

Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. 120 с.—вклейка.

Приведены данные о темпах и формах эволюции кораллов на рубеже девона и карбона на примере ругоз Омолонского массива, сведения о таксономическом составе пермских теребратулид Приморья. Излагаются результаты онто-филогенетических исследований раннепермских и поздне-меловых аммоноидей (*Pronoritidae*, *Medlicottidae*, *Desmoceratidae*). Приведены новые данные о внутреннем строении раковины палеозойских остракод (*Darwinulidae*). Описаны новые таксоны пермских брахиопод, меловых двусторчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков. Дана характеристика палеосукцессии на рубеже мела и палеогена на юге Сахалина.

Сборник рассчитан на палеобиологов, биологов, геологов.

Издано по решению Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственные редакторы д-р геол.-минер. наук М. Н. Грамм,
д-р геол.-минер. наук Ю. Д. Захаров

ОНТОГЕНЕЗ ПЕРМСКИХ PRONORITIDAE И MEDLICOTTIIDAE И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕРАТИТОВ

Ю. Д. ЗАХАРОВ



Проект № 203 («Пермо-триасовые события в восточной части области Тетис и их межконтинентальная корреляция») Международной программы геологической корреляции

Project N 203 («Permo-Triassic events of Eastern Tethys region and their intercontinental correlation») of the International Geological Correlation Programme

Проблема происхождения мезозойских аммоноидей издавна привлекает внимание специалистов. Существует мнение, что цератиты, т. е. предковая группа филлоцератид и литоцератид, произошли от сем. *Daelitidae* [Schindewolf, 1961—1968; Руженцев, 1962; Spinoso et al., 1975]; последнее же, согласно В. Е. Руженцеву, принадлежит отряду *Agoniatitida*. В. В. Дружин, М. Ф. Богословская и Л. А. Догужаева [1976], однако, выразили сомнение в достоверности происхождения цератитов от агониатитов.

Целью настоящей статьи является изложение новых сведений по онтогенезу *Pronoritidae* и *Medlicottiidae* и рассмотрение некоторых вопросов в связи с проблемой происхождения цератитов. В основу статьи положены результаты исследований пермских аммоноидей Южного Урала и Памира.

Принятые обозначения: Vc — высота седла просутуры, $Шс$ — ширина седла просутуры (в средней его части), $D^1_{пр}$ и $D^2_{пр}$ — размеры протоконха в медиальной плоскости, $Ш_{пр}$ — ширина протоконха, $D^1_{ц}$ и $D^2_{ц}$ — размеры цекума в медиальной плоскости; $D^1_{ам}$ и $D^2_{ам}$ — размеры аммонителлы, $Vм$ — высота оборота в медиальном сечении, P — ретроанонитовый тип септальных трубок, $Дл. т$ — длина септальной трубки, $Дс$ — диаметр сифона, V — вентральное положение сифона, $Vк$ — высота гидростатической камеры, $Дл. к$ — длина гидростатической камеры, $(U=MS)$ — ауксилярная лопасть значительной протяженности, состоящая из мелких зубчиков и извилин, $(U=SS)$ — ауксилярная лопасть значительной протяженности, состоящая из серии элементов, многие из которых имеют облик самостоятельных лопастей (предполагается, что значительная часть этих элементов возникает синхронно). Прочие из использованных обозначений являются общеизвестными [Руженцев, 1962].

При подготовке рукописи к печати ценные советы были получены от М. Ф. Богословской и В. В. Друщица. В сборах коллекций пермских аммоноидей принимали участие А. С. Губенко (Актюбинская обл. 1976 г.), Б. В. Кочиркевич и Г. П. Цыбина (Памир, 1978 г.). Съемку на СЭМ производили Б. В. Дакус и А. В. Шапошников (БПИ ДВНЦ АН СССР).

Стадии развития у представителей семейств Dapaelitidae, Pronogitidae и Medlicottiidae

В развитии аммоноидей различается пять стадий: 1 — эмбриональная, 2 — аммонителловая, 3 — подростная, 4 — ювенильная и 5 — взрослая с двумя подстадиями — зрелой и геронтической [Huatt, 1889, 1894, 1897; Друщиц, Хиами, 1969, 1970; Савельев, 1969; Иванов, 1971; Захаров, Кривошапкина, 1976; Захаров, 1984].

В эмбриональную стадию формируется протококх, первичная жилая камера, одна—две септы. Все карбонатные элементы скелета сложены призматическими слоями. Х. К. Эрбен [Erben, 1962; Erben et al., 1968] ограничивает эмбриональную стадию аммоноидей временем формирования только протококха, но это не находит поддержки многих исследователей [Друщиц, Хиами, 1970; Друщиц и др., 1977; Друщиц, Догужаева, 1981; Захаров, 1971, 1978; Иванов, 1971; Birkelund, 1980; Kulicki, 1979].

Стадия аммонителлы сравнительно кратковременная, соответствует, по мнению В. В. Друщица и Н. Хиами, времени формирования первичного (непионического) валика. В рассматриваемую стадию у всех аммоноидей начинает формироваться перламутровый слой, в результате чего раковина приобретает двухслойное строение (состоит из призматического и перламутрового слоев). Формирование первичного валика и его своеобразной структуры — свидетельство существенного замедления и приостановления роста. По представлению В. В. Друщица и Л. А. Догужаевой [1981], аммонителла, вышедшая из яйцевой оболочки, вела планктонный образ жизни. По мнению И. С. Барскова [1982], аммоноидеи на этой стадии проходили вторично-личиночное развитие.

Адолецентная стадия (от *adolescencia lat.* — молодость, юность, отрочество) соответствует торпидальному периоду крайне замедленного роста [Захаров, 1978] за исключением времени формирования первичного валика. (Первоначально две упомянутые выше стадии постэмбрионального периода обозначались мною как стадия аммонителлы). Формируемая в течение этой стадии стенка раковины двух-, четырехслойная, в конце данной стадии у некоторых групп аммоноидей появляются морщинистый и внутренний призматический слой; изменяется строение септ в связи с секрецией исключительно перламутрового слоя (септы эмбриональной стадии имеют призматическую структуру; в стадию аммонителлы септы, видимо, не отлагались); формируются основные элементы лопастной линии (у некоторых аммоноидей зафиксированы случаи редукции отдельных лопастей), а также зачаток скульптуры — у скульптурированных форм.

Ювенильная стадия, соответствующая периоду выраженного роста (фреквентальному периоду), характеризуется заметным утолщением стенки раковины за счет внутреннего призматического слоя, в меньшей степени — перламутрового слоя, формированием грубых элементов скульптуры (у скульптурированных форм), усложнением лопастных линий. Септы ювенильной стадии однослойные (перламутровые); исключение составляют, видимо, лишь некоторые мезозойские аммоноидеи [Birkelund, Hansen, 1968; Birkelund, 1980; Захаров, Грабовская, 1984], имеющие более сложную структуру септ.

Взрослая стадия соответствует крайне неравномерному (иррегулярному) периоду роста. Она характеризуется максимальным усложнением основных элементов лопастной линии, появлением дополнительных приумбиликальных лопастей. На взрослой стадии более заметными становятся признаки полового диморфизма [Callomon, 1963; Makowski, 1963; Захаров, 1969]. На геронтической подстадии нередко появляются своеобразные черты скульптуры, отсутствующие на более ранних стадиях онтогенеза.

Эмбриональная стадия

Сем. *Daraelitidae*. По данным М. Ф. Богословской [1959, 1962], представители *Daraelites elegans* Tchernow обладают мелким протоконхом ($D^1_{пр}=0,45$ мм, $Ш_{пр}=0,59-0,70$ мм) яйцевидной и веретеновидной формы; Дам=1,06 мм, просутура латиселлатного типа, примасутура, очевидно, трехлопастная.

Сем. *Propronitidae*. Сведения о внутреннем строении раковины рода *Neopronorites* получены на основании изучения 2 видов: *N. skvorzovi* (табл. 1) и *N. permicus* [Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959]. Эмбрионы этих видов отличаются по размеру (Дам первого составляет 1,12—1,21 мм, второго — 0,96—1,10 мм). Показатель спирали I оборота раковины *N. skvorzovi* составляет 3,5; протоконхи имеют средние и крупные размеры ($D^1_{пр}=0,59-0,70$ мм, $D^2_{пр}=0,53-0,61$ мм, $Ш_{пр}=0,68-0,75$ мм), форма их яйцевидная (табл. II, фиг. 1—4). Форма меньших по размеру протоконхов *N. permicus* от яйцевидной до веретеновидной ($D^1_{пр}=0,44-0,56$ мм, $Ш_{пр}=0,67-0,70$ мм). Кромка раковины *N. skvorzovi* короткая (до 0,01 мм) и имеет на своем крае округлое вздутие (табл. II, фиг. 9); толщина стенки протоконха в апикальной части составляет 0,010 мм, у кромки — 0,017 мм, вблизи просепты — 0,028 мм (табл. III, фиг. 1—3, 6). Жилая камера аммонителлы *N. skvorzovi* ($\alpha=283-320^\circ$) короче таковой *N. permicus* ($\alpha=340^\circ$). Цекум *N. skvorzovi* представляет собой вытянутое и изогнутое образование с двумя поперечными пережимами (табл. III, фиг. 1, 2; табл. IV, фиг. 7). Почти две трети цекума располагаются в пределах протоконха. Апикальный край цекума широкий, округленно-уплощенный; просифон состоит из двух элементов: конуса, охватывающего апикальную часть цекума, и связки цилиндрической формы (табл. IV, фиг. 6, 7) длиной до 0,08—0,15 мм (результаты исследования внутреннего строения цекума *Neopronorites* и *Artioceras* приведены в разделе «Новые данные...»). Диаметр апикальной части сифона составляет 0,6—0,8 мм (табл. V, фиг. 1). Просепта *N. skvorzovi* толще примасепты (табл. V, фиг. 2, 3; табл. VI, фиг. 1) — на этом основании предполагается, что только одна септа была сформирована в эмбриональный период. Просутура *Neopronorites* от латиселлатной до ангустиселлатной ($Вс/Шс=0,75-1,50$), однолопастная (рис. 1, а).

Сведения о *Sakmarites vulgaris* [Богословская, 1959] показывают, что его эмбриональные элементы по форме и размерам ($D^1_{пр}=0,44-0,54$ мм, $Ш_{пр}=0,70$ мм, $D^1_{ц}=0,28$ мм, $D^2_{ц}=1,0-1,1$ мм) практически неотличимы от соответствующих образований *Neopronorites permicus*, если не принимать во внимание то обстоятельство, что жилая камера аммонителлы *Sakmarites* несколько короче ($\alpha=310-320^\circ$). Длина связки просифона *Sakmarites* весьма короткая (около 0,05 мм).

Сем. *Medlicottiidae*. Протоконх *Artioceras rhipaeum* мелкий ($D^1_{пр}=0,23-0,28$ мм, $Ш_{пр}=0,37-0,43$ мм); форма его меняется от шаровидной до веретеновидной (табл. II, фиг. 5).

Диаметр протоконха *Artinskia artiensis*, судя по данным М. Ф. Богословской [1959] и новым материалам, колеблется от 0,29 до 0,43—

Пределы индивидуальной изменчивости признаков

Вид	№ экз.	Размер протоконха, мм			Размер цекума, мм		Длина просифона, мм	Длина кромки, мм
		Д ¹ пр	Д ² пр	Шпр	Д ¹ ц	Д ² ц		
N. s.	24/811	0,70	0,61	—	0,39	0,13	0,08	—
	25/811	0,69	0,57	—	0,31	0,12	0,15	—
	26/811	0,66	0,58	—	—	—	—	—
	27/811	0,65	0,59	—	—	0,14	0,14	—
	28/811	0,65	0,57	—	0,35	0,14	—	0,01
	29/811	0,64	0,58	—	—	—	—	—
	5/811	0,62	—	0,75	—	0,12	—	—
	30/811	0,62	0,58	—	0,31	0,11	—	—
	31/811	0,61	0,54	—	—	0,11	—	—
	32/811	0,60	—	0,71	—	—	—	—
	33/811	0,59	—	0,75	—	0,14	—	—
	34/811	—	—	—	0,30	0,12	—	—
	12/811	0,59	—	0,75	—	0,11	—	—
	35/811	0,59	0,53	—	—	—	—	—
	4/811	0,59	—	0,75	—	—	—	—
	36/811	—	—	0,74	—	—	—	—
	37/811	—	—	0,68	—	—	—	—
N. p.	1349	0,44—0,56	—	0,67—0,70	—	—	—	—

Вид	№ экз.	Диаметр сифона, мм					Число камер			
		0	I	II	III	IV	I	II	III	IV
N. s.	24/811	0,08	—	0,09	0,19	0,29	12	15	14	15
	25/811	0,06	0,06	0,10	0,19	—	11	12	15	14
	26/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	27/811	—	0,06	0,09	0,13	—	13	14	13	15
	28/811	0,06	0,07	0,10	0,16	0,21	11	12	14	14
	29/811	—	—	0,05	0,10	—	—	—	—	—
	5/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	30/811	0,06	0,06	0,09	0,12	—	—	—	—	—
	31/811	—	—	0,13	0,20	0,33	—	—	—	—
	32/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	33/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	34/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	35/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	4/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	36/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	37/811	—	—	—	—	—	—	—	—	—
N. p.	1349	—	—	—	—	—	—	—	—	

Примечание. Условные обозначения см. в тексте; римскими цифрами обозначены виды: N. s. — *Neopronorites skvorzovi* (Tcher.), N. p. — *N. permicus* (Tcher.). По N. p.

