

В. В. ДРУЩИЦ
Л. А. ДОГУЖАЕВА

АММОНИТЫ



ПОД
ЭЛЕКТРОННЫМ
МИКРОСКОПОМ

В. В. ДРУЩИЦ,
Л. А. ДОГУЖАЕВА

АММОНИТЫ ПОД ЭЛЕКТРОННЫМ МИКРОСКОПОМ

(ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ РАКОВИНЫ
И СИСТЕМАТИКА МЕЗОЗОЙСКИХ ФИЛЛОЦЕРАТИД,
ЛИТОЦЕРАТИД И 6 СЕМЕЙСТВ
РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТИД)

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1981

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

Ответственный редактор академик В. В. Меннер

Рецензенты:

доктор биологических наук В. Н. Шиманский,
доктор геолого-минералогических наук И. А. Михайлова

Д $\frac{20801-137}{077(02)-81}$ 171--81 2002000000

© Издательство Московского университета, 1981 г.

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа посвящена описанию и анализу внутреннего строения и структуры раковин юрских и меловых аммонитов, впервые исследованных с применением сканирующего электронного микроскопа. В работе описаны представители отрядов филлоцератид (8 родов), литоцератид (9 родов), шести семейств раннемеловых аммонитид (*Simbirskitidae*, *Desmoceratidae*, *Aconeceratidae*, *Deshayesitidae*, *Acanthohoplitidae* и *Parahoplitidae* — 17 родов) и одного рода среднетриасовых цератитид (*Megaphyllites*).

Внутреннее строение раковин аммонитов давно привлекало внимание палеонтологов. Историю изучения внутреннего строения можно условно разделить на два неравных периода — до и после применения электронного микроскопа. Первый период — до 60-х годов нашего столетия — охватывает отрезок более 100 лет, второй начинается в конце 60-х годов, когда в практике палеонтологических исследований стал применяться сканирующий, или растровый, электронный микроскоп (СЭМ, или РЭМ). Исследование биофоссилий и бионтов с помощью СЭМ позволило поднять на более высокий научный уровень изучение морфологии и структуры органических и минеральных компонентов скелета и начать исследования по изучению процессов биоминерализации.

В течение первого периода шло накопление фактического материала, изучались отдельные структурные элементы раковин аммонитов, разрабатывалась их терминология. Для первого периода отметим работы А. Хайэтта (Hyatt, 1872, 1894, 1897), Е. Мюнье-Шальма (Munier-Chalmas, 1873), Б. Бранко (Branco, 1879—1880), Д. П. Смита (Smith, 1897, 1900, 1901), Ф. Гранжана (Grandjean, 1910), М. И. Шульги-Нестеренко (1926), Л. Спэта (Spath, 1933, 1950), Д. Бёмерса (Böhmers, 1936), И. Вуртуйзена (Voorthuysen, 1940), А. Миллера и А. Анклесбей (Miller, Unklesbay, 1943), В. Е. Руженцева и В. Н. Шиманского (1954), В. Н. Шиманского и Ф. А. Журавлевой (1961), В. В. Друщица (1956), М. Ф. Богословской (1959), Б. И. Богословского (1976), Ю. Д. Захарова (1970, 1971, 1972, 1974, 1978).

В этих работах с той или иной степенью детальности описывалось внутреннее строение раковин аммонитов, преимущественно палеозойских или триасовых (Д. Бемерс, И. Вуртуйзен, А. Миллер и А. Анклесбей, Ю. Д. Захаров). Строение юрских и меловых аммонитов освещалось лишь попутно. Миллер и Анклесбей пришли к выводу, что внутреннее строение аммонитов не имеет таксономического значения; Ю. Д. Захаров, наоборот, использовал полученные данные для систематики раннетриасовых аммонитов.

Второй период начинается в конце 60-х годов. Исследования ске-

лета аммонитов и других головоногих моллюсков с помощью СЭМ были начаты почти одновременно в разных странах. Материалы на эту тему опубликовали Т. Биркелунд (Birkelund, 1967), Т. Биркелунд и Х. Хансен (Birkelund, Hansen, 1968, 1974), Г. Мутвей (Mutvei, 1969, 1972 и др.), В. В. Друщиц и Н. Хиами (1969, 1970), В. В. Друщиц, И. С. Барсков, Н. Хиами (1969), В. В. Друщиц (1976а, б), Г. Эрбен, Г. Флайс, А. Зиль (Erben, Flajs, Siehl, 1968, 1969), И. С. Барсков (1971—1973), Г. Эрбен (Erben, 1971), Г. Эрбен и Р. Рейд (Erben, Reid, 1971), В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева (цикл статей, 1973—1979), В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе (1977), Ц. Кулицкий (Kulicki, 1974, 1979), М. К. Ховард (Howarth, 1975). За истекшее десятилетие был накоплен большой фактический материал, который позволил подготовить первую обобщающую монографию.

Работа по изучению внутреннего строения раковин аммонитов была осуществлена по инициативе и под общим руководством В. В. Друщица, при активном участии Л. А. Догужаевой, с которой совместно были описаны 22 рода аммонитов, написаны первая, третья—шестая главы и обсуждались устно и в печати многие вопросы, рассматриваемые в работе. В. В. Друщиц описал 7 родов: *Hyporhyllocerat*, *Parajaubertella*, *Anagaudrycerat*, *Epigonicerat*, *Desmocerat*, *Beudanticerat*, *Nolanicerat* и написал вторую, седьмую и восьмую главы. В подготовке монографии к печати принимали деятельное участие также М. В. Кнорина и Т. В. Соболева. С М. В. Кнориной В. В. Друщиц описал 3 рода симбирских, бореального представителя рода *Phyllorachycerat*, альбский род *Kossmatella*, с Т. В. Соболевой — два рода аконецератид и характеристику аконецератид.

При проведении исследования были поставлены задачи:

1) детально описать внутреннее строение и структуру раковины аммонитов с применением бинокуляра и СЭМ, т. е. описать строение протоконха, фрагмокона, жилой камеры, септального аппарата и сифонной системы;

2) проследить и с максимальной точностью иллюстрировать качественные и количественные изменения, которые претерпевали в онтогенезе структура стенки и скульптура, септальный аппарат и сифонная система;

3) провести морфофункциональный анализ отдельных элементов скелета и мягкого тела и восстановить стадии эмбрионального и постэмбрионального развития;

4) провести таксономический анализ и взвешивание признаков большинства элементов скелета (за исключением лопастной линии);

5) создать на основании анализа внутреннего строения и структуры скелетных элементов характеристики отрядов филлоцератид, литоцератид и шести семейств аммонитид. Для общей характеристики всего отряда аммонитид полученные данные пока недостаточны, и требуется изучение представителей всех семейств, включаемых в настоящее время в этот отряд. Это задача ближайшего будущего.

Для описания каждого рода был выработан единый план, который включал следующие рубрики: 1 — материал, 2 — протоконх, 3 — фиксатор, 4 — цекум, 5 — сифон, 6 — септы, септальные трубки и манжеты, 7 — стенка раковины и скульптура, 8 — форма раковины и размеры, 9 — общая характеристика.

На основании анализа всех полученных данных с учетом некоторых предложений Ю. Д. Захарова (1978) были выделены типы и размерные группы протоконхов, размерные группы раковины и жилой камеры у аммонителлы, размерные группы цекума, типы и размерные группы фиксатора в зависимости от длины тяжей или связок, типы

положения сифона на первых двух оборотах, типы сифонных мембран, размерные группы септальных трубок, типы оборотов в зависимости от числа септ в обороте.

При проведении исследований и подготовке рукописи к печати авторы пользовались добрыми советами и замечаниями со стороны многих своих коллег: В. В. Меннера, И. А. Михайловой, В. Н. Шиманского, А. А. Шевырева, И. С. Барскова, А. С. Алексеева, М. Ф. Богословской, Б. И. Богословского, Н. В. Безносова, Г. К. Кабанова, И. Г. Климовой, В. Е. Руженцева, А. А. Савельева, Г. А. Ткачук, Н. И. Шульгиной, Б. Т. Янина и многих других, которым авторы выражают признательность и благодарность.

Авторы выражают глубокую благодарность всем лицам, предоставившим дополнительный материал для изучения: А. С. Алексею, В. Н. Баранову, Н. В. Безносову, В. Н. Верещагину, П. А. Герасимову, Г. К. Кабанову, И. Г. Климовой, М. П. Кудрявцеву, Н. П. Луппову, М. С. Месежникову, И. А. Михайловой, Е. С. Муравину, А. А. Савельеву, Г. А. Ткачук, А. А. Шевыреву, Н. И. Шульгиной. Большую помощь при подготовке рукописи к печати, монтаже фототаблиц и составлении рисунков оказали М. В. Кнорина и Т. В. Соболева, которым выражается особая благодарность.

Глава 1

МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ, ТЕРМИНОЛОГИЯ И ИЗМЕРЕНИЯ

1.1. МАТЕРИАЛ

Основным материалом для изучения внутреннего строения и структуры раковины послужила коллекция юрских, меловых и частично триасовых аммонитов, включающая свыше 400 экземпляров. Большая часть коллекции была собрана авторами (В. В. Друщиц — раннемеловые аммониты из отложений Крыма и Северного Кавказа, Л. А. Догужаева — аптские аммониты Северо-Западного Кавказа и Мангышлака). Дополнительный материал был получен от Н. В. Безносова (среднеюрские филлоцератиды и литоцератиды), И. А. Михайловой (аптские аммониты Северного Кавказа и позднемеловые — Сахалина), Н. П. Луппова, М. П. Кудрявцева и Г. А. Ткачук (раннемеловые аммониты Северного Кавказа и Дагестана), А. А. Савельева (раннемеловые аммониты Мангышлака), А. С. Алексеева и В. Н. Верещагина (позднемеловые аммониты Сахалина), Г. К. Кабанова (готеривские симбирскитиды Ульяновского Поволжья), П. А. Герасимова (виргатиты из волжских отложений Москвы), А. А. Шевырева (среднетриасовые цератитиды Северо-Западного Кавказа), И. Г. Климовой и Н. И. Шульгиной (берриас-валанжинские филлоцератиды Таймыра), В. Н. Баранова и Е. С. Муравина (волжские аммониты окрестностей г. Рыбинска).

Изучение внутреннего строения раковины затруднено тем, что обычно редко сохраняются протоконх и начальные обороты спирали, септальный аппарат, сифон и многие другие структуры. Лучшая сохранность внутренних структур у раковин, гидростатические камеры которых заполнены мелко- и скрытокристаллическим кальцитом, значительно хуже — если они заполнены тонким глинистым осадком. При перекристаллизации или псевдоморфозах (пиритизация, ожелезнение) обычно детали внутреннего строения разрушены. Полость жилой камеры заполнена, как правило, осадком. Иногда осадок через септальные трубки проникал в последние одну-две камеры. У раннемеловых аммонитов Мангышлака, несмотря на внешне хорошую сохранность, многие элементы внутреннего строения оказались разрушенными. Лучшие всего сохранились внутренние структуры у аммонитов, извлеченных из конкреций. К ним относятся раковины *Eurystomiceras*, *Partschiceras*, *Holcorphylloceras* из отложений байоса и бата Дагестана, из готерива и апта окрестностей Ульяновска (симбирскитиды, *Aconeceras*, *Deshayesites*). Хорошей сохранностью отличались аммониты из аптских конкреций, встреченные на реках Хокодзь и Пшеха. Сравнительно хорошей сохранности оказались аммониты из сеноманских отложений Сахалина, а также из быковской свиты (турон-кампан), развитой на Сахалине. У них сохранились фиксатор, цекум, сифон. Уникальной сохранностью отличаются раковины *Virgatites* из глин волжского яруса окрестностей

Москвы; у них сохранились остатки кровеносных сосудов, стенки которых, вероятно, очень быстро после захоронения были обызвествлены, а также цекум и фиксатор. У ранневолжских *Epirigatites* из окрестностей Рыбинска сохранились цекум, фиксатор и различные органические мембраны, прикрепляющие сифон к стенке раковины. Полости гидростатических камер у этих аммонитов оказались пустыми, не заполненными ни осадком, ни кальцитом.

1.2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение внутреннего строения и структуры раковины проводилось на полированных аншлифах и шлифах, сделанных в продольном и поперечном сечениях, а также с помощью ацетатных реплик.

Шлифы и аншлифы. Шлифование начиналось с грубого порошка № 8, который заменялся последовательно порошками М-20, М-14, М-10, и, наконец, образец полировался на сукне с помощью водной взвеси двуокиси хрома. Полировка считалась оконченной, если при просмотре под биноклем поверхность образца, помещенного в наклонное положение, была зеркальной. При доведении аншлифов до медальной плоскости раковины непрерывно просматривались под биноклем МБС-1.

Ацетатные реплики изготавливались по методике, предложенной Ю. И. Кацем, А. М. Поповым, Э. С. Тхоржевским (1973). Для изготовления реплик бралась рентгеновская пленка, отмытая от эмульсии, органический растворитель диоксан ($C_4H_8O_2$), 1—3%-ная соляная кислота, предметные стекла и небольшие грузики. Пришлифованные и отполированные поверхности раковин протравливались в течение 2—5 с соляной кислотой до появления слабого рельефа. Затем для размягчения кусочки нужных размеров рентгеновской пленки выдерживались в диоксане в течение 2—5 мин. Концентрация кислоты, время травления образца и время, необходимое для размягчения пленки, подбирались экспериментально. Размягченная пленка накладывалась на предметное стекло так, чтобы между стеклом и пленкой не было пузырьков воздуха. Протравленная раковина аммонита плотно накладывалась на пленку и придавливалась грузиком из расчета 100—150 г/см². Через 5—6 ч, необходимых для высыхания пленки, аммонит отделялся скальпелем.

Аншлифы, шлифы и ацетатные реплики изучались в биноклях моделей МБС-1, МБИ-6, МББ-1 и «Amplival» с использованием увеличения от 8 до 210, преимущественно 56 (7×8). Для получения более четкого изображения пришлифованные поверхности смачивались глицерином и покрывались предметным стеклом.

Изучение с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Структура стенки раковины, септ, септальных трубок, манжет, аннулярного валика, а также фиксатор и цекум изучались в СЭМ. Образцы, предназначенные для наблюдений в СЭМ, предварительно обрабатывались. Вначале пришлифованная и отполированная поверхность раковины протравливалась 1—2%-ной соляной кислотой до появления слабого, едва заметного под биноклем рельефа. Затем протравленная пришлифовка напылялась в вакуумном напылителе вначале углеродом пленкой в 16—20 нм, а затем золотом толщиной 10—30 нм. Опытным путем установлено, что толщина напыления влияет на качество изображения. При толщине пленки примерно 20 нм качество изображения значительно лучше, чем при толщине 50 нм. Затем образцы помещались в СЭМ на особый держатель и полированная поверхность ориентировалась под разными углами (0, 30 и 45°) по отношению

к пучку электронов. Одни и те же участки раковины просматривались под углом 0 и 45°. Установлено, что при угле 45° получались наиболее контрастные изображения структуры, но искажалась форма сечения раковины. На качество изображения также влияет ускоряющее напряжение. При исследовании раковин, описанных в работе, оптимальным оказалось напряжение 26 кВт.

Аншлифы аммонитов после предварительной подготовки исследовались с помощью СЭМ четырех моделей: JSM-2, HSM-2, JXA-50A, Crickskan-100. Исследования велись под руководством и непосредственным участием В. В. Друщица. На разных этапах авторам помогали Н. Хиами, М. В. Кнорина, Т. В. Соболева и Е. С. Муравин. На микроскопах работали инженеры-операторы В. М. Григорьев, Н. А. Кузьмин, В. Н. Гаранин, Л. Т. Романенко, П. А. Румянцева, А. С. Алешинская (МГУ) и Р. А. Конишева (ИГИРГИ).

Фотографирование. Шлифы и аншлифы были сняты на черно-белую пленку «Микрат-200» (11 ед. ГОСТ). На микроскопе МБИ-6 аншлифы снимались в отраженном свете методом темного поля, а шлифы — в отраженном и проходящем свете. Съемка на микроскопе МБС-1 осуществлялась с помощью зеркального фотоаппарата «Зенит-3м», укрепленного на переходном тубусе, сконструированном на кафедре учебной и научной фотографии и кинематографии Московского университета, и переходных колец (Жуковский, Миненков, 1971; Дудкин, Миненков, 1972). Объект освещался тремя осветителями марки ОИ-19.

Ацетатные реплики были сфотографированы на микроскопах «Amplival» и МББ-1 с помощью зеркального аппарата «Эра-5», передающего изображение на горизонтальную поверхность, и низкочувствительной пленки ФТ-31, а также на пленку 65 ед. ГОСТ с помощью аппарата «Зенит».

Рисунки, иллюстрирующие внутреннее строение раковины аммонитов, выполнили на основе полученных фотоснимков либо при непосредственном просмотре в бинокляре авторы, а также М. В. Кнорина, Т. В. Соболева, М. А. Кнорре. Схемы изменения в онтогенезе положения сифона и размеров высоты оборотов составили М. В. Кнорина, М. А. Кнорре и Т. В. Соболева. Кривые изменения межсептальных расстояний подготовили Л. А. Догужаева, М. В. Кнорина и Т. В. Соболева. Монтаж фототаблиц осуществили В. В. Друщиц и М. В. Кнорина. Все рисунки были перечерчены М. В. Успенской.

1.3. ТЕРМИНОЛОГИЯ

Терминология элементов раковины складывалась в течение длительного времени. В связи с введением в практику исследования электронного микроскопа терминология дополняется рядом новых терминов. Ниже дается характеристика терминов, использованных при описании.

Аммонителла — первая постэмбриональная стадия онтогенеза аммонита; раковина состоит из протоконха и 1-го планоспирального оборота до первичного пережима, просепт (одной или двух), фиксатора, цекума и жилой камеры.

Амфихоанитовая септальная трубка (греч. *amphi* — двойной, *choanos* — трубка, воронка) — сложно построенная септальная трубка, имеющая два отростка, направленных вперед и назад (равна прохоанитовой трубке с манжетой).

Аннулярный валик (греч. *annulus* — кольцо) — известковое образование в месте прикрепления органической оболочки сифона к манжете или к септальной трубке. Синоним: ауксиллярное, или аннулярное, отложение (Mutvei, 1967). Может быть передний и задний.

Валик — утолщение стенки раковины, образованное за счет увеличения толщины пластинчатого слоя.

Воротники — околуустьевые отвороты стенки раковины, имеющие различную форму и размеры, характерные для отряда литоцератид. Вторичная органическая оболочка сифона — конхиолиновая оболочка, секретируемая эпителием сифона вдоль первичной органической оболочки сифона и утолщающая стенку сифона. Передний конец прикрепляется, как правило, к манжете, задний — расположен внутри переднего конца септальной трубки.

Жилая камера (ж. к.) — передняя часть раковины, в которой помещалось тело аммонита. Она занимала от $1/2-3/4$ до 2 оборотов.

Кромка — часть дорсальной стенки протоконха до места приращения к ней просепты.

Манжета — известковое образование, окружающее сифон, развитое у прохоанитовых септальных трубок, гомолог ретрохоанитовой трубки.

Микроструктура — форма, размеры, способ расположения кристаллов и их взаимоотношение с органической матрицей, строение и взаимосвязь элементов в отдельном слое.

Муральная часть септы — часть септы, прикрепленная к стенке раковины.

Начальная камера — первая камера шаровидной или валиковидной формы, отделенная от фрагмокона просептой (см. протоконх).

Первичная органическая оболочка сифона — тонкая конхиолиновая оболочка, выделяемая эпителием сифона и окружающая сифональный тяж.

Первичный валик — утолщение стенки раковины в конце 1-го оборота.

Первичный пережим — пережим, расположенный впереди первичного валика, определяется углом первичного пережима (см.).

Переходная септальная трубка — септальная трубка на стадии перехода от ретрохоанитовой к прохоанитовой септальной трубке (см. септальная трубка).

Периострак — наружный органический слой стенки раковины.

Пластинчатый слой — слой, состоящий из кристаллов арагонита, лежащих среди конхиолиновых мембран, ориентированных параллельно поверхности раковины. Синоним: перламутровый слой.

Призматический слой — слой, состоящий из призматических кристаллов арагонита, ориентированных перпендикулярно поверхности стенки.

Примасепта — вторая септа, имеет призматическую или перламутровую структуру (см. септы).

Просепта — первая септа, отделяющая начальную камеру от начала спирали; имеет призматическую структуру (см. септы).

Просифон — органическое образование, служащее для прикрепления цекума к стенке начальной камеры. С функциональной точки зрения термин неточен (см. фиксатор).

Протоконх (греч.рго — приставка, означающая до, первый, сопче — раковина) — обособленная первая камера шаровидной или бочонковидной формы, отделенная просептой от фрагмокона (см. начальная камера).

Прохоанитовая септальная трубка (греч. pros — передний, впереди, choanos — трубка, воронка) — септальная трубка, направленная к жилой камере (см. септальная трубка).

Ретрохоанитовая септальная трубка (греч. retros — задний, назад,

choanos — трубка, воронка) — септальная трубка, направленная к протоконху (см. септальная трубка).

Септальная мембрана — тонкая органическая пленка, отходящая от задней поверхности септы к соединительному кольцу.

Септальная трубка — отвороты септ, направленные вперед или назад, окружающие отверстие в септе, через которое проходит сифон. Синонимы: сифонная дудка, воронка, септальный нект.

Септы — перегородки, разделяющие фрагмокон на гидростатические камеры.

Сифон — трубчатый вырост задней части тела, проходящий через специальные отверстия в септах. Сифон начинается в протоконхе цекумом и заканчивается в жилой камере в задней части тела. Внутри сифона проходили кровеносные сосуды и полость целома. Сифон выполнял функции регулировки содержания газа и жидкости в камерах.

Соединительное кольцо — органическая оболочка сифона, состоящая из первичной и вторичной оболочек; гомолог конхиолиновой части соединительного кольца наутилуса.

Структура стенки раковины — количество слоев в раковине, их взаимоотношение между собой (см. микроструктура).

Субпризматический слой — слой, сложенный кристаллами близкими по форме к призматическим (наблюдается у наутилуса).

Угол первичного пережима — угол между двумя радиусами, проведенными через центр протоконха и просепту и через центр протоконха и первичный пережим. Характеризует размеры жилой камеры аммонителлы.

Фиксатор (лат. *figere, fixus* — прикреплять, прикрепленный) — конхиолиновая лента (одна или несколько) или конус с трубкой, прикрепляющие начало сифона к стенке протоконха. Синоним: просифон.

Фрагмокон (греч. *phragma* — ограда, *konus* — конус) — часть раковины, лежащая между жилой камерой и протоконхом, разделенная перегородками на гидростатические камеры.

Футляр известковый — известковая трубка, заключающая сифон и состоящая из септальной трубки и манжеты.

Цекум (лат. *caecum* — слепой) — начало сифона, расположенное полностью или преимущественно в протоконхе.

1.4. ИЗМЕРЕНИЯ

Основные измерения проводились по медиальным и поперечным аншлифам, реже по шлифам. Измерялись большой и малый диаметры протоконха, диаметры раковины аммонителлы, 1-го, 2-го и других оборотов, внутренняя высота оборота, длина фиксатора, большой и малый диаметры цекума, положение сифона, изменение абсолютного и относительного размеров диаметра сифона через каждые 180°, характер септальных трубок и их изменение в онтогенезе, длина септальных трубок, длина манжет и размеры аннулярного валика, длина и толщина первичного валика, угол первичного пережима, расстояния между септами и число септ на каждом обороте. Для каждого рода были построены кривые, характеризующие изменение в онтогенезе расстояний между септами. Прослежены изменение толщины стенки раковины от оборота к обороту, толщины дорсальной стенки, время появления и характер скульптуры; подсчитывалось число валиков на обороте (если они наблюдались). Ниже рассматриваются основные приемы измерения (рис. 1).

Все измерения даны в миллиметрах. Исключение составляют графики, на которых показаны диаметр протоконха, цекума, положение

сифона и изменение размеров высоты оборота, диаметра сифона и толщины стенки — для удобства сравнения размеры всех структурных элементов даны в единицах измерительной линейки при окуляре 8 (цена деления 0,014); расстояния для 3—6-го оборотов изображены вне масштаба.

D^1 — большой диаметр протоконха, измеряется по линии, проходящей через центр протоконха и просепту.

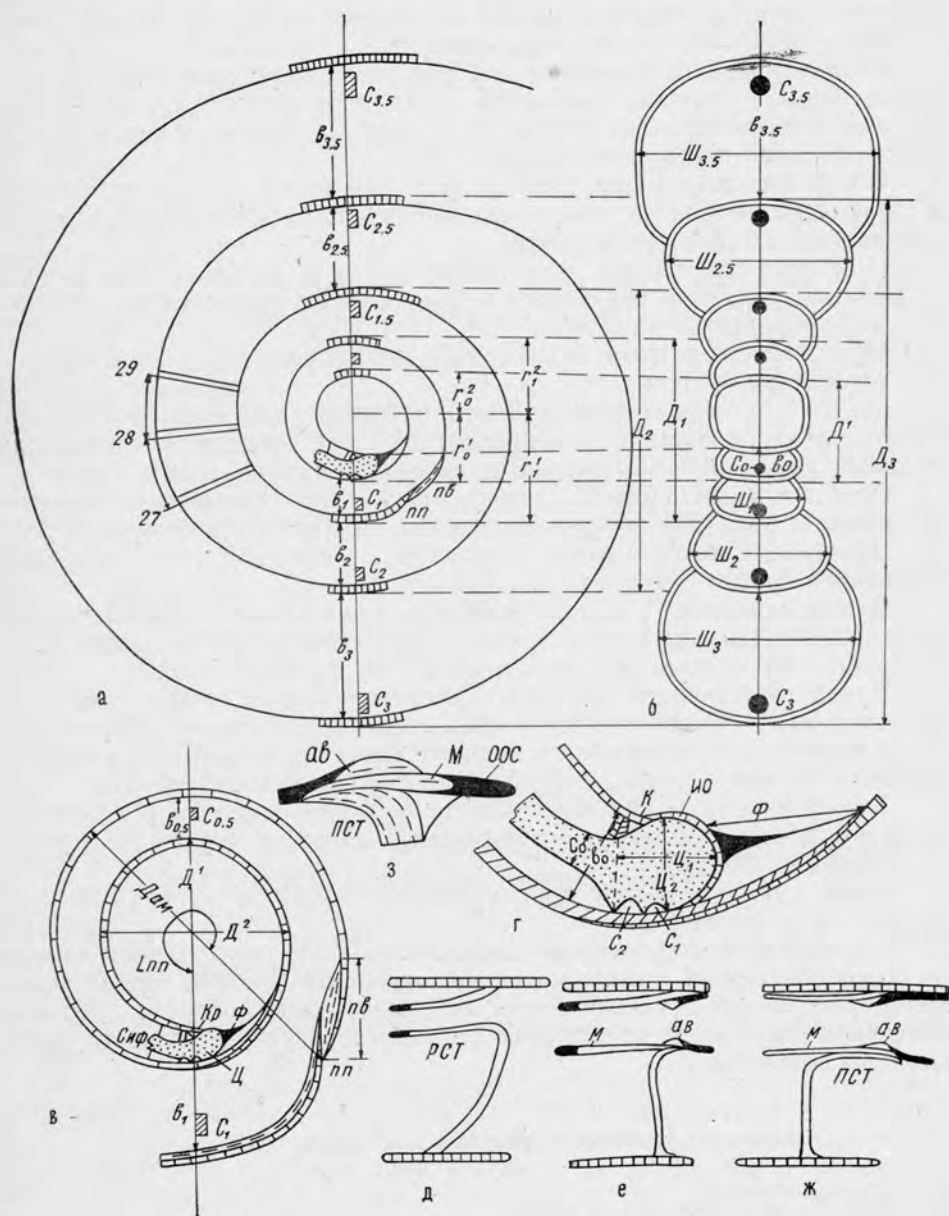


Рис. 1. Схема измерения основных структур раковины. Сечения: а — медианное, б — поперечное, в — медианное через протоконх и начало фрагмокона, г — медианное через цекум и фиксатор, д—з — септальные трубки: д — ретрохоанитовая, е—з — прохоанитовые: е — филлоцератидная, ж — литоцератидная, з — аммонитидная

D^2 — малый диаметр протоконха, измеряется по перпендикуляру к D^1 .

