопастной линии, поперечного сечения и орнаментации в онтогенезе *Nodicoeloceras* sp., обр. 116; р. Уруп; средний тоар. Б: г ($B \sim 2,8$ мм, $v \sim 2,5-3$ мм, $T \sim 4-4,5$ мм; $\times \sim 7$); д ($B \sim 3,2$ мм, $v \sim 3$ мм, $T \sim 4,8$ мм; $\times \sim 7$); е ($B \sim 9$ мм, $v \sim 7$ мм, $T \sim 9,5$; $\times \sim 4,2$). Б¹: а ($D \sim 7,5$ мм, $T \sim 2,1$ мм; $\times \sim 3$); б ($T \sim 2,8$; $\times \sim 3$); в ($v \sim 2,5$ мм, $T \sim 4$ мм; $\times \sim 3$); г ($B \sim 3,2$ мм, $v \sim 3$ мм, $T \sim 4,5$ мм; $\times \sim 3$); д ($B \sim 3,2$ мм, $v \sim 3$ мм, $T \sim 4,8$ мм; $\times \sim 3$); е ($B \sim 9$ мм, $v \sim 7$ мм, $T \sim 9,5$ мм; $\times \sim 2,4$); ж ($B \sim 14$ мм, $v \sim 13$ мм, $T \sim 16$ мм; $\times \sim 1,5$)

На ранних стадиях развития у *Dactylioceras*? aff. *kanense* и *Nodicoeloceras* sp. в отличие от *Dactylioceras* ex gr. *commune* основную роль в орнаментации боковых сторон играют сначала четко выраженные бугорки, а затем бугорки и ребра, среди которых имеются фибулирующие; вентральная сторона на этих стадиях у двух первых форм при сохранившейся раковине покрыта тонкими штрихами, часть из которых в количестве 4—6 отходит от бугорков (рис. 2, А¹, б, г; 3, В¹, а), остальные располагаются в промежутках между бугорками.

По наблюдениям А. Хайетта [11], представители родов *Coeloceras* Hyatt, 1867, *Deroceras* Hyatt, 1867, *Eoderoceras* Spath, 1925 из семейства *Eoderoceratidae* Spath, 1929 после наиболее ранней гладкой стадии развития проходят стадию с хорошо выраженными бугорками на боковых сторонах третьего и четвертого оборота, затем, по свидетельству Хайетта, бугорки вытягиваются в ребра. Очень ограниченный материал, которым мы располагаем, исключает возможность каких-либо однозначных выводов о родственных связях между семействами *Dactylioceratidae* и *Eoderoceratidae*. Однако, как нам кажется, при решении этого вопроса нельзя упускать из вида возможное сходство ранних оборотов у некоторых представителей этих семейств.

Обобщим полученные данные о характере развития и особенностях строения лопастной линии изученных видов.

1. У различных экземпляров *Dactylioceras* ex gr. *commune* заложение лопасти U² происходит то раньше, то позже расщепления лопасти I на вентральную и дорсальную ветви (см. стр. 113). Это явление, вероятно, следует связывать с индивидуальной изменчивостью.

2. В строении лопастной линии трех рассматриваемых представителей семейства *Dactylioceratidae* обращает на себя внимание большая степень расчлененности лопастей и седел у *Dactylioceras* aff. *kanense* и *Nodicoeloceras* sp. по сравнению с *Dactylioceras* ex gr. *commune* при близких размерах (см. рис. 2, 3 и рис. 1, Д, Е).

3. Три названных вида характеризуются сравнительно глубокой дорсальной лопастью с относительно низким срединным седлом, высота которого достигает около $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ глубины дорсальной лопасти.