0,44 мм, форма его шаровидная (Шпр=0,39 мм) (табл. 2); Дам=0,90 мм; *Artinskia* отличается от прочих представителей рассматриваемого семейства наиболее длинной жилой камерой аммонителлы ($\alpha = 345^\circ$).

Протоконх *Medlicottia orbignyana* также мелкий (Д¹пр=0,34 мм, Шпр=0,42 мм), шаровидный; Дам=0,72 мм; $\alpha = 320-340^\circ$ [Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959]. Цекум *Artinskia* и *Medlicottia* по форме напоминает цекум *Daraelites*, *Neopronorites* и *Sakmarites*, но более вытянутый. Просифон *Artinskia* и *Medlicottia* имеет весьма короткую связку (0,03—0,05 мм).

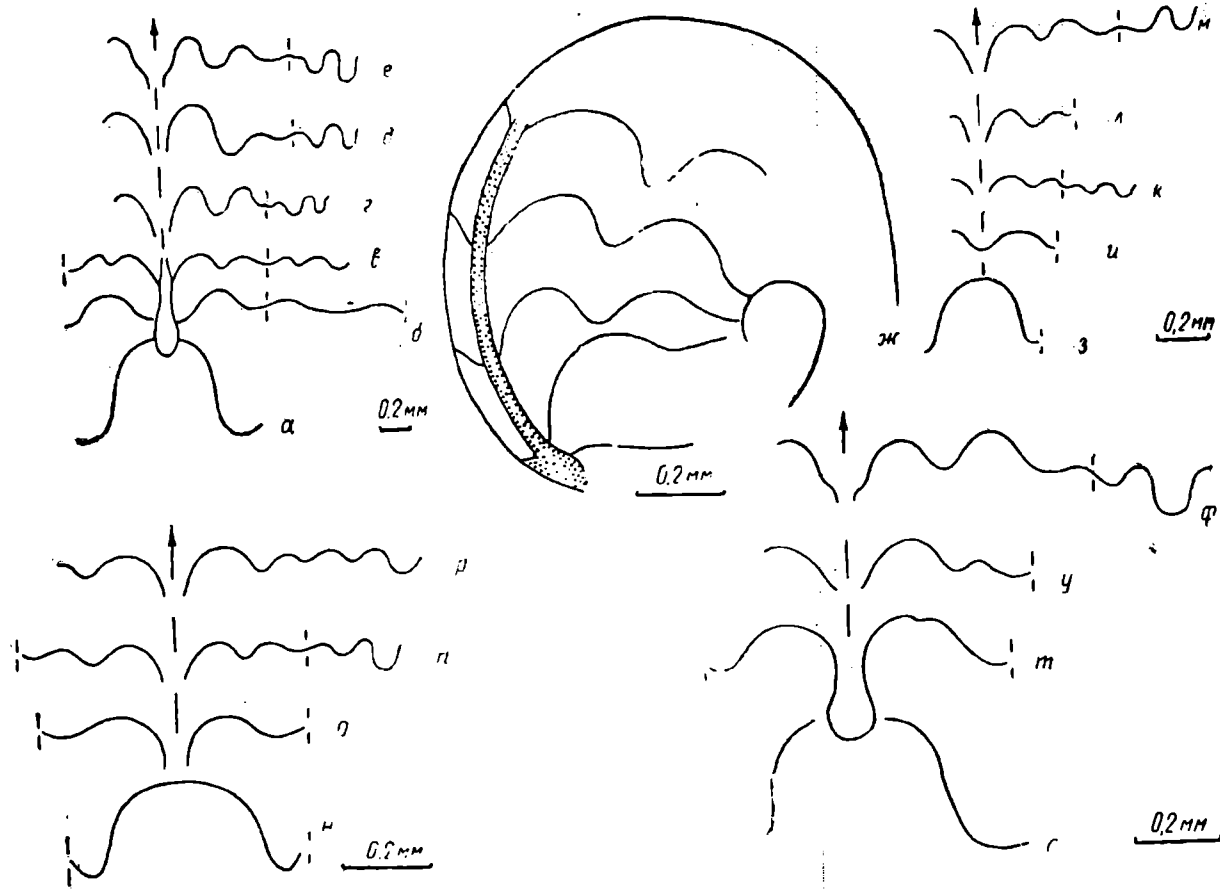


Рис. 1. Ранний онтогенез лопастной линии представителей Progonitidae и Medicottiidae. а-ж — *Neopronorites skvorzovi* (Tchernov), экз. № 15/811: а — просутура; б — примасутура; в — третья сутура; г — при $V=0,39$ мм, начало I оборота; д — при $V=0,59$ мм, начало II оборота; е — при $V=0,67$ мм, начало второй половины II оборота; ж — взаимное расположение пяти первых сатур, экз. № 22/811; Урал, р. Актасты, артинский ярус; з-м — *Artioceras rhaeum* (Ruzhencev), экз. № 18/811; з — просутура; и — примасутура; к — при $V=0,19$ мм; л — при $V=0,21$ мм; м — при $V=0,37$ мм; местонахождение и возраст те же; н-р — *Artinskia artiensis* (Grunewaldt), экз. № 20/811; н — просутура; о — примасутура; и — третья сутура; р — седьмая сутура при $V=0,24$ мм; местонахождение и возраст те же; с-ф — *Medicottia intermedia* Ruzhencev, экз. № 21/811; с — просутура; т — примасутура; у — третья сутура; ф — при $V=0,42$ мм; местонахождение и возраст те же

Внутреннее строение раковины *Daraelitidae* *Pronoritidae* и *Medlicottidae*

Вид	№ экз., коллекции	Д ¹ пр, мм	Д ² пр, мм	Шпр, мм	Д ¹ ц, мм	Д ² ц, мм	Д ¹ ам, мм	α°
<i>Daraelites elegans</i> Tcher.	ПИН 1349	0,45	—	0,59—0,70	—	—	1,06	
<i>Sakmarites vulgaris</i> (Karp.)	ПИН 1349	0,44—0,54	—	0,70	0,28	0,12	1,0—1,1	310—320
<i>Artioceras rhipaeum</i> Ruzh.	8/811	0,28	—	0,37	0,07	—	—	—
	38/811	0,23	—	0,43	—	—	—	—
<i>Artinskia artiensis</i> Grun.	1349	0,43—0,44	—	0,39	0,25	0,09	0,90	345
	10/811	0,29	—	0,39	0,07	—	—	—
<i>Medlicottia intermedia</i> Ruzh.	11/811	0,43	0,31	0,45				
<i>M. orbignyana</i> (Vern.)	ПИН 1349	0,34	—	0,42	0,21	0,08	0,72	326—330
<i>M. orbignyi</i> Tcher.		—	—	—	—	—	—	340

Примечание. Условные обозначения см. в тексте. По *Daraelites*, *Sakmarites*, *Artinskia* и *Medlicottia* (коллекция ПИН 1349) использованы данные М. Ф. Богословской [1959] и М. Н. Шульги-Нестеренко [1926].

Скульптура жилой камеры аммонителлы представителей перечисленных родов гладкая.

Адолесцентная стадия

Сем. *Pronoritidae*. Исследование особенностей роста *Neopronorites skvorzovi* на основе изучения структуры фрагмокона (рис. 2) позволило определить продолжительность адолесцентной стадии этого вида, совпадающей, очевидно, с торпидальным периодом роста [Захаров, 1978], за исключением времени формирования первичного валика. Завершилась она, очевидно, формированием септ в середине II оборота фрагмокона; в конце этой стадии раковина *Neopronorites* вместе с жилой камерой имела, по-видимому, два с лишним оборота, составляя в диаметре 2,90—3,30 мм (при диаметре фрагмокона 1,7—2,0 мм). Скульптура гладкая. Положение сифона у исследованных *Pronoritidae* крайнее вентральное; диаметр его в пределах I оборота фрагмокона не превышает 0,06 мм. Септальные трубки I оборота фрагмокона ретроанитовые, длинные (в конце I оборота Дл.т/Дс=1,6). Первая камера фрагмокона существенно редуцирована — Дл.к=0,55 мм; длина трех последующих камер составляет соответственно 1,72 мм, 3,44 и 2,78 мм. Все камеры I оборота умеренно высокие (Дл.к/Вм=0,69—0,85), септы в медиальном сечении слабовыпуклые (выпуклая их часть обращена вперед). Число камер в 1 обороте фрагмокона 11—13. Представляется, что в адолесцентную стадию возникло около 19 септ.

Примасура трехлопастная (рис. 1, б). При формировании следующей септы (3-й септы) имела место одновременная закладка двух лопастей: боковой — L и внутренней боковой — I (рис. 1, б). Данная особенность онтогенеза свидетельствует о том, что лопастная линия у представителей сем. *Pronoritidae* развивалась по VLU-типу, свойственному развитию гониатитов, а не по VU-типу, как это принято считать в настоящее время. К такому же выводу первоначально пришел и В. Е. Руженцев [1949], но, не имея достаточно полного материала по раннему онтогенезу рассматриваемой группы (им анализировалась

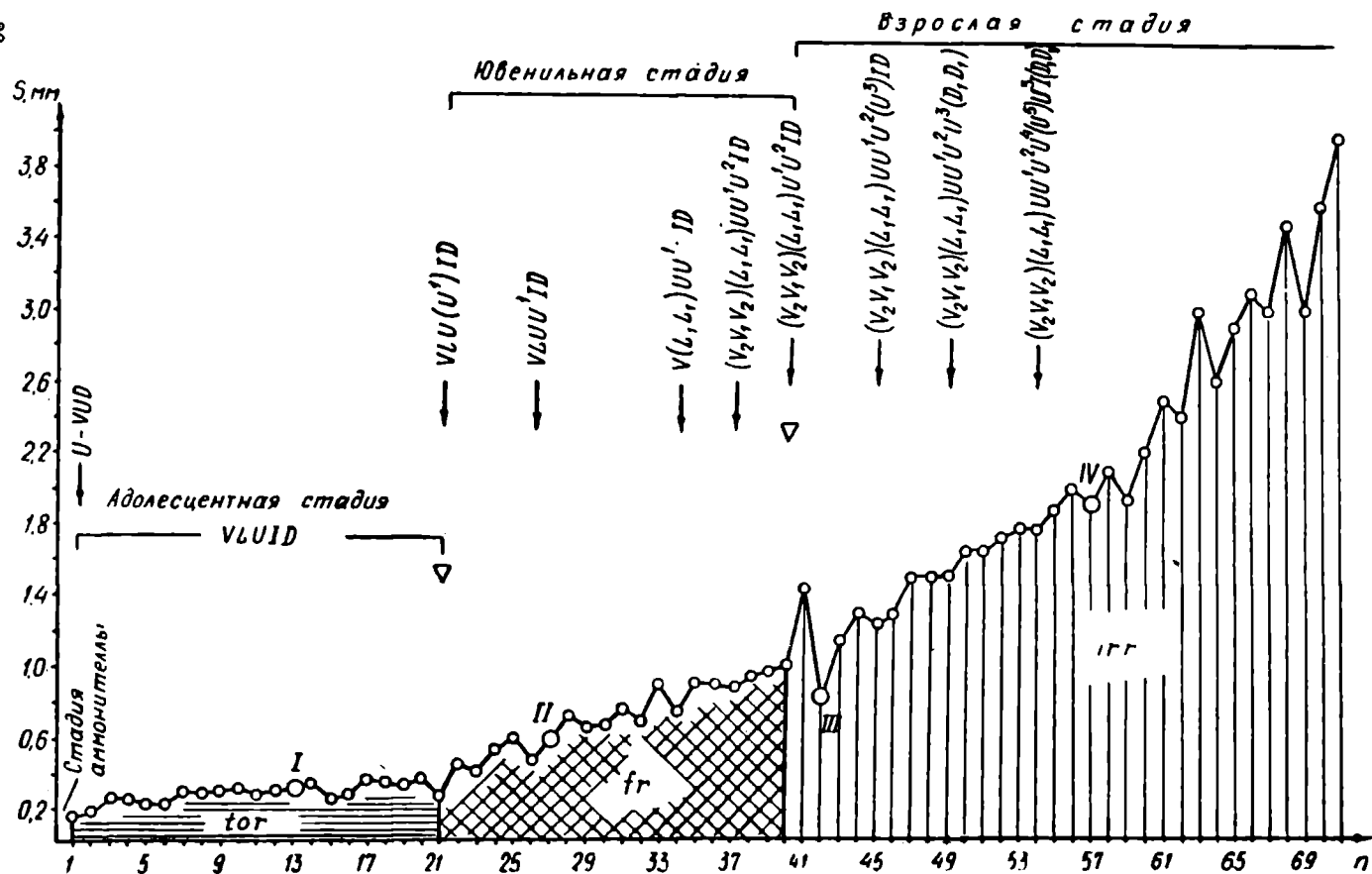


Рис. 2. Скачкообразный характер роста и развития *Neopronogites skvorzovi* (Tchernow), экз. № 23/811. S — расстояние между перегородками (длина камер) в мм, n — номера камер, tor — торпидальный период роста [Захаров, 1978], fr — фреквентальный период роста, irr — иррегулярный период роста. Римскими цифрами обозначены окончания соответствующих оборотов фрагмокона

только наружная часть ранних сутур), он впоследствии изменил свое мнение о раннем онтогенезе *Dagaelitidae*, *Pronoritidae* и *Medlicottiidae* [Руженцев, 1956, 1960, 1962]. На протяжении адолесцентной стадии *Pronoritidae*, за исключением ее начала, сутура остается пятилопастной — VLUID. Пользуясь методом изучения межсептальных расстояний [Захаров, Кривошапкина, 1976; Захаров, 1978], можно предполагать, что продолжительность рассматриваемой стадии *Neopronorites skvorzovi*, характеризующейся замедленным ростом (рис. 2), составляла около 2—2,5 лет.