$D_{ам}$ — диаметр аммонителлы, измеряется по линии, соединяющей центр протоконха и передний конец первичного валика или начало первичного пережима.

$D_1, D_2 \dots$ — диаметр 1-го, 2-го и других оборотов, измеряется по линии, проходящей через центр протоконха и просепту (в аншлифах). Обычно диаметр сохранившейся раковины измеряется по линии, соединяющей центр протокола и конец последнего оборота, в идеальном случае — центр протоконха и устьевой край.

Угол первичного пережима ($\angle$ пп) измерялся между двумя прямыми: одной — проходящей через центр протоконха и просепту, второй — проходящей через центр протоконха и первичный пережим или передний конец первичного валика.

Φ — длина фиксатора, измерялась от места его прикрепления к стенке протоконха до начала цекума; в случае сложного фиксатора измерялась самая длинная связка.

Π_1 — диаметр цекума, измеряется вдоль спирали, от его начала до резкого сужения и перехода в сифон (переход происходит в 1-й или 2-й гидростатической камере).

Π_2 — диаметр цекума, измеренный вдоль просепты — от вентральной к дорсальной стенке.

$C_0, C_1, \dots$ — абсолютный диаметр сифона, измеренный в начале спирали (C_0), в конце 1-го оборота (C_1) и в конце всех следующих оборотов (измерение желательно проводить в камере, между септами).

Относительный диаметр сифона определялся отношением диаметра сифона к величине внутренней высоты, измеренной в этом же месте.

Длина септальной трубки измеряется от перегиба септы до конца септальной трубки.

Длина манжеты — обычно измеряется задний конец манжеты, выступающий сзади септальной трубки; если манжета расположена внутри трубки, то ее размеры, как правило, не фиксировались.

Длина известкового футляра у ретрохоанитовых трубок совпадает с их длиной; у прохоанитовых с манжетами определялась суммой размеров прохоанитовой трубки и заднего конца манжеты; при манжете, лежащей внутри трубки, — только длиной септальной трубки.

Относительная длина известкового футляра определяется отношением его длины к размеру органической оболочки сифона в камере, % (например, 20 : 80).

Число септ на оборот подсчитывается обычным путем: для 1-го оборота от просепты.

Расстояние между септами измерялось вдоль вентральной стенки от септы к септе. В одном масштабе строились кривые, на которых кроме расстояний отмечено число септ на каждом обороте. Кривая изменения расстояний между септами характеризует особенности роста каждого аммонита.

Сокращения, принятые на рисунках и таблицах

ав — аннулярный валик

аст — амфиохоанитовая септальная трубка

в — валик

$v_1, v_2, \dots$ — внутренняя высота соответствующего оборота

воос — вторичная органическая оболочка сифона

вор — воротник

вл — внутренний призматический слой

вс — вентральная стенка

гк — гидростатическая камера
 $D_1, D_2, \dots$ — диаметр соответствующего оборота раковины
 D^1, D^2 — диаметры протоконха: D^1 — большой, D^2 — малый
 $D_{ам}$ — диаметр аммонителлы
 дс, дст — дорсальная стенка
 жк — жилая камера
 цо — известковая оболочка цекума
 к, кр — кромка
 кож — кожух
 кон — конус
 м — манжета
 ме — мембрана
 нп — наружный призматический слой
 $O_1, O_2, \dots$ — обороты раковины 1-й, 2-й и т. д.
 оо — органическая оболочка
 оос — органическая оболочка сифона
 ор — органическая пленка протоконха
 ос — органическая септа
 п — пережим
 п, пр, нк — протоконх, начальная камера
 пв — первичный валик
 пер — периострак
 пл — пластинчатый слой
 пм — предохранительная мембрана
 поос — первичная органическая оболочка сифона
 пп — первичный пережим
 $\angle$ пп — угол первичного пережима
 пр — призматический слой
 пст — прохонитовая септальная трубка
 рст — ретрохонитовая септальная трубка
 c, c_1, c_2 — септа, 1-я, 2-я и т. д. септы
 сиф, c_1, c_2 — сифон; сифон на соответствующем обороте
 ср — стенка раковины
 ст — септальная трубка
 ф — фиксатор
 ц — цекум
 Π_1, Π_2 — диаметры цекума: Π_1 — вдоль спирали, Π_2 — $\perp$ к Π_1
 $\Pi_1, \Pi_2, \dots$ — ширина соответствующего оборота
 27, 28 (рис. 1) — порядковый номер септ
 r_0^1, r_1^1 — радиус соответствующего оборота

Глава 2

СТРОЕНИЕ И МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ РАКОВИНЫ

2.1. ПРОТОКОНХ

Раковина аммонитов состоит из протоконха, фрагмокона и жилой камеры.

Как известно, в конце прошлого столетия В. Бранко (Brancsco, 1879—1880) впервые подробно описал строение протоконха у палеозойских и мезозойских аммонитов. По форме просутуры и ее лопастной линии было выделено три типа протоконхов: аселлатный (бесседельный), латиселлатный (широкоседельный) и ангустиселлатный (узкоседельный). Протоконхи первых двух типов характерны для палеозойских и частично триасовых аммонитов, ангустиселлатный тип свойствен части триасовых и всем юрским и меловым аммонитам.

По внешней форме и соотношению ширины протоконха к его диаметру Бранко выделил два типа протоконхов: шаровидный и валико-

видный и описал протоконх у 20 палеозойских и 32 мезозойских видов. В дальнейшем почти никто специально не занимался изучением протоконхов; они описывались попутно при рассмотрении онтогенеза отдельных видов.

Краткие сведения о строении протоконха можно найти у В. В. Друщица (1956), М. Ф. Богословской (1959). Д. Пальфрамман (Palframan, 1966, 1967) обнаружил у оксфордских представителей родов *Distichiceras*, *Taramelliceras*, *Creniceras* очень маленькие размеры протоконхов

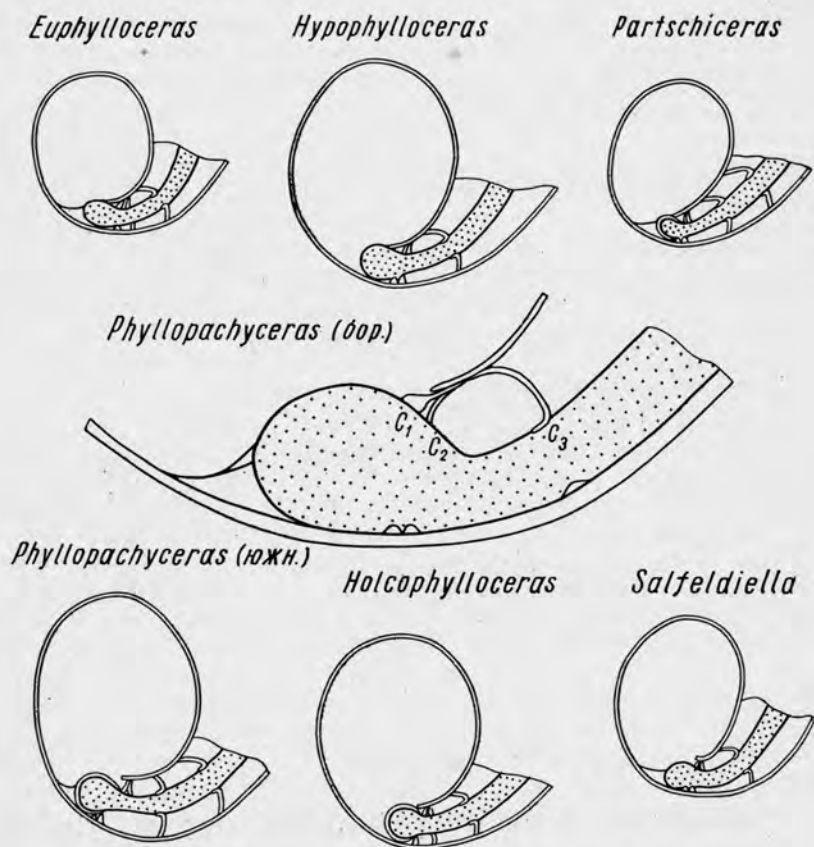


Рис. 2. Отряд филлоцератида. Протоконх и начало фрагмокона

с диаметром 0,24—0,34 и шириной 0,40—0,48. А. А. Шевырев (1968) считал, что у триасовых аммонитов протоконх обладает удивительным постоянством своих размеров, диаметр протоконха составляет 0,30—0,40, а ширина 0,50—0,60 и только у представителей надсемейств *Argestaceae* и *Ptychitaceae* диаметр достигает 0,50—0,60.

В. В. Друщиц и Н. Хнами (1969а, б) предложили выделить три типа протоконхов: шаровидный — при $Ш-Д \leq 0,10$ мм, валиковидный — при $Ш-Д = 0,101-0,200$ и веретеновидный — при $Ш-Д \geq 0,201$. У изученных аммонитов диаметр протоконха колеблется в очень широких пределах — от 0,22 до 1,47. Предлагается выделять следующие размерные группы протоконхов (с учетом рекомендаций Ю. Д. Захарова, 1978): 1 — очень мелкий — $Д^1 < 0,300$, 2 — мелкий — $Д^1 = 0,301-0,450$, 3 — средний — $Д^1 = 0,451-0,600$, 4 — крупный — $Д^1 = 0,601-0,750$, 5 — весьма крупный — $Д^1 > 0,751$.

2.3. ПЕРВИЧНЫЙ ВАЛИК

Первичный валик представляет собой резкое утолщение стенки раковины, обычно неправильной линзовидной формы; он образуется за счет появления пластинчатого слоя вокруг устья раковины аммонителлы (табл. 1, фиг. 1е; табл. 2; табл. 4, фиг. 3в; рис. 6); на ядре ему соответствует пережим, получивший в литературе название первичного пережима (Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959), непнического пережима (Hyatt, 1872) или второго изменения роста (Erben, 1964). У всех изученных аммонитов впереди первичного валика рас-

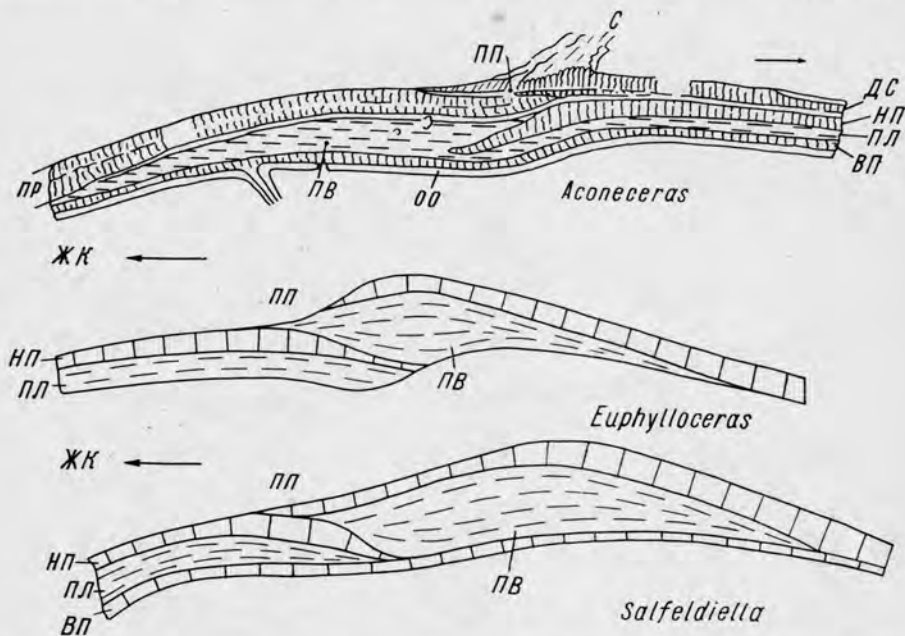


Рис. 6. Схема строения первичного валика *Aconeceras* (из Erben, Flajs, Siehl, 1969), *Euphyllloceras* и *Salfeldiella* (ориг.)

положен пережим, который возникает в результате резкого изменения высоты оборота. Это изменение обусловлено новой стадией онтогенеза, которая будет рассмотрена позднее. Морфологически это изменение выражено в увеличении высоты оборота, иногда очень существенного; структурно — в появлении двух- или трехслойной стенки раковины. Предлагается различать пережим, который возникает на ядре под первичным валиком, и первичный пережим, характеризующий новый этап онтогенеза. Вместо угла первичного валика (Друщиц, Хнами, 1970) необходимо измерять угол первичного пережима, определяемый между двумя прямыми, проходящими, с одной стороны, через центр протоконха и просепту и, с другой — через центр протоконха и первичный пережим (см. рис. 1). Вряд ли можно согласиться с предложением Эрбена и др. (Erben, Flajs, Siehl, 1969) включать в состав 1-го оборота протоконх, и положение первичного валика определять с учетом этого предложения. Фактически протоконх сам образует целый оборот. До сих пор во всех работах за начало 1-го оборота принималась просепта, и изменять это общепринятое положение весьма нежелательно, так как это приведет к крайней путанице терминологии, используемой при описании аммонитов.

Величина угла первичного пережима, характеризующего размеры жилой камеры аммонителлы, варьирует в больших пределах. У южных филлоцератид этот угол равен $260-270^\circ$, реже $280-300^\circ$, сахалинских — 280° , бореальных — $290-300^\circ$; у литоцератид: у *Parajaubertella*, *Ptychoceras* составляет $260-270^\circ$, *Eurystomiceras*, *Gabbio-ceras* — $280-300^\circ$, *Tetragonites*, *Kossmatella* — $300-330^\circ$, *Gaudryceras*, *Anagaudryceras*, *Epigoniceras* — $330-360^\circ$. У симбирскитов угол довольно постоянен — $300-315^\circ$, у дегезитов — 300° , акантогоплитов — $250-280^\circ$, реже до 300° , у парагоплитов — $315-330^\circ$. Десмоцератиды имеют также сравнительно небольшой угол — $270-290^\circ$, у *Beudanticeras* — до 330° . Очень изменчивая величина угла первичного пережима обнаружена у аконцератид — от 275 до 360° .

У филлоцератид длина первичного валика $0,17-0,30$ при толщине $0,02-0,04$, у бореальных представителей *Phyllo-pachyceras* соответственно $0,49-0,63$ и $0,07$. У литоцератид длина валика варьирует от $0,20$ до $0,56$, у *Ptychoceras* — $0,07-0,21$ при толщине $0,02-0,08$. Особенно крупный валик наблюдался у позднемеловых родов *Epigoniceras*, *Anagaudryceras*, *Gaudryceras* ($0,42-0,56$ при толщине $0,06-0,08$). У симбирскитов длина валика $0,17-0,45$ при толщине $0,03-0,05$, у дегезитид — $0,14-0,28$ при толщине $0,01-0,03$, у акантогоплитид — соответственно $0,13-0,28$ и $0,02-0,04$, у парагоплитид — $0,33-0,50$ и $0,04$. У десмоцератид первичный валик имеет длину $0,17-0,24$ при толщине $0,02-0,03$, у аконцератид — $0,10-0,28$ при той же толщине (см. рис. 6).

Приведенные цифры размеров первичного валика дают только самое общее представление о величине валика и не претендуют на большую точность по двум причинам: 1) измерение велось под бинокляром при увеличении 56 (окуляр 8), 2) пластинчатый слой появляется очень постепенно, задний конец валика удлинённый, передний — более короткий, и не всегда можно уловить место появления валика. Максимальное утолщение валика приурочено к его переднему концу.

2.4. РАКОВИНА АММОНИТЕЛЛЫ

Аммонителлой было предложено называть (Друщиц, Хиами, 1969, 1970) первую постэмбриональную стадию в онтогенезе аммонита, имевшего протоконх и 1-й оборот до первичного валика включительно.

Предлагается выделять следующие размерные группы раковины аммонителлы: 1) весьма мелкая $<0,60$, 2) мелкая — $0,61-0,75$, 3) средняя — $0,76-1,00$, 4) крупная — $1,00-1,50$, 5) весьма крупная $>1,51$.

Размеры раковины аммонителлы коррелятивно связаны с размером протоконха: чем больше его диаметр, тем крупнее аммонителла; в меньшей зависимости размеры ее находятся от угла первичного пережима; последний в первую очередь определяет длину жилой камеры аммонителлы.

Все размерные группы эмбриональных раковин — от мелких до весьма крупных — обнаружены у филлоцератид: средиземноморские представители обладали раковиной мелких и средних размеров ($0,63-0,91$), сахалинские — средних и крупных ($0,94-1,09$), весьма крупную эмбриональную раковину ($2,24-2,66$) имели бореальные представители рода *Phyllo-pachyceras*.

У литоцератид весьма мелкая эмбриональная раковина была у гетероморфного рода *Phychoceras*, средняя — у *Eurystomiceras* и *Gabbio-ceras*, средняя и крупная — у *Tetragonites*, преимущественно круп-

ная — у родов *Parajaubertella*, *Epigonicerias*, *Kossmatella*, *Gaudryceras*, *Anagaudryceras* (до 1,44).

В отряде аммонитид эмбриональную раковину мелких и средних размеров имели акантогоплитиды (0,60—0,92), среднюю и крупную (0,91—1,09) — дегезитиды, крупную — парагоплитиды (1,13—1,29) и симбирскитиды (1,02—1,20), мелкую и среднюю — десмоцератиды (0,66—1,02), аконечератиды (0,63—0,90).

Предлагается выделять пять размерных групп жилой камеры аммонителлы (несколько отличных от предложенных Ю. Д. Захаровым), определяемых углом первичного пережима: 1) весьма короткая $< 270^\circ$, 2) короткая — $271-300^\circ$, 3) средняя — $301-330^\circ$, 4) длинная — $331-360^\circ$, 5) весьма длинная $\geq 361^\circ$.

Весьма короткая жилая камера обнаружена у *Ptychophylloceras*, короткая — у всех остальных изученных филлоцератид, у *Gabbioceras*, *Parajaubertella*, *Eurystomiceras*, *Ptychoceras*, акантогоплитид, десмоцератид, средняя — у *Kossmatella* и *Tetragonites*, дегезитид и парагоплитид, симбирскитид, длинная — у *Epigonicerias*, *Gaudryceras*, *Anagaudryceras*. У вида *Aconeceras trautscholdi* обнаружены три размерные группы жилых камер: короткая, средняя и длинная. Такая изменчивость длины жилой камеры у одного вида заставляет с большой осторожностью оценивать таксономическое значение этого признака. У триасовых цератитов размеры жилой камеры (по данным Ю. Д. Захарова) колеблются от 240 до 347° , а в пределах семейства *Hungaritidae* — от 229 до 330° , т. е. от весьма короткой до средней.

2.5. СТРОЕНИЕ СТЕНКИ РАКОВИНЫ ПОСЛЕ ПЕРВИЧНОГО ВАЛИКА

Наружная, или эволютная, часть оборота после первичного валика состоит из трех известковых слоев: наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического (см. рис. 6); внутренняя, или инволютная, часть построена из одного призматического слоя. Снаружи раковина покрыта конхиолиновым слоем — периостраком, который обычно сохраняется в ископаемом состоянии только между оборотами спирали. Полость гидростатических камер изнутри выстлана органическим слоем.

Наружный призматический слой, как показали наблюдения в СЭМ, закладывается под первичным валиком (табл. 2,4), из-под него он выходит наружу и образует внешнюю стенку раковины. Под призматическим слоем формируется пластинчатый, который также начинается под первичным валиком. Подобный характер образования раковинного слоя наблюдается при регенерации прижизненных повреждений устьевого края раковины. У рода *Kosmoceras* на одном экземпляре наблюдаются два повреждения стенки раковины, залеченные при жизни (Друщизн, Догужаева, Ломинадзе, 1977). Первое повреждение находится посередине 3-го оборота около 27-й септы. При залечивании этого повреждения новый слой стенки раковины создавался изнутри, на некотором расстоянии от обломанного края; две септы, которые строились в это время (они расположены на расстоянии 200°), были сближены. Такое же явление наблюдалось при анализе регенерированного второго повреждения. Периострак формировался, вероятно, одновременно с наружным призматическим слоем; он начинается сразу же после устьевого края аммонителлы.

Внутренний призматический слой секретировался миоостракальным участком эпителия мантии. Доказательством этого предположения служат два факта: 1) пластинчатый слой первичного валика из-

нутри перекрыт этим слоем (см. рис. 6), 2) описываемый слой выклинивается в задней четверти жилой камеры. У некоторых экземпляров стенка раковины после первичного валика кажется двухслойной; возможно, внутренний призматический слой на этой ранней стадии развития был очень тонким и не сохранился в процессе фоссилизации. У всех аммонитов были мускулы-ретракторы, очень маленькие на стадии аммонителлы (напомним, что диаметр раковины аммонителлы колебался в пределах 1 мм), а образование внутреннего призматического слоя связано именно с миоостракальным участком эпителия мантии. Наличие внутреннего призматического слоя под первичным валиком у некоторых аммонитов позволяет предположить, что он формировался у всех аммонитов. Второй интересной чертой этого слоя является то, что из трех слоев, участвующих в образовании внешней части раковины, только внутренний призматический слой образует дорсальную стенку, т. е. инволютную часть раковины. Два других слоя, не считая периострака, наружный призматический и пластинчатый, прикрепляются к внешней стенке предыдущего оборота и здесь выклиниваются (см. рис. 34). Они образуют умбиликальный шов. Впервые на эти явления у маастрихтских аммонитов обратили внимание Т. Биркелунд и Г. Хансен (Birkelund, Hansen, 1968). Позднее подобное выклинивание было описано у *Aconeceras* и *Protetragonites* (Друщиц, Хяями, 1970), у *Kosmoceras* (Друщиц, Догужаева, Ломинадзе, 1977), у симбирскитов (Друщиц и др., 1980).

Таким образом, дорсальная стенка у аммонитов, имевших плано-спиральную раковину, не строилась из полного набора слоев. Если бы аммонит не был экономным строителем, то внутренняя, инволютная, сторона состояла бы из двойного набора слоев, т. е. шести. Это значительно утяжелило бы раковину, нарушило ее плавучесть и устойчивость и в процессе естественного отбора должно было бы привести к элиминации подобных форм. По-видимому, так и было, потому что у всех изученных аммонитов дорсальная стенка имеет однослойное строение. В меданных разрезах ее можно обнаружить, начиная примерно с 3-го оборота, но наиболее хорошо она различима на взрослой стадии, после появления элементов скульптуры (5—6-й обороты). У филлоцератид на этих оборотах дорсальная стенка относительно толстая (табл. 28, фиг. 1г, д); она перекрывает ventральную стенку предшествующего оборота, периострак которого несет реснички. Толщина ventральной стенки в конце 6-го оборота равна 0,21, а дорсального 7-го в этом месте равна 0,20 (см. рис. 16).

У литоцератид, имевших воротники (в частности, у *Eurystomicegas*), дорсальная стенка перекрывает их сохранившиеся части. В процессе постройки нового оборота воротники на ventральной стенке резорбировались эпителием мантии, а затем перекрывались внутренним призматическим слоем. В передней части жилой камеры остатки воротника, имевшие вид тонкой пластины, вдаются в полость камеры и перекрыты призматическим слоем (см. рис. 31). У аммонитид с хорошо выраженными ребрами (*Colombiceras*, см. рис. 48) дорсальная стенка вначале следовала изгибам ребер, а на 5—6-м оборотах сглаживала ребристую поверхность и создавала своеобразные «мостики», опираясь только на вершины ребер. Подобные «мостики» были обнаружены у среднекелловейского рода *Kosmoceras* (Друщиц, Догужаева, Ломинадзе, 1977; см. рис. 4). Внутренний призматический слой, таким образом, у аммонитов, так же как у современного наutilusа, играл очень важную функциональную роль. Он секретировался в зоне прикрепления мускулов-ретракторов, и с его образованием связано их постепенное передвижение вперед к жилой камере; внутренний призма-

тический слой, сглаживая внутреннюю полость жилой камеры, облегчал скольжение внутренностного мешка аммонита вперед по мере увеличения размеров раковины.

Толщина вентральной стенки у южных филлоцератид в конце 2-го оборота 0,02—0,04, у сахалинского *Hyporhyllocerat* — 0,06, а у бореального представителя рода *Phyllorhyllocerat* — 0,06—0,13; причем соотношение трех известковых слоев, слагающих стенку, равно 1:1:1; с ростом аммонита толщина стенки постоянно увеличивается при одновременном увеличении каждого из слоев. Толщина пластинчатого слоя увеличивается быстрее и в конце 3-го — начале 4-го оборота более чем в три раза превышает толщину каждого из призматических слоев. Толщина вентральной стенки у филлоцератид на 6-м обороте равна 0,40, а дорсальная почти в 2 раза меньше — 0,21, а на 7-м обороте дорсальная увеличивается до 0,50 и выклинивается в области жилой камеры. Такая же толщина вентральной стенки на этом же обороте отмечена у литоцератид (0,39), при толщине пластинчатого слоя 0,25, а призматических — наружного и внутреннего — соответственно 0,04 и 0,08.

У симбирскитид около умбиликального шва толщина стенки на 6-м обороте равна 0,30, причем доля пластинчатого слоя составляет 0,18. У парагоплитов на 6-м обороте — соответственно 0,46—0,52 и 0,35—0,38, а дорсальная стенка 7-го оборота в межреберных промежутках колеблется от 0,35 до 0,70, на вершине ребер сокращается в 3—6 раз (см. рис. 55).

У многих аммонитов, особенно филлоцератид и литоцератид, в стенке раковины наблюдаются валики, образованные за счет утолщения пластинчатого слоя; обычно они имеют асимметричную форму с постепенно утолщающимся задним концом и резко утолщенным передним. Число валиков на каждом обороте не постоянно (от 1 до 8—10), их размер в 2—3 раза превышает нормальную толщину стенки. Валики возникали, как правило, в передней части раковины и служили, скорее всего, для укрепления устьевого края. Их функциональная роль была такой же, как у первичного валика. У литоцератид валики развивались под воротниками. В отряде аммонитид валики обнаружены у симбирскитид и десмоцератид, но, по-видимому, отсутствовали у ребристых дегезитид, акантогоплитид и парагоплитид.

2.6. ЦЕКУМ, ФИКСАТОР И СИФОН

Для всех головоногих моллюсков, имевших и имеющих в настоящее время раковину (наутилус, спидула), характерно наличие сифона, проходящего через все камеры фрагмокона. Сифон рассматривается как сильно суженный задний конец внутренностного мешка, а полость сифона — как задний отдел вторичной полости тела. У современного наутилуса сифон прикрепляется своим апикальным концом к внутренней поверхности первой септы, у спидулы сифон начинается небольшим вздутием — цекумом — и прикрепляется к протоконхе особой связкой — просифоном, или фиксатором. У вымерших аммонитов начало сифона похоже на начало сифонной системы у спидулы.

Цекум. Сифон у всех аммонитов начинается в протоконхе в форме шаровидного или каплевидного образования. Эта вздутая задняя часть сифона, по предложению А. Хайетта (Hyatt, 1872), получила название цекума (см. рис. 2—5). Форма цекума изменяется в широких пределах. У меловых и юрских аммонитов можно выделить три основных типа цекума: 1) каплевидный при $D_{c1} > D_{c2}$, 2) шаровидный при $D_{c1} = D_{c2}$ и 3) чашевидный при $D_{c1} < D_{c2}$. В основу выделения этих типов взято взаимоотношение двух диаметров цекума: C_1 — диаметр,

измеренный вдоль спирали, от его начала до резкого сужения и перехода в сифон, Π_2 — диаметр цекума, измеренный вдоль просепты в направлении от вентральной к дорсальной стенке. Предлагается различать следующие размерные группы цекума (Захаров, 1978, с добавлениями): 1) очень мелкий — $\Pi_2 < 0,07$, 2) мелкий — $\Pi_2 = 0,071-0,100$, 3) средний — $\Pi_2 = 0,101-0,130$, 4) крупный — $\Pi_2 = 0,131-0,200$, 5) очень крупный — $\Pi_2 > 0,201$.