А. А. Дагис [3, стр. 24] считает, что узкая глубокая дорсальная лопасть, разделенная невысоким срединным седлом, свойственна подсемейству *Dactylioceratinae* Hyatt, 1867 в противоположность выделяемому этим автором подсемейству *Kedonoceratinae* A. Dagis, 1968, характеризующемуся широкой неглубокой дорсальной лопастью с высоким срединным седлом. Судя по этим признакам, рассматриваемые виды должны были бы, вероятно, относиться к подсемейству *Dactylioceratinae* Hyatt, 1867. Однако, нам кажется, что названных признаков недостаточно для выделения подсемейств, пока на большем материале не изучена связь строения лопастной линии с поперечным сечением оборота, а также изменения соотношения глубины дорсальной лопасти и высоты срединного седла этой лопасти в онтогенезе различных дактилиocerатид. Кроме того, с нашей точки зрения, при выделении подсемейств должно учитываться характер строения ранних оборотов. Небезынтересно мнение О. Шиндевольфа относительно систематического значения внутренней (т. е. дорсальной по терминологии, принятой нами) лопасти. Он пишет: «...если Зальфельд на основании строения внутренней лопасти хочет связать *Catacoeloceras* с *Haugia*, *Dactylioceras* с *Grammoceras* и *Dumortieria*, то это хорошо показывает, к каким явным ошибкам приводит одностороннее принятие во внимание внутренней лопасти и переоценка ее филогенетического значения» [13, стр. 563].

4 По характеру строения внутренней боковой лопасти I *Dactyloceras*? aff. *kanense*, у которого эта лопасть трехраздельна, отличается от *D. ex gr commune* и *Nodicoeloceras* sp с двураздельной лопастью Шиндевольф, придающий большое систематическое значение характеру внутренней боковой лопасти I (U_1 по терминологии этого автора) [13, стр 562, 563], указывает, что трехвершинное строение этой лопасти в рамках семейства *Dactyloceratidae* свойственно представителям рода *Catacoeloceras* Buckman, 1923 [13, стр 563, рис 149] Однако неясно, почему только что упомянутый автор, как нам кажется, правильно отвергая особое значение дорсальной лопасти как критерия для систематики, придает исключительное систематическое значение внутренней боковой лопасти

Имея в своем распоряжении единственный экземпляр, характеризующийся трехраздельной внутренней боковой лопастью, мы не можем оценить значение указанного признака для систематики, но воздерживаемся от отнесения рассматриваемого экземпляра к роду *Catacoeloceras*, тем более что остальные черты строения его раковины ничем не напоминают представителей этого рода

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Аркелл В Юрские отложения земного шара М, ИЛ, 1961
- 2 Безносков Н В К систематике юрских Ammonitida АН СССР «Палеонтологический журнал», 1960, № 1
- 3 Дагис А А Тоарские аммониты (*Dactyloceratidae*) севера Сибири М, 1968
- 4 Крымгольц Г. Я. Методика определения мезозойских головоногих Л, 1960
- 5 Руженцев В Е Филогенетическая система палеозойских аммонидей «Бюл МОИП», отд геол, 1957, т 32, вып 2
- 6 Arkell W a oth Treatise on Invertebrate Paleontology, pt L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea «Bull Geol Soc America and Univ Kansas Press», 1957
- 7 Buckman S S Yorkshire type ammonites pt XI, 1913
- 8 Dean W T, Donovan D T and Howarth M K The Liassic ammonite zones and subzones of the north west european province «Bull British mus natur history» geology», 1961, vol 4, No 10
- 9 Fischer R Die *Dactyloceratidae* (Ammonoidea) der Kammerker (Nordtirol) und die Zonengliederung des alpinen Toarcien «Abhandl Bayer Akad Wiss», math naturwiss Kl 1967, Nr 126
- 10 Howarth M K The Yorkshire type ammonites and nautiloids of Young and Bird Phillips and Martin Simpson «Palaeontology» 1962, vol 5, pt 1
- 11 Hyatt A The fossil cephalopods of the Museum of comparative zoology «Bull Mus Comp Zoology», 1869 vol 1
- 12 Сапунов У Тоарски амонити от семейства *Dactyloceratidae* от Западна България «Тр геол Бълг», сер палеонтол 1963 кн 5
- 13 Schindewolf O Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten Lief I «Abhandl Akad Wiss Liter», math naturwiss Kl 1962 Nr 8