Сем. *Medlicottiidae*. *Artioceras rhipaeum* (рис. 1, з—м) и *Artinskia artiensis* (рис. 1, н—р) по характеру развития лопастной линии на ранней стадии онтогенеза близки *Neopronorites skvorzovi*. В отличие от этих видов, *Medlicottia intermedia* обладает, по-видимому, зачатком боковой лопасти в примасутуре (рис. 1, т); предполагается, что данный элемент превращается в хорошо индивидуализированную лопасть в пределах третьей сутуры.

Ювенильная стадия

Ювенильная стадия *Neopronorites skvorzovi* совпадает, очевидно, с фреквентальным периодом роста, в течение которого сформировались вторая половина II оборота и почти весь III оборот фрагмокона (рис. 2). По завершении данной стадии, характеризующейся ускоренным ростом, раковина имела, учитывая длину жилой камеры, не более трех и трех четвертей оборота и достигала около 7,0—9,5 мм в диаметре (диаметр фрагмокона составлял 4,40—5,60 мм). В конце ювенильной стадии (когда формировалось начало IV оборота раковины) произошло резкое изменение пропорций наружного оборота за счет увеличения его ширины. Положение сифона крайнее вентральное, диаметр его в конце II оборота колеблется от 0,05 до 0,13 мм, в конце III оборота — от 0,10 до 0,20 мм. Септальные трубки ретроанитовые, средние и длинные (Дл.т/Дс=1,1—1,7) в конце II и длинные (Дл.т/Дс=2,1—2,3) в конце III оборотов (табл. III, фиг. 4). Судя по данным М. Ф. Богословской [1959], септальные трубки *Sakmarites vulgaris* также длинные в конце III оборота. Камеры *Neopronorites skvorzovi* (II и III обороты) умеренно высокие (Дл.к/Вм=0,77), септы в медиальном сечении сильновыпуклые, ориентированные выпуклостью вперед; число камер в каждом из этих оборотов 12—15. Предполагается, что в течение ювенильной стадии возникало около 21 септ. Начало ювенильной стадии совпадает с формированием умбиликальной лопасти U^1 ; в конце стадии появляются основные признаки взрослой сутуры: трехраздельность вентральной лопасти и двураздельность боковой лопасти: $VLU(U^1) ID \rightarrow V(L_1L_1)UU^1 : ID \rightarrow (V_2V_1V_2)(L_1L_1)UU^1 : ID$. Продолжительность ювенильной стадии рассматриваемого вида равна, как предполагается, продолжительности адолесцентной стадии.

Особенности роста и развития *Artioceras* и *Artinskia* менее изучены. Предполагается, что образование и развитие умбиликальной лопасти U^1 у *Artioceras* и *Artinskia*, как и у *Neopronorites*, произошло у ювенильную стадию (обнаружена при $V=0,54$ мм у *Artioceras rhipaeum* и при $V=0,69$ мм у *Artinskia artiensis*).

Взрослая стадия

Начало взрослой стадии *Neopronorites skvorzovi* совпадает, очевидно, с началом иррегулярного периода роста. Первые признаки крайне неравномерного роста, свойственного этому периоду, обнаруживаются в конце III оборота фрагмокона. Наиболее крупные представители

рассматриваемого вида обладают раковинами с шестью—семью оборотами (диаметром более 50 мм). Положение сифона крайнее вентральное, диаметр его в конце IV оборота фрагмокона составляет 0,21—0,29 мм. Септальные трубки IV (табл. III, фиг. 5) и первой половины V оборотов ретрохоанитовые длинные (Дл.т./Дс=1,8). Камеры IV оборота умеренно высокие (Дл.к./Вк=0,62), септы в медиальном сечении сильновыпуклые (ориентированы выпуклостью вперед). Число камер в IV обороте 14—15. Число септ, сформированных в течение взрослой стадии развития, достигало более 30 (при диаметре фрагмокона не менее 21 мм). В рассматриваемый период возникло большое число умбиликальных элементов лопастной линии — $(V_2V_1V_2)LUU^1U^2U^4U^6U^8U^7U^{51}{}^3J(D_1D_1)$, дорзальная лопасть становится двураздельной, ветви боковой лопасти, основание внутренней боковой лопасти (I) и некоторых умбиликальных лопастей приобретают зазубренность. Скульптура гладкая.

Представители сем. *Medlicottiidae*, в отличие от *Daraelitidae* и *Propogitidae*, приобретают на взрослой стадии своего развития существенное усложнение наружной ветви боковой лопасти за счет появления адвентивных элементов.

Основные выводы по морфогенезу и систематике исследованных аммоноидей сводятся к следующему.

1. В составе надсемейств *Daraelitaceae* и *Medlicottiaceae* наиболее крупные эмбриональные образования обнаружены у представителей *Neopronorites* и *Sakmarites*, принадлежащих единому сем. (*Propogitidae*); индивидуальная изменчивость признаков раннего онтогенеза, судя по данным исследования *Neopronorites skvorzovi* (табл. I), сравнительно невелика. Среди триасовых аммоноидей эмбриональные образования такого же размера известны у *Pseudosageceras* (табл. II, фиг. 10), *Hedenstroemia*, *Phyllocladiscites* и, по-видимому, *Otoceras*. Только протоконхи некоторых меловых *Gaudryceras* имеют более крупные размеры, чем протоконхи *Neopronorites* и *Sakmarites*.

2. Пермские *Daraelitidae*, *Propogitidae* и *Medlicottiidae* и триасовые *Sagecerataceae* представляют собой аммоноидей с наиболее длинным цекумом.

3. Длина жилой камеры аммонителлы *Medlicottiaceae* короткая или средней длины, что свойственно многим мезозойским аммоноидеям.

4. Представители сем. *Medlicottiidae* характеризуются высоким значением начального показателя спирали (это сближает их с триасовыми *Hedenstroemiidae*).

5. Как и все аммоноидей, имеющие тонкодискоидальные и тонколинзовидные раковины, *Medlicottiaceae* обладают многокамерным фрагмоконом (до 13—15 камер в каждом из оборотов).

6. Лопастные линии *Daraelitidae*, *Propogitidae* и *Medlicottiidae* развивались на ранней стадии онтогенеза по VLU-типу: U (однолопастная просутура) → VUD (трехлопастная примасутура) → VLUID (пятилопастная третья сутура).

Новые данные о строении первичной сифонной системы аммоноидей

Сифон, как известно, играет роль регулятора плавучести наружнораковинных цефалопод. Первичным сифоном аммоноидей, формирующимся в эмбриональную стадию, является цекум.

Сифон современного наутилуса окружен эпителием, который формирует органическую конхиолиновую оболочку. В центральной части сифона расположены вена с сетью трабекул, артерия и артериоли; в

соединительной ткани сифона спираулы обнаружены артериальный, венозный и целомический сосуды [Denton, Gilpin-Brown, 1966].

В. В. Друщиц, М. С. Месежников и С. Н. Алексеев [1982а, б] недавно обнаружили внутри сифона трех хорошо сохранившихся раковин *Virgatites virgatus* Buch из волжского яруса Ленинских гор (Москва) образования, интерпретируемые как обызвествленные остатки кровеносных сосудов.

Исследования структуры цекума *Neopronorites skvorzovi* из артинского яруса Южного Урала, выполненные с помощью СЭМ, показали, что связка просифона (фиксатора) имеет свое продолжение под внешней карбонатной оболочкой цекума (табл. VII, фиг. 6), где она разветвляется на серию жилковидных тел (табл. IV, фиг. 4—7; табл. VIII, фиг. 3, 4). Их предлагается называть цекумными жилками (саесит veins). Обнаруженные образования располагаются на неровной поверхности внутренней оболочки цекума. В одном из разветвлений жилки обнаружено образование, обозначенное рубчиком (табл. IV, фиг. 5). Диаметр цекумных жилок в апикальной части цекума составляет 5,3—8,0 мкм, в боковых частях цекума — до 3,5 мкм. Диаметр связки просифона у поверхности цекума достигает 11,4 мкм. Внутри некоторых из исследованных цекумов *Artioceras* и *Neopronorites* обнаружены и некоторые другие проблематичные образования, часть из которых в поперечном сечении имеет округлую форму (табл. VII, фиг. 1—3).

В двух цекумах *Artioceras rhipaeum* впервые удалось наблюдать скульптуру поверхности внутренней оболочки, обращенной в сторону центральной полости (табл. IV, фиг. 1). Она представлена серией узких и высоких складок и напоминает мембрану, выстилающую внутреннюю поверхность фрагмокона аммонойей [Bayer, 1978]. В связи с этим внутреннюю оболочку цекума, имевшую, по-видимому, хитиновый состав, предлагается называть складчатой мембраной. В привентральной части складчатой мембраны одного из экземпляров *Artioceras rhipaeum* обнаружено отверстие (пора), окруженное валиковидной структурой (табл. IV, фиг. 2, 3; табл. VIII, фиг. 5). Диаметр поры около 2,5 мкм.

Функциональное значение всех этих образований не определено. Не исключено, что цекумные жилки имеют отношение к кровеносной системе первичного сифона. При такой интерпретации можно предполагать, что просифон аммонойей играл роль не только фиксатора цекума (имел прикрепительную функцию), но и одного из элементов сифонной системы, обеспечивавших регуляцию жидкости и газа в первичной гидростатической камере — протоконхе.

Высшие таксоны аммонойей и проблема происхождения цератитов

В основу выделения крупных таксонов аммонойей положены признаки раннеонтогенетического развития [Друщиц и др., 1976; Руженцев, 1961, 1962; Шевырев, 1968, 1978; Шевырев, Ермакова, 1979; Arkell et al., 1957; Lehmann, Hillmer, 1980; Miller et al., 1957; Schindewolf, 1961—1968; Wiedmann, 1966].

Лопастная линия древнейших представителей девонских аммонойей развивалась по VU-типу. Примасура этих аммонойей трехлопастная. Как отмечалось выше, примасура пермских *Daraelitidae*, *Pronotitidae* и *Medlicottiidae* также трехлопастная, но развитие лопастной линии осуществлялось по VLU-типу. Триасовые *Sageserataceae*, происшедшие от пермских *Medlicottiaceae*, характеризуются, в отличие от них, VU-типом и имеют четырехлопастную примасуру [Захаров, 1978]. В. Е. Руженцев [1957] все эти группы аммонойей, в том числе девонские агониатиты, включал в единый отряд, однако обнаруженные

различия в раннем онтогенезе их лопастных линий позволяют рассматривать их в составе трех самостоятельных отрядов — Agoniatitida, Medlicottiida и Sagesceratida [Захаров, 1984].

К. Тейхерт [Essays in paleontology., 1967] предлагал перевести подотряд Prolecanitina (в составе Prolecanitidae, Daraelitidae, Pronoritidae, Medlicottiidae и Sagesceratidae) в ранг отряда — и это предложение было реализовано [Lehmann, Hillmer, 1980; Strübing, 1981]. Однако К. Тейхерту не было известно, что Daraelitidae, Pronoritidae и Medlicottiidae отличаются от Prolecanitidae так же, как и от девонских агониатитид, типом развития сутуры.

В настоящей работе используется следующая классификация аммоноидей, учитывающая приведенные выше данные.

1. Отряд Agoniatitida Ruzhencev. Шесть подотрядов (девять надсемейств). Девон—нижний карбон.

2. Отряд Medlicottiida Yu. Zakharov. Два надсемейства — Daraelitaceae (Daraelitidae) и Medlicottiaceae (Pronoritidae, Medlicottiidae, Episagesceratidae, Shikhanitidae, Sundaitidae). Карбон — нижний триас [Захаров, 1984].

3. Отряд Sagesceratida Yu. Zakharov. Три надсемейства — Sagescerataceae (Sagesceratidae), Hedenstroemiaceae (Hedenstroemiidae, Aspenitidae, Lanceolitidae) и Ussuriaceae (Ussuriidae). Триас [Захаров, 1978; Захаров, 1984].

4. Отряд Goniatitida Hyatt. Три подотряда (14 надсемейств). Средний девон—верхняя пермь.