Цекум прилегает к вентральной стенке и соприкасается с кромкой, или кромка в него не упирается. У просепты цекум резко сужается и переходит в сифон, иногда это сужение происходит во 2-й камере. Обычно поперечное сечение цекума имеет овальную форму с большой осью, расположенной параллельно оси протоконха. Цекум расположен в пределах вентрального седла 1-й септы; отношение ширины цекума к ширине протоконха составляет $0,17-0,26$. У нескольких экземпляров была сделана попытка установить взаимоотношение между длиной цекума (Π_1) и высотой вентрального седла. Во всех случаях цекум был короче седла: его длина составляла $0,2-0,6$ высоты. Давно у палеонтологов, изучающих аммониты, возникал вопрос о причинах образования в просепте вентрального и дорсального седел. Возникновение этих седел в просепте связано с наличием цекума. После освобождения протоконха и образования просепты в задней части тела возникало вздутие — цекум, — которое с вентральной и дорсальной сторон защищалось соответствующими изгибами септы.

Е. Мюнье-Шальма (Munier-Chalmas, 1873), Д. Смит (Smith, 1897) правильно считали, что сифон берет начало в протоконхе до образования 1-й перегородки. По Ф. Гранжану (Grandjean, 1910), цекум представляет собой шаровидное образование, занимающее в срединной плоскости все пространство начала спирали, и после 2-й септы переходит в сифон.

Чашевидный и шаровидный цекум наблюдается преимущественно у литоцератид и некоторых филлоцератид и обычно лежит в области протоконха. Каплевидный цекум занимает часть протоконха и может переходить в сифон либо во 2-й гидростатической камере (многие филлоцератиды, у которых первые две септы сближены) или в 1-й (большинство аммонитид, у которых первые две септы удалены друг от друга).

По наблюдениям М. Ф. Богословской (1959), цекум у рассмотренных ею артинских аммонитов расположен частично в протоконхе, частично — в 1-й камере. Форма его зависит от длины этой камеры. При просмотре коллекции М. И. Шульги-Нестеренко (1926), которая описала цекум четковидной формы, образцов с подобным строением не оказалось.

Форма цекума довольно изменчива и, по-видимому, не может иметь какого-либо таксономического значения. По размерным группам среди изученных аммонитов преобладают представители с цекумом мелких размеров (большинство филлоцератид, некоторые литоцератиды — *Eurystomiceras*, *Ptychoceras*, все акантогеплитиды, многие десмоцератиды и аконцератиды); цекум средних размеров имели симбирскиты, некоторые десмоцератиды, парагеплитиды; цекум средних и крупных размеров — почти все литоцератиды; очень крупный цекум обнаружен у бореальных представителей рода *Phyllopachyceras* ($0,27-0,28$).

Фиксатор. Между цекумом и внутренней поверхностью протоконха расположена связка, получившая неудачное название — просифон. Просифон описывали многие исследователи: Е. Мюнье-Шальма (Munier-Chalmas, 1873), Ф. Гранжан (Grandjean, 1910), Ж. И. Шульга-

Нестеренко (1926), И. Бёмерс (Böhmers, 1936), М. Ф. Богословская (1969), Г. Эрбен (Erben, 1964), а также В. В. Друщиц (1956). Впервые название «просифон» ввел в литературу Е. Мюнье-Шальма, который изобразил его в виде трубки, соединяющей цекум со стенкой протоконха. Цитируемый автор считал, что просифон выполнял функцию сифона в течение эмбрионального развития аммонитов. С этой точкой зрения соглашается М. И. Шульга-Нестеренко (1926). Позднее В. В. Друщиц (1956) высказал предположение, что просифон служил, по-видимому, только для прикрепления тела после освобождения им полости протоконха и возникал в виде связки между мантией и внутренней стенкой протоконха. Термин «просифон» в дальнейшем, учитывая его функцию, был заменен на «фиксатор» (Друщиц, 1976в).

Установлено, что фиксатор иногда расположен вне плоскости симметрии (см. рис. 33, д, 38, в, г). Ф. Гранжан (1910) описал и изобразил фиксатор (так мы будем в дальнейшем называть просифон) у многих аммонитов. В противоположность Мюнье-Шальма и другим исследователям Гранжан считал, что просифон, состоящий из фосфата извести, имеет вид ленточки, а не трубочки. Стенка цекума, по его мнению, четко отделяется от ленточки фиксатора. Шульга-Нестеренко (1926), наблюдавшая фиксатор у артинских аммонитов, предполагала, что он имеет форму бокала, охватывающего полностью или частично цекум, и длинную ножку. По ее мнению, на брюшной стенке цекума фиксатор прерывался или не сохранился. У *Agathiceras uralicum* суженная часть фиксатора конусовидная, короткая, примыкает к стенке на близком расстоянии от цекума. У *Parapronotites* фиксатор имеет вид более удлиненного бокала на более длинной ножке, причем бокал только частично охватывал цекум. Ткань фиксатора имеет вид прозрачной мембраны, которая ясно отличается от малопрозрачной ткани цекума.

По мнению М. Ф. Богословской (1959), ткань фиксатора охватывает небольшую часть заднего конца цекума, затем переходит в широкую ленту (равную $1/3$ ширины цекума). Эта лента идет косо назад и примыкает своим расширенным концом к внутренней поверхности протоконха. По Богословской, фиксатор у пермских аммонитов можно сравнить с бокалом, чаша которого то более мелкая, то более глубокая, в разной степени охватывающая цекум, а ножка имеет вид обычно короткой ленты, широкой или узкой. Фиксатор, по ее мнению, выполнял только прикрепительную функцию. В. Е. Руженцов (1962) предполагал, что фиксатор у палеозойских аммонитов был коротким, у мезозойских — длинным; в дальнейшем это предположение не подтвердилось. Г. Эрбен (Erben, 1962) описал фиксатор у рода *Euhoplites* (альб), имеющий вид ленты, которая более узким концом прикреплена к цекуму, а широким — к протоконху. У рода *Pavlovina* из кимериджа Англии был описан фиксатор, имеющий вид трубочки (Erben, Reid, 1971). Ю. Д. Захаров (1972) обнаружил новый тип фиксатора, состоящий из трех элементов: связки, конуса и кожуха, считая, что ранее были известны только первые два. У рода *Virgatites* и *Epivirgatites* (табл. 22, 25) фиксатор имеет вид не ленты, а раздваивающейся трубочки, напоминающей модель рогатки; две трубочки отходят от цекума и быстро соединяются в одну. Фиксатор у *Quenstedtoceras* имеет вид усеченной четырехгранной пирамиды, основание которой отходит от цекума, а усеченная вершина прикрепляется к внутренней стороне протоконха (Kulicki, 1979).

Из всего сказанного можно сделать вывод, что фиксатор формировался эпителием задней части аммонителлы в течение эмбриональной стадии, когда моллюск освобождал полость протоконха, и выпол-

нял только прикрепительную функцию, фиксировал тело аммонителлы в определенном положении. Он представляет собой органическую ткань по цвету, похожую на ткань цекума. В идеальном случае, когда полости протоконха и гидростатических камер при фоссилизации остаются полыми, не заполненными осадком или вторичными минералами, фиксатор и цекум сохраняются такими, какими они были при жизни аммонита. Они прекрасно сохранились в раковинах *Virgatites* из волжских отложений, развитых в Москве, в раковинах *Epivirgatites* из тех же отложений, распространенных на берегу р. Волги около Рыбинскá, а также в раковинах *Craspedites* из конгломератов, развитых в тех же местах. В хорошем виде иногда сохраняются цекум и фиксатор в полости протоконха, заполненной прозрачным кальцитом.

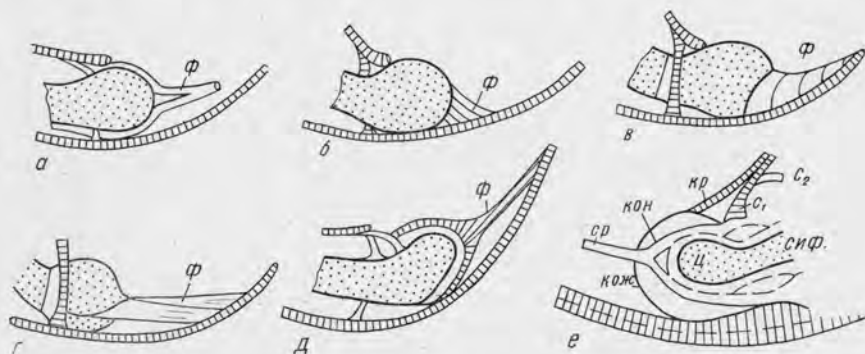


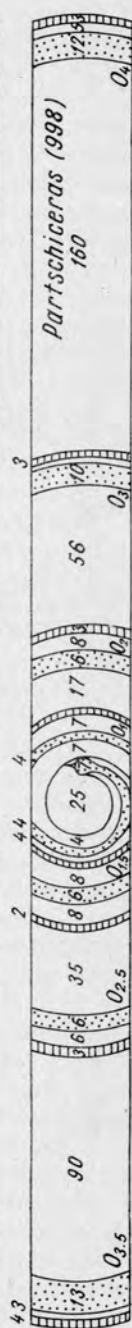
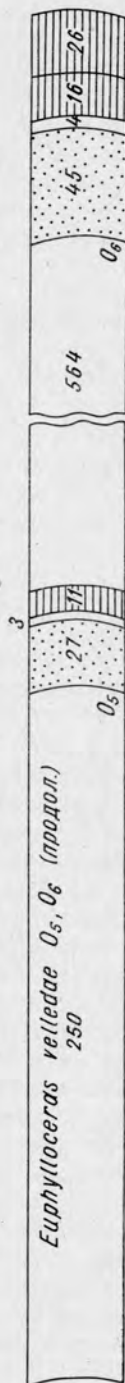
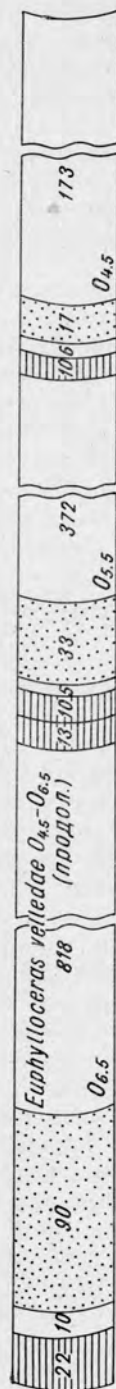
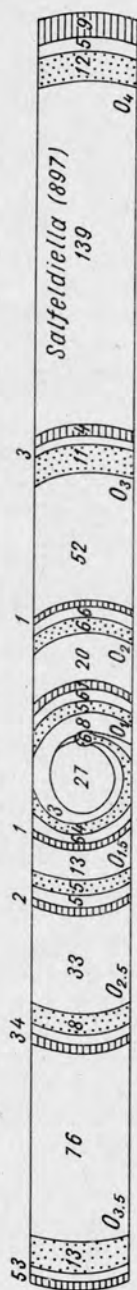
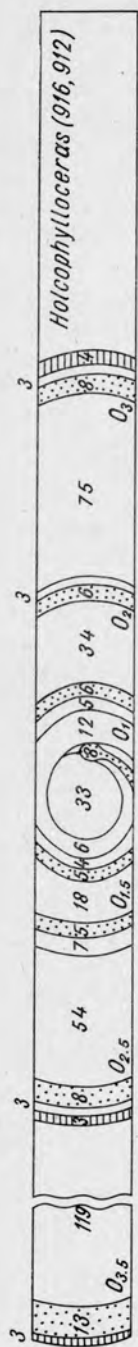
Рис. 7. Схема строения цекума и фиксатора аммонитид (а, в—д), филлоцератид и литоцератид (б), е — цекум и кожух (по Ю. Д. Захарову, 1978)

В этом случае, если протоконы рассматривать в просветляющей жидкости (например, глицерине), то бывают видны фиксатор и цекум (таким способом сделаны рисунки симбирскихтов; см. рис. 33, 35).

На основании изучения юрских и меловых аммонитов, а также анализа литературных данных можно выделить следующие типы фиксаторов: а) сложный, состоящий из многочисленных коротких связок или тяжей (филлоцератиды, литоцератиды; рис. 7, б); б) простой, состоящий из бокала, охватывающего цекум, и связки, или тяжа (рис. 7, д, е); в) имеющий вид одиночной или раздвоенной трубки, отходящей из цекума (рис. 7; табл. 22, 25); г) имеющий вид широкой ленты, отходящей от цекума (рис. 7, г; табл. 26, фиг. 1а—в); д) имеющий вид широкого конуса (рис. 7, в; табл. 26, фиг. 4а, б).

В медианном сечении раковины фиксатор имеет вид нити или тяжа, отходящих от цекума, обычно с небольшим коническим расширением у последнего. По длине нити, или, как ее называет Ю. Д. Захаров (1972), связки, можно различать четыре группы фиксаторов: 1) фиксатор с весьма короткой связкой — $<0,06$; 2) короткой — $0,061-0,100$, 3) средней — $0,101-0,200$, 4) длинной — $>0,201$. Кожух, который Ю. Д. Захаров (1972) описал в качестве нового структурного элемента фиксатора (рис. 7, е), скорее всего представляет известковую оболочку цекума. Она сохраняется крайне редко, но была обнаружена у родов *Tetragonites*, *Phyllopachyceras* и некоторых других.

Весьма короткую связку (0,02—0,03) имели раннетриасовые колумбитиды; короткую связку, иногда состоящую из многочисленных нитей, имели филлоцератиды и литоцератиды, исключение составили бореальные представители рода *Phyllopachyceras* (до 0,15) и гетеро-



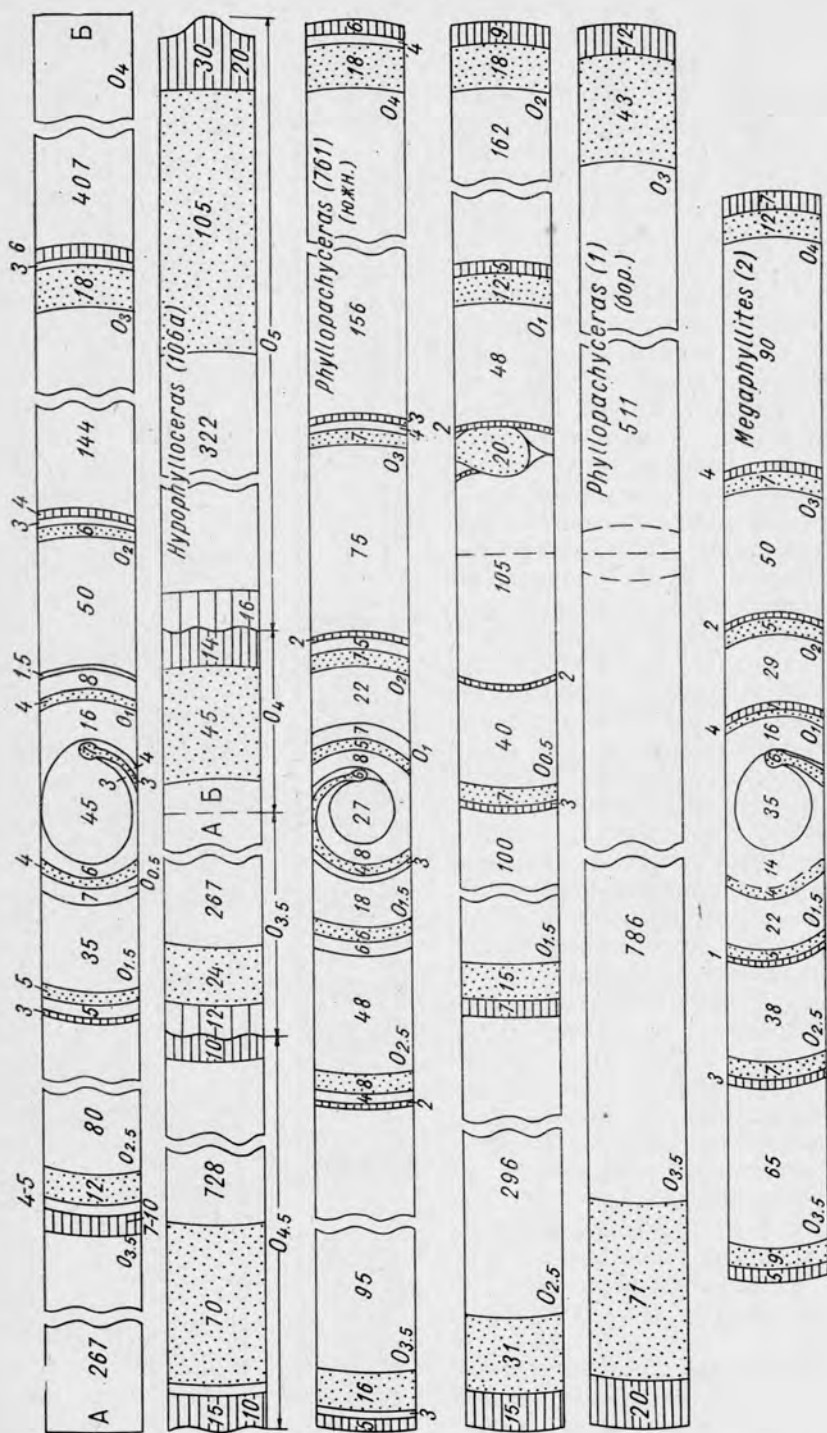


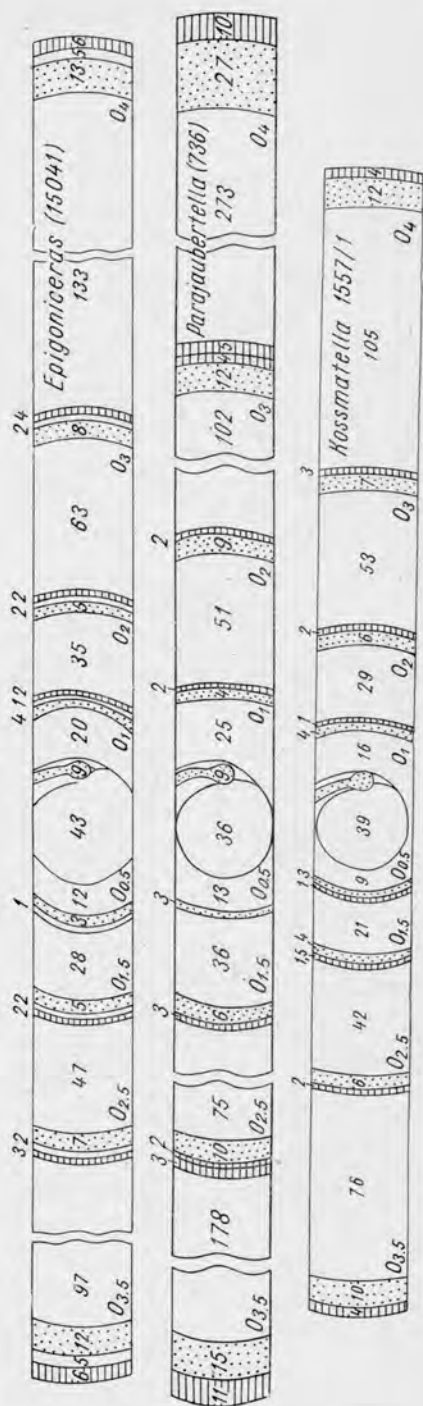
Рис. 8. Отряд филлоператиды и Мегарфиллиты (Ceratitida). Схема изменения в онтогенезе высоты оборота, положения и диаметра сифона, толщины стенки (через полуборота; цифры масштабной измерительной линейки при цене деления 0,014)

морфного рода *Ptychoceras* (до 0,17); короткую и среднюю — дегезитиды, акантогеплитиды и аконцератиды; среднюю и длинную — парагеплитиды (0,18—0,49), симбирскитиды (0,11—0,56), десмоцератиды. Длина связки варьирует в пределах одного рода в широких пределах (например, у рода *Craspedodiscus* от 0,15 до 0,56) и в качестве диагностического признака должна оцениваться с большой осторожностью.

Размер и положение сифона. У всех мезозойских аммонитов сифон во взрослом состоянии занимает вентрально-краевое положение. На 1-м обороте наблюдается четыре положения сифона: 1) центральное, если расстояния от дорсальной и вентральной стенок до сифона почти равны; 2) вентрально-краевое, если сифон прилегает к вентральной стенке; 3) субцентрально, если расстояние от дорсальной стенки до сифона превышает расстояние до вентральной или наоборот; 4) привентральное — сифон не плотно прилегает к вентральной стенке.

Центральное положение сифона на 1-м обороте выявлено у всех филлоцератид, кроме бореальных, и у всех описанных аммонитид. Сифон у филлоцератид на 1-м обороте центральный, к концу 2-го становится привентральным, т. е. не прилегающим плотно к вентральной стенке, как у литоцератид (рис. 8). Абсолютный диаметр сифона изменяется примерно в тех же пределах, что и у литоцератид: в конце 1-го оборота он равен 0,04—0,07, 2-го — 0,06—0,13, 3-го — 0,10—0,17, 4-го — 0,18—0,31, 5-го — 0,25—0,46, 6-го — 0,38—0,80. Крупными размерами сифона отличается род *Nurphyloceras*, из кампана о. Сахалина, у него диаметр на 3-м обороте 0,25, на 4-м — 0,63, на 5-м — 1,47. Относительный диаметр сифона изменяется так же, как у литоцератид, т. е. от 0,20 в конце 1-го оборота до 0,06—0,08 в конце 6-го.

У всех изученных литоцератид, имевших планоспиральную раковину, сифон занимает центральное положение только около первых септ и на первой четверти или первой половине оборота становится вент-



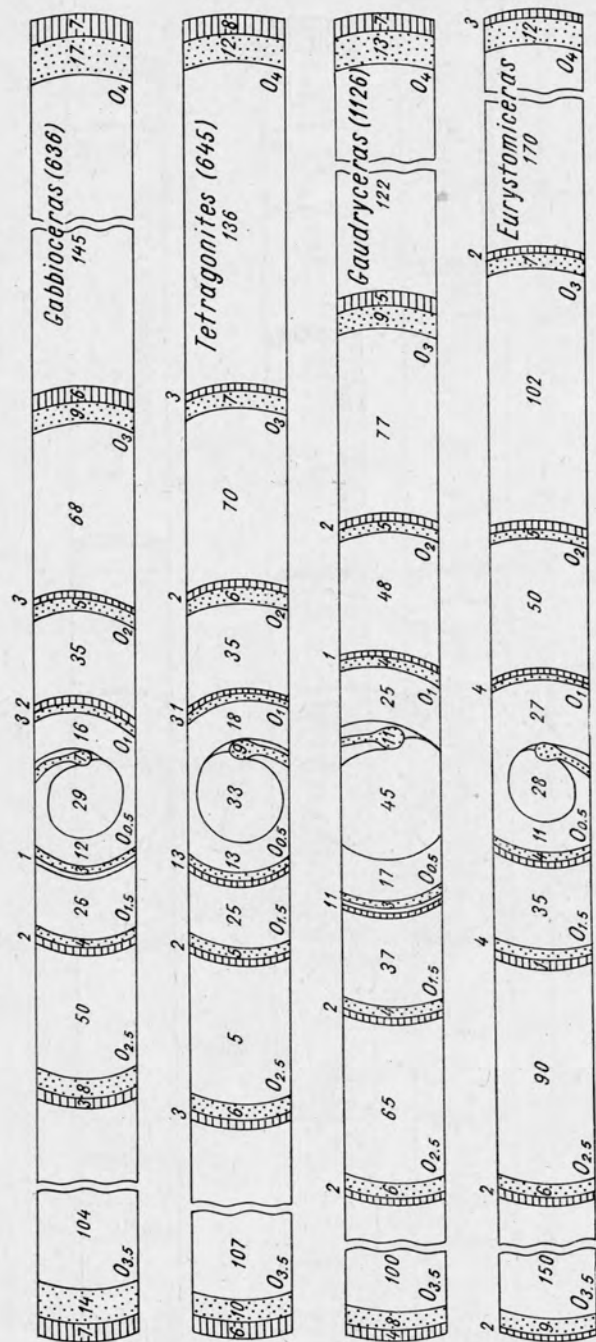
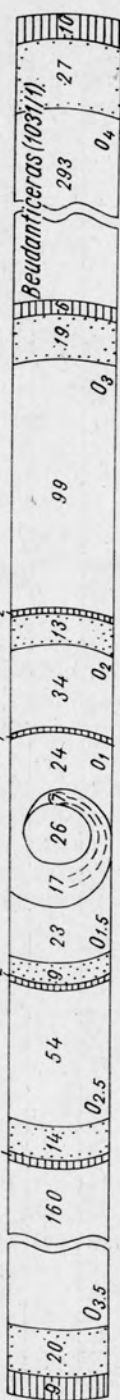
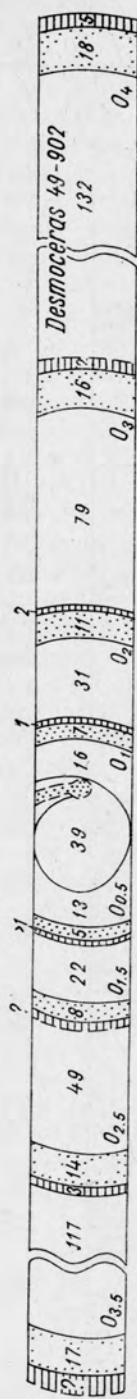


Рис. 9. Отряд литоцератиды. Схема изменения в онтогенезе высоты оборота, положения и диаметра сифона, голщины стенок (см. подпись к рис. 8)



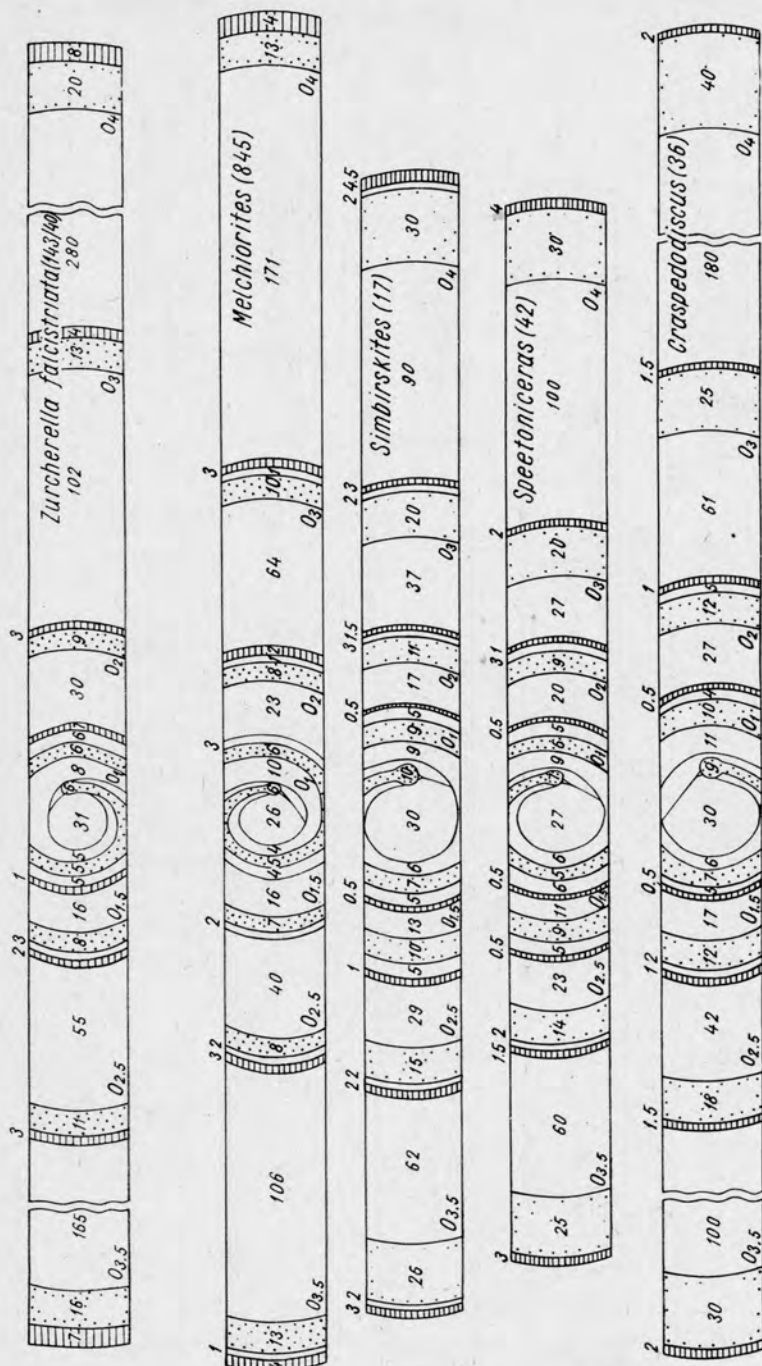
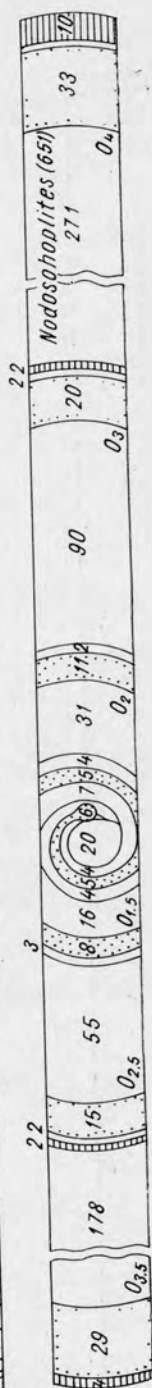
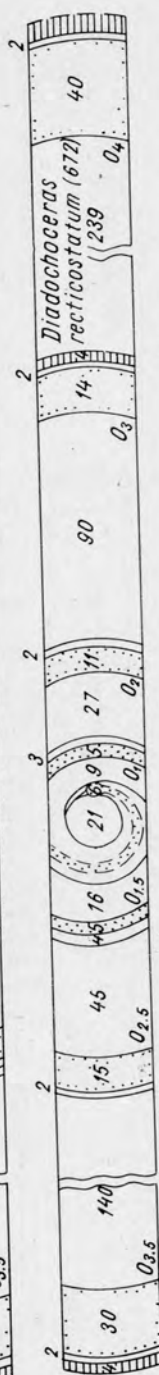
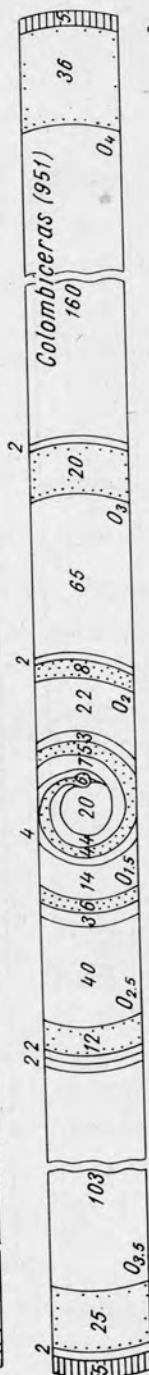
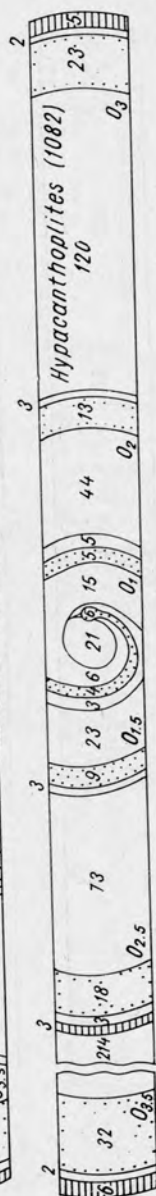


Рис. 10. Отряд аммонитиды. Схема изменения в онтогенезе высоты оборота, положения и диаметра сифона, толщины стенки у симбирскитид, десмоцератид и аконцератид (см. подпись к рис. 8)



рально-краевым; у рода *Ptychoceras* с гетероморфной раковиной сифон на 1-м планоспиральном обороте субцентральный, но уже около первичного валика становится привентральным. Диаметр сифона у литоцератид на 1-м обороте равен 0,04—0,07, на 2-м — 0,07—0,13, на 3-м — 0,10—0,21, на 4-м — 0,13—0,48, на 5-м — 0,35—0,63, на 6-м — 0,56—0,90 (рис. 9). Относительный диаметр уменьшался от 0,20 в конце 1-го оборота до 0,06—0,09 (в среднем) на 6-м. Вентрально-краевое положение и очень крупный диаметр сифона обнаружены у бореальных представителей рода *Phylloparachyceras*; у него диаметр сифона в конце 1-го оборота 0,16—0,17, в конце 4-го — 1,18—1,40 при относительном диаметре, составляющем 0,07—0,08 (см. рис. 8).

Положение сифона у симбирскитид на 1-м обороте центральное, к концу 1-го и на 2-м — субцентральный, к концу 2-го оборота становится привентральным. Диаметр сифона в конце 1-го оборота варьирует от 0,08 до 0,14, в конце 4-го — 0,34—0,58, что соответствует изменению размеров сифона у акантогоплитид, но относительный диаметр значительно больше, чем у всех описанных аммонитов, он составляет 0,16—0,21 у рода *Craspedodiscus* и 0,27—0,32 у остальных симбирскитид. Подобным же образом изменяется положение сифона у десмоцератид: на 1-м обороте он занимает центральное положение, на первой половине 2-го становится субцентральный и в дальнейшем привентральным, не прилегая плотно к вентральной стенке; диаметр сифона в конце 1-го оборота колеблется от 0,07 до 0,10, в конце 4-го — 0,20—0,29, т. е. значительно меньше, чем у симбирскитид, но примерно такой же, как у южных филлоцератид (рис. 10).

Сифон у аконечератид на 1-м обороте субцентральный, приближен к вентральной стенке, на первой половине 2-го — привентральным и далее вентрально-краевой, прилегающий плотно к стенке; абсолютный диаметр на 1-м обороте 0,07—0,10, на 4-м — 0,32—0,56, т. е. достигает таких же размеров, как у симбирскитид, но относительный диаметр на этом обороте почти в 3 раза меньше (0,07—0,10) диаметра сифона последних.

У рода *Deshayesites* сифон на первой половине 1-го оборота субцентральный, в конце оборота становится привентральным, диаметр от 0,08—0,10 в конце 1-го оборота увеличивается до 0,85 в конце 5-го. У семейства акантогоплитид сифон к концу 1-го оборота становится субцентральный и в течение 2-го оборота — привентральным, никогда не прилегает плотно к вентральной стенке; диаметр сифона увеличивается от 0,07—0,10 в конце 1-го оборота до 0,91 в конце 5-го. Примерно так же ведет себя и сифон у рода *Parahoplites*, но диаметр сифона у него несколько крупнее, соответственно 0,10—0,13 и 1,20—1,30, а на 6-м обороте составляет 2,5 (рис. 11).

О положении сифона на ранних стадиях онтогенеза у палеозойских и триасовых аммонитов известно уже много, но недостаточно. В недавно опубликованной обзорной статье (Друщиц, Богословская, Догужаева, 1976а, б) были проанализированы все имеющиеся в литературе данные о положении сифона и строении септальных трубок у всех аммонитов. Септальные трубки будут рассмотрены в следующем разделе. На взрослых стадиях у палеозойских таксонов сифон занимает у преобладающего большинства вентрально-краевое положение, у небольшого отряда климениид — дорсально-краевое, причем в первых трех камерах сифон центральный или привентральным, а затем очень быстро смещается к дорсальной стенке. У остальных сифон на первых оборотах лежит привентрально, придорсально или центрально. У всех агониатитид, существовавших от девона до триаса, сифон на всех стадиях онтогенеза вентрально-краевой. У большинства гониатитов, рас-

пространенных от среднего девона до конца перми, сифон также вентрально-краевой, но у среднекаменноугольных торноцератин (*Maximitidae*, *Pseudoholoritidae*) сифон в ходе филогенетического развития мог смещаться к дорсальной стенке; у раннепермского *Pseudoholorites* сифон до взрослой стадии субцентральный, у *Neoaganides* из поздней перми Сицилии на 4-м обороте сифон еще субцентральный, у раннепермского *Agathiceras* сифон на первых трех оборотах центральный, на 4—5-м оборотах — вентрально-краевой.

У цератитид преобладают формы с вентрально-краевым сифоном, но у представителей подотряда *Meekoceratina* сифон на 1-м обороте занимает разное положение: вентральное (*Meekoceras*), субцентрально (*Xenoceltites*, *Anasibirites*), центральное (*Owenites*, *Dieneroceras*, *Sibirites*) или дорсальное (*Columbitidae*), но после 3-го оборота у всех перечисленных таксонов сифон вентрально-краевой. У позднетриасовых *Halorites*, *Gonionotites*, *Judonesites*, *Didymites* и др. (*Tropidoidea*) сифон на первых оборотах занимал дорсальное положение, центральное и субцентрально на 2-м и вентрально-краевое с конца 3-го или начала 4-го оборота.

Сифон у подотряда *Arcestina* на первых оборотах занимает также различное положение: дорсальное (*Parapropoceras*, *Arcestes*), субцентрально (*Parahedenstoemia*, *Owenites*), вентрально-краевое (*Cladiscites*, *Megaphyllites*), на взрослой стадии у всех вентрально-краевое.

По положению сифона среди аммонитов, таким образом, выделяются формы с вентрально-краевым сифоном на всех стадиях онтогенеза (агонииатитиды, большая часть гониатитид, цератитид, литоцератид и бореальных филлоцератид) и формы, у которых положение сифона в онтогенезе изменяется на первых двух-трех (иногда больше) оборотах: центральное, субцентрально и даже придорсальное, на последующих — вентрально-краевое или дорсально-краевое (только климении). К группе с нестабильным положением сифона на ранних стадиях онтогенеза относятся климении, некоторые гониатитиды, цератитиды, все филлоцератиды (за исключением бореальных), литоцератиды с гетероморфной раковиной и все аммонитиды. Вентрально-краевое положение сифона, вероятно, было унаследовано аммонитами от своих предков — бактритей; появление центрального и придорсального сифона, возможно, было связано с температурным режимом, при котором существовала молодь, перемещением ее в более теплые поверхностные воды, или другими, еще до сих пор неизвестными причинами.

Сифонные мембраны. Впервые наиболее подробно сифонные мембраны, сопровождающие сифон, описали Ф. Гранжан (*Grandjean*, 1910) и М. И. Шульга-Нестеренко. Цитируемые авторы выделили три типа мембран: 1) органические пластинки, перпендикулярные к плоскости симметрии, отходящие от сифона в стороны; 2) вертикальные связки, соединяющие сифон с вентральной стенкой; 3) связка, идущая от септы к оболочке сифона, в месте ее перегиба в септальную трубку. Гранжан описал три типа мембран у юрских *Ludwigia* и *Oxinotoceras*, Шульга-Нестеренко обнаружила у пермского рода *Agathiceras* тонкие органические пленки, натянутые между сифоном и вентральной стенкой, и связки, соединяющие септы и оболочку сифона.

У готеривских симбирскитид и волжских *Epirvirgatites* (последние были изучены В. В. Друщицом совместно с В. Н. Барановым) обнаружены три типа мембран (рис. 12): а) сифонные межсептальные парные мембраны, соответствующие пластинкам Гранжана; они отходят от средней части сифона перпендикулярно плоскости симметрии. Эти пластины сохранились у рода *Simbirskites* (см. рис. 33, Me₁, Me₂; табл. 11, фиг. 1а—д; табл. 43, фиг. 1, 2); б) вертикальные привент-

ральные связки, многочисленные органические связки, соединяющие сифон с вентральной стенкой, лежащие обычно в плоскости симметрии. Они обнаружены у рода *Epivirgatites* (табл. 25, фиг. 2) и описаны Гранжаном и Шульгой-Нестеренко; в) покровная мембрана обнаружена на адоральной поверхности септы вокруг сифона; она покрывает часть септы вокруг вентральной лопасти, через которую проходит сифон. Этот тип мембраны встречен впервые (табл. 25, фиг. 3).

Первые два типа мембран выполняли прикрепительную функцию. Привентральные связки прикрепляли сифон к вентральной стенке и удерживали его от провисания, когда сифон находился в верхнем положении. Сифонные межсептальные парные мембраны прикрепляли сифон к септам и стенке раковины, создавая своеобразный потолок, отделявший пространство между вентральной стенкой и сифоном.

Покровная мембрана выполняла несколько иную функцию: она служила для герметизации гидростатических камер, плотно закрывая все возможные отверстия у вентральной лопасти, через которую проходил сифон. Эту же роль выполняли небольшие органические чехлики,

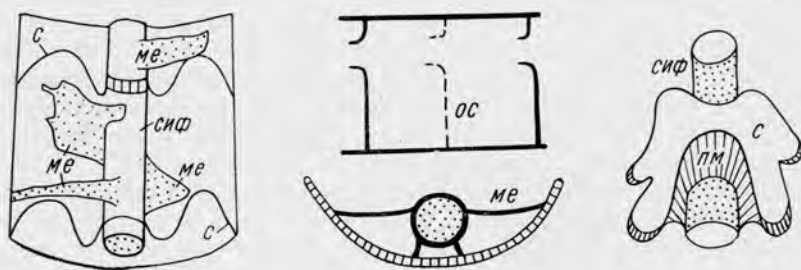


Рис. 12. Виды мембран у аммонитид: ме — мембраны, ос — органические септы, пм — покровная мембрана, с — септа, сиф — сифон

покрывающие отростки элементов септы в местах их прикрепления к раковине. Эти чехлики напоминают резиновые галоши, одеваемые на ботинки, или копыта у лошадиных, может быть, их следует называть «копытцами» (табл. 43, фиг. 3, 4).

Кроме описанных мембран существуют еще своеобразные мембраны, или пластинки, отходящие спереди или сзади от септ и идущие к оболочке сифона; они разной длины и скорее всего представляют части органической оболочки, или пелликулы, покрывающей внутренние стенки гидростатических камер, отставшие от септ в процессе фоссилизации; они относятся к группе 3, по Гранжану.

У рода *Craspedites* из верхневолжских отложений Русской плиты О. Шиндевольф (Schindewolf, 1967) описал своеобразные органические мембраны, расположенные между септами и повторяющие в общих чертах изгибы седел и лопастей каждой септы. Эти пластинки, по мнению Шиндевольфа, отделяют одну полость камеры от другой и не выполняли ту опорную функцию, которую выполняют известковые септы; время их образования остается неясным. Формирование этих межсептальных органических пластин происходило, вероятно, в течение очень кратковременной остановки тела, при очередном его подтягивании внутри жилой камеры; в этот короткий отрезок времени эпителий мантии успевал выделить только органическую пластинку. Не исключена возможность, что до окончательной постройки известковой септы в гидростатической камере такие остановки происходили неоднократно и каж-

дая задержка оставляла свой след в виде органической пластинки; но они из-за своей хрупкости сохраняются в ископаемом состоянии крайне редко.

2.7. СЕПТЫ, СЕПТАЛЬНЫЕ ТРУБКИ, МАНЖЕТЫ И АННУЛЯРНЫЕ ВАЛИКИ

Септы в раковине аммонитов — один из важнейших и характерных структурных элементов, определяющих прочность конструкции раковины. Септы и их линия прикрепления к стенке раковины — лопастная, или перегородочная, — давно привлекают внимание палеонтологов. Изменение лопастной линии в онто- и филогенезе, как отражение изменения краевой части септ, используется таксономистами для систематики и анализа путей развития всего подкласса аммонитов (подкласс Ammonitea). В последние годы внимание было обращено на структуру септ. Исследованиями Г. Эрбена (Erben, Flajs, Siehl, 1969) было обнаружено, что обе просепты или только первая просепта имеют призматическую структуру; все остальные септы обладают пластинчатой структурой. Было предложено называть их накросептами, чтобы подчеркнуть эту особенность, хотя название кажется излишним.

Первая септа, или просепта, отличается от всех остальных не только призматической структурой, но и наличием вентрального и дорсального седел. Образование этих изгибов периферического края просепты обусловлено конструктивными особенностями, связанными, как уже отмечалось, с наличием цекума — вздутого начала сифона. Во второй просепте, в связи с появлением отверстия для сифона (Друщиц, 1956), возникли вентральная и дорсальная лопасти, которые в дальнейшем сохраняются во всех септах. Взаимоотношение первой и второй септ у разных групп аммонитов приведено на рис. 13. Отвороты септ вокруг отверстия для сифона — септальные трубки — имели важное конструктивное значение для фрагмокона, они удерживали сифон в определенном положении, создавая для него опору. Большую роль для жизнедеятельности аммонитов, как оказалось, играли направление и длина септальных трубок, которые изменялись как в онтогенезе, так и в филогенезе.

Различают два основных типа септальных трубок: ретрохоанитовый и прохоанитовый; у первого типа септальные трубки направлены назад, у второго — вперед. При переходе от первого типа ко второму у прохоанитовых трубок сохраняется остаток ретрохоанитовой трубки, идущий от конца прохоанитовой трубки назад и выступающий сзади иногда на значительное расстояние. Септальная трубка приобретает

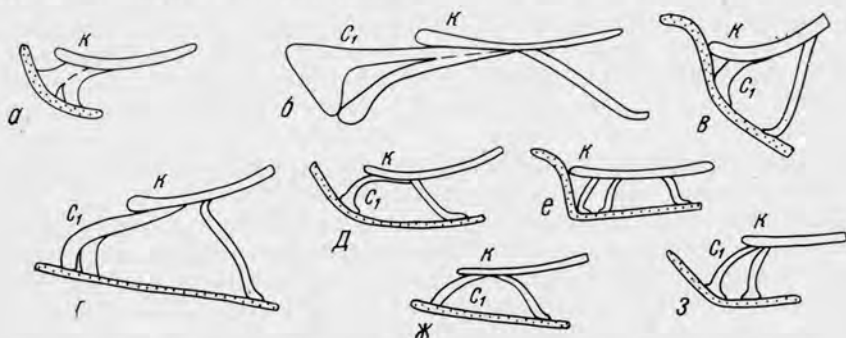


Рис. 13. Взаимоотношение просепты и примасепты: а—б — *Phyllopaichyrogas* (а — южный, б — бореальный), в — *Tetragonites*, г — *Spueetoniceras*, д — *Melchiorites*, е — *Deshayesites*, ж — *Parahoplites*, з — *Colombiceras*

вид неравностороннего молотка; такой тип трубки было предложено называть амфихоанитовым (Друщиц, Хиами, 1970), хотя способ ее образования вначале трактовался как общепринятый (Друщиц, Хиами, 1970; Branco, 1880; Böhmers, 1936; и др.). Позднее этому переходу была дана иная трактовка (см. ниже) и термин амфихоанитовый ре-



Рис. 14. Схема перехода ретрохоанитовой септальной трубки в прохоанитовую: а — по ранее существовавшей схеме, б — у *Megaphyllites*, в — у филлоцератид, г — у литоцератид, д — у симбирскитид, е — у десмоцератид

шено было применять в тех случаях, когда нельзя манжету отделить от прохоанитовой трубки (рис. 14).

Рекомендуется выделять следующие размерные группы относительной длины септальных трубок, определяемых отношением их длины (ст) к размеру гидростатической камеры (к), измеренной вдоль сифона: весьма короткие $\leq 0,10$, короткие — $0,11-0,25$, средние — $0,26-0,50$, длинные — $0,51-0,75$, очень длинные — $\geq 0,76$.

У палеозойских аммонитов преобладали ретрохоанитовые трубки, у мезозойских — прохоанитовые. Кратко рассмотрим строение трубок у агониатитов, гониатитов, климений и цератитов (Друщиц, Богослов-

ская, Догужаева, 1976а, б). У агониатитов на всех стадиях онто-филогенеза были развиты ретрохоанитовые септальные трубки; у агониатитин и гефуцератин они были короткие, у анарцестин — длинные, у пролеканитин — короткие и умеренно длинные. У климениид ретрохоанитовые трубки варьируют от очень коротких и коротких до средних и длинных, иногда достигающих до предыдущей септы, как у спирул; в целом короткие и более узкие наблюдаются в подотряде клименина, более длинные и широкие — в подотряде гониоклименина. У торноцератин, относимых к отряду гониатитид, пока известны только ретрохоанитовые трубки, у гониатитин — ретро- и прохоанитовые. У ранних представителей были развиты разной длины ретрохоанитовые трубки, у намюрских форм на 4—7-м оборотах происходил переход от ретро- к прохоанитовым; у среднекаменноугольных — раннепермских — на 5—6-м, у позднепермских — на 3—4-м. Направление септальных трубок у живших в одно время гониатитин изменялось не одновременно, но в целом в филогенезе от намюра до поздней перми этот переход смещался на более ранние стадии онтогенеза, от 7-го на 3—4-й обороты.

У цератитид, в последние годы подробно изученных А. А. Шевыревым (1968), Ю. Д. Захаровым (1978), О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1960—1968), И. Вуртуйзенем (Voorthuysen, 1940), известны ретро- и прохоанитовые трубки. Пермские цератитиды обладали в основном ретрохоанитовыми септальными трубками, но у некоторых (*Xenaspis*) появляются прохоанитовые (Miller, Unklesbay, 1943).

У большинства цератитид на разных стадиях онтогенеза происходит смена ретрохоанитовых септальных трубок на прохоанитовые. Это изменение у раннетриасовых аммонитов происходило на 4—6-м, реже на 3-м оборотах, у среднетриасовых — на 3—4-м, у познетриасовых — на 2-м обороте. Они обладали трубками разной длины.

Переход от ретрохоанитовых трубок к прохоанитовым рисовался следующим образом (Друщиц, Хиами, 1970). Вначале в привентральной, а затем и в придорсальной части ретрохоанитовой трубки появляется передняя ветвь и септальная трубка становится амфихоанитовой с короткой передней и длинной задней ветвями. Затем обе ветви достигают равных размеров и напоминают вид молотка; позднее передняя ветвь удлиняется, а задняя, наоборот, укорачивается и трубка превращается в прохоанитовую (см. рис. 14, а). Такое представление существовало у многих исследователей и защищается до сих пор Ю. Д. Захаровым (1978). Переход от ретро- к прохоанитовым трубкам был прослежен на 4-м обороте у триасового рода *Megaphyllites* (Догужаева, 1973), а затем обнаружен у раннемеловых филлоцератид (Друщиц, Догужаева, 1974а, б). Этот переход существенно отличается от вышеописанного.

Септальные трубки у триасового *Megaphyllites* на первых трех оборотах ретрохоанитовые (табл. 21). Переход к прохоанитовым происходит в середине 4-го оборота на протяжении полуоборота (см. рис. 14, б). С дорсальной стороны у переднего края септальной трубки появляется вначале слабо-, затем более заметная складка, направленная вперед; части этой складки удлиняются и постепенно сближаются, пока не сомкнутся совсем; в результате возникает направленная вперед септальная трубка и длинная, направленная назад манжета (табл. 21, фиг. 2г). У триасового рода *Sibirites*, в отличие от *Megaphyllites*, септальные трубки короткие, но переход от ретрохоанитовых к прохоанитовым происходит аналогичным путем. Подобная картина перехода одного типа трубок в другой наблюдалась и у раннемеловых *Euphyllloceras* и *Phyllorachyceras*.

Ю. Д. Захаров (1978) предлагает сохранить термин «амфихоанитовая трубка», считая, что развитие шло путем закономерного замещения ретрохоанитовых трубок амфихоанитовыми, которые, в свою очередь, уступали место прохоанитовым. В действительности развитие этого признака у мезозойских отрядов филлоцератид, литоцератид и аммонитид шло иначе.

Развитие септальных трубок у филлоцератид. Отряд филлоцератид, как предполагает О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968), появился в начале поздней перми, ответвившись от пролекантин (что вряд ли справедливо). Отряд вымер в конце мелового периода, сохраняя в течение филогенеза без существенных изменений строение септальных трубок. По мнению цитируемого автора, в отряд филлоцератид следует включить всех цератитид. Этот вопрос может быть решен только после изучения внутреннего строения цератитид. По типу строения септальных трубок позднепалеозойские гониатиты очень близки к филлоцератидам. Возможно, что после анализа внутреннего строения палеозойских аммонитов с учетом всех признаков общую систематику аммонитов придется существенно перестроить.

Триасовые филлоцератиды, относящиеся к семейству *Ussuritidae*, имели на первых двух-трех оборотах ретрохоанитовые трубки: короткие у *Discophyllites* (Voortuysen, 1940), у *Diphyllites* (Spath, 1933) и длинные у *Leiophyllites* (Spath, 1933). У первого рода переход к прохоанитовым трубкам происходил на 3-м обороте; септальные трубки на 4—5-м оборотах у первых двух родов построены по филлоцератидному типу.

Филлоцератиды средней юры (*Partschiceras*, *Holcophylloceras*), раннего мела южной области (*Phyllopachyceras*, *Euphylloceras*, *Ptychophylloceras*, *Salfeldiella*) на 1-м обороте имели короткие ретрохоанитовые септальные трубки; в начале 2-го оборота на протяжении 3—5 септ происходит изменение направления септальных трубок и возникают короткие прохоанитовые трубки с манжетами, направленными назад. У кампанского рода *Hypophylloceras* (Сахалин) этот переход происходит между 4-й и 9-й септами (4-я септа ретрохоанитовая, 9-я — прохоанитовая), непосредственно переход не наблюдался. У бореального берриасского представителя рода *Phyllopachyceras* все септальные трубки начиная с 3-й — прохоанитовые. У всех филлоцератид первые две септы сближены (табл. 6, фиг. 1а—в; табл. 29, фиг. 1а—в).

В онтогенезе манжеты вначале короткие, затем длина их увеличивается и на 3—4-м оборотах достигает относительного максимума (0,5 общей длины сифона в камере). На этих оборотах септальные трубки приобретают типичный филлоцератидный тип строения. Затем происходит увеличение абсолютной длины септальной трубки и при сокращении относительных размеров манжет — на 5—7-м оборотах манжеты становятся короче общей длины септальной трубки, располагаясь внутри нее (см. рис. 14, в).

Все филлоцератиды, таким образом, характеризуются на юношеской стадии развития (3—4-й обороты) короткими прохоанитовыми трубками и длинными, направленными назад манжетами. У триасовых филлоцератид прохоанитовые трубки появляются, по-видимому, на 3-м обороте, у юрских и раннемеловых — на разных стадиях 2-го, у позднемеловых — на 1-м, т. е. в течение филогенеза филлоцератид изменение направления септальных трубок смещается на более ранние стадии онтогенеза.

Развитие септальных трубок у литоцератид. Литоцератиды, по О. Шиндевольфу (Schindewolf, 1960, 1968), возникли в позднем триасе от филлоцератид и существовали до конца маастрихта. В отряд

литоцератид Шиндевольф объединил четыре подотряда: *Ammonitina*, *Lytoceratina*, *Ancyloceratina* и *Tetragonitina*. Подобное объединение нельзя признать удачным. Во-первых, литоцератиды и аммонитиды, которые рассматриваются в качестве отрядов, резко отличаются многими чертами внутреннего строения и типом развития лопастной линии; во-вторых, тетрагонитины, как показал анализ строения лопастной линии (Друщиц, Михайлова, 1973), а также внутреннего строения (Друщиц, Догужаева, 1974а), очень близки к литоцератидам; в-третьих, подотряд *Ancyloceratina* является искусственным, так как объединяет аммонитов с гетероморфной раковиной, возникших независимо друг от друга от литоцератид и аммонитид.