5. Отряд Clumeniida Hyatt. Два подотряда (4 надсемейства). Верхний девон—нижний карбон.

6. Отряд Ceratitida Hyatt. Шесть (?) подотрядов (15 надсемейств). Пермь—триас.

7. Отряд Phylloceratida Arkell. Одно надсемейство — Phyllocerataceae. Юра—мел.

8. Отряд Lytoceratida Hyatt. Пять (?) надсемейств. Юра—мел.

9. Отряд Ammonitida Hyatt. Девять надсемейств. Юра—мел.

Сравнение особенностей развития сутуры Medlicottiida,

Отряд (подотряд)	Семейство (подсемейство)	Род	Тип развития сутуры	Число септ в примасу-туре
Paracelitina	Paracelitidae	Paracelites	VLU-тип	3
	Eothinitinae	Subeothinites		
Goniatitida		Eothinites	VLU-тип	3
	Epiglyphioceratinae	Epiglyphioceras		
		Medlicottia		
	Medlicottiidae	Artinskia		
		Artioceras		
Medlicottiida		Sakmarites	VLU-тип	3
	Pronoritidae	Neopronorites		
	Daraelitidae	Daraelites		

Данные по раннему онтогенезу *Paracelittes* [Spinosa et al., 1975] свидетельствуют о том, что по крайней мере этот род должен быть выведен из отряда Ceratitida и включен либо в самостоятельный отряд — Paracelittida, как это предлагали сделать А. А. Шевырев и С. П. Ермакова [Шевырев, 1978], позднее изменившие свое мнение [Шевырев, Ермакова, 1979], либо в отряд Goniatitida, учитывая сходство раннего онтогенеза лопастной линии *Paracelittes* и гониатитов. До проведения соответствующей ревизии подотряд Paracelittina условно рассматривается в составе отряда Ceratitida.

О. Шиндевольф и В. Е. Руженцев предполагали происхождение цератитов от Dargelittidae (Medlicottiidae), считая, что обе эти группы имеют сходный тип развития лопастной линии, отличающийся от типа развития гониатитов. Однако к настоящему времени стало известно об идентичном характере раннего онтогенеза трех крупных групп аммоноидей: Goniatitida [Руженцев, 1960], древнейших цератитов — Paracelittina [Spinosa et al., 1975; Шевырев, Ермакова, 1979] и Medlicottiidae (табл. 3). Аммоноидеи каждой из этих групп имеют трехлопастную примасуру, развитие их в раннем онтогенезе происходило по VLU-типу. В связи с уточнением особенностей онтогенеза Medlicottiidae и Paracelittina существенно расширяется круг вариантов возможных предковых групп цератитов. Накопленный к настоящему времени фактический материал оправдывает поиски предковой группы цератитов в составе как Medlicottiidae, так и Goniatitida. Результаты анализа лопастных линий Dargelittidae, Promotitidae, Medlicottiidae, Eothinitidae и Paracelittidae вместе с тем показывают, что представителям Medlicottiidae, с их многолопастной линией, вряд ли следует отдавать предпочтение в этом отношении, поскольку превращение Medlicottiidae в Paracelittina было бы сопряжено с преодолением такого сложного морфологического барьера, как превращение двенадцатилопастной сутуры в пятилопастную: $(V_2V_1V_2)LUU^1U^2U^3U^5U^7U^6U^4 \cdot I(D_1D_1)$ (Dargelittidae) $\rightarrow (V_1V_1)LUI : (D_1D_1)$ (Paracelittidae). Ранние парацельтитиды к тому же значительно эволютнее представителей Medlicottiidae

Таблица 3

Goniatitida (Eothinitidae) и Paracelittina

Формула лопастной линии на взрослой стадии	
В индексах В. Е. Руженцева	В индексах Р. Ведыкина (Wedekind)
$(V_1V_1)LUI : (D_1D_1)$	$EAU_2U_1 : I$
$? (V_1V_1)LU_2U_1U_2 : ID$	$?EAU_{2v}U_{2m}U_{2d} : U_1I$
$(V_1V_1)LU_2U_1 : U_2ID$	$EAU_{2v}U_{2m} : U_{2d}U_1I$
$(V_1V_1)LU : ID$	$EAU_2 : U_2I$
$(V_2V_1V_2)V^1V^2S^1S^1I^{17}—LUU^1U^2U^3U^5U^7U^9$ $U^{11}U^{13}U^{15}U^{17}U^{19} :$ $: U^{18}U^{16}U^{14}U^{12}U^{10}U^8U^6U^4I(D_1D_1)$	$(E_1E_mE_l)(A_vA_d)LU_2U_3U_4U_6U_8U_{10}$ $U_{12}U_{14}U_{16}U_{18}U_{20} :$ $: U_{19}U_{17}U_{15}U_{13}U_{11}U_9U_7U_5U_1I$
$(V_2V_1V_2)V^1V^2S^1S^1I^{17}I^1L_1UU^1U^2U^3U^5U^7U^9U^{11}$ $U^{13}U^{15}U^{17}U^{19} :$ $: U^{18}U^{16}U^{14}U^{12}U^{10}U^8U^6U^4I(D_1D_1)$	$(E_1E_mE_l)(A_vA_d)LU_2U_3U_4U_6$ $U_8U_{10}U_{12}U_{14}U_{16}U_{18}U_{20} :$ $: U_{19}U_{17}U_{15}U_{13}U_{11}U_9U_7U_5U_1I$
$(V_2V_1V_2)S^1S^1I^1L_1UU^1U^2U^3U^5U^7U^9U^{11}U^{13}U^{15}U^7U :$ $U^{18}U^{16}U^{14}U^{12}U^{10}U^8U^6U^4I(D_1D_1)$	$(E_1E_mE_l)(A_vA_d)LU_2U_3U_4U_6U_8U_{10}U_{12}$ $U_{14}U_{16}U_{18}U_{20} :$ $: U_{19}U_{17}U_{15}U_{13}U_{11}U_9U_7U_5U_1I$
$? (V_2V_1V_2)(L_1L_1)UU^1U^3U^5U^6 : U^4U^2I(D_1D_1)$	$? (E_1E_mE_l)(A_vA_d)LU_2U_4U_6U_7 :$ $: U_5U_3U_1I$
$(V_2V_1V_2)(L_1L_1)UU^1U^2U^4U^6U^8 : U^7U^5U^3I(D_1D_1)$	$(E_1E_mE_l)(A_vA_d)LU_2U_3U_5U_7U_9 :$ $: U_8U_6U_4U_1I$
$(V_2V_1V_2)LUU^1U^2U^3U^5U^7U^6U^4I(D_1D_1)$	$(E_1E_mE_l)ALU_2U_3U_4U_6U_8U_5U_1I$

(табл. VIII, фиг. 6—8), в том числе и *Daraelitidae*. В предполагаемой же филогенетической линии *Goniatitida* — *Paraceltitina* усматривается минимальный объем морфологических преобразований, поскольку некоторые гониатиты имеют такое же число лопастных элементов сутуры, что и ранние цератиты; к тому же гониатиты не имеют тенденции к развитию адвентивных элементов, что свойственно *Medlicottiida*. Первые парацельтитины *Paraceltites*, *Cibolites* [Zakharov, 1980] возникли в роуде (рис. 3). В связи с этим интересен тот факт, что в артинском, роудском и вордском веках существовали гониатиты *Eothinitidae* (табл. IV, фиг. 8—11; табл. VIII, фиг. 14, 15), по форме раковины и скульптуре напоминающие *Paraceltites*. В сутуре представителей данного семейства число лопастей колеблется от пяти до семи, тип раннего онтогенеза *Eothinitidae* и *Paraceltitidae* идентичен (в онтогенезе *Paraceltitidae* отмечается только сравнительно более раннее появление лопастей L и I). Все это дает основание предполагать, что непосредственными предками *Paraceltitina* являются, скорее всего,

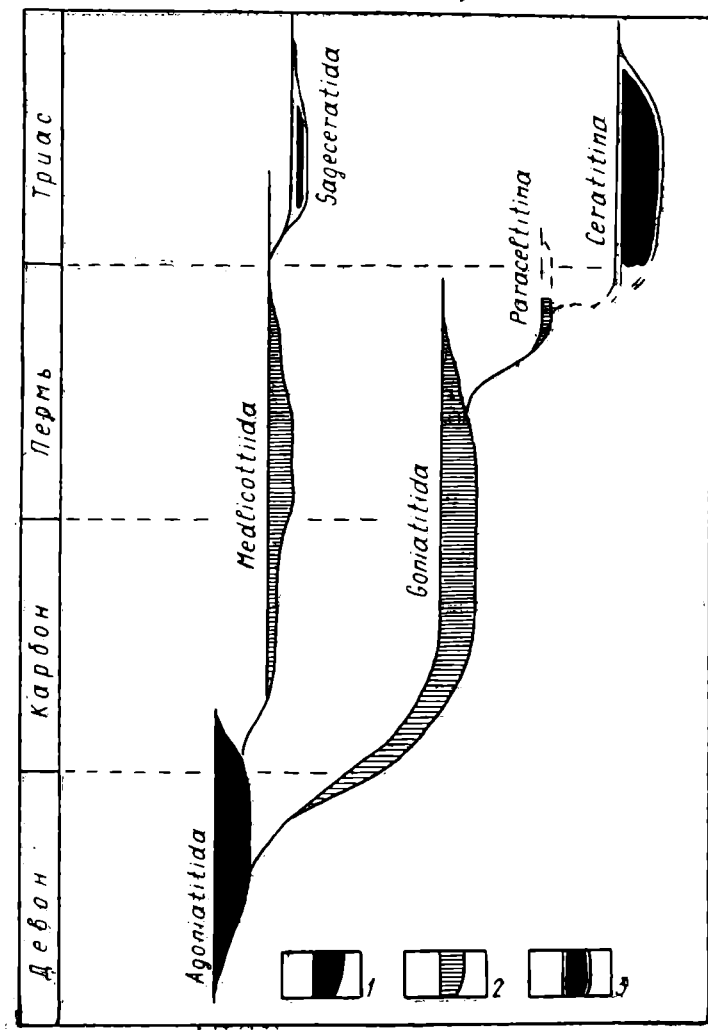


Рис. 3. Параллелизм в развитии ранних сутур в двух крупнейших ветвях аммонидей. 1 — VU — тип развития, число лопастей в примасуре — две-три; 2 — VLU — тип развития, число лопастей в примасуре три; 3 — VU — тип развития, число лопастей в примасуре четыре

Eothinitidae с наиболее примитивной лопастной линией — Epiglyphioceratinae: (V₁V₁)LU:ID (рис. 4). Представители этого подсемейства обнаружены пока только в вордских отложениях.

Проблема гомологизации элементов лопастной линии пермских и триасовых цератитов

Гомологизация элементов лопастной линии амmonoидей, принадлежащих таксонам выше надсемейственного ранга, сопряжена со значительными трудностями. Особую сложность представляет анализ признаков, развивающихся в онтогенезе регрессивно. Примером регрессивного развития отдельных элементов лопастной линии, недавно открытого К. Спинозой, В. Фернишем и Б. Гленистером [Spinosa et al., 1975], является редукция умбиликальной лопасти пермского *Paraceltites elegans*. Этот элемент хорошо выражен как в трехлопастной примасутуре, так и в пятилопастной третьей сутуре; в пределах четвертой лопастной линии лопасть U выражена только в виде небольшой извилины;

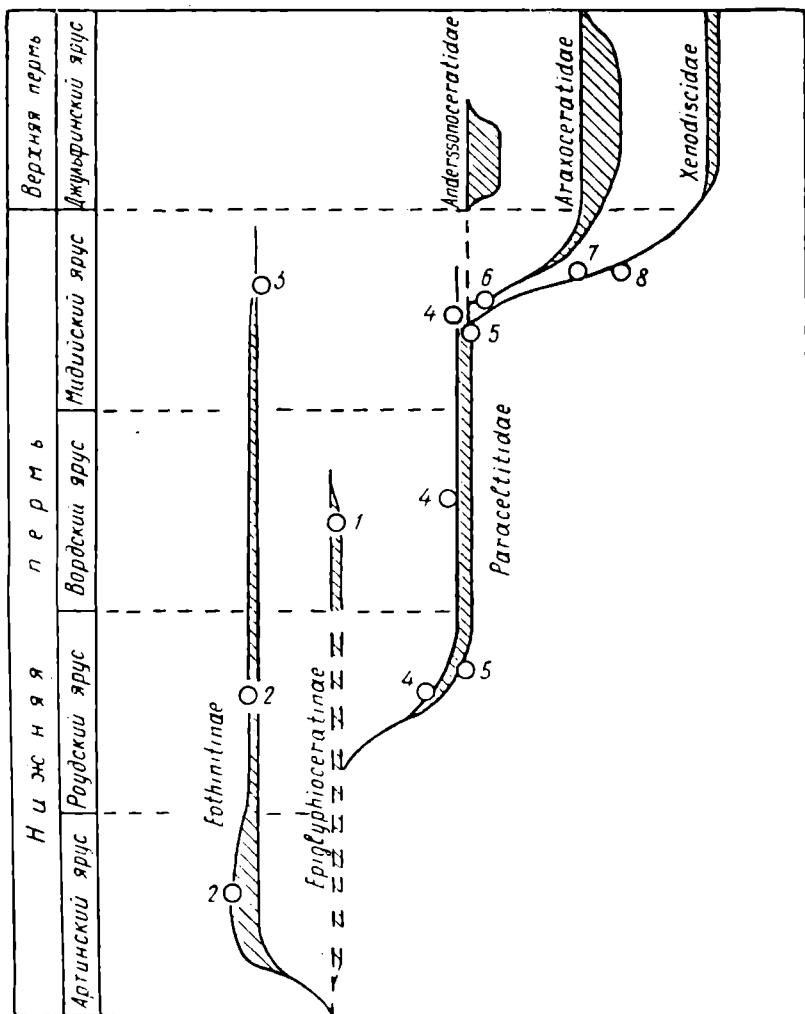


Рис. 4. Предполагаемое филогенетическое взаимоотношение гонититов (Eothinitidae) и древнейших представителей Paraceltitina. Обозначения: 1 — Epiglyphioceras, 2 — Eothinites, 3 — Subeothinites, 4 — Paraceltites, 5 — Cibolites, 6 — Eoaraxoceras, 7 — Kingoceras, 8 — Xenodiscus

в интервале при $B=0,6-1,2$ мм лопасть U не обнаруживается и сутура становится четырехлопастной: VUD (примасура) $\rightarrow VLUID$ (третья сутура) $\rightarrow VL(U)ID$ (четвертая сутура).