В отличие от филлоцератид вторая септа удалена от просепты на расстояние 0,11—0,14 и обладает пластинчатой структурой (см. рис. 13; табл. 7, фиг. 1б; табл. 30, фиг. 2—4; табл. 31, фиг. 1а; табл. 32, фиг. 1, 2, 3а). У рода *Eurystomicerias* из средней юры, у аптских и альбских *Tetragonites* и *Gabbioceras*, аптского *Ptychoceras*, у первых восьми—десяти септ септальные трубки ретрохоанитовые, у альбского рода *Kosmatella*, у сеноманского *Parajaubertella*, поздне меловых *Gaudryceras* и *Erigonicerias* ретрохоанитовая трубка наблюдалась у второй или третьей септ; переход к прохоанитовым трубкам происходит, таким образом, в начале 1-го оборота. У поздне мелового *Apaugaudryceras* все септальные трубки прохоанитовые и стадия ретрохоанитовых, вероятно, отсутствует. Переход от одного типа к другому происходит по модели, описанной выше для филлоцератид. На 2—3-м оборотах происходит резкое увеличение длины трубки одновременно с увеличением общей длины манжеты, но в отличие от филлоцератид ее задний конец остается коротким. Относительная длина известкового футляра на 2—4-м оборотах достигает 0,50—0,60 общей длины сифона в камере. Сифон плотно прилегает к вентральной стенке и со всех сторон охватывается только манжетой, а септальная трубка облекает с трех сторон; такое плотное прилегание трубки к вентральной стенке находит отражение в разрыве линии срединного седла вентральной лопасти. Септальная трубка у литоцератид по форме напоминает удлиненный рупор; подобный тип строения, характерный для литоцератид, можно назвать литоцератидным (табл. 31, фиг. 3б; рис. 14, г). В дальнейшем при общем увеличении длины септальных трубок относительная длина манжет сокращается, и на 6—7-м оборотах они располагаются внутри септальных трубок (см. рис. 14, г).

Аммониты с гетероморфной раковиной, относимые к литоцератидам, *Ptychoceras*, *Baculites*, *Nipponites*, сем. *Scaphitidae*, имеют также литоцератидный тип септальных трубок. Литоцератиды, таким образом, обладают ретрохоанитовыми трубками на всем 1-м обороте или только на его первой половине у юрских и ранне меловых представителей, у альбских и сеноманских сохранились только на 2—3-й септах, у поздне меловых стадия ретрохоанитовых трубок, вероятно, отсутствовала, и сразу в постэмбриональный период развивались прохоанитовые септальные трубки. По-видимому, происходил процесс эмбрионизации онтогенеза, в ходе которого переход от одного типа септальных трубок в другой смещался на стадию эмбриогенеза.

Развитие септальных трубок у аммонитид. Аммонитиды объединяют более половины (около 800 родов) всех известных аммоноидей. Они были развиты в юрском и меловом периодах. Первые аммонитиды, появившиеся в начале юры, объединены в надсемейство *Psiloceratoidea*, последние, жившие в маастрихте, — к надсемействам *Hoplitoidea*, *Desmoceratoidea* и *Acanthoceratoidea*. В настоящее время нет общепринятой систематики аммонитид и рассмотрение ее различных

вариантов не входит в нашу задачу. Развитие септальных трубок у юрских родов дано по литературным данным и частично (для келловейских) по совместным наблюдениям с Т. А. Ломинадзе (Друщиц, Догужаева, Ломинадзе, 1977). У раннеюрских *Promicroceras*, *Arietites*, *Oxynoticeras*, *Grammoceras*, *Dactylioceras*, среднеюрских *Androgykoceras*, *Ludwigia*, позднеюрских *Cadoceras*, *Pseudocadoceras*, *Kosmoceras*, *Sigaloceras*, *Craspedites*, *Elatmites*, *Provacenia*, *Taimyrosphinctes*, *Virgatosphinctes*, *Rasenia*, *Laugeites*, *Dorsoplanites* на всех наблюдавшихся стадиях онтогенеза развиты короткие прохоанитовые септальные трубки.

Среди меловых аммонитов были изучены представители шести семейств. У позднеготеривских симбирскитид просепта прикрепляется к краю кромки и в медианном сечении имеет вид длинного рычага (табл. 13, фиг. 1а, б), примасепта расположена на расстоянии 0,11—0,21 от просепты (см. рис. 13, г). Септальные трубки на всех стадиях развития короткие, прохоанитовые, воронковидной формы; задний конец манжеты очень короткий, относительная длина септальных трубок на всех оборотах составляет 0,10 (см. рис. 14, д). У аптских представителей семейства дегезитид, акантогоплитид и парагоплитид септальные трубки на всех стадиях онтогенеза короткие, воронковидные, манжеты короткие, слегка выступающие назад; относительная длина септальных трубок, так же как у симбирскитид, составляет 0,10. У изученных десмоцератид (*Melchiorites*, *Zurcherella*, *Desmoceras*, *Baudanticeras*) септальные трубки начиная с 1-го оборота прохоанитовые, очень короткие, с манжетами, почти не выступающими назад и расположенными внутри трубок. На 1—2-м оборотах трубки и манжеты короткие, внешние амфиохоанитовые. В середине 3-го оборота у родов *Melchiorites*, *Zurcherella* длина септальных трубок составляет 0,07—0,14, к концу оборота увеличивается до 0,14—0,28, в конце 4-го равна 0,62, 5-го — 0,91 (см. рис. 41). У рода *Desmoceras* (см. рис. 42) из среднего альба в конце 5-го оборота длина трубки составляет 0,70, в конце 6-го — 1,35 при толщине 0,15 (вместе с манжетой). Отношение длины известкового футляра к длине органической оболочки на 3—6-м оборотах колеблется в пределах 20 : 80, 25 : 75. Септальные трубки приобретают вид относительно толстых, удлинённых, почти цилиндрических, суженных в средней части (табл. 18, фиг. 1б; табл. 40, фиг. 1б). Они образуют очень характерный десмоцератидный тип септальных трубок.

В сем. *Aconeceratidae* у раннеаптского *Aconeceras* первые пять септ (кроме просепты) имеют ретроохоанитовые трубки, далее — проохоанитовые, у альбских *Sanmartinoceras*, по-видимому, с самого начала спирали трубки проохоанитовые. По внешнему облику они напоминают трубки десмоцератид, но отличаются от последних маленькими размерами. В конце 3-го оборота их длина 0,07—0,13 вместо 0,14—0,28 у десмоцератид, в конце 4-го — 0,23—0,49 и соответственно до 0,62. Манжеты тонкие, незначительно выступающие назад. Относительный размер известкового футляра на 2—5-м оборотах не превышает отношения 15 : 85. Септальные трубки аконцератид по своей малой относительной длине отличаются от всех рассмотренных выше семейств и родов (см. рис. 44).

Модель взаимоотношения септальной трубки и органической оболочки сифона у всех аммонитов представляется единой. Задний конец манжеты соединен с оболочкой сифона. В передней части септальной трубки оболочка прикрепляется изнутри к манжете с помощью аннулярного валика. Конхиолиновая оболочка секретировалась эпителием сифона. Ее образование начиналось в задней части тела, о чем можно судить по остаткам оболочки сифона, обнаруженной у филлоцератид

в задней части жилой камеры (табл. 28, фиг. 3; рис. 15). Оболочка продолжалась в тело аммонита на расстоянии, равном длине двух гидростатических камер, т. е. строилась с определенным запасом прочности после подтягивания тела для постройки новой септы, оставляя запас органической оболочки еще на одну камеру. Подтягивание тела аммонита вдоль жилой камеры шло, вероятно, очень медленно, и продолжалось две или четыре недели (считая, что новая септа формировалась за этот срок). После того как была завершена постройка новой септы и откачена основная часть жидкости из вновь образованной камеры, начинался новый этап. По мере наращивания новых частей раковины задняя часть тела отделялась от септы и медленно подтягивалась вперед. Эпителий сифона в переднем конце септальной трубки секретировал карбонат кальция, образующий аннулярный валик, с по-

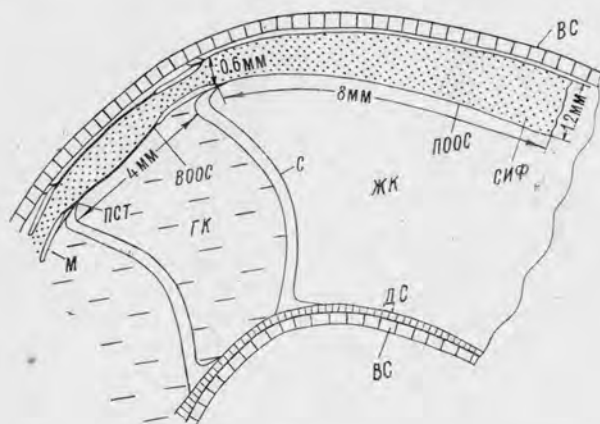


Рис. 15. Остатки органической оболочки сифона в жилой камере *Phylloparachyceras*

мощью которого к трубке жестко прикреплялась вторичная органическая оболочка сифона. Шел очень сложный процесс. Одновременно с утолщением оболочки сифона, вероятно, выделялись вертикальные связки, с помощью которых сифон прикреплялся к вентральной стенке; строились горизонтальные органические мембраны, соединяющие сифон с предшествующей септой и стенкой раковины.

О временных остановках при подтягивании тела вперед свидетельствуют находки своеобразных межсептальных органических пластин, повторяющих очертание известковых септ. Меоостракальный участок эпителия мантии выделял внутренний призматический слой, сглаживающий неровности задней части жилой камеры. При окончательной остановке эпителий задней части тела аммонита выделял сначала органическую, а затем основную, известковую, часть септы. Септа строилась из пластинчатых кристаллов, так как только с их помощью можно создать сложный рельеф септ мезозойских аммонитов. После завершения постройки септальной трубки сифонный эпителий секретировал манжету, также из пластинчатых кристаллов, которая прочно соединялась с органической оболочкой сифона. Внутренняя ее часть сзади закрывалась покровной мембраной, служившей для герметизации новой камеры (табл. 25, фиг. 3). Создание новой септы завершалось образованием органической оболочки — пелликулы, покрывавшей с передней стороны септу со всеми ее выступами и впадинами.

2.8. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ФРАГМОКОНА

Септальная часть раковины, или фрагмоконт, расположена между жилой камерой и протоконхом. Строение стенки протоконха рассмотрено выше (см. 2.5) и установлено: стенка фрагмокона до первичного валика однослойная с призматической структурой, после валика становится трехслойной, причем два слоя формируются в передней части жилой камеры, а третий, внутренний призматический, в задней. Толщина стенки постепенно увеличивается, причем в основном за счет пластинчатого слоя. Ребра, возникающие на 4—5-м оборотах, образуются за счет всех трех слоев. Дорсальная стенка у планоспиральных раковин, составляющая инволютную часть оборота, однослойная, построена из внутреннего призматического слоя; два других выклиниваются около умбиликального шва. Известковый слой снаружи защищен органическим конхиолиновым слоем; изнутри полости всех камер выстланы тонкой органической пелликулой, обеспечивающей герметичность каждой гидростатической камеры. Поперечное сечение каждого оборота изменяется в онтогенезе, но специально в данной работе не исследовалось.

Особый интерес представляет анализ изменения числа септ на следующих друг за другом оборотах и изменения расстояний между септами, позволяющий восстановить особенности индивидуального развития аммонитов, влияние на рост различных факторов среды (питания, размножения), прижизненных повреждений, наметить время наступления зрелости и старости, зафиксировать момент гибели аммонита.

Число септ. В зависимости от числа септ на обороте предлагается выделять следующие 5 групп оборотов: редкосептальный, число септ ≤ 9 , малосептальный — 10—15, среднесептальный — 16—20, многосептальный — 21—25, частосептальный ≥ 25 .

1-й оборот — редкосептальный — обнаружен у *Kosmoceras* (9 септ); малосептальный с числом септ 10—13 — у *Sigaloceras* (10—11), *Kosmoceras* (10—12), *Partschiceras* (12—13), *Phyllopachyceras* (южный) (12—13), *Eurystomiceras* (11—12), *Parajaubertella*, *Epigonicerias* (11—12), *Gaudryceras* (11—13), *Anagaudryceras* (12), *Aconeceras* (10—13), *Parahoplites* (10—13), *Deschayesites* (11—13), симбирскитид (10—13), десмоцератид (10—12); малосептальный с числом септ 13—15 установлен у *Euphyllloceras*, *Hypophyllloceras*, *Ptychophyllloceras*, *Phyllopachyceras* (бореальный), *Holcophyllloceras*, *Salfeldiella*, *Tetragonites* (12—14), *Kossmatella* (12—14), *Colombiceras* (13—14), *Acanthoplites* (14—17), *Nolaniceras* (14—16), *Hypacanthoplites* (15—16), *Nodosohoplites* (14—16). Как видно из приведенных цифр, часть родов попадает в две группы — малосептальную и среднесептальную. Среди среднесептальных 16—17 септ на 1-м обороте имеют *Euphyllloceras*, *Phyllopachyceras* (южный и бореальный), *Salfeldiella*, *Gabbiceras* (16—17), *Diadochoceras* (14—18). Как правило, на 2—6-м оборотах число септ больше, чем на 1-м обороте, и как будто бы намечается две группы: у первых число септ на каждом следующем обороте остается почти неизменным или уменьшается по сравнению с 1-м оборотом, у второй — число септ варьирует в широких пределах. В качестве примера для первой группы можно указать *Ptychophyllloceras*, у которого число септ на 1—5-м оборотах сохраняется по 15, у *Hypophyllloceras* — на 2—4-м — по 12, *Phyllopachyceras* (бореальный) — на 2—3-м — по 14—16, *Eurystomiceras* — 10—13, *Parajaubertella* 10—13, *Desmoceras* — 11—12 и др.

Во второй группе почти в каждом роде, за исключением отнесенных к первой группе, в свою очередь, намечаются две подгруппы, осо-

бенно четко выраженные у симбирскитид, дегезитид, акантогоплитид, парагоплитид. В первую подгруппу попадают аммониты, у которых на 2—5-м оборотах 16—18 септ, во вторую — с увеличенным числом септ — 18—23. Такое различие требует специального анализа. Изменчивое число септ, возможно, связано с видовыми особенностями, половыми различиями и многими неизвестными для нас причинами. Более или менее постоянное число септ, которое строил аммонит на каждом обороте, указывает на благоприятные условия его существования, нормальный режим питания, относительно стабильные условия температуры и солености. Изменчивое число септ, чаще увеличенное, позволяет предполагать, что рост раковины замедлялся, тело моллюска подтягивалось на более короткое расстояние и поэтому септы образовывались чаще. Намечается взаимосвязь между формой оборота и числом септ. Многосептальные обороты отмечены у полуинволютных и инволютных раковин, имеющих высокие и узкие обороты (филлоцератиды, аконцератиды) или, наоборот, широкие и низкие (некоторые симбирскитиды). Среднесептальные обороты чаще фиксируются у форм с эволютной или полуэволютной раковиной (литоцератиды).

Изменение в онтогенезе межсептальных расстояний. Для каждого изученного рода была построена кривая, отражающая изменение расстояний между септами и число септ на каждом обороте. Для ее постройки выбирались преимущественно экземпляры, у которых имелись остатки жилой камеры и, самое главное, сохранились септы. В этом случае в конце кривой ставилась буква Ф и число септ в фрагмоконе; при отсутствии жилой камеры в конце кривой ставилось «обл.», что означает — фрагмокон обломан, сохранился неполностью. На изображенных кривых поэтому можно получить сведения, сколько оборотов и септ построил аммонит за свою жизнь и когда погиб. Представляют несомненный интерес следующие примеры. Род *Euphyllloceras* на шести оборотах построил 95 септ, причем расстояние между септами на последнем обороте возросло от 4,38 до 11,0, в то же время род *Holcophylloceras* также на шести оборотах построил только 80 септ, отделенных друг от друга на последнем обороте отрезками в 3,50—5,60. Еще более разительный пример представляет бореальный *Phyllorachys*, который на 4-х оборотах построил 54 септы, но уже на 4-м обороте подтягивал тело на интервалы от 5,50 — до 7,40, что соответствует расстояниям на 6-м обороте у *Euphyllloceras*. Последние две септы у него сближены (так называемое финальное сближение). Роды *Kosmatella*, *Tetragonites*, *Gabbioceras* до своей гибели на шести оборотах построили: первый — 84, при расстоянии 2,75—4,00, на 6-м обороте с явно выраженным финальным сближением септ, а второй — 83 септы с интервалами соответственно 3,40—6,00, без какого-либо сближения последних септ, третий — 76 септ, также без уменьшения расстояния на последнем обороте (от 3,5 до 5,0).

Остановимся еще на одном примере. У симбирскитид были исследованы расстояния между септами у трех родов (*Speetoniceras*, *Simbirskites* и *Craspedodiscus*) и было установлено, что все три представителя погибли после постройки фрагмокона, состоявшего из шести оборотов и соответственно 80, 78 и 76 септ (см. рис. 36). Расстояния между септами у каждого рода на первых трех оборотах колебались примерно в одних и тех же пределах: на 1-м обороте — 0,13—0,35, на 2-м — 0,31—0,52, на 3-м — 0,36—0,70. Соответственно кривые идут почти параллельно. Начиная с 4-го оборота расстояния между септами у первого рода увеличиваются незначительно (0,70—1,00), а у двух других — довольно существенно; еще большее увеличение расстояний наблюдается на 5-м и 6-м оборотах (у второго рода — 4,0—6,5, у тре-

тьего — 4,8—5,0), и кривые становятся почти вертикальными. У акантогоплитид и десмоцератид переход от почти горизонтального участка кривой к круто наклоненному наблюдается в конце 3-го оборота; на 4—5-м оборотах межсептальные расстояния очень варьируют: то увеличиваются, то уменьшаются, и кривые приобретают вид резко зазубренных линий, которые хорошо подчеркивают неравномерный рост.

Анализ всех представленных графиков (см. рис. 21, 27, 36, 39, 46, 54) позволяет выявить некоторые общие закономерности роста аммонитов в течение его индивидуальной жизни. На этом основании для характеристики постэмбрионального роста Ю. Д. Захаров (1978) предложил выделить три основных периода: первый с замедленным ростом — торпидальный (лат. *torpidus* — замедленный), второй — с заметно выраженным ускоренным ростом — фреквентальный (лат. *frequens* — ускоренный), третий — с крайне неравномерным ростом — иррегулярный (лат. *irregularis* — неравномерный). Кривые межсептальных расстояний отражают особенности роста раковины, но не совпадают с теми стадиями постэмбрионального развития, которые были намечены многими исследователями и недавно рассмотрены А. Н. Ивановым (1971а). Эти кривые будут проанализированы при рассмотрении каждого рода.

Глава 3

МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА ФИЛЛОЦЕРАТИД

В главе приводится описание морфогенеза раковины следующих родов: *Euphyllloceras* (из апта Северного Кавказа), *Ptychophylloceras* (из берриаса Крыма), *Hypophylloceras* (из нижнего кампана Сахалина), *Phyllorachysceras* (южные формы из апта Северного Кавказа, бореальные — из берриаса-валанжина Таймыра), *Partschiceras* (из байоса Дагестана), *Holcorphylloceras* (из байоса Дагестана и берриаса Крыма), *Salfeldiella* (из среднего и верхнего апта Северного Кавказа).

3.1. РОД *EUPHYLLOCERAS* DRUSCHITS, 1953

(рис. 2, 8, 16, 18; табл. 1, 2; табл. 3, фиг. 1—2)

Материал. *E. velledae* Mich. (4 экз.): 2 экз. — Северный Кавказ, 2 экз. — Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; *E. anthulai* Kas. (3 экз.) — Северный Кавказ; *Euphyllloceras* sp. (3 экз.): 1 экз. — Северный Кавказ, р. Кума, 2 экз. — Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь. Все из среднего апта.

Протоконх в сечении от круглого до эллиптического; $D^1=0,36—0,60$, $D^2=0,26—0,66$ (см. рис. 2).

Фиксатор состоит из нескольких коротких тяжей (экз. 1,616), размер самого длинного 0,08.

Цекум в сечении круглый или эллиптический, диаметром от 0,07 до 0,10 (3 экз.), окружен тонкой органической и известковой оболочками.

Сифон на 1-м обороте занимает центральное положение, начиная со 2-го постепенно смещается к вентральной стенке и к концу 2-го — началу 3-го оборота становится привентральным, не прилегая к стенке вплотную. Сифон относительно узкий, его абсолютный диаметр увеличивается от оборота к обороту: $C_1=0,04-0,06$, $C_2=0,06-0,11$, $C_3=0,10-0,15$, $C_4=0,15-0,27$, $C_5=0,25-0,50$, $C_6=0,48-0,80$, C_7 — до 1,0; относительный диаметр, наоборот, уменьшается: в конце 1-го оборота равен 0,25—0,30 высоты оборота, 2—3-го — 0,10—0,11, 4-го — 0,08—0,10, 5—7-го — 0,07. Диаметр сифона в гидростатических камерах намного больше, чем в септальных трубках. Эта разница на первых трех-четырех оборотах не очень велика, затем становится значительнее (первая цифра — диаметр сифона в септальной трубке, вторая — между септами): у экз. 610 на 1-м обороте они равны 0,04 и 0,05, на 2-м — 0,07 и 0,11, на 3-м — 0,10 и 0,14, на 4-м — 0,15 и 0,24, на 5-м — 0,25 и 0,35, на 6-м 0,48 и 0,67, в середине 7-го — 0,56 и 1,0, в конце 7-го диаметр сифона в камере равен 1,75.

В онтогенезе значительно изменяется соотношение между длиной органической оболочки сифона в камере и ее обызвествленной части, т. е. проницаемой и непроницаемой частями сифона. У экз. 610 эти отношения (в %) равны: на 2—4-м оборотах — 60 : 40, в начале 5-го — 70 : 30, в начале 6-го — 80 : 20, на 6—7-м — 85 : 15 и 90 : 10. Отсюда видно, что размеры необызвествленной части сифона значительно увеличиваются с возрастом аммонита.

В жилой камере экз. 612 обнаружены остатки органической оболочки сифона длиной 4 мм, что составляет $\frac{2}{3}$ длины предшествующей гидростатической камеры при диаметре сифона 0,8 мм.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта короткие, утолщенные, сближенные; при прикреплении к протоконху соприкасаются (экз. 616) и упираются в оболочку цекума. Кромка короткая и утолщенная. На 1-м обороте насчитывается 14—16 септ, на 2-м — 16—21, на 3-м — 14 (у одного экземпляра — 19), на 4-м — 13—16 (у одного — 17), на 5-м — 14—16, на 6-м — 17—19, на 7-м — 16.

Расстояние между септами на 1-м обороте изменяется от 0,08 до 0,22, на 2-м — от 0,22 до 0,49, на 3-м — от 0,35 до 0,90, на 4-м — от 0,70 до 2,27, на 5-м — от 1,54 до 4,13, на 6-м — от 4,38 до 10,0—12,0. У экз. 1 на первых трех оборотах расстояние между септами возрастает медленно, начиная с конца 3-го — начала 4-го и до 6-го включительно расстояния увеличиваются быстро, кривая роста очень крутая (см. рис. 18). У экз. 616 кривая имеет несколько иной характер: на 1-м обороте расстояния от септы к септе увеличиваются, в начале 2-го — остаются равными, затем увеличиваются и вновь между шестью септами начала 3-го оборота остаются равными, а далее начинают быстро увеличиваться, подобно экз. 1.

Толщина септ заметно возрастает с возрастом и на 6-м обороте у дорсальной стенки, в месте прикрепления, составляет 0,7 мм, около септальной трубки — 0,4 мм.

На 1-м обороте септальные трубки ретрохоанитовые; в конце 1-го оборота происходит переход в прохоанитовую септальную трубку (экз. 615); начиная со 2-го оборота все септальные трубки прохоанитовые. На всех оборотах септальные трубки остаются короткими, но абсолютные размеры с возрастом увеличиваются. Их длина на 2-м обороте равна 0,03, на 3-м — 0,06—0,07, на 4-м — 0,13—0,18, на 5-м — 0,57, на 6-м — 0,77, на 7-м — 0,90—1,26. Длина части манжеты, выступающей позади септальной трубки, изменяется от 0,06—0,08 на 2-м обороте до 0,36 на 3-м, на 4—6-м остается более или менее постоянной — 0,42—0,49, затем задний конец манжеты уменьшается, и у не-

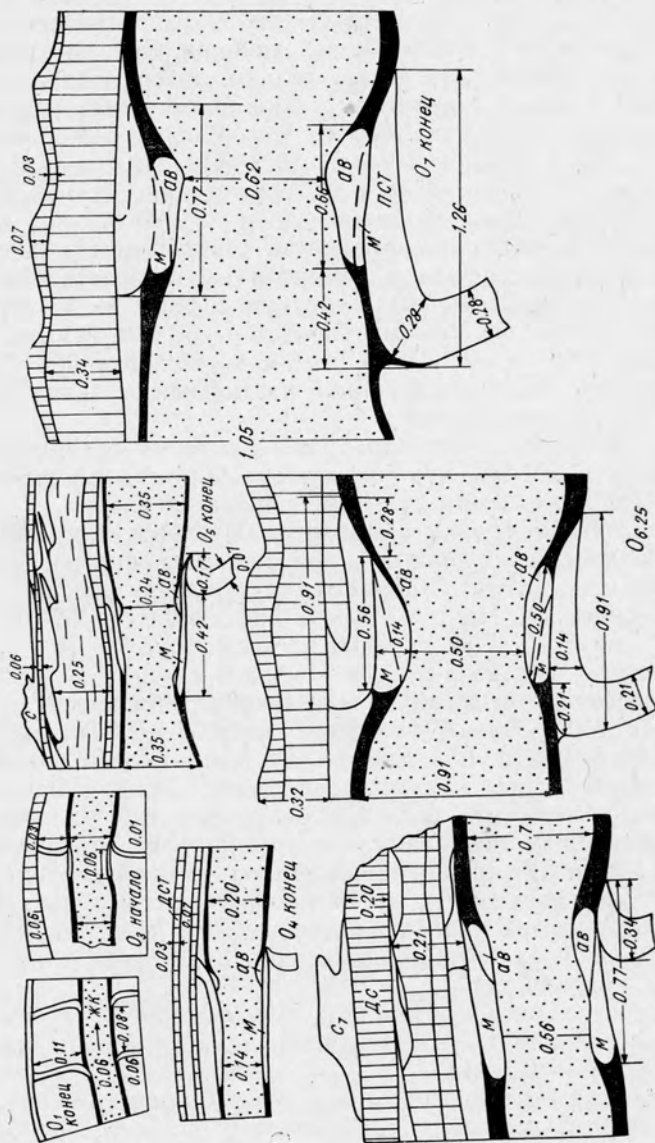


Рис. 16. *Euphyllodes velledae*. Схема изменения септальных трубок в онтогенезе

скольких септальных трубок манжета не выступает за пределы септальной трубки, а затем становится короче нее и располагается внутри (рис. 16, е). У экз. 610 в конце 7-го оборота длина манжеты, лежащей внутри септальной трубки, равна 0,56 при общей длине последней 1,26. Обычно манжеты сзади соединяются с органической оболочкой сифона; спереди органическая оболочка сифона входит внутрь септальной трубки и укрепляется небольшим аннулярным валиком, ширина которого с возрастом постепенно увеличивается (рис. 16, ж), особенно крупным он становится на 6—7-м оборотах. Септы и септальные трубки имеют перламутровую структуру.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и апикальной части состоит из одного призматического слоя. Ближе к адоральному концу в нем обособляется внутренняя часть, и в области прикрепления просепты на вентральной стороне стенка состоит из двух призматических слоев примерно одинаковой толщины. В конце протоконха, совпадающем с началом 1-го оборота, наружный слой выклинивается. Стенка 1-го оборота сложена одним призматическим слоем толщиной до 0,01. Первичный валик, имеющий пластинчатую структуру, сопровождается первичным пережимом, угол которого равен $280-300^\circ$, что соответствует диаметру раковины аммонителлы 0,80—0,88 мм. Призматический слой 1-го оборота продолжается до конца первичного валика. За первичным пережимом на внутренней поверхности первичного валика появляются пластинчатый и наружный призматический слои; внутренний призматический слой появляется на 2-м обороте, толщина стенки здесь 0,03—0,04. Вентральная и боковая стенки всех остальных оборотов раковины построены из трех слоев. Толщина стенки в конце 3-го оборота равна 0,05—0,07, 4-го — 0,13—0,14, из них толщина дорсальной стенки составляет 0,07, в конце 5-го — до 0,28 (толщина дорсальной стенки 0,14—0,21), в конце 6-го — 0,40, 7-го — 0,50, при этом толщина дорсальной стенки превосходит таковую вентральной предшествующего оборота.