Лопастная линия *P. elegans* на взрослой стадии развития пятилопастная. Расшифровка онтогенеза *P. elegans* представляет собой значительный интерес, поскольку принято считать, что *Paracelites* — древнейший род цератитов, исходная форма всех мезозойских аммоноидей. К. Спиноза, В. Фёрниш и Б. Гленистер предполагают, что пятый элемент лопастной линии на взрослой стадии *P. elegans* возник на седле I/D и не гомологичен редуцированной умбиликальной лопасти. Этот вывод имеет далеко идущие последствия: отсутствие умбиликальной лопасти на взрослой стадии развития *Paracelites* исключает, по мнению американских исследователей, появление ее в онтогенезе потомков (*Ceratitina*, *Phylloceratida*, *Lytoceratida*, *Ammonitida*).

Анализ фактического материала, приводимого американскими палеонтологами, показывает, однако, что он может быть интерпретирован двояко. Пятый элемент лопастной линии взрослого *Paracelites elegans* можно интерпретировать, по-видимому, с равным основанием и в качестве производной от внутренней боковой лопасти (I), что было сделано К. Спинозой, В. Фернишем, Б. Гленистером, А. А. Шевыревым и С. П. Ермаковой, и как элемент, представляющий собой возобновленную умбиликальную лопасть (U), учитывая неполноту палеонтологического материала.

Первый вариант онтогенеза	Второй вариант онтогенеза
VUD (примасура)	VUD (примасура)
$VLU:ID$ (третья линия)	$VLU:ID$ (третья линия)
$VLI:D$ ($I, 2$)	$VLI:D$ ($I, 2$)
$(V_1V_1)LII^1: (D_1D_1)$	$(V_1V_1)LU^*I: (D_1D_1)$

U^* — восстановленная умбиликальная лопасть. Поскольку этот элемент гомологичен умбиликальной лопасти, то его можно обозначать индексом U ; римскими цифрами в скобках здесь и далее обозначен порядковый номер оборота раковины, цифра 2 обозначает вторую половину указанного оборота. Ниже более детально будет рассмотрен второй из возможных вариантов, который еще не обсуждался.

О возможности восстановления редуцированных элементов лопастной линии аммоноидей стало известно лишь недавно [Михайлова, 1976, 1978; Кривошапкина, 1978]. У исследованных И. А. Михайловой *Acanthohoplites nolani* примасура имеет пять элементов — VUU^1ID , пятилопастное строение имеют и три последующие септы; в ходе онтогенеза U^1 постепенно редуцируется и, наконец, исчезает (на протяжении почти целого оборота лопастная линия представлена четырьмя элементами). Затем сутура становится вновь пятилопастной за счет восстановления временно редуцированного элемента. Идентичное развитие лопастной линии наблюдается и у другого представителя парагоплитид — *Diadochoceras hokodsense*. Интересные наблюдения удалось выполнить и по онтогенезу лопастной линии тетрагонитид, обладающих шестилопастной примасурой [Кривошапкина, 1978]. Полученные данные свидетельствуют о неустойчивости шестого элемента сутуры (U^2) на ранних стадиях онтогенеза. У *Tetragonites epigonus*, *Saghalinites saghalinensis*, *Anagaudryceras* cf. *yamashitai* и *Zelandites japonicus* этот элемент существенно изменяется в онтогенезе до едва заметной выемки (полностью не исчезая), а затем восстанавливается на более поздних стадиях. Аналогичная картина наблюдается и в развитии *Gaudryceras tenuiliratum*; более того, у одного из экземпляров этого вида лопасть U^2 полностью исчезает в конце I оборота, но затем восстанавли-

вается: $(V_1V_1)UU^1 : (U^2) ID$ (примасура) $\rightarrow (V_1V_1)UU^1 : ID (I, 2) \rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2 : ID (II, 2) \rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2 : I(D_1D_1) (III, 1)$. Онтогенез всех упомянутых выше мезозойских аммоноидей прослежен детально на большом фактическом материале, и достоверность восстановления ранее редуцированных элементов сутуры сомнений не вызывает. Видимо, и в случае с пермским *Paracelmites elegans*, менее детально изученным, вслед за редукцией умбиликальной лопасти (U) логичнее всего ожидать ее восстановления, а не формирование новой лопасти — I'. При такой интерпретации отпадает необходимость считать, что в примасуре всех мезозойских аммоноидей отсутствует элемент, гомологичный умбиликальной лопасти.

В двух основных ветвях аммоноидей (1. Agoniatitida — Medicotitida — Sageceratida и 2. Agoniatitida — Goniatitida — Paracelmitina — Ceratitina — Lytoceratida — Ammonitida) развитие лопастной линии осуществлялось, вероятно, параллельно по единой схеме (рис. 3): в результате первой перестройки раннего онтогенеза VU-тип развития, свойственный агониатитам, заменился VLU-типом (впервые обнаруженным у гониатитов), в результате второй перестройки развитие вновь пошло по VU-типу, но при этом оно сопровождалось заменой трехлопастных примасур четырехлопастными (VUD \rightarrow VUID). Первая предполагаемая перестройка в развитии сутуры приходится на средний палеозой, вторая — на конец перми — начало триаса.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсков И. С. Об эволюции онтогенеза цефалопод. — В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1982, с. 61—79.
- Богословская М. Ф. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей. — Палеонтол. ж., 1959, № 1, с. 49—57.
- Богословская М. Ф. Артинские аммоноидеи Среднего Урала. 1962. 117 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 87).
- Друщиц В. В., Хиами Н. Некоторые вопросы изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов. — В кн.: Тез. докл. совещ. по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». М., 1969, с. 26—30.
- Друщиц В. В., Хиами Н. Строение септ престококса и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. — Палеонтол. ж., 1970, № 1, с. 35—47.
- Друщиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей. — Там же, 1976, № 1, с. 41—56.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. — Там же, 1977, № 2, с. 57—69.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Аммониты под электронным микроскопом (внутреннее строение раковины и систематика мезозойских филлоцератид, литоцератид и 6 семейств раннемеловых аммонитид). М.: Изд-во МГУ, 1981. 240 с.
- Друщиц В. В., Месежников М. С., Алексеев С. Н. Особенности строения сифонной системы у волжских аммонитов. — Палеонтол. ж., 1982а, № 4, с. 49—57.
- Друщиц В. В., Месежников М. С., Алексеев С. Н. Строение сифонной системы у аммонитов. — Докл. АН СССР, 1982б, т. 264, № 1, с. 225—228.
- Захаров Ю. Д. Проблема полового диморфизма ископаемых цефалопод как один из трудноразрешимых вопросов современной систематики. — В кн.: Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969, с. 108—127.
- Захаров Ю. Д. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя. — Палеонтол. ж., 1971, № 1, с. 27—36.
- Захаров Ю. Д., Кривошапкина В. С. Особенности роста и продолжительность формирования раковины свернутых аммоноидей. — В кн.: Палеонтол. сб., 1976, с. 34—71. (Труды/Биол.-почв. ин-т ДВНЦ АН СССР. Нов. сер.; Т. 38 (141)).
- Захаров Ю. Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Захаров Ю. Д. Рост и развитие аммоноидей. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. симпозиум по головоногим моллюскам, окт. 1982 г., Калининград. Л.: Наука, 1983.
- Захаров Ю. Д., Грабовская В. С. Строение раковины и стадии развития рода *Zelandites*. — Палеонтол. ж., 1984, № 1.
- Иванов А. Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. — Уч. зап. Ярослав. гос. пед. ин-та. Геология и палеонтология, 1971, вып. 87, с. 76—119.
- Кривошапкина В. С. Онтогенез лопастной линии поздне меловых тетрагонитид *Saxhalina*. — Палеонтол. ж., 1978, № 1, с. 69—77.
- Михайлова И. А. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. — Там же, 1976, № 1, с. 57—66.

Михайлова И. А. Типы просутуры и примасутура меловых аммонитов. — Там же, 1978, № 1, с. 78—93.

Руженцев В. Е. Систематика и эволюция семейства Pronotitidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky. 1949. 206 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 19).

Руженцев В. Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса. 1956. 274 с. (Там же; Т. 60). •

Руженцев В. Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1957, т. 32 (2), с. 49—54.

Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. 1960. 331 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 83).

Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea. Общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, I. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 243—334.

Савельев А. А. Методы филогенетических исследований на палеонтологическом материале и их классификация. — В кн.: Тез. докл. совещ. по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». М., 1969.

Шевырев А. А. Триасовые аммоноидеи Юга СССР. 1968. 92 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 119).

Шевырев А. А. Всесоюзный коллоквиум по головоногим моллюскам. — Палеонтол. ж., 1978, № 4, с. 136—137.

Шевырев А. А., Ермакова С. П. К систематике цератитов. — Там же, 1979, № 1, с. 52—58.

Шульга-Нестеренко М. Н. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1926, т. 4, № 1—2, с. 81—100.

Arkell W. J., Kummel B., Wright C. W. Mesozoic Ammonoidea. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1957, p. 80—471.

Bayer U. The impossibility of inverted suture lines in ammonites. — *Lethaia*, 1978, v. 11, p. 307—313.

Birkelund T., Hansen H. J. Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. — *Medd. Dansk. Geol. Forening*, 1968, v. 18, N 1, p. 71—78.

Birkelund T. Ammonoid shell structure. — In: The ammonoidea. Systematics Association Spec./Eds. House M. R., Senior J. R., 1980, N 18, p. 177—214.

Callomon J. H. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. — *Trans. Leicester Lit. Phil. Soc.*, 1963, v. 57, p. 21—56.

Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. On the buoyancy of the pearly Nautilus. — *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1966, v. 46, p. 723—750.

Erben H. K. Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. — *Paläontol. Z.*, 1962, B. 36, H. 1/2, S. 99—108.

Erben H. K., Flais G., Siehl A. Ammonoids: early ontogeny of ultramicroscopical shell structure. — *Nature*, 1968, v. 219, N 5152, p. 396—398.

Essays in paleontology and stratigraphy/Eds Teichert C., Yochelson E. Z., — R. C. Moore Commemorative Volume. Dept. Geol., Univ. Kansas Spec. Pub., 1967, v. 2, p. 162—210.

Hyatt A. Genesis of the Arietidae. 1889. 383 p. (Smiths. contrib. knowledge; V. 677).

Hyatt A. Phylogeny of an acquired characteristic. — *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 1894, v. 32, N 143, p. 349—647.

Hyatt A. Cycle in the life individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny). — *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, 1897, v. 32, N 10, p. 209—224.

Kulicki C. The ammonite shell: its structure, development and biological significance. — *Acta Palaeontol. Polonica*, 1979, N 39, p. 97—142.

Lehmann U., Hillmer G. Wirbellose Tiere der Vorzeit. Leitfaden der systematischen Paläontologie. Stuttgart, 1980. 340 p.

Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites. 1963. 92 p. (*Palaeontol. Polonica*; N. 12).

Miller A. K., Furnish W. M., Schindewolf O. H. Paleozoic ammonoidea. — In: Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Geol. Soc. Amer.: Univ. Kansas Press, 1957, p. 11—79.

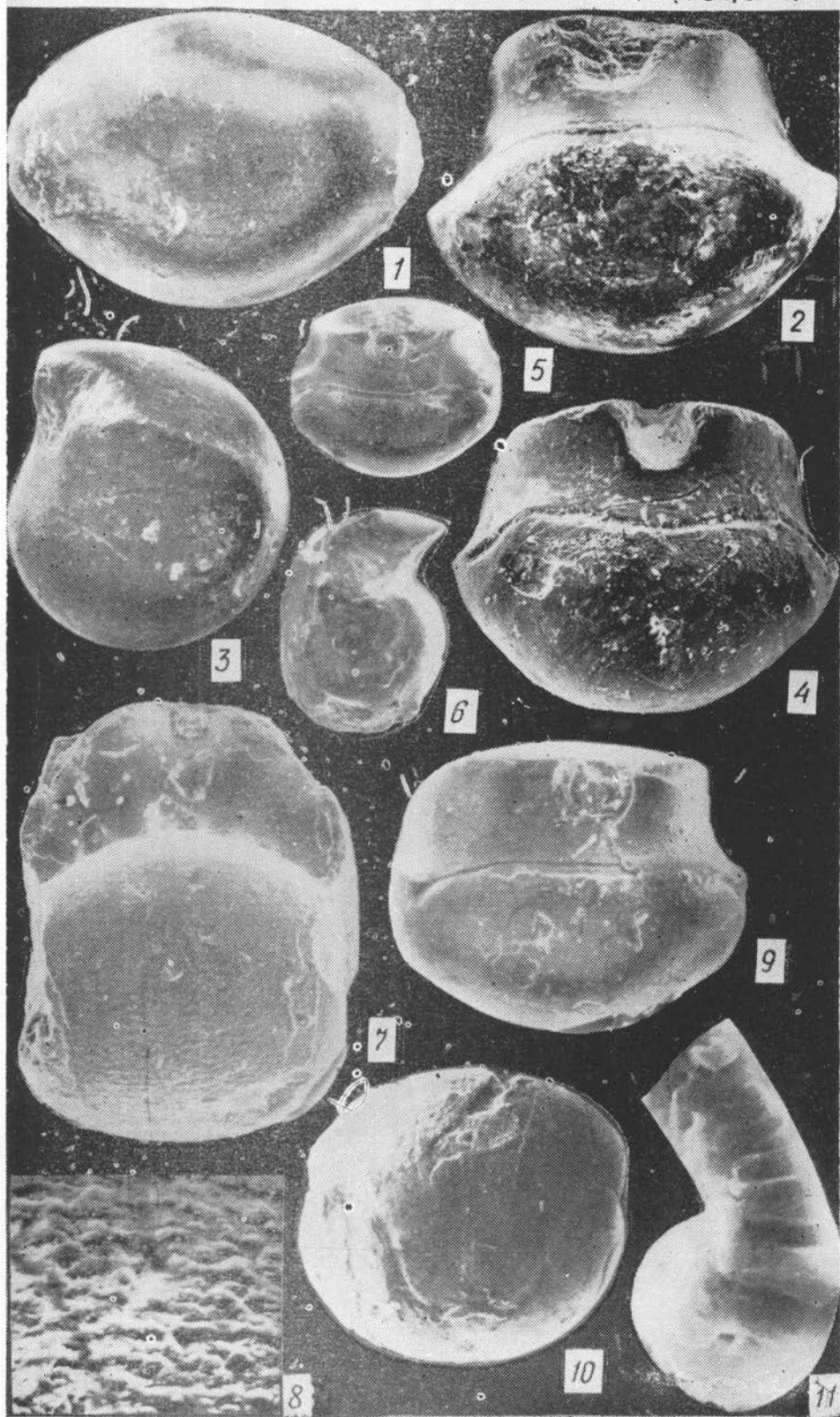
Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammonites. Lief. 1—7. Akad. Abhandl. Wiss., Mainz. Math. naturwiss. Kl. 1961—1968. 901 S.

Spinosa C., Furnish W. M., Glenister B. F. The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids. — *J. Paleontol.*, 1975, v. 49, N 2, p. 239—283.

Strübing H. Zur Evolution der Grundpläne von Cephalopoda, Ammonoidea und Neoammonoidea. Teil. 1. — *Zool. Beitr.*, 1981a, N. F., B. 27, H. 1, S. 37—65; 1981b, N. F., B. 27, H. 2—3, S. 223—266.

Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen: Ein Überblick. I Teil. — *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.*, 1966, B. 125, H. 1—3.

Zakharov Yu. D. [Захаров Ю. Д.] Geographical differentiation of Permian and Lower Triassic invertebrates and the main centres of ammonoid migration. — *Riv. Ital. Paleontol.*, 1980, v. 85, N 3—4, p. 665—682.





1



4



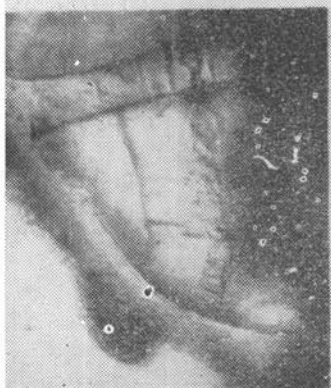
2



5



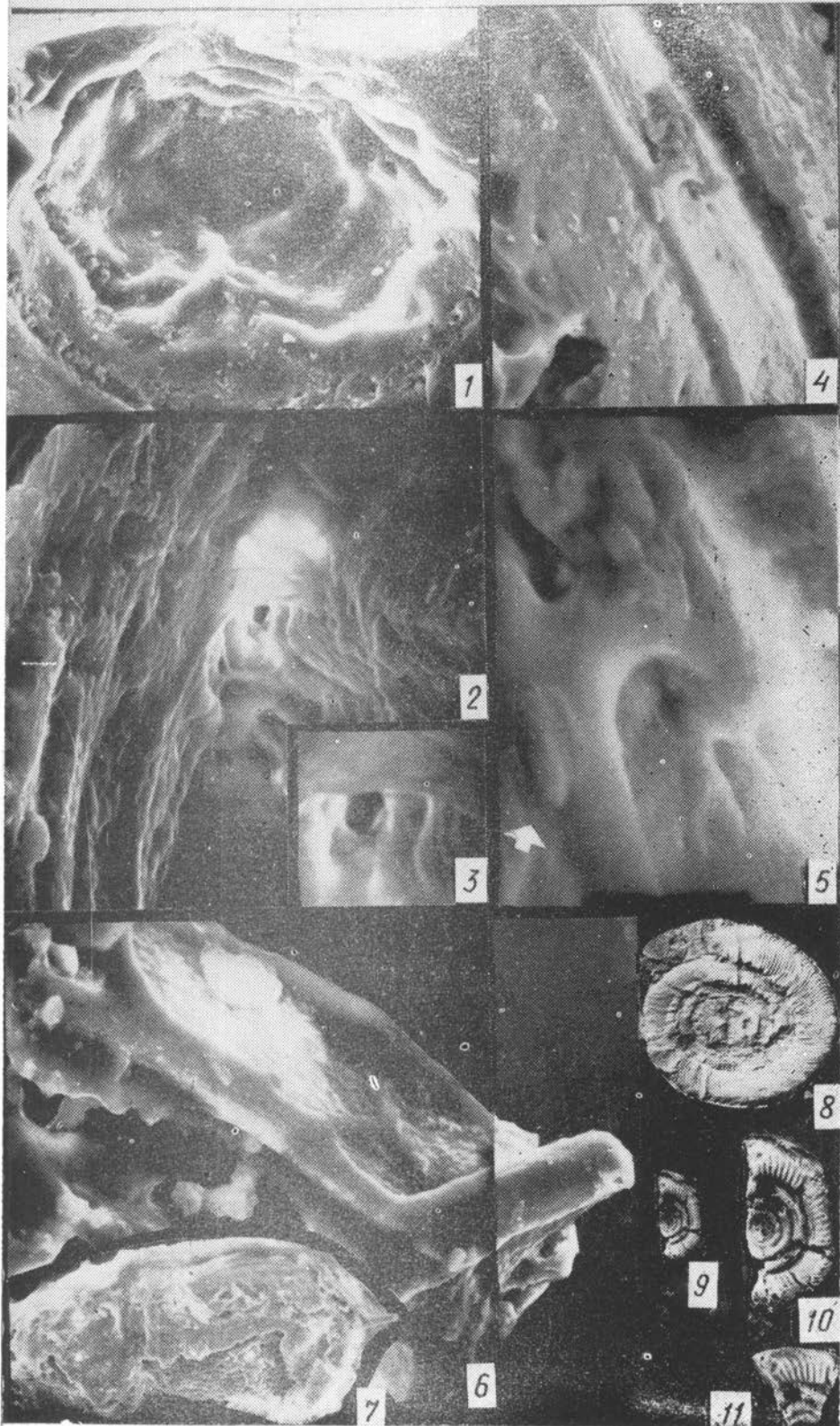
6

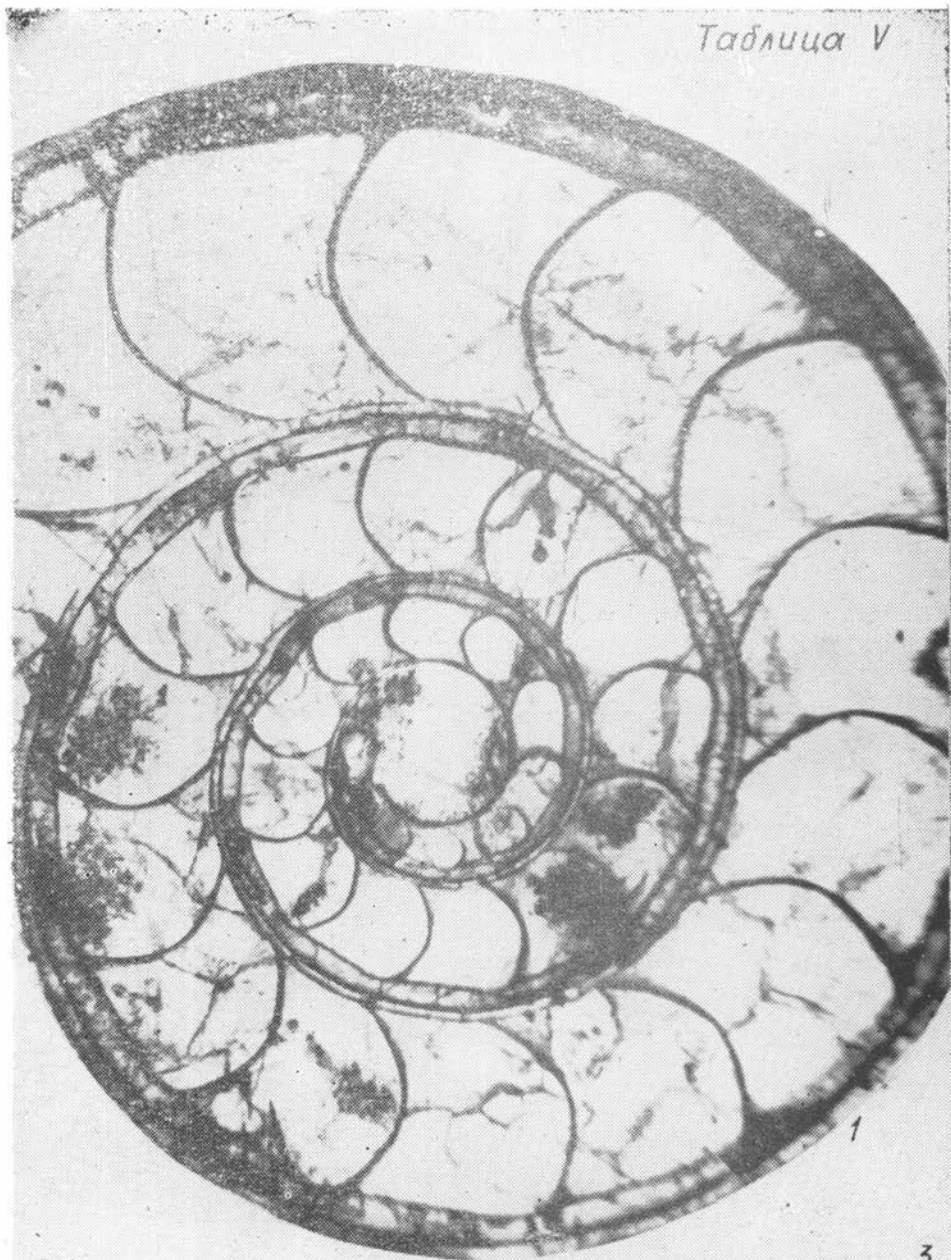


3



7

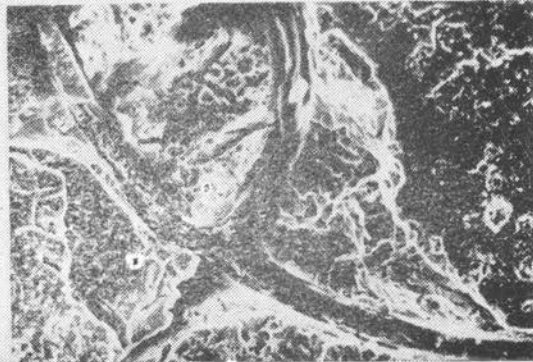
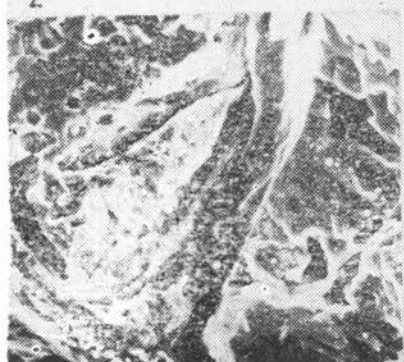