Дорсальная стенка в жилой камере выклинивается на очень коротком расстоянии, равном 7 мм (30°). Она представлена одним призматическим слоем, на последнем обороте превышающем толщину вентральной стенки в 2 раза. На 2-м и последующих оборотах наблюдаются валики. На 2-м обороте (экз. 1) наблюдались 3 валика, на 3—5-м по 4 на каждом. Валики имеют различную форму от плавных симметричных (экз. 612, 615, 616, 617) до резко асимметричных с плавным задним концом и крутым передним (экз. 1,499). Валики образуются за счет увеличения в 2—3 раза пластинчатого слоя. Внутренний призматический слой при этом утоньшается почти до полного выклинивания, а толщина наружного призматического слоя не изменяется. Сифон повторяет изгибы всех валиков.

Протоконх и первые четыре оборота обычно гладкие. Тонкие ребрышки появляются на 5-м обороте, где на 10 мм насчитывается 50 ребрышек; на 6-м обороте их 22—30, вдоль переднего края асимметричных ребрышек расположены тонкие реснички длиной до 0,15 мм, при возникновении следующего оборота они прижимаются вдоль оборота и в шлифе образуют овальной формы структуры; на 7-м обороте на 10 мм — 10 ребрышек, т. е. ширина ребрышка и межреберного пространства равна по 0,5 мм. Реснички образованы за счет перистотрака; на последнем обороте они не сохранились (см. рис. 16 г, д).

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,80—0,88, $D_1=0,94-1,15$, $D_2=1,79-2,14$, $D_3=3,45-4,50$, $D_4=6,75-9,70$, $D_5=21,0-30,0$, $D_6=66,0$.

Высота оборота изменяется следующим образом: в начале спира-

ли — 0,08—0,13, $v_1=0,27-0,34$, $v_2=0,48-0,63$, $v_3=0,94-1,04$, $v_4=1,99-2,75$, $v_5=4,15-6,00$, $v_6=8,8-9,0$, $v_7=22,0$ ($v_1, v_2, \dots$ — высота первого, второго и последующих оборотов).

Род *Eurphyloceras* характеризуется шаровидным протоконхом диаметром 0,36—0,60, очень коротким фиксатором, состоящим из нескольких тяжей, овальным цекумом, центральным положением сифона на первых двух оборотах и вентрально-краевым, начиная с третьего. Сифон относительно тонкий — от 0,06—0,11 на 2-м обороте до 1,0 на 7-м. Диаметр раковины аммонителлы 0,80—0,88, угол первичного пережима 280—300°. Септальные трубки на 1-м обороте ретроантитовые, с конца 1-го оборота проантитовые короткие, на 2—5-м оборотах с длинными манжетами, затем соотношения изменяются и на 6—7-м оборотах септальные трубки становятся длинее манжет. Тонкие ребра появляются на 5-м обороте, они снабжены тонкими ресничками. На 2—5-м оборотах имеются валики по 3—4 на оборот. На первых двух-трех оборотах раковина эволютная, далее инволютная.

3.2. РОД *PTYCHOPHYLLOCERAS* SPATH, 1927

Материал. *Ptychophylloceras ptychoicum* Quenstedt (5 экз.), все из берриаса Крыма. 2 аншлифа, 3 шлифа, из них один поперечный. У одного экземпляра все элементы внутреннего строения ожелезнены, у наиболее крупного (диаметром 58 мм) — 6 оборотов и сохранилась четверть оборота (90°) жилой камеры. Экземпляры плохой сохранности, за исключением двух (см. рис. 22, 3—5).

Протоконх шаровидный, диаметром 0,41 при ширине 0,42 (экз. 5402), у второго экземпляра $D^1=0,38$, $D^2=0,28$.

Фиксатор и цекум не сохранились.

Сифон на первых оборотах занимает центральное, в конце 2-го — привентральное положение. Сифон узкий, его диаметр на 2-м обороте 0,06—0,08, в конце 3-го — 0,13, в конце 4-го — 0,18, в конце 5-го — 0,36, на 6-м обороте — 0,38. Отношение длины обызвествленной части к длине органической части сифона в камере на 2-м обороте составляет 50 : 50, на 3—4-м — 40 : 60, на 5-м — 25 : 75 (в среднем), на 6-м сокращается до 8 : 92 — 13—87.

Относительный диаметр сифона уменьшается от оборота к обороту: на 2-м обороте его размеры составляют 0,28 высоты оборота, на 3-м — 0,14, на 4-м — 0,08, на 6-м — 0,06. Как у всех филлоцератид, диаметр сифона при прохождении через септальную трубку несколько меньше его диаметра в камере.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте септы не сохранились. На 2—5-м оборотах насчитывается по 15 септ на каждом. Расстояние между септами на 2-м обороте от 0,3 до 0,5, на 3-м — от 0,5 до 1,0, на 4-м — от 1,0 до 1,7; на 5-м — 2,0—4,5, на 6-м — 7,5—11,0.

Наблюдаемые септальные трубки (со 2-го оборота) проантитовые, филлоцератидного типа, сопровождаемые манжетами, длина которых на 2-м обороте 0,14, на 3-м — 0,28. На 4-м обороте длина септальной трубки 0,11, а манжеты 0,42—0,54, на 5-м — соответственно 0,35 и 0,84, на 6-м длина септальной трубки (0,70) превосходит длину манжеты (0,56).

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик удлинненный; на расстоянии 260° от просепты расположен первичный пережим. Вентральная стенка на взрослых оборотах состоит из наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического слоев; ее толщина увеличивается от 0,02 на 2-м обороте до 0,14 на 6-м. Изнутри

камеры покрыты тонким органическим слоем. Толщина дорсальной стенки, образованной призматическим слоем, на 7-м обороте равна 0,40—0,42, почти в три раза толще вентральной стенки предшествующего оборота; в задней части жилой камеры она выклинивается. На 2-м и последующих оборотах наблюдаются валики (4—5 на оборот), образованные утолщением пластинчатого слоя; они толще стенки в 1—2 раза. Валики асимметричной формы, начинаются постепенным утолщением, а заканчиваются более резко. На последнем обороте на вентральной стороне на расстоянии 15—20 мм одна от другой наблюдаются крупные полые складки высотой до 2 мм, образованные за счет изгиба вентральной стенки. На боковой стороне они выклиниваются. Поверхность раковины гладкая.

Форма раковины и размеры. Раковина вздутая, первые два оборота эволютные, остальные инволютные. Диаметр раковины аммонителлы 0,69, $D_1=0,74$, $D_2=1,4$, $D_3=3,01$, $D_4=17,0$, $D_5=42,2$, общий диаметр всей раковины (экз. 81) 58.

Высота оборота изменяется так: $v_1=0,20-0,24$, $v_2=0,28-0,42$, $v_3=0,91-1,26$, $v_4=2,24-3,0$, $v_5=5,7-6,8$; соответственно ширина оборота изменяется следующим образом: $O_1=0,62$, на $O_2=1,26$, $O_3=2,13$, $O_4=3,9$, $O_5=9,8$, причем $Ш > в$ (O_1 , O_2 , ..., — 1-й, 2-й и последующие обороты).

Род *Ptychophylloceras* характеризуется небольшим протоконхом (0,38), центральным положением сифона на первых двух оборотах и вентрально-краевым на последующих; диаметр сифона увеличивается от 0,06 на 2-м обороте до 0,38 на 6-м; относительный диаметр сокращается до 0,06 на 6-м обороте. Септальные трубки прохоанитовые, построены по филлоцератидному типу. Поверхность раковины гладкая, на вентральной стороне 6-го оборота появляются складки раковинного слоя, исчезающие на боках.

3.3. РОД *HYPOPHYLLOCERAS* SALFELD, 1924

(рис. 8, 17, 18)

Материал. *Hypophylloceras* sp. (1 экз.), Сахалин, нижний кампан. Протоконх круглого сечения; $D^1=0,66$, $D^2=0,49$.

Фиксатор не сохранился.

Цекум относительно крупный, сечение овальное; $C_1=0,14$, $C_2=0,10$.

Сифон. Постепенно сужаясь, цекум переходит в относительно узкий сифон, его диаметр у примасепты 0,04. На первой половине оборота он расположен ближе к дорсальной, чем к вентральной стороне (расстояния соответственно равны 3 и 4, см. рис. 8, в середине 1-го оборота эти размеры равны 6 и 7). В конце 1-го оборота сифон занимает субцентрально-центральное положение и приближен к вентральной стенке (расстояния соответственно 16 и 8); его диаметр равен 0,06. В конце 2-го оборота сифон занимает привентральное положение, не прилегая непосредственно к стенке, и в таком положении он находится на всех остальных оборотах. Диаметр сифона в конце 2-го оборота 0,08, 3-го — 0,25, 4-го — 0,63, 5-го — 1,47. Относительный диаметр на первой половине оборота равен 0,21—0,28, в конце 1-го — 0,11 и далее на всех остальных оборотах в пределах 0,08—0,12; в конце 5-го оборота — 0,08. Внутри сифона на 1-м обороте сохраняются реликты органической ткани.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта сближены, расстояние между ними вдоль вентральной стенки равно 0,10. На 1-м обороте насчитывается 15 септ, расстояние между ними

увеличивается от 0,10 до 0,28 в конце оборота; на 2-м обороте 12 септ, между первыми пятью септами расстояние сохраняется в пределах 0,31—0,35, начиная с 21-й септы — удваивается (0,63) и в конце 2-го оборота равно 0,91. На 3-м обороте также 12 септ, расстояния увеличиваются от 0,98 до 1,75 в конце оборота, только между 29-й и 30-й септами сокращено до 0,70. На 4-м обороте также 12 септ и расстояния резко возрастают от 2,0 в начале оборота до 8,9 в конце его. В начале 5-го оборота (между 51-й и 52-й септами) оно падает до 5,6 и затем возрастает до 17,0—18,0 между последними септами. Финального уменьшения расстояния между септами не наблюдалось.

Фрагмекон раковины состоит из 62 септ и занимает пять полных оборотов; последняя 62-я септа расположена в начале 6-го оборота

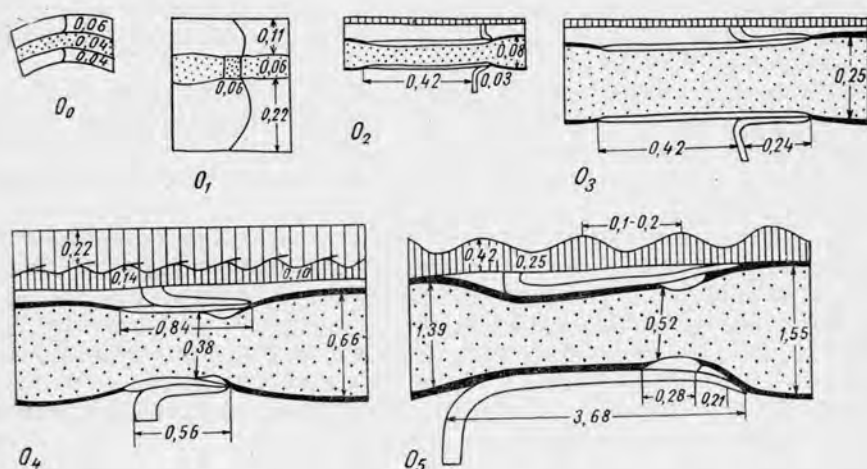


Рис. 17. Род *Nephrophyloceras*, схема изменения септальных трубок в онтогенезе (O_0 — O_3 — в одном масштабе, O_4 — O_5 — в другом)

(рис. 18). Жилая камера сохранилась лишь на 1/4 оборота. 3-я и 4-я септальные трубки ретрохоанитовые, короткие, длиной 0,01, 9-я септальная трубка явно прохоанитовая (переход от первого типа ко второму не наблюдался). Кромка короткая. В середине и в конце 1-го оборота длина септальных трубок равна 0,01, а длина заднего конца манжеты увеличивается от 0,04 до 0,06. Посередине 2-го оборота более чем в 4 раза увеличивается задний конец манжеты (0,28) при небольшом росте длины септальной трубки (0,03). Затем задний конец манжеты сохраняется примерно равной длины в пределах 3-го оборота (0,42), а длина септальной трубки резко возрастает и в конце 3-го оборота составляет 0,24, 4-го — 0,70, 5-го — 3,68. Параллельно сокращается задний конец манжеты: в конце 4-го оборота его длина уменьшается до 0,06, а затем манжета становится короче септальной трубки, и у предпоследней септы от манжеты сохраняется внутри трубки небольшой отрезок, равный 0,28, с которым соединяется передний конец органической оболочки сифона. У переднего края септальной трубки, имеющей вид воронки, слегка расширяющейся к переднему краю, сохраняется небольшой аннулярный валик.

Отношение длины септальной трубки и заднего конца манжеты к длине органической оболочки сифона в гидростатической камере в начале 1-го оборота равно 10:90, в середине и конце 1-го — 20:80, от середины 2-го до середины 3-го — 50:50, начиная с конца 3-го обо-

рота длина органической части сифона увеличивается: в конце 3-го оборота оно равно 30:70, а затем колеблется в пределах 15:85, 20:80.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота тонкая, ее толщина равна 0,01—0,015. На расстоянии 280° от просепты расположен первичный пережим. Длина первичного валика 0,35. Диаметр раковины аммонителлы равен 1,05, 1-го оборота — 1,3, 2-го —

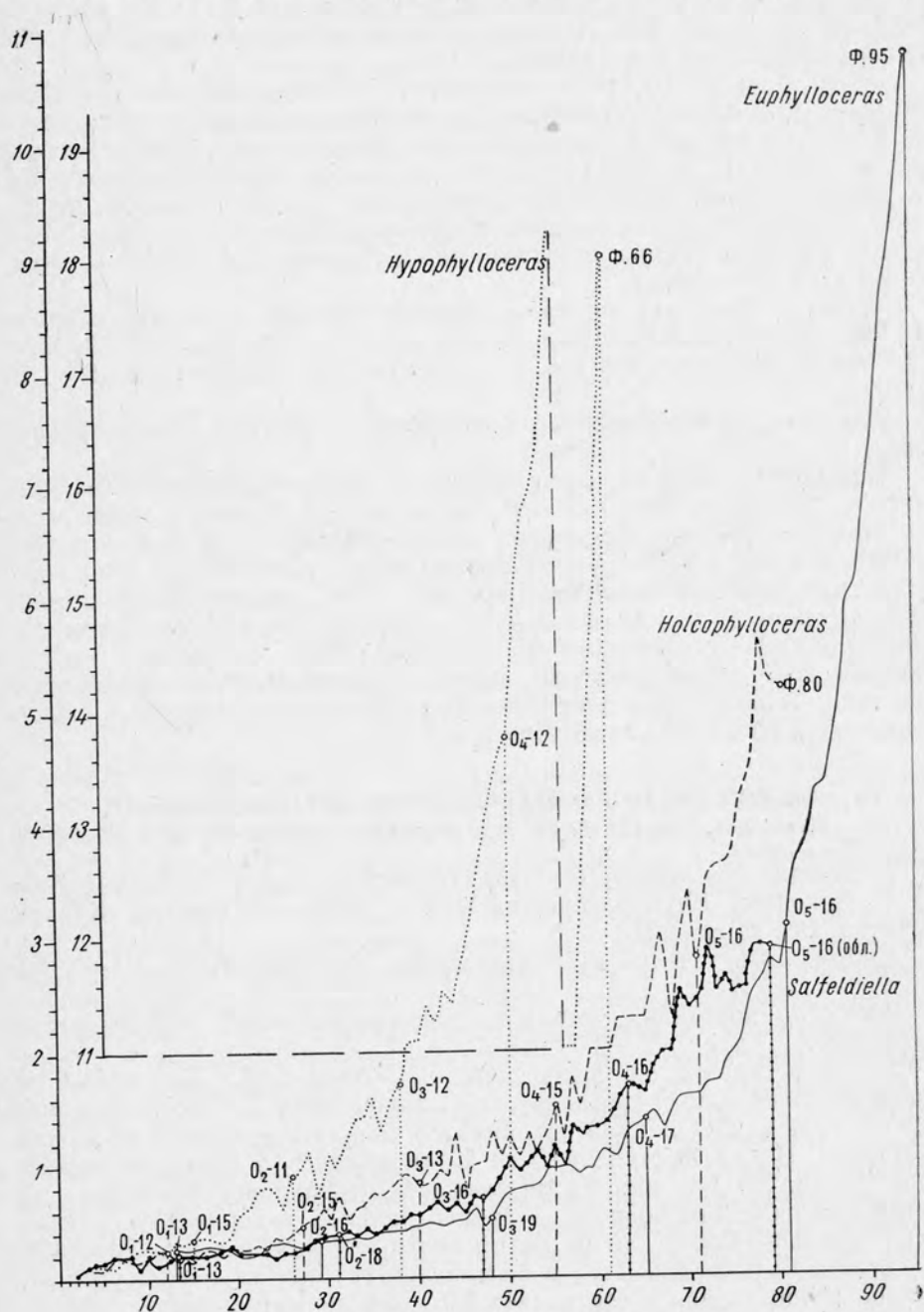


Рис. 18. Отряд Phylloceratida. Кривые изменения межсептальных расстояний (вторая система координат только для Нурорфиллоцерас, чтобы показать 5-й оборот: $\Phi.66$ — число септ в фрагмоконе)

2,7, 3-го — 6,2, далее происходит резкое возрастание диаметра оборотов: диаметр 4-го — 16,2, 5-го — 50,0.

Толщина стенки в конце 1-го оборота 0,02, 2-го — 0,06, 3-го — 0,08, 4-го — 0,20, 5-го — 0,42. В середине и в конце 4-го оборота четко выражена дорсальная стенка, принадлежащая 5-му обороту; в пределах сохранившейся части жилой камеры ее толщина уменьшается от 0,21 до 0,04; ее толщина в середине оборота равна 0,14, при толщине вентральной стенки 0,21. В конце 5-го оборота толщина дорсальной стенки равна 0,22, а вентральной — 0,42.

В середине 4-го оборота появляются тонкие ребрышки, разделенные широкими промежутками; на 5-м обороте на 10 мм насчитывается 9—10 ребер вдоль вентральной стороны. Высота ребер 0,14; они образованы, вероятно, за счет утолщения наружного призматического слоя. На умбиликальном краю ребра дугообразно изгибаются назад, на боковой стороне изгибаются вперед и прямо, радиально переходят вентральную сторону. Ребра округленные, передний край круче заднего; промежутки шире ребер.

Форма раковины и размеры. Высота оборота в начале спирали 0,14. Диаметр раковины аммонителлы 1,05, $D_1=1,3$ при $v=0,39$, $D_2=2,7$ при $v=0,83$, $D_3=6,2$ при $v=2,31$, $D_4=16,2$ при $v=6,39$, $D_5=50,0$ при $v \sim 20,0$.

Раковина на 5-м обороте инволютная. Умбилик воронковидной формы.

Род *Nurphyloceras* характеризуется относительно крупным протоконхом: $D^1=0,66$, $D^2=0,49$, овальной формой цекума, субцентрального, приближенным к дорсальной стенке, сифоном на первой половине оборота, в конце 1-го — приближенным к вентральной, в конце 2-го — привентральным положением. Диаметр сифона увеличивается от 0,04 в начале спирали до 1,47 в конце 5-го оборота. Диаметр раковины аммонителлы 1,05, угол первичного пережима 280° . Септальные трубки у первых септ ретрохоанитовые, затем прохоанитовые филлоцератидного типа. Тонкие ребра появляются в середине 4-го оборота, в 5-м — на отрезке в 10 мм насчитывается 9—10 ребер.

3.4. РОД PHYLLOPACHYCERAS SPATH, 1927 (южные формы)

(рис. 2, 8, 13а, 15, 19, 21; табл. 6; табл. 28, фиг. 1—3; табл. 40, фиг. 5)

Материал. *Phyllopachyceras* sp. (14 экз.) — Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; *Phyllopachyceras* sp. (5 экз.) — Северный Кавказ, Дагестан. Все из среднего апта.

Протоконх в сечении эллиптический; $D^1=0,43$ —0,48, $D^2=0,34$ —0,38.

Фиксатор короткий, состоит из нескольких тяжей, максимальной длины 0,08.

Цекум в сечении эллиптический; $C_1=0,08$ —0,13, $C_2=0,07$ —0,10. Цекум окружен тонкой органической оболочкой; у одного экземпляра (экз. № 794) вокруг цекума сохранилась тонкая известковая оболочка.

Сифон. Цекум, постепенно или резко сужаясь, у просепты переходит в сифон. На 1-м обороте он занимает центральное положение, на первой половине 2-го оборота — субцентрального, к концу 2-го — вентрально-краевое. Сифон узкий, его диаметр в межсептальном пространстве всегда больше диаметра в септальной трубке; на 1-м обороте эта разница минимальная и составляет 0,01, при диаметре сифона 0,06, на 2-м обороте диаметры соответственно равны 0,08 и 0,06, на 3-м — 0,15 и 0,14, на 4-м — 0,28 и 0,21, на 5-м — 0,32 и 0,49 (экз. 794). Относительный диаметр сифона, наоборот, сокращается и в конце 1-го

оборота составляет 0,15—0,20, на 4—5-м — 0,10—0,11. Соотношение обызвестленной части сифона к длине его органической части в гидростатической камере на 1-м обороте равно 28 : 80, на 2-м — 40 : 60, на 3—4-м — 30 : 70, на 5-м — 20 : 80.

У одного экземпляра сохранилась органическая оболочка сифона в задней части жилой камеры, длина которой равна размерам двух предыдущих гидростатических камер. Органическая оболочка имеет вид постепенно расширяющейся конической трубки, диаметр ее передней части в два раза больше ее диаметра у последней септы (см. рис. 15).

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта короткие, утолщенные, сближены, при прикреплении к протоконху соприкасаются. Кромка короткая. На 1-м обороте насчитывается 12—16 септ, на 2-м — 13—17, на 3-м — 14—15, на 4-м — 14—18, на 5-м и 6-м — по 14 на каждом. Расстояния между септами увеличиваются на 1-м обороте от 0,13 до 0,28, на 2-м — до 0,43, на 3-м — до 0,56—0,98, на

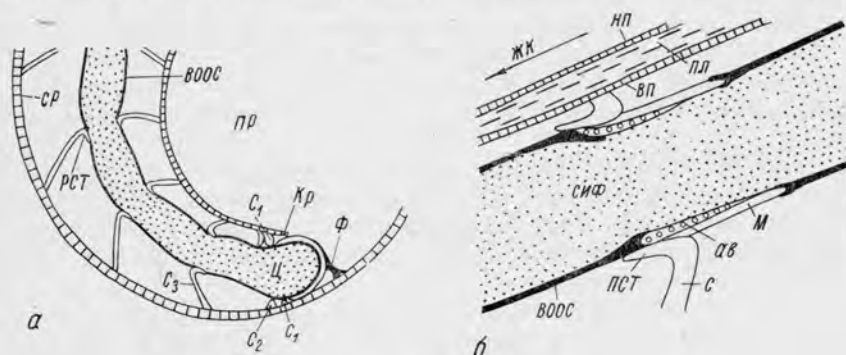


Рис. 19. Род *Phylloporchysceras* (южный). Начало фрагмокона (а), сифон (б) на 4-м обороте

4-м — до 1,0—2,5, на 5-м — до 3,13, на 6-м обороте эти расстояния изменяются от 3,25 до 4,25. У всех измеренных экземпляров (4 экз.) наиболее быстро расстояние увеличивается с 3-го оборота (см. рис. 21). Толщина септ на 4-м обороте равна 0,01, на 5-м — 0,03—0,06, на 6-м толщина септы у септальной трубки 0,21, у основания — 0,42 (у дорсальной стенки). Септальные трубки на 1-м обороте и иногда на первой четверти 2-го оборота ретрохоанитовые, длиной 0,03—0,04; переход от ретрохоанитовых к прохоанитовым трубкам происходит в начале 2-го оборота на протяжении 3—4 септ; септальные трубки сопровождаются манжетами, длина которых постепенно увеличивается параллельно с увеличением септальной трубки. На 2-м обороте длина септальной трубки равна 0,01, часть манжеты, выступающей сзади септальной трубки, — 0,08, на 3-м — соответственно 0,03 и 0,14, на 4-м — 0,07—0,11 и 0,14—0,42, на 5-м — 0,15 и 0,49, на 6-м — 0,98 и 0,14. Часть манжеты, выступающая сзади септальной трубки, постепенно укорачивается при абсолютном ее увеличении. Длина манжеты равна длине ее задней части плюс длина септальной трубки. У экз. 799 в задней части жилой камеры сохранился сифон длиной около 2 мм при диаметре 0,28—0,30, оболочка которого обызвестнена.

Стенка раковины и скульптура. Протоконх имеет однослойную призматическую стенку; стенка 1-го оборота до первичного валика также однослойная призматическая (экз. 783, 850). Первичный валик имеет пластинчатую микроструктуру, его длина около 0,21, толщина

0,03—0,04, т. е. в три-четыре раза толще стенки протоконха. Первичный пережим расположен на расстоянии 270—300° от просепты, но выражен не так отчетливо, как у бореальных представителей. После первичного валика стенка сложена наружным призматическим и перламутровым слоями, которые начинаются изнутри первичного валика. В конце 2-го или на 3-м обороте появляется внутренний призматический слой. На последующих оборотах сохраняется трехслойное строение стенки раковины. На середине 5-го оборота толщина стенки достигает 0,21, при этом все три слоя равной толщины — по 0,07.

На 2-м и последующих оборотах наблюдаются валики, образованные утолщением в 2—4 раза пластинчатого слоя. В области валиков внутренний призматический слой уменьшается, а наружный призматический слой не изменяется. У экз. 793 на 4-м обороте наблюдается патологически увеличенный валик, толщина которого 0,25 высоты оборота. У экз. 761 на 2-м и 3-м оборотах насчитывается по 3 валика, на 4—5-м — по 4.

Дорсальная стенка сложена одним призматическим слоем, и на 4-м обороте ее толщина равна толщине вентральной стенки, на 5-м — при толщине вентральной стенки 0,21 ее толщина составляет 0,29, на 6-м соответственно — 0,28 и 0,49, на 7-м — толщина вентральной стенки 0,38, в области жилой камеры дорсальная стенка обычно выклинивается.

На 4-м обороте появляются тонкие ребрышки (10 на 2 мм), несущие тонкие ворсинки длиной 0,01 мм, при перекрытии следующим оборотом они изгибаются под прямым углом к поверхности раковины и загибаются в сторону начальных оборотов. Позднее, на 6-м обороте, появляются крупные ребра.

Форма раковины и размеры. Раковина инволютная с широкими оборотами. Диаметр раковины аммонителлы 0,73—0,78, $D_1=0,90$ —1,06, $D_2=1,75$ —2,23, $D_3=3,35$ —4,75, диаметр 4-го оборота колеблется в больших пределах — от 6,65 до 11,20.

Внутренняя высота в начале спирали равна 0,10—0,13, $v_1=0,28$ —0,32, $v_2=0,46$ —0,63, $v_3=0,92$ —1,61, $v_4=1,82$ —4,0, $v_5=4,3$.

Род *Phylloporachyceras* (южные формы) характеризуется протоконхом диаметром 0,43—0,48, очень коротким фиксатором, овальным цеккумом, центральным положением сифона на первых двух оборотах и вентрально-краевым на всех остальных. Сифон тонкий: от 0,06 на 1-м обороте до 0,50 на 5-м. Септальные трубки на 1-м обороте ретрохонитовые, затем прохонитовые, имеющие характерный филлоцератидный тип строения: короткую септальную трубку и длинную манжету, выступающую позади трубки. Угол первичного пережима 270—300°; за первичным пережимом стенка раковины двуслойная, а после 3-го оборота трехслойная; имеются валики. Скульптура в виде тонких ребрышек появляется на 4-м обороте: ребра несут тончайшие реснички. На взрослой стадии раковина инволютная, с крупными ребрами, сглаженными в области умбилика.

3.5. РОД PHYLLOPORACHYCERAS SPATH, 1927 (бореальные формы)

(рис. 2, 8, 136, 20, 21; табл. 29)

Материал. *Phylloporachyceras* sp. (3 экз.), Таймыр: 2 экз. — р. Боярка, 1 экз. — п-ов Пахса; берриас — валанжин.

Протоконх в медианном сечении от круглой до неправильно яйцевидной формы, очень крупный (рис. 2, 20); $D^1=1,26$ —1,47, $D^2=0,95$ —1,40.

Фиксатор короткий, длиной 0,07—0,15.

Цекум удлиненно-овальный, сужение и переход в сифон происходят во второй гидростатической камере; $\Pi_1 = 0,35-0,42$, $\Pi_2 = 0,27-0,28$.

Сифон вместе с цекумом с самого начала спирали плотно прилегает к вентральной стенке раковины. Диаметр сифона увеличивается постепенно: в начале спирали он равен 0,13—0,14, в конце 1-го оборота — 0,16—0,17, в конце 2-го — 0,25, 3-го — 0,39—0,60; в середине 4-го

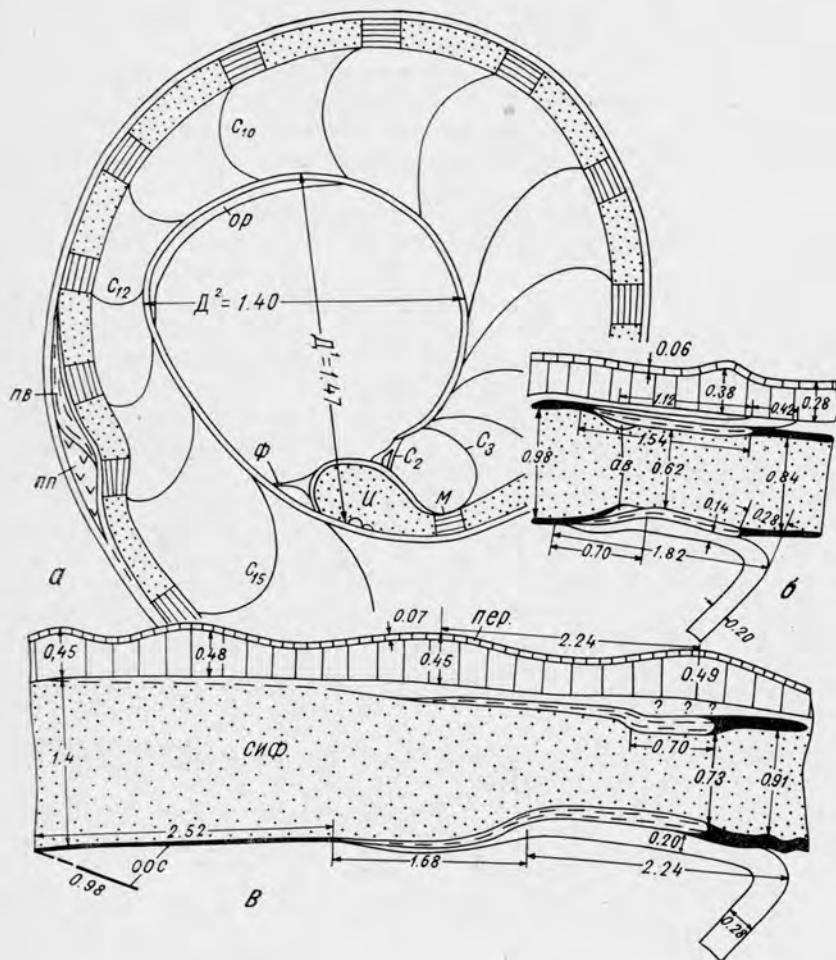


Рис. 20. Род *Phylloparachyceras* (бореальный). Строение протоконха и 1-го оборота (а), септальных трубок и стенки раковины (б, в)

оборота у экз. 1 диаметр сифона, сохранившегося в жилой камере, составляет 1,40. Отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота с ростом раковины уменьшается: в конце 1-го оборота оно равно 0,20—0,23, 2-го — 0,10—0,13, 3-го — 0,08—0,09, в середине 4-го — 0,07—0,08.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м и 2-м оборотах насчитывается по 14—16 септ на каждом, на 3-м — 14—15, на 4-м — 13, на 5-м — у экз. 2 аммонит успел построить до гибели 8 септ, далее расположена жилая камера. У экз. 1 на 4-м обороте 8 септ (весь фрагмонкон состоит из 54 септ), вторую часть 4-го и часть 5-го оборота занимает жилая камера размером 270°. Устьевой край синусоидальный

с широким дугообразным изгибом назад в приумбиликальной части боковой стороны и с широким изгибом вперед в привентральной, на вентральной стороне прямой, без изгиба.

Расстояние между септами на 1-м обороте возрастает от 0,35 до 0,68, на 2-м — от 0,68 до 1,58, на 3-м — от 1,65 до 5,40, на 4-м — от

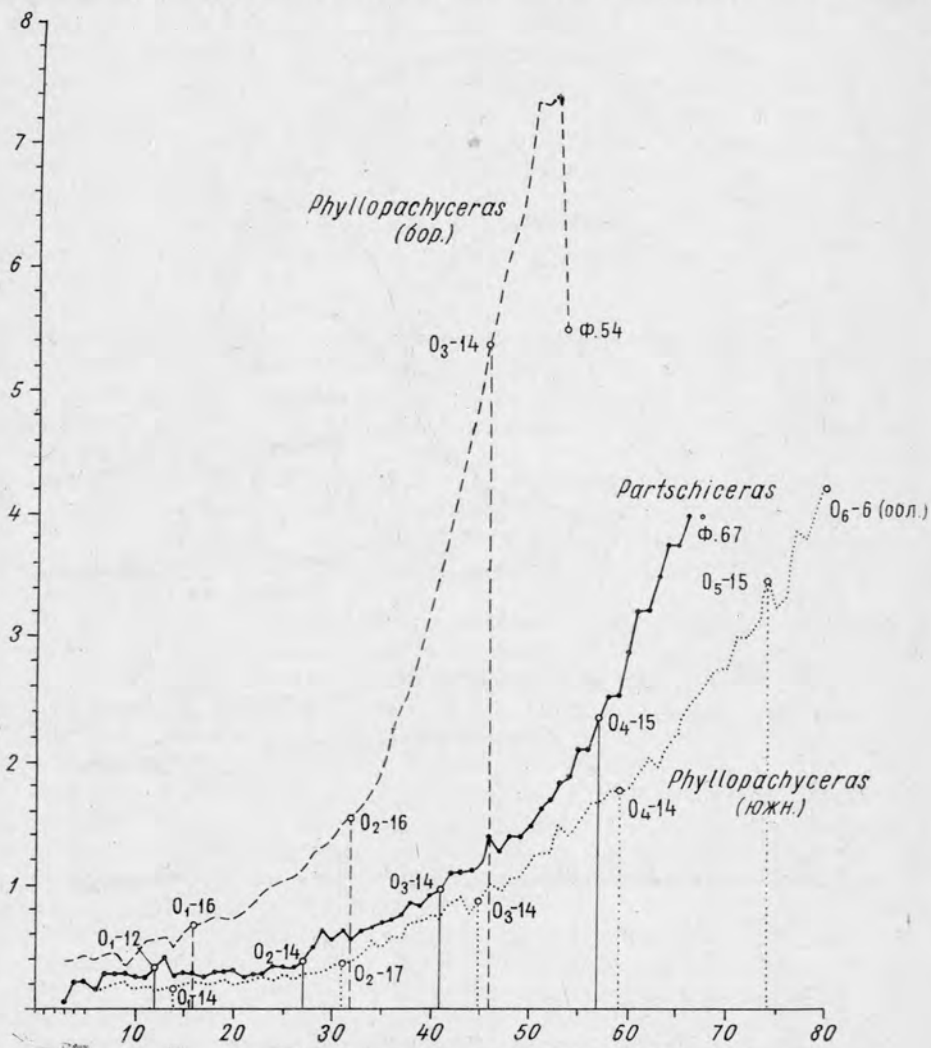


Рис. 21. Отряд Phylloceratida. Кривые изменения межсептальных расстояний у представителей южного Partschiceras и южного и бореального Phyllopachyceras (обл.—фрагмента обломан, неполный)

5,50 до 7,40, на 5-м — 7,00—8,00 (сохранилось несколько септ). Перед жилой камерой последние две септы сближены; у экз. 1 расстояние между ними 5,5, в то время как между пятью предшествующими септами оно варьирует от 6,4 до 7,4 (рис. 21).

Толщина септ у септальной трубки в конце 1-го оборота равна 0,014, 2-го — 0,03, на 3-м — 0,11, на 4-м — 0,28—0,35; у дорсальной стенки толщина септ обычно значительно больше.

Первые две септы сближены; просепта амфихоанитовая, прикреплена к протоконху вблизи его конца с образованием короткой кромки

(табл. 29, фиг. 1в). 3-я септа и все остальные прохеоанитовые. Септальные трубки филлоцератидного типа, короткие, сопровождаются длинными манжетами. Длина септальной трубки у 3-й септы 0,04, длина выступающей части манжеты 0,13, у 9-й септы — соответственно 0,08 и 0,17, в середине 2-го оборота — 0,13 и 0,22—0,29, в середине 3-го — 0,18 и 0,49; в конце 3-го оборота длина септальной трубки резко возрастает, а длина манжеты сокращается, и они соответственно равны 0,42 и 0,28; на 4-м обороте у экз. 1 длина септальной трубки у предпоследней септы 1,82, у последней — 3,92, манжеты на 4-м обороте лежат внутри септальных трубок, не выступая за их пределы; сзади с манжетой соединена органическая оболочка сифона, с переднего края трубки органическая оболочка сифона начинается внутри трубки и соединена с аннулярным валиком удлиненной формы (см. рис. 20).

На 1-м обороте обызвествленная часть сифона (септальная трубка и манжета) составляет 0,30 общей длины сифона в камере, на 2-м — 0,20, на 3—4-м — 0,15—0,20.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик линзовидной формы, длиной 0,49—0,63 при максимальной толщине 0,07; за ним следует очень глубокий первичный пережим, расположенный на расстоянии 290—300° от просепты. Пережим перекрыт дорсальной стенкой 2-го оборота, полость между пережимом и дорсальной стенкой заполнена известковистым веществом.

Толщина стенки на 1-м обороте 0,01—0,07, на 2-м — 0,06—0,13, на 3-м — 0,11—0,24, на 4-м — 0,17—0,42. У экз. 1 в конце фрагмокона (середина 4-го оборота) толщина известковой части стенки раковины 0,45—0,49, перистрака — 0,07. Толщина дорсальной стенки на 4-м обороте 0,17—0,21, на 5-м — 0,28—0,56.

Протоконх и первые три оборота гладкие; скульптура появляется в середине 4-го оборота (у экз. 1 это совпадает с концом фрагмокона) и представлена сначала слабо выраженными, а затем крупными слабо изогнутыми ребрами, расстояние между которыми 1,96—2,24 (см. рис. 20).

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 2,24—2,66, $D_1=2,68$ —3,25, $D_2=6,10$ —7,85, диаметры последующих оборотов изменчивы в больших пределах:

№ экз.	D^1	D^2	$D_{ам}$	D_1	D_2	D_3	D_4
1	1,47	1,40	2,66	3,25	7,85	20,7	53,0
2	1,26	1,09	2,24	2,68	6,10	14,7	34,0
3	1,26	0,95	2,24	2,75	6,75	18,0	—

Внутренняя высота оборотов в начале спирали равна 0,21—0,41, на первой половине оборота — 0,35—0,66; у экз. 1 перед первичным валиком высота оборота 0,77, а за ним, перед первичным пережимом, сокращается до 0,35, сразу же за пережимом вновь увеличивается в два раза — 0,70; $v_1=0,74$ —0,84, $v_2=1,82$ —2,52, $v_3=4,35$ —7,15, $v_4=12,5$ (экз. 2). У экз. 1 внутренняя высота оборота в конце фрагмокона (середина 4-го оборота) равна 12,0, а около устьевого края (начало 5-го оборота) — 18,5.

Бореальные формы рода *Phylloparachyceras* характеризуются очень крупным протоконхом размером 1,26—1,47, коротким фиксатором, овальным цекумом — $C_1=0,35$ —0,42, вентрально-краевым положением сифона с самого начала спирали, крупным первичным валиком и резко выраженным первичным пережимом. Диаметр сифона от 0,13 в начале фрагмокона до 1,18—1,40 в середине 4-го оборота. Просепта и прима-септа сближены; септальные трубки филлоцератидного типа, прохео-

анитовые. Угол первичного пережима $290-300^\circ$. Стенка раковины трехслойная, без ясно выраженных валиков. Протоконы и первые три оборота гладкие, ребра появляются на 4-м обороте — сильные на вентральной стороне и ослабевающие к умбилику. Жилая камера занимает 270° ; устьевой край голостомный, без ушек.

3.6. РОД PARTSCHICERAS FUCINI, 1923

(рис. 2, 8, 21; табл. 27, фиг. 1—2)

Материал. Partschiceras sp. (6 экз.): 4 экз. — Северный Кавказ, Дагестан, с. Иртанай, 2 экз. — Северный Кавказ, Дагестан, с. Датуна. Все из средней юры, средний байос (сборы Н. В. Безносова). Максимальный диаметр 24 мм.

Протоконх в сечении эллиптический; $D^1=0,41-0,49$, $D^2=0,30-0,36$.

Фиксатор короткий, состоит из нескольких тяжей длиной $0,04-0,08$.

Цекум округлого или эллиптического сечения; $\Pi_1=0,08-0,11$, $\Pi_2=0,07-0,10$. Цекум окружен тонкой органической и известковой оболочками, последняя прикрепляется к просепте.

Сифон на 1-м обороте занимает центральное положение, затем постепенно смещается к вентральной стенке и в конце 2-го оборота становится вентрально-краевым. Сифон относительно узкий, его диаметр на 1-м обороте равен $0,03-0,06$, на 2-м — $0,08-0,13$, на 3-м — $0,15-0,17$, на 4-м — $0,20-0,28$, в середине 5-го — $0,30-0,38$ (в септальной трубке — $0,21$). Относительный диаметр на 1-м обороте — $0,50$, на 2-м — $0,20-0,33$, на 3-м — $0,11-0,13$, на 4-м — $0,06-0,08$, на 5-м — $0,05-0,06$ высоты оборота (экз. 907, 908, 910).

Оболочка сифона состоит из органических сегментов и манжет неравных диаметров; диаметр органической трубки всегда немного больше диаметра сифона в манжете. Задний конец органического сегмента при соединении с манжетой обызвествлен и образует небольшой аннулярный валик.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта короткие, утолщенные, сближены так, что, прикрепляясь к протоконху, они почти соприкасаются; обе септы упираются в оболочку цекума (экз. 908).

На 1-м обороте насчитывается 12—13 септ, на 2-м обороте у двух экземпляров — 13—14, у трех — 16—18 септ, на 3-м — 12—15 и 17—19, на 4-м — 14—18. Расстояния между септами на 1-м обороте изменяются от $0,17$ до $0,35$ (между 2-й и 3-й равно $0,08$), на 2-м обороте — от $0,24$ до $0,42$, на 3-м — от $0,49$ до $0,98$, на 4-м — от $1,12$ до $2,38$, на 5-м — от $2,52$ до $4,0$ (см. рис. 21).

Септы 1-го оборота имеют ретроанитовые септальные трубки длиной $0,04-0,06$. Переход от ретро- к проанитовым трубкам происходит в конце 1-го оборота. На всех последующих оборотах септальные трубки короткие проанитовые (экз. 907, 908, 910). На 2-м обороте длина септальной трубки $0,04$, на 3-м — $0,07$, на 4-м — $0,21$, в середине 5-го — $0,28$. Все септальные трубки сопровождаются манжетами, длина заднего конца которых увеличивается от $0,17-0,21$ на 2-м и 3-м оборотах до $0,42$ на 4-м и $0,49$ на 5-м. Соотношение обызвествленной части сифона и необызвествленной на 2-м обороте равно $50:50$, на 3-м — $40:60$, на 4-м — $25:75$ или $30:70$. Манжеты на 2—4-м оборотах превышают длину септальных трубок примерно в два раза, в начале 2-го оборота это соотношение равно $1:4$ и $1:5$, на 4—5-м — $1:1$, только иногда манжета несколько длиннее септальной трубки.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик сопровождается первичным пережимом, угол которого равен $260-280^\circ$. Первичный валик длинный (до 0,21 мм), начинается постепенным утолщением стенки раковины, достигает максимума в передней части и резко сужается (максимальная толщина до 0,03—0,04). Вентральная стенка на 3-м и последующих оборотах состоит из трех известковых слоев: внутреннего призматического, пластинчатого и наружного призматического, и двух органических. Наружный органический слой, или периострак, разделяет вентральную и дорсальную стенки. Дорсальная стенка образована одним призматическим слоем, ее толщина на 4-м обороте равна 0,10, в области жилой камеры она выклинивается на расстоянии около 45° . Толщина стенки на 1-м обороте равна 0,01, на 2-м — 0,03, на 3-м — 0,06, на 5-м — 0,07. На 2-м и последующих оборотах наблюдаются по 2—4 валика неправильно-линзовидной формы, толщина которых в 2—2,5 раза больше толщины стенки.

На 5-м обороте появляются крупные ребра, ослабевающие на боковой стороне; область умбилика гладкая. У двух экземпляров на 4—5-м оборотах сохранились шиповидные реснички, расположенные на расстоянии 0,14 мм друг от друга, высотой до 0,03 мм. На 5-м обороте в области жилой камеры ширина межреберных промежутков несколько больше ширины ребер (на 10 мм приходится 5 ребер).

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,63—0,85, $D_1=0,82-0,95$, $D_2=1,68-1,75$, $D_3=3,5-4,0$, $D_4=9,0-10,0$, $D_5=24,0$.

Внутренняя высота в начале спирали 0,07—0,13, $v_1=0,21-0,25$, $v_2=0,48-0,52$, $v_3=1,29-1,47$, $v_4=3,20-3,55$, $v_5=9,0$, $v_6=13,0$.

Род *Partschiceras* характеризуется валиковидным протоконхом диаметром до 0,49, коротким фиксатором (0,04—0,08), тонким сифоном, занимающим на первых двух оборотах центральное и субцентральное положение, диаметром от 0,03 на 1-м обороте до 0,38 на 5-м, относительный диаметр на 4—5-м оборотах составляет 0,05—0,06 высоты оборота. Септальные трубки на 1-м обороте ретроанитовые, начиная со 2-го — проанитовые, сопровождаются длинными манжетами. Диаметр раковины аммонителлы 0,63—0,85, 1-го оборота — 0,82—0,95, 2-го — удвоен, 3-го — 3,5—4,0. Стенка раковины с 3—4 валиковидными утолщениями на 2—4-м оборотах. Скульптура появляется в конце 4-го — начале 5-го оборота и представлена крупными ребрами на вентральной стороне, ослабевающими на боковой; ребра несут тонкие реснички или шиповидные выросты периострака.

3.7. РОД *HOLCOPHYLLOCERAS* SPATH, 1927

(рис. 2, 8, 18, 22; табл. 27, фиг. 3, 4)

Материал. *Holcophylloceras* sp. (10 экз.) из верхнего байоса Дагестана; *H. calypso* d'Orb. (1 экз.) из берриаса Крыма. Диаметр самого крупного экземпляра 32 мм; у большинства сохранилась жилая камера. 10 аншлифов, 2 шлифа (одно поперечное сечение).

Протоконх шаровидный, шириной 0,67; сечение овальное или яйцевидное; $D^1=0,46-0,59$, $D^2=0,34-0,48$.

Фиксатор короткий, длиной 0,07—0,10.

Цекум овального сечения; $C_1=0,11$, $C_2=0,08-0,11$; сужаясь в 3-й камере, он переходит в сифон.

Сифон занимает центральное положение на 1-м обороте, субцентральное — на 2-м, на последующих — привентральное, но не прилегает плотно к вентральной стенке; на 4-м обороте отстоит от нее на расстоянии 0,17. Сифон узкий, диаметр на 1-м обороте 0,04—0,06, на

2-м — 0,07—0,08, на 3-м — 0,17, на 4-м — 0,25, на 5-м — 0,36. Относительный диаметр в начале спирали составляет 0,4—0,5, в конце 1-го оборота — 0,20—0,30, на 4—5-м — 0,07—0,08 высоты оборота (см. рис. 8).

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта утолщенные, сближенные; кромка короткая. На 1-м обороте насчитывается 13—15 септ, на 2-м — 12—17, на 3-м — 12—13, на 4-м — 13—15, на 5-м — 16. Расстояния между септами на 1-м обороте изменяются от 0,11 до 0,28, на 2-м — от 0,15 до 0,63, на 3-м — от 0,50 до 1,12, на 4-м — от 0,80 до 1,50, на 5-м — от 1,25 до 3,35, на 6-м — от 3,5 до 5,6 (см. рис. 18).

Септы на 1-м обороте имеют ретрохоанитовые септальные трубки, на всех последующих — прохоанитовые; переход от первых ко вторым не наблюдался. Длина ретрохоанитовых трубок 0,07—0,10; все прохоанитовые септальные трубки относительно короткие, длина их увеличивается от 0,04—0,07 на 2-м обороте до 0,35 на 5-м. Задняя часть манжет длиннее септальных трубок: на 2-м обороте их длина 0,14, на 3-м — 0,31, на 4-м — 0,31—0,35, на 5-м они становятся почти равной длины с септальной трубкой, в дальнейшем даже короче. Отношение обызвествленной части сифона к длине его органической оболочки в камере изменяется от 50 : 50 на 1—2-м оборотах до 30 : 70 на 3—4-м. У одного экземпляра последняя септа в два раза тоньше предшествующей, что указывает на гибель аммонита в момент ее постройки. Анулярный валик выражен не достаточно четко.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик с пологим начальным и более крутым передним концами и имеет пластинчатую микроструктуру, длина его 0,31—0,56. Первичный валик сопровождается четко выраженным первичным пережимом, расположенным под углом 270°. После первичного валика высота оборота заметно увеличивается. На всех оборотах, кроме 1-го, имеются по 3—5 валиков на оборот, толщина которых на 2-м обороте 0,06—0,07, на 3-м — 0,08—0,13, на 4-м — 0,11—0,17, на 5-м — 0,13—0,17. Кроме валиков имеются пережимы, идущие от пупка к середине боковой стороны; здесь от пережима вперед отходят парные ушки; пережим представляет складку раковинного слоя внутрь; ширина пережима на 4—5-м оборотах 0,7—1,4, при глубине 0,35—0,56, толщина раковинного слоя 0,06—0,07 (рис. 22), вентральную сторону пережим проходит прямо или с небольшим изгибом вперед.

Толщина стенки раковины изменяется от 0,01 на 1-м обороте до 0,11—0,14 на 5-м и 0,21—0,25 на 6-м.

Форма раковины и размеры. Раковина на первых двух оборотах эволютная, далее инволютная. Диаметр аммонителлы равен 0,70—0,91, $D_1=0,88$ —1,12, 2-й оборот обычно в два раза больше 1-го — 1,9—2,25, 3-й в два раза больше 2-го — 3,5—4,57, $D_4=7,0$ —7,4, $D_5=14,0$, $D_6=32$.

Внутренняя высота в начале спирали составляет 0,11—0,15, $v_1=0,25$ —0,32, $v_2=0,46$ —0,53, $v_3=0,98$ —1,40, $v_4=1,96$ —2,18 и $v_5=4,2$ —4,8.

Род *Holcophylloceras* имеет протоконх овального сечения диаметром 0,46—0,59, короткий фиксатор (0,07—0,10), цекум овального сечения длиной 0,11, переходящий в 3-й камере в узкий сифон, диаметр которого на 4-м обороте равен 0,25, на 5-м — 0,35, а относительный диаметр уменьшается от 0,25 на 1-м до 0,07—0,08 на 4—5-м. Септальные трубки ретрохоанитовые на 1-м обороте, прохоанитовые на всех остальных, короткие, снабженные довольно длинными манжетами. Сифон центральный и субцентральный на первых двух оборотах и вентрально-краевой на всех остальных. На 2—6-м оборотах имеется по 3—5 пережимов, сопровождаемых спереди и сзади валиками, представ-

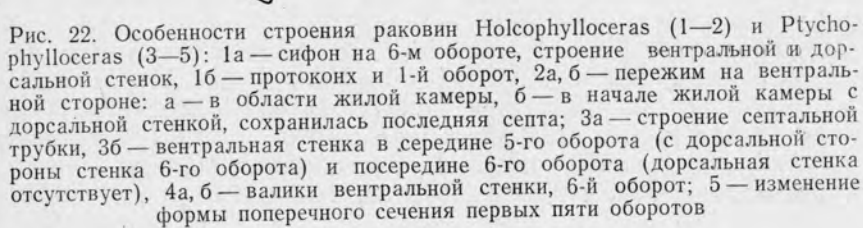


Рис. 22. Особенности строения раковин *Holcophylloceras* (1—2) и *Ptychophylloceras* (3—5): 1а — сифон на 6-м обороте, строение вентральной и дорсальной стенок, 1б — протокоих и 1-й оборот, 2а, б — пережим на вентральной стороне: а — в области жилой камеры, б — в начале жилой камеры с дорсальной стенкой, сохранилась последняя септа; 3а — строение септальной трубки, 3б — вентральная стенка в середине 5-го оборота (с дорсальной стороны стенка 6-го оборота) и посередине 6-го оборота (дорсальная стенка отсутствует), 4а, б — валики вентральной стенки, 6-й оборот; 5 — изменение формы поперечного сечения первых пяти оборотов

ляющими утолщение раковинного слоя в 2—3 раза. Устьевой край снабжен ушками, расположенными посередине боковой стороны. Раковина гладкая, на первых оборотах эволютная, далее — инволютная.

3.8. РОД *SALFELDIELLA* SPATH, 1927

(рис. 2, 8, 18; табл. 3, фиг. 3; табл. 4, 5)

Материал. *S. guettardi* Rasp. (5 экз.) — Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; *Salfeldiella* sp. (8 экз.): 2 экз. — Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, 2 экз. — Северный Кавказ, Дагестан, с. Цудахар, 4 экз. — Северный Кавказ. Дагестанские экземпляры из среднего апта, остальные — из верхнего апта.

Протоконх имеет эллиптическое сечение: $D^1=0,45-0,49$ (у экз. 772 — 0,55), $D^2=0,34-0,38$ (у экз. 772 — 0,43).

Фиксатор короткий, состоит из нескольких коротких тяжей длиной 0,04—0,07 (экз. 62, 743, 787).

Цекум с овальным сечением; $C_1=0,07-0,11$, $C_2=0,06-0,10$, окружен тонкой органической и известковой оболочками.

Сифон на 1-м обороте или только на его 2/3 занимает центральное положение, затем — субцентрального, постепенно смещаясь к вентральной стенке, и в середине 2-го оборота или начале 3-го становится привентральным. Сифон относительно узкий, его диаметр на 1-м обороте равен 0,04—0,06, на 2-м — 0,08, на 3-м — 0,13—0,15, на 4-м — 0,20—0,31, на 5-м — 0,39—0,46 и на 6-м — 0,5. Относительный диаметр уменьшается от 0,4—0,5 в начале спирали до 0,2 в конце 1-го оборота, в конце 3-го — 0,12—0,14 и в конце 5-го — 0,09—0,10.

Соотношение длины септальной трубки и манжеты к длине органической оболочки сифона в камере на первых двух оборотах составляет примерно 50 : 50, на 2—3-м — 40 : 60, на 4-м обороте — 25 : 75, на 5-м и 6-м оборотах — 15 : 85.

Внутри сифона иногда сохраняются внутрисифональные сосуды. У нескольких экземпляров сохранились сифональные мембраны.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта сближены, утолщенные; кромка короткая. На 1-м обороте 13—16 септ, на 2-м — 17—20 и лишь у одного — 14, на 3-м — 13—14, у одного — 17, на 4-м — 13—16, на 5-м — 14—16. Расстояния между септами на 1-м обороте изменяются от 0,07 в начале спирали до 0,21—0,22 в конце 1-го оборота; на 2-м обороте расстояния увеличиваются от 0,17 до 0,39, на 3-м — от 0,41 до 1,15, на 4-м — от 1,0 до 1,85, на 5-м достигают 3,5 мм. На первых двух оборотах эти расстояния увеличиваются относительно медленно, в конце 2-го начинается резкое увеличение расстояний и кривая становится значительно круче (см. рис. 18).