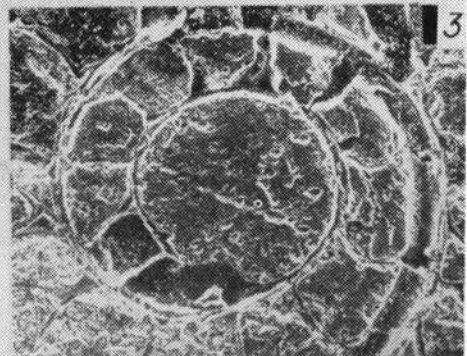
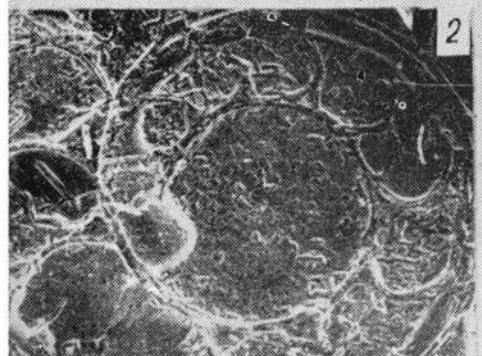
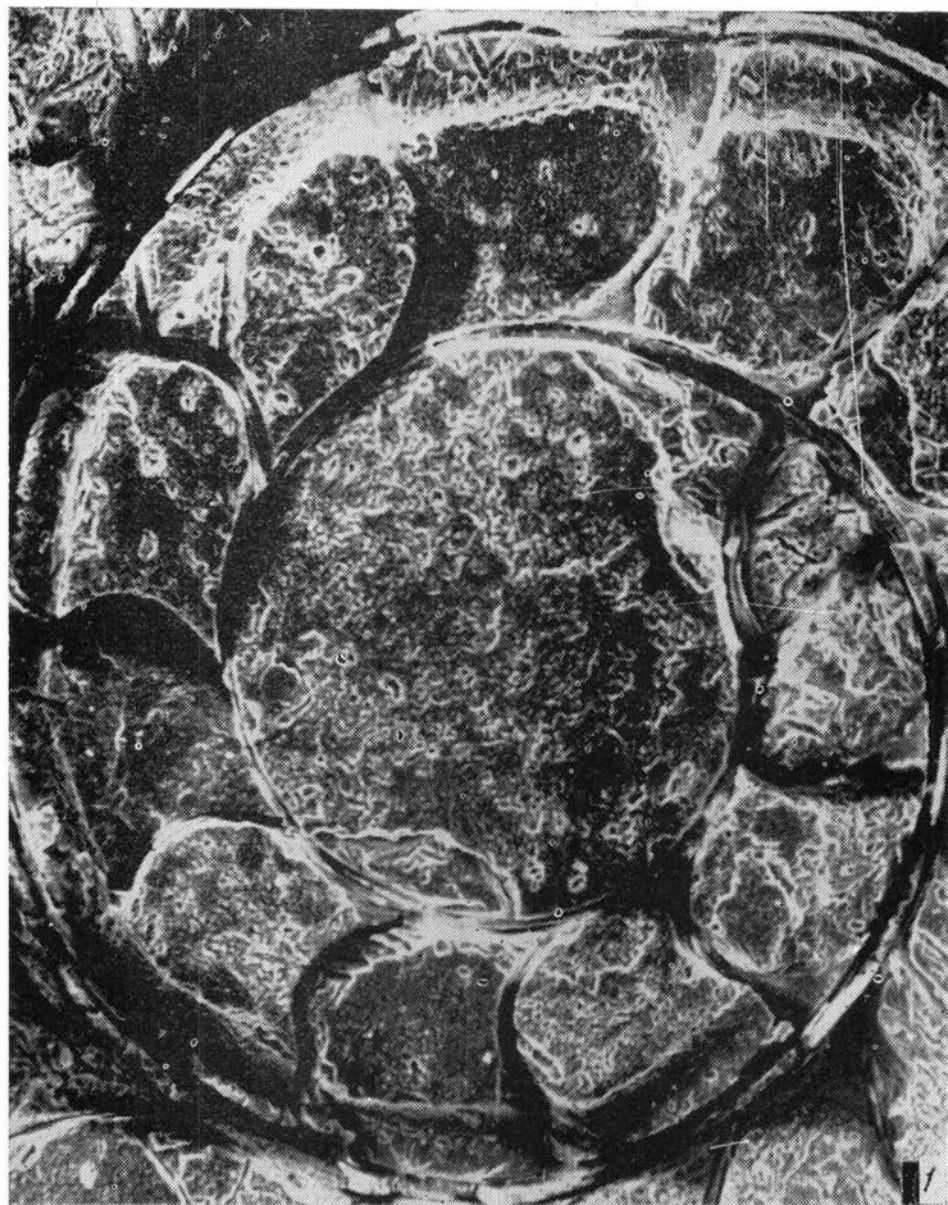


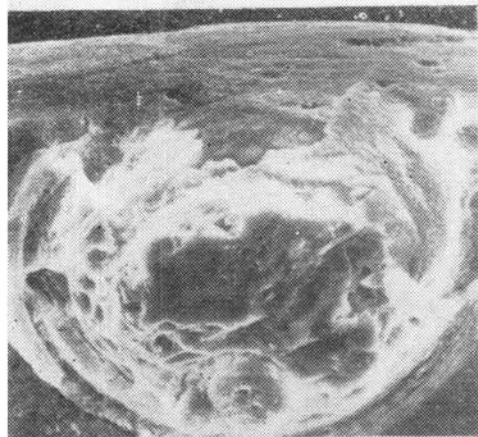
1

2

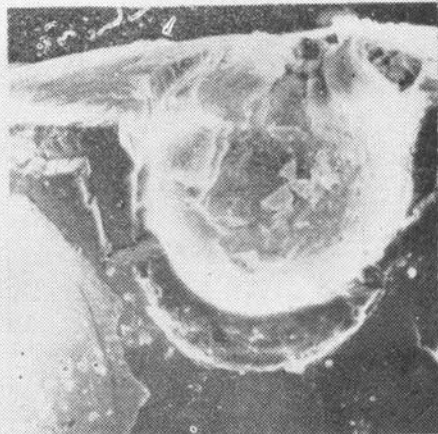
3



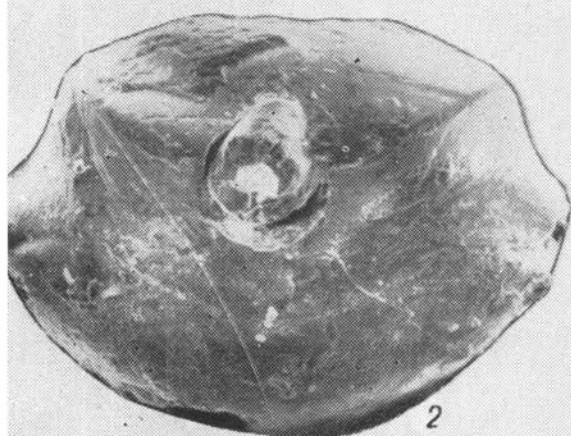




1



4



2



5

3

6

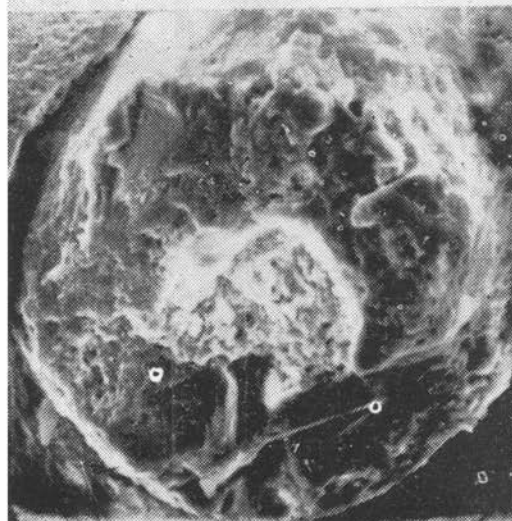
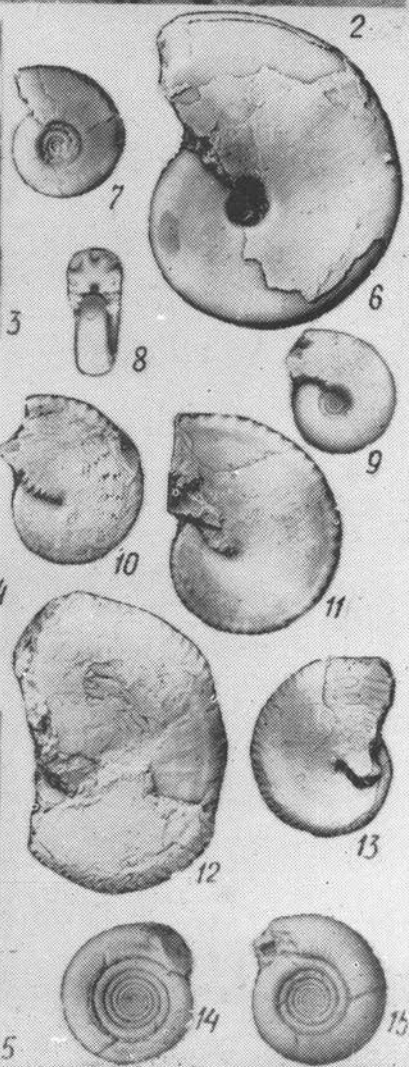
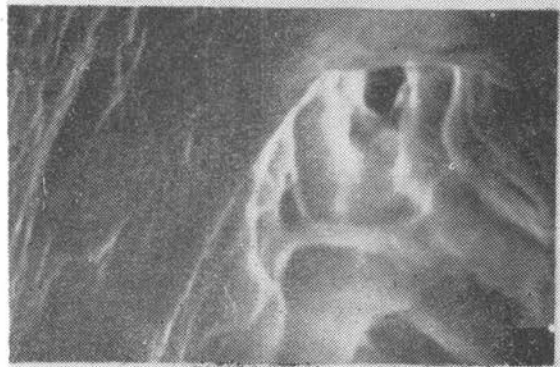
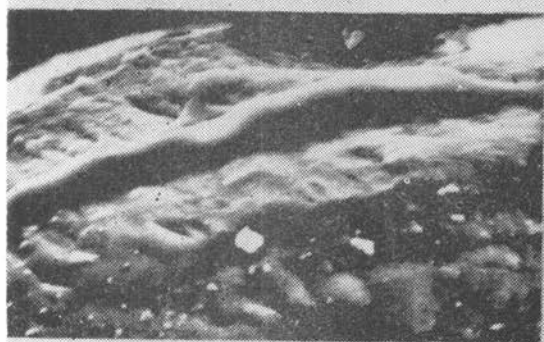
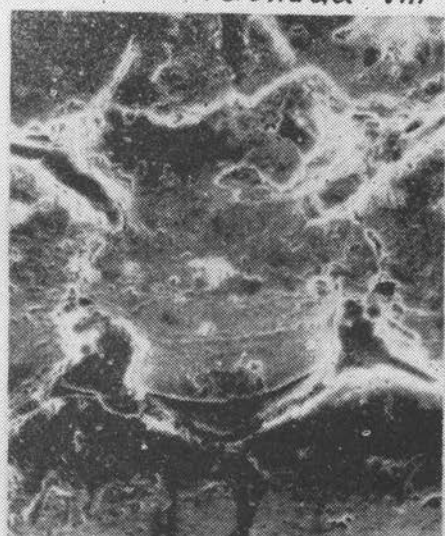
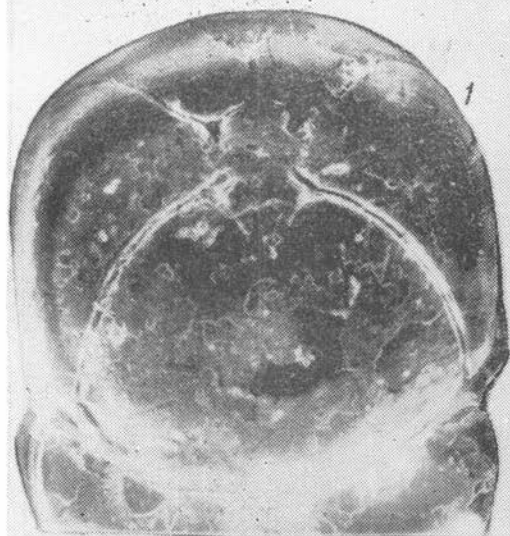


Таблица VIII



ТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Таблица I

Все изображения раковин (кроме фиг. 6, 7 и 10) со стороны брюшной створки обозначены буквой **а**, со стороны спинной створки — **б**, сбоку — **в**, с лобного края — **г**.

Фиг. 1—4. *Hemiptychina mirabilis* Koczyrkevicz, sp. nov.: 1 — экз. № 706—251; 3 — экз. № 706—253; 4 — экз. № 706—254 ($\times 1,5$); Южное Приморье, р. Артемовка, гора Фланговая (западная); верхняя пермь, верхняя часть чандалазского горизонта, слои с *Cyrolexis ussuricum*; 2 — голотип № 706—252 ($\times 1,5$); Южное Приморье, р. Артемовка, гора Голубиная; верхняя пермь, верхняя часть чандалазского горизонта, слои с *Cyrolexis ussuricum*

Фиг. 5, 6. *Latiflexa tumida* Koczyrkevicz, gen. et sp. nov.: 5 — голотип № 706—261 ($\times 1$); 6 — экз. № 706—262, со стороны лобного края ($\times 1$); Южное Приморье, р. Артемовка, пос. Судоверфь; верхняя пермь, верхняя часть чандалазского горизонта, слои с *Cyrolexis ussuricum*

Фиг. 7, 8. *Latiflexa pentagona* Koczyrkevicz, gen. et sp. nov.: 7 — экз. № 706—272 со стороны спинной створки, видны отпечатки аддуктора ($\times 1$); 8 — голотип № 706—271 ($\times 1$); Южное Приморье, р. Партизанская, гора Сенькина Шапка; верхняя пермь, средняя часть чандалазского горизонта, слои с *Stenosisma margaritovi*

Фиг. 9. *Latiflexa* sp. 1, экз. № 706—281 ($\times 1$); Южное Приморье, левобережье р. Барабашевка; верхняя пермь, нижняя часть чандалазского горизонта, слои с *Rhynchopora tchernyshae*

Фиг. 10. *Latiflexa* sp. 2, экз. № 706—291 ($\times 1,5$): 10а — со стороны брюшной створки; 10б — со стороны лобного края; Южное Приморье, бассейн р. Партизанская, р. Ратная; верхняя пермь, верхняя часть чандалазского горизонта, слои с *Cyrolexis ussuricum*

Фиг. 11, 12. *Praeangustothyris faticana* Koczyrkevicz, gen. et sp. nov.: 11 — голотип № 706—341 ($\times 3$); Южное Приморье, р. Артемовка, пос. Судоверфь; верхняя пермь, верхняя часть чандалазского горизонта, слои с *Cyrolexis ussuricum*; 12 — экз. № 706—343 ($\times 3$); Южное Приморье, р. Лазурная, верхняя пермь, верхняя часть чандалазского горизонта, слои с *Cyrolexis ussuricum*

Фиг. 13. *Praeangustothyris* sp., экз. № 706—351 ($\times 3$); Южное Приморье, р. Артемовка, гора Голубиная; верхняя пермь, средняя часть чандалазского горизонта, слои с *Stenosisma margaritovi*

Таблица II

Протококхи пермских и триасовых аммоноидей.

Фиг. 1—4. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernov): 1 — экз. № 46/811 ($\times 75$), инволютоконх; 2 — экз. № 47/811 ($\times 75$), инволютоконх; 3 — экз. № 48/811 ($\times 75$), эволютоконх; 4 — экз. № 45/811 ($\times 75$), инволютоконх; Урал, р. Актасты; артинский ярус.

Фиг. 5. *Artioceras rhipaeum* (Ruzhencev), экз. № 57/811 ($\times 75$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 6—9. *Medlicottia intermedia* Ruzhencev: 6 — экз. № 60/811 ($\times 75$); 7 — экз. № 61/811, ребристая поверхность протоконха, образовавшаяся, возможно, в результате выветривания ($\times 90$); 8 — экз. № 61/811, деталь ребристой поверхности ($\times 460$); 9 — экз. № 44/811, округлое вздутые кромки протоконха ($\times 2800$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 10. *Artinskia artiensis* (Grünewaldt), экз. № 62/811 ($\times 237$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 11. *Pseudosagoceras boreale* Yu. Zakharov, экз. № 280/802 ($\times 70$); р. Оленек, нижний триас; русский ярус

Таблица III

Фиг. 1—7. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernow), инволютоконх: 1—2 — экз. № 36/811, цекум и две первые камеры фрагмокона — прозрачный шлиф, медиальное сечение ($\times 160$ и 188); 3 — тот же экземпляр, кромка раковины, просутура и примасутура — прозрачный шлиф, медиальное сечение ($\times 900$); 4 — тот же экземпляр, септальная трубка ретрохоанитового типа конца III оборота раковины — прозрачный шлиф, медиальное сечение ($\times 160$); 5 — экз. № 40/811, септальная трубка ретрохоанитового типа середины IV оборота раковины ($\times 188$); 6 — тот же экземпляр, три первые камеры фрагмокона — прозрачный шлиф, медиальное сечение ($\times 310$); 7 — тот же экземпляр, стенка протоконха в приустьевой его части ($\times 310$); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Таблица IV

Фиг. 1. *Artioceras rhiraeum* (Ruzhencev), экз. № 47/811; складчатая мембрана цекума и его центральная полость, вид со стороны устья протоконха ($\times 750$); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Фиг. 2—7. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernow), эволютоконх: 2—3 — экз. № 48/811, складчатая мембрана цекума, внутренняя поверхность, и дора, окруженная валиковидным образованием, вид со стороны устья протоконха ($\times 1400$ и 2800); 4 — экз. № 46/811, цекумная жилка и ее ответвления в вентральной части цекума под его известковой оболочкой ($\times 1400$); 5 — та же структура, стрелкой показан рубчик в месте ответвления, интерпретируемый как клапан цекумной жилки ($\times 4600$); 6 — экз. № 45/811, просифон и апикальная часть цекума; под разрушенной известковой оболочкой цекума видна цекумная жилка, соединяющаяся с просифоном ($\times 1130$); 7 — тот же цекум ($\times 230$); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Фиг. 8. *Epiglyphioceras aff. meneghini* (Gemeilero), экз. № 3/812 ($\times 1$); Памир, р. Куберганды; вордский ярус, кубергандинская свита

Фиг. 9—11. *Subeolithinites pamiriensis* Yu. Zakharov, голотип № 1/812: 9, 10 — сбоку ($\times 1$ и 2), 11 — скульптура жилой камеры ($\times 2$); Памир, верховья р. Карабелес; мидийский ярус, среднетахтабулакская подсвита

Таблица V

Фиг. 1—3. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernow), инволютоконх: 1 — экз. № 36/811, внутреннее строение фрагмокона — прозрачный шлиф, медиальное сечение ($\times 46$); 2—3 — экз. № 37/811, просепта и примасепта ($\times 140$ и 280); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Таблица VI

Фиг. 1—3. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernow), инволютоконх; внутреннее строение первого оборота раковины: 1 — экз. № 37/811 ($\times 141$), 2 — экз. № 38/811 ($\times 54$), 3 — экз. № 39/811 ($\times 54$); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Таблица VII

Фиг. 1. *Artioceras rhiraeum* (Ruzhencev): цекум с округлым образованием в нижней его части, вид со стороны устья протоконха ($\times 650$); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Фиг. 2—6. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernow): 2 — экз. № 49/811, эволютоконх, протоконх ($\times 90$); 3 — тот же экземпляр, цекум с округлым образованием в средней части, вид со стороны устья протоконха ($\times 460$); 4 — экз. № 51/811, эволютоконх, просепта и цекум, отчетливо видна наружная его оболочка, примыкающая к вентральной стенке протоконха, вид со стороны устья протоконха ($\times 280$); 5 — экз. № 52/811, внутренняя оболочка цекума — цекумная мембрана, выклинивающаяся вблизи медиальной плоскости в вентральной части цекума ($\times 580$). Наружная оболочка цекума не сохранилась; 6 — экз. № 50/811, эволютоконх, просепта и цекум, отчетливо видна наружная оболочка цекума ($\times 220$); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Таблица VIII

Фиг. 1—5. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernow): 1 — экз. № 45/811, инволютоконх, просутура, примасутура и цекум ($\times 75$); 2 — тот же экземпляр, цекум ($\times 230$);

3 — экз. № 46/811, эволютоконх, цекумная жилка, вскрытая под наружной оболочкой цекума в привентральной его части (X1400); 4 — тот же экземпляр, одно из ответвлений цекумной жилки в привентральной части цекума (X1900); 5 — экз. № 48/811, пора в привентральной части складчатой мембраны цекума (X2800); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Фиг. 6—9. *Neopronorites skvorzovi* (Tchernow): 6 — экз. № 24/811, инволютоконх (X1); 7 — экз. № 25/811, эволютоконх (X1); 8 — экз. № 26/811, инволютоконх (X1); 9 — экз. № 27/811, инволютоконх (X1); Урал, р. Актасты; артинский ярус

Фиг. 10. *Artioceras rhipaeum* (Ruzhencev), экз. № 28/811 (X1), местонахождение и возраст те же

Фиг. 11. *Artinskia artiensis* (Grünewaldt), экз. № 29/811 (X1); местонахождение и возраст те же

Фиг. 12. *Medicottia intermedia* Ruzhencev, экз. № 30/811 (X1); местонахождение и возраст те же

Фиг. 13. *Medicottia media* Ruzhencev, экз. № 31/811 (X1); местонахождение и возраст те же

Фиг. 14, 15. *Eothinites kargalensis* Ruzhencev: 14 — экз. № 34/811, эволютоконх (X1); 15 — экз. № 35/811, инволютоконх (X1); местонахождение и возраст те же

Таблица IX

Фиг. 1. *Malletia crebricostata* Kalishevitch, sp. nov., голотип № 1005/149: 1a — левая створка (X1), 1б — то же, увеличено (X2); о-в Сахалин, р. Найденова; турон, слои с *Jimboiceras planulatiforme*, нижняя часть быковской свиты

Фиг. 2. *Acila* (*Truncacila*) *bivirgata* Sowerby, экз. № 1005/32; 2a — ядро со стороны правой створки (X1); 2б — то же (X2); 2в — со стороны замочного края (X2); о-в Сахалин, р. Найба; кампан, слои с *Canadoceras kossmati*, верхняя часть быковской свиты

Фиг. 3. *Modiolus shimonadensis* Ichikawa et Maeda, экз. № 1003/300, со стороны левой створки (X1); о-в Сахалин, р. Красноярка; маастрихт, слои с *Pachydiscus—Pleurogrammatodon bykovensis*, верхняя часть красноярковской свиты

Фиг. 4. *Grammatodon gorbushensis* Kalishevitch, sp. nov., голотип № 1003/365: 4a — ядро левой створки (X1), 4б — то же (X2); о-в Сахалин, п-ов Крильон, р. Горбуша; кампан, слои с *Canadoceras kossmati*, нижняя часть красноярковской свиты

Фиг. 5, 6. *Grammatodon* (*Nanonavis*) *sachalinensis brevis* Ichikawa et Maeda: 5 — экз. № 1005/70, левая створка (X1); 6 — экз. № 1005/62, ядро левой створки; видны слепки зубов правой створки (X1); о-в Сахалин, р. Найба; кампан, слои с *Canadoceras kossmati*, верхняя часть быковской свиты

Фиг. 7—9. *Pleurogrammatodon bykovensis* Kalishevitch, sp. nov.: 7 — экз. № 1003/322, правая створка: 7a — изнутри (X1), 7б — снаружи (X1); 8 — голотип № 1003/328: 8a — правая створка изнутри (X1,5), 8б — левая створка изнутри (X1); 9 — левая створка (X1); о-в Сахалин, р. Красноярка; маастрихт, слои с *Pachydiscus—Pleurogrammatodon bykovensis*, верхняя часть красноярковской свиты

Фиг. 10. *P. splendens* Ichikawa et Maeda, экз. № 1005/64, раковина с сомкнутыми створками: 10a — левая створка (X1), 10б — вид с замочного края (X1); о-в Сахалин, р. Найба; коньяк, слои с *Jimboiceras mihoense*, средняя часть быковской свиты

Фиг. 11—13. *Cucullaea* (*Idonearca*) *crillonensis* Kalishevitch, sp. nov.: 11 — экз. № 1003/317, ядро правой створки (X2); 12 — экз. № 1003/316, ядро левой створки (X2); 13 — голотип № 1003/315: 13a — ядро правой створки (X1), 13б — замочный край (X2); о-в Сахалин, п-ов Крильон, р. Горбуша; кампан, слои с *Canadoceras kossmati*, нижняя часть красноярковской свиты

Фиг. 14. *Lima vindisensis* Kalishevitch, sp. nov., голотип № 1003/370, ядро левой створки (X1); местонахождение и возраст те же

Фиг. 15—17. *Astarte numerosa* Kalishevitch, sp. nov.: 15 — голотип № 1005/104, раковина со стороны правой створки (X3); 16 — экз. № 1005/102, левая створка (X2); 17 — экз. № 1005/278 — левая створка (X2); о-в Сахалин, р. Найба; маастрихтский ярус, слои с *Pachydiscus—Pleurogrammatodon bykovensis*, верхняя часть красноярковской свиты

Фиг. 18, 19. *Thyasira* sp.: 18 — экз. № 1005/290 — правая створка (X2); 19 — экз. № 1005/281 — правая створка (X2), о-в Сахалин, р. Найба; коньяк, слои с *Jimboiceras mihoense*, средняя часть быковской свиты

Таблица X

Фиг. 1—3. *Nevenulora ezoensis* (Nagao): 1 — экз. № 1005/109, раковина со стороны правой створки (X1); о-в Сахалин, р. Найба; коньяк, слои с *Jimboiceras mi-*