Септы 1-го оборота и иногда начала 2-го имеют ретрохоанитовые септальные трубки. В конце 1-го оборота происходит переход к прохоанитовым септальным трубкам (экз. 787). На вентральной стороне 8-я септа имеет ретрохоанитовую септальную трубку; у последующих трех септ в области перегиба септы в септальную трубку намечается едва заметный изгиб вперед и, наконец, 12-я септальная трубка направлена вперед, а к ней прикрепляется манжета, ориентированная назад, причем септальная трубка очень короткая.

На дорсальной стороне изменение направления септальных трубок происходит позже. Здесь еще 10-я септальная трубка ретрохоанитовая, у 11-й и 12-й септальных трубок намечается изгиб вперед и, наконец, 13-я септальная трубка становится прохоанитовой. Все трубки построены по филлоцератидному типу. На 2-м обороте размеры септальных трубок и манжет равны 0,03 и 0,08, на 3-м — 0,04 и 0,21—0,28, на

4-м — 0,14 и 0,35, на 5-м — 0,28 и 0,32, на 6-м — 0,56 и 0,56. Как видно из приведенных цифр, на 2—4-м оборотах длина манжеты почти в 3 раза превышает длину септальной трубки, на 5—6-м оборотах их длины относятся примерно как 1 : 1 (0,28 : 0,32, 0,56 : 0,56). Задний конец органической оболочки входит внутрь септальной трубки и прикрепляется к последней с помощью аннулярного валика.

Стенка раковины и скульптура. Протоконх имеет однослойную призматическую стенку. На 1-м обороте стенка также сложена одним призматическим слоем, который с начала первичного валика утоньшается, а к его концу выклинивается. Первичный валик представляет линзовидное утолщение стенки и обладает пластинчатой микроструктурой. Он сопровождается первичным пережимом, расположенным под углом 270—280°. Стенка после первичного валика сложена двумя слоями: наружным призматическим и пластинчатым; они появляются на внутренней поверхности конечной части валика. В конце 2-го или в начале 3-го оборота секретируется третий — внутренний призматический слой. На последующих оборотах сохраняется трехслойное строение стенки.

После первичного валика в стенке наблюдаются слабо выраженные валики асимметричной формы: на 2-м обороте — 2 (экз. 62, 787), на 3-м — 3, на 4-м и 5-м — по 5. Валики начинаются плавно, заканчиваются более резко. Они образуются утолщением пластинчатого слоя, наружный призматический слой при этом не изменяется, а внутренний призматический утоньшается.

Толщина стенки увеличивается от 0,02 на 2-м обороте до 0,14 на 5-м; валики обычно в два раза толще стенки, они формируются за счет утолщения пластинчатого слоя. Дорсальная стенка имеет примерно толщину вентральной стенки предшествующего оборота или несколько меньше. Так, у экз. 1097 на 5-м обороте толщина вентральной стенки 0,08, дорсальной — 0,07.

Скульптура в виде широких поперечных ребер появляется с конца 4-го оборота. В образовании ребер участвует только наружный призматический слой. Одновременно за счет периострака возникают тонкие реснички, имеющие вид коричневых крючочков; в аншлифах они наблюдаются между вентральной и дорсальной стенками.

Форма раковины и размеры. Раковина на первых двух оборотах эволютная, позднее становится инволютной. Диаметр раковины аммонителлы 0,70—0,91, $D_1=0,87-1,00$, D_2 , как правило, в 2 раза больше D_1 — 1,74—2,0, D_3 в 2 раза больше D_2 — 3,5—4,0, $D_4=7,0-7,7$, $D_5=14,5-17,0$. Внутренняя высота в начале спирали равна 0,07—0,11, $v_1=0,22-0,29$, $v_2=0,43-0,60$, $v_3=0,81-1,26$, $v_4=1,96-2,8$, v_5 достигает 4,0—5,0.

Род *Salfeldiella* характеризуется шаровидным протоконхом диаметром 0,45—0,49, коротким фиксатором (0,04—0,07), овальным цекумом, тонким сифоном, занимающим на первых двух оборотах центральное и субцентральное положение, диаметром от 0,04—0,06 на 1-м обороте до 0,5 на 6-м; относительный диаметр на 5-м обороте равен 0,09—0,10. Септальные трубки на 1-м обороте ретрохоанитовые, на всех остальных — прохоанитовые, короткие, сопровождаются длинными манжетами. Диаметр раковины аммонителлы 0,70—0,91, 1-го оборота до 1,0, 2-го — до 2,0, 3-го — до 4. Стенка раковины с валиковидными утолщениями от 3 до 5 на 1 оборот. Скульптура в виде широких ребер появляется на 4—5-м оборотах.

МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА ЛИТОЦЕРАТИД

В главе описывается морфогенез раковины следующих родов: *Tetragonites* (из апта Северного Кавказа и Копетдага), *Gabbiosceras* (из верхнего апта Северного Кавказа и среднего альба Копетдага), *Parajaubertella* (из сеномана Сахалина), *Erigonisceras* (из быковской свиты Сахалина), *Kossmatella* (из среднего альба Копетдага), *Eurystomiceras* (из байоса Дагестана), *Gaudryceras* и *Anagaudryceras* (из быковской свиты Сахалина), *Ptychoceras* (из верхнего апта Северо-Западного Кавказа).

4.1. РОД TETRAGONITES KOSSMAT, 1895

(рис. 3, 9, 13в, 23, 24; табл. 7, 30)

Материал. *T. duvalianus* d'Orb.: 16 экз. — Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; 1 экз. — Северный Кавказ, р. Хазни-Дон; *T. inflatus* Eg.: 6 экз. — р. Хокодзь; *Tetragonites* sp.: 1 экз. — р. Кубань, 2 экз. — Северо-Западный Кавказ, 2 экз. — р. Хокодзь, 1 экз. — Копетдаг. Все экземпляры из верхнего апта.

Протоконх имеет округлое сечение; $D^1=0,50-0,70$, $D^2=0,45-0,61$ (21 экз.); у наиболее крупного экземпляра $D^1=0,70$, $D^2=0,58$; у наиболее мелкого — $D^1=0,50$, $D^2=0,48$.

Фиксатор короткий, длиной от 0,03 до 0,07, состоит из нескольких тяжей, обычно один из тяжей более длинный, остальные короткие. У экз. 120/189 в СЭМ видно большое число тяжей разной длины.

Цекум округлого или овального сечения, органическая оболочка толстая; у одного экземпляра наблюдалась тонкая известковая оболочка (экз. 723); $C_1=0,06-0,07$, $C_2=0,10-0,13$.

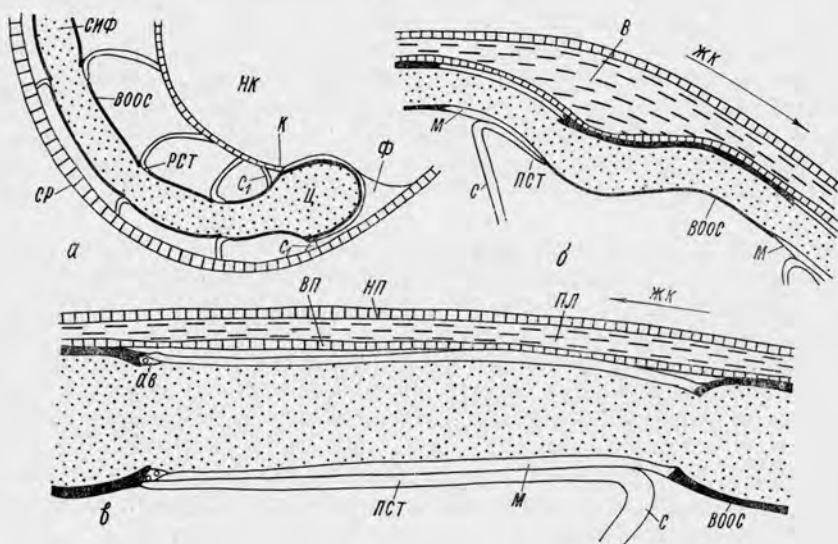


Рис. 23. Род *Tetragonites*: а — начало фрагмокона, б — валик на 2-м обороте, в — септальная трубка на 5-м обороте; г — род *Anagaudryceras*, изменение септальных трубок в онтогенезе

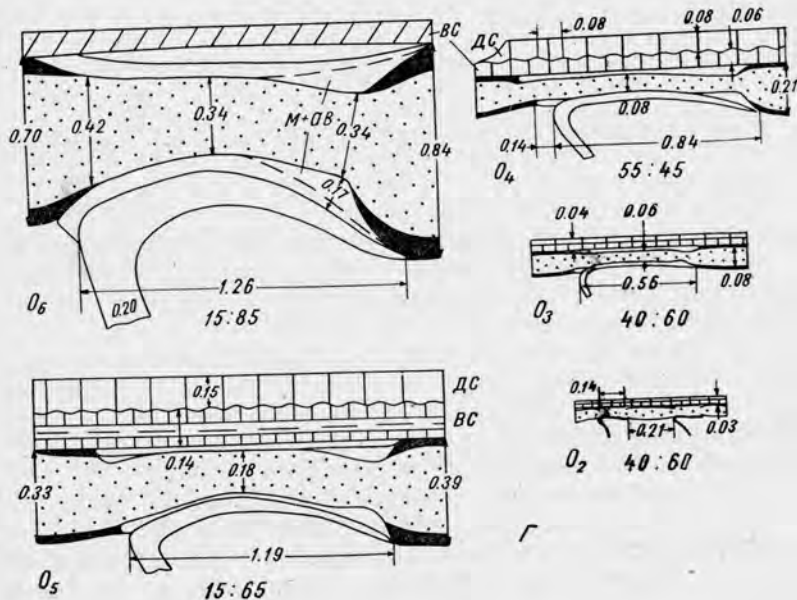
Сифон занимает у примасепты центральное или субцентральное положение (3—4—2, где 4 — диаметр сифона, 3 — расстояние от протоконха, 2 — расстояние от вентральной стенки, при цене деления 0,014), далее вентрально-краевое (см. рис. 9). Сифон относительно тонкий. Абсолютный диаметр сифона изменяется последовательно: $C_0-C_1=0,06$, $C_2=0,08$, $C_{2,5}=0,10$, $C_3=0,13$, $C_{3,5}=0,15$, $C_4=0,17$, $C_{4,5}=0,28$, $C_5=0,49$, а относительный соответственно: $C_0=0,43$, $C_{0,5}=0,24$, $C_1=0,16$, $C_2=0,13$, $C_3=0,10$, $C_4=0,07$, $C_{5,5}=0,06$. Эти размеры подвержены незначительной изменчивости. Изредка внутри сифона сохраняются остатки внутрисифональных сосудов (экз. 645, 707, 715). В каждой гидростатической камере передний конец органической оболочки сифона обызвествлен и прикреплен к манжете, а задний входит в септальную трубку и прикрепляется к ней изнутри.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта короткая, утолщенная. Она прикрепляется к стенке протоконха длинной или короткой муральной частью, направленной вперед. В первом случае создается впечатление дополнительного слоя протоконха (экз. 716). Примасепта прикрепляется к стенке раковины муральной частью, как правило, более короткой, чем у просепты.

На 1-м обороте насчитывается 12—14 септ, на 2-м — 11—16, 3-м — 12—14, 4-м — 13—16, 5-м — 13—16. Расстояние между септами на 1-м обороте 0,10—0,33, на 2-м — 0,21—0,60, на 3-м — 0,42—1,15, на 4-м — 1,12—2,13, на 5-м — 2,30—3,75, на 6-м — до 8,55 (рис. 24). Первые 8—10 септ имеют ретрохоанитовые септальные трубки, последующие — прохоанитовые. Ретрохоанитовые трубки переходят в прохоанитовые на протяжении четырех-пяти септ.

Септальные трубки постепенно удлиняются и достигают максимальной длины на 3—4-м оборотах: в конце 1-го оборота они составляют 0,12—0,16, 2-го — 0,3, 3-го — 0,4—0,5, 4-го — 0,3—0,4, 5-го — 0,2—0,3, 6-го — 0,16—0,25 общей длины сифона в камере.

С начала или с середины 2-го оборота, когда сифон плотно прилегает к стенке раковины, септальные трубки, охватывая сифон только с трех сторон, прикрепляются непосредственно к стенке раковины,



а манжеты в этом случае сохраняются полностью. Неполное развитие септальной трубки отражается в разрыве вторичного срединного седла вентральной лопасти лопастной линии.

Стенка раковины и скульптура. Протоконх имеет однослойную призматическую стенку, выклинивающуюся в начале спирали. Стенка 1-го оборота также однослойная призматическая; впервые она появляется на внутренней поверхности в конечной части протоконха, утолщается и замещает стенку протоконха в начале спирали.

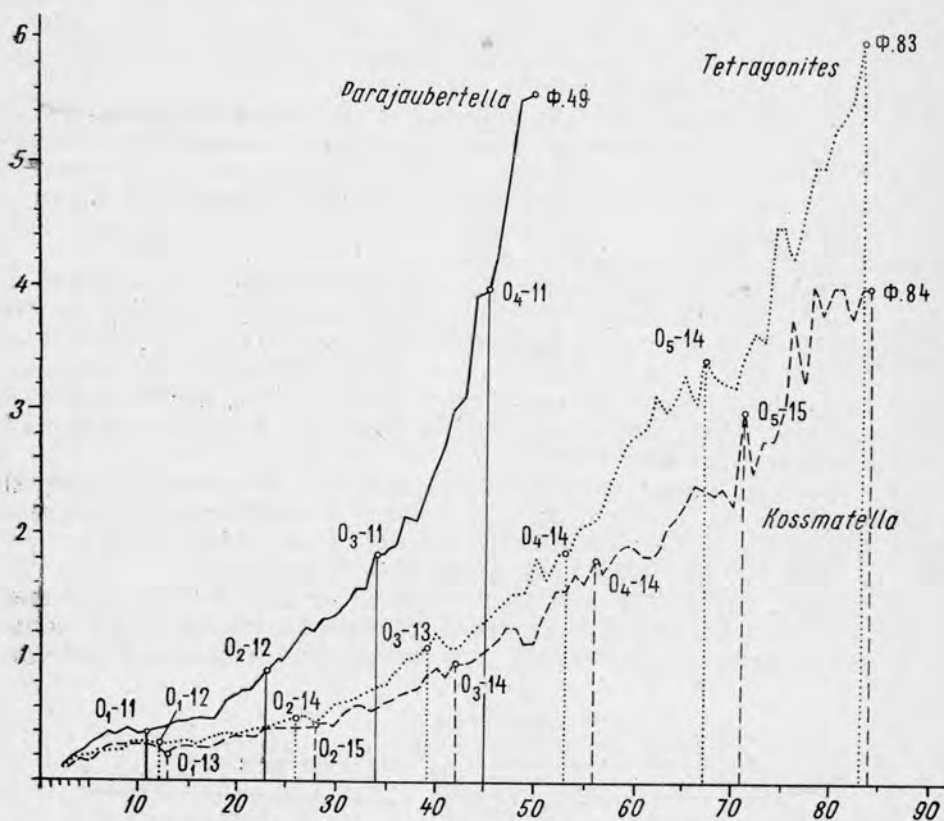


Рис. 24. Отряд литоцератида. Кривые межсептальных расстояний у родов *Parajaubertella*, *Tetragonites*, *Kossmatella*

Первичный валик представляет утолщение стенки длиной 0,20—0,42 и толщиной 0,04—0,06 и имеет перламутровую микроструктуру. Обычно валик начинается постепенно и заканчивается более резко. Угол первичного пережима равен 300—330°.

После первичного валика стенка раковины состоит из наружного призматического и перламутрового слоев, а позднее становится трехслойной и состоит из внутреннего призматического, перламутрового и наружного призматического слоев. Стенка раковины утолщается от 0,01 в начале фрагмокона до 0,25 в конце 5-го оборота.

На 2-м и последующих оборотах наблюдаются валики асимметричной формы, образованные утолщением в 3—6 раз перламутрового слоя. Наружный призматический слой проходит валики без изменений, а внутренний утоняется и, возможно, выклинивается. На 2-м обороте

обычно 3 валика, на 3-м — 3—4, 4-м — 4—5, 5-м — 5—7. Наиболее резко выраженные валики наблюдаются на 2—4-м оборотах. Раковина на всех оборотах гладкая.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,94—1,18; диаметры оборотов соответственно равны: $D_1=1,1$ —1,3, $D_2=2,1$ —2,5, $D_3=4,0$ —4,9, $D_4=8,2$ —9,5.

Высота оборотов изменяется следующим образом: в начале спирали 0,10, $v_1=0,28$ —0,35, $v_2=0,62$ —0,70, $v_3=1,12$ —1,40, $v_4=2,25$, $v_5=4,45$.

Экземпляры с устьевым краем отсутствуют. Максимальная длина сохранившейся части жилой камеры достигает 330° (экз. 710).

Род *Tetragonites* характеризуется следующими особенностями. Протококонх средних и крупных размеров, диаметры продольного медиального сечения: $D^1=0,50$ —0,70, $D^2=0,45$ —0,61; фиксатор короткий — 0,03—0,07; цекум округлый, $\Pi_1=0,06$ —0,07, $\Pi_2=0,10$ —0,13. Сифон занимает центральное положение только у просепты, далее близок к вентрально-краевому и с конца 1-го оборота плотно прилегает к стенке раковины; примерно с 3-го оборота септальные трубки с вентральной стороны не замкнуты, что отражается в разрыве вторичного седла вентральной лопасти. Сифон тонкий, с ростом оборотов абсолютный диаметр сифона увеличивается, относительный — уменьшается. Угол первичного пережима 300 — 330° . Диаметр раковины аммонителлы равен 0,94—1,18. Септальные трубки с конца 1-го оборота прохонитовые, постепенно удлиняются и достигают максимальной длины на 3—4-м обороте, где составляют 0,3—0,5 длины сифона в камере; сопровождаются манжетами.

4.2. РОД GABBIOCERAS HYATT (1900)

(рис. 3, табл. 31, фиг. 1)

Материал. *G. latericarinarum* Anthula (экз. 636); *G. subrotundum* Egoian (3 экз.), Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, верхний апт; *Gabbioceras* sp. (3 экз.) — Копетдаг, средний альб, зона *Hoplites dentatus*.

Протококонх валиковидный, круглого сечения; у *G. latericarinarum* $D^1=0,49$, $D^2=0,40$, у *Gabbioceras* sp. $D^1=0,55$ —0,56, $D^2=0,45$ —0,48.

Фиксатор короткий, состоит из нескольких тяжей, длина наиболее длинного 0,07.

Цекум в сечении почти круглый; $\Pi_1=0,11$ —0,13, $\Pi_2=0,10$ —0,13.

Сифон сразу после просепты занимает привентральное положение, с конца 1-го оборота плотно прилегает к вентральной стенке (см. рис. 3). У экз. 636 в 6-й, 7-й и 8-й камерах наблюдаются резкие изгибы сифона, по-видимому, это прижизненное патологическое нарушение. Сифон относительно тонкий; с ростом раковины абсолютные размеры сифона увеличиваются, а относительные — уменьшаются. В начале 1-го оборота его диаметр равен 0,04—0,07, 2-го — 0,06, 3-го — 0,08, 4-го — 0,11—0,13, 5-го — 0,21—0,29, 6-го — 0,29—0,42. Относительный диаметр (отношение диаметра сифона к высоте) составляет в начале спирали 0,40—0,60, в конце 1-го оборота — около 0,20, в конце 2-го — 0,11—0,14, в конце 3—5-го — 0,10—0,13. Диаметр сифона в септальных трубках меньше диаметра сифона в камере. Так, у экз. 636 на 4-м обороте в трех последовательно расположенных гидростатических камерах диаметр сифона в септальных трубках равен 0,08, а диаметр в камерах — 0,10—0,11, на 5-м обороте — соответственно 0,14 и 0,22—0,24.

Внутри сифона сохраняются реликты мягких тканей; так,

у экз. 636 на 3-м и 4-м оборотах внутри сифона тянется тонкий темный тяж, являющийся, возможно, артериальным сосудом.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта утолщенная, на дорсальной стороне она прикрепляется к краю стенки протоконха, образуя короткую толстую кромку, в которую упирается цекум. 1-я и 2-я септы сближены, и 1-я камера короткая. На 1-м обороте 16—17 септ, на 2-м — 16, на 3-м — 12—15, на 4-м — 12—13, на 5-м — 13—14. У трех экземпляров фрагмokon состоит из 75, 76 и 79 септ.

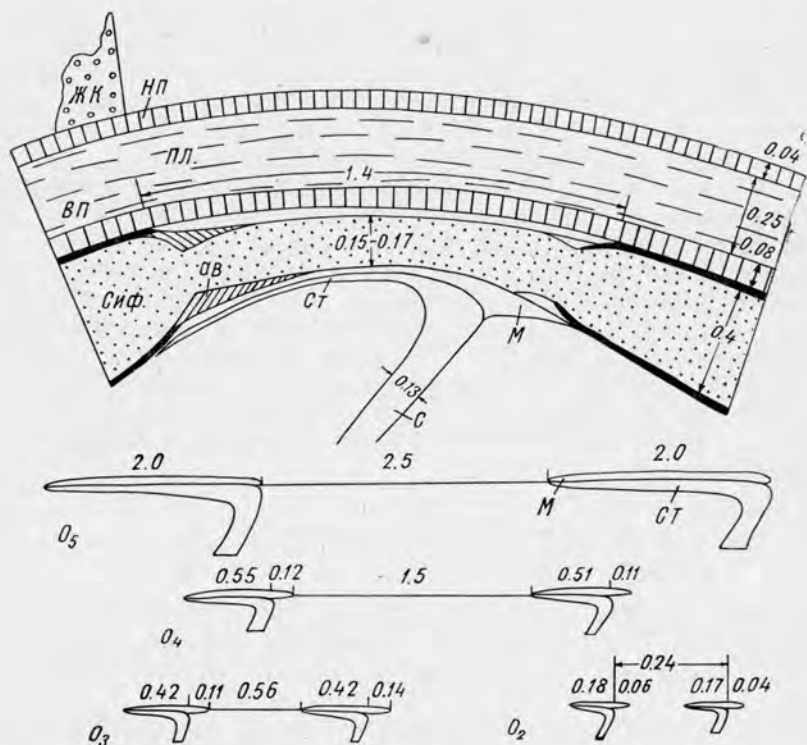


Рис. 25. Род *Gabbioceras*. Изменение септальных трубок и манжет в онтогенезе

Расположение септ на первых шести оборотах графически изображено для экз. 636. Расстояние между септами на 1-м обороте изменяется от 0,08 до 0,21 (между 13 и 14 септами составляет 0,14); на 2-м обороте расстояния постепенно увеличиваются от 0,21 до 0,49, на 3-м — от 0,50 до 1,12, на 4-м — от 2,2 до 2,35, на 5-м — от 2,4 до 3,5 и на первой половине 6-го оборота — от 3,7 до 4,8.

Первые 10—12 септ обладают ретрохоанитовыми септальными трубками длиной 0,04—0,06, последующие — прохоанитовыми; переход от первых ко вторым не наблюдался. Септальные трубки литоцератидного типа. Их длина в конце 1-го оборота равна 0,08, на 2-м — резко увеличивается почти в три раза (0,21—0,25), на 3-м обороте — 0,42—0,49, на 4-м — 0,56—0,84, на 5-м — 0,77—1,05, посередине 6-го достигает 2,0 мм (экз. 636). Внутри септальных трубок расположены манжеты, обычно несколько выступающие сзади (на 3-м обороте на 0,07—0,10, на 4-м — на 0,10—0,14, на 5-м — до 0,25). Сзади с манжетой соединяется органическая оболочка, которая входит сзади в сеп-

тальную трубку, обызвествляется и образует задний аннулярный валик. Спереди конусом внутрь септальной трубки входит органическая оболочка, и здесь образуется передний аннулярный валик (рис. 25). В онтогенезе несколько изменяется соотношение между длиной органической оболочки сифона в камере и ее обызвествленной части (длина септальной трубки плюс длина манжеты): на первых трех оборотах — от 50 : 50 до 60 : 40, на 4—5-м — 70 : 30 или 75 : 25. С начала 3-го оборота септальные трубки становятся незамкнутыми со стороны вентральной стенки. В лопастной линии это выражается разрывом вторичного вентрального седла вентральной лопасти. В этом случае манжеты прикрепляются непосредственно к стенке раковины.

С конца 5-го оборота в придорсальной части камеры септы коленообразно изогнуты назад. Вне медиальной плоскости они соединяются друг с другом двумя-тремя перемычками в области изгиба, что указывает на наличие септальных крыльев.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик линзовидный, длиной 0,21—0,28, толщиной 0,03—0,04; он сопровождается хорошо выраженным первичным пережимом, угол которого равен 280—300°. Толщина стенки раковины на 1-м обороте 0,03, на 2-м — 0,04, на 3-м — 0,07, на 4-м — 0,10, на 5-м — 0,28 (при этом вентральная стенка толщиной 0,18, а дорсальная — 0,10).

Протококнх и первый оборот гладкие. За первичным пережимом появляются тонкие ребрышки, число которых достигает 18 на 1,0 мм. По мере увеличения размеров раковины увеличивается размер ребер; на 3-м обороте они четко выражены на умбиликальной крутой стенке и сглажены на широкой вентральной.

Форма раковины и размеры. Раковина имеет бочонковидную форму с глубоким умбиликом. Диаметр раковины аммонителлы 0,88—0,98, $D_1=1,0-1,12$, $D_2=2,0-2,38$, $D_3=4,1-4,5$, $D_4=7,4-8,2$, $D_5=10,4-15,2$.

Высота оборота в начале спирали составляет 0,10—0,11, $v_1=0,31-0,35$, $v_2=0,59-0,69$, $v_3=1,05-1,19$, $v_4=1,68-2,30$, $v_5=3,0-4,25$, $v_6=5,0$.

Род *Gabbiosceras* характеризуется следующими особенностями. Протококнх валиковидный, диаметром 0,49—0,56; фиксатор очень короткий (до 0,07); цекум круглого сечения ($C_1=0,11-0,13$, $C_2=0,11-0,13$). Сифон сразу же занимает привентральное положение и с конца 1-го оборота плотно прилегает к стенке раковины. Абсолютный диаметр сифона увеличивается от 0,04 в начале спирали до 0,56 на 6-м обороте; относительный диаметр уменьшается соответственно от 0,2—0,18 до 0,09. Угол первичного пережима 280—300°. Диаметр раковины аммонителлы 0,88—0,98. Септальные трубки на 1-м обороте ретроантитовые, с начала 2-го — проантитовые, литоцератидного типа, длинные, с манжетами внутри трубок; задние концы манжет немного выступают за пределы трубки. Раковина вздутая, бочонковидная, с глубоким пупком; тонкие ребра появляются на 2-м обороте и сохраняются на умбиликальной стенке; вентральная сторона широкая, гладкая.

Синонимами рода *Gabbiosceras* являются *Jauberticeras*, *Jaubertella*.

4.3. РОД *PARAJAUBERTELLA* MATSUMOTO, 1943

(рис. 3, 9, 24, 26; табл. 8, фиг. 1)

Материал. *P. kawakiana* Matsumoto (4 экз.); о. Сахалин, р. Суся; сеноман.

Протококнх валиковидный, шириной 0,75, диаметром 0,60 (отношение $Ш : D=1,27$). Сечение круглое; $D^1=0,60-0,66$, $D^2=0,49-0,55$.

Фиксатор очень короткий, в виде трубки, длиной 0,04—0,07.

Цекум круглого сечения, с очень толстой оболочкой; $\Pi_1=0,13-0,17$, $\Pi_2=0,13-0,14$.

Сифон узкий, занимает у 3-й септы привентральное положение, а далее становится вентрально-краевым. Диаметр сифона увеличивается от 0,04 в начале спирали до 0,06—0,07 в конце 1-го оборота, в кон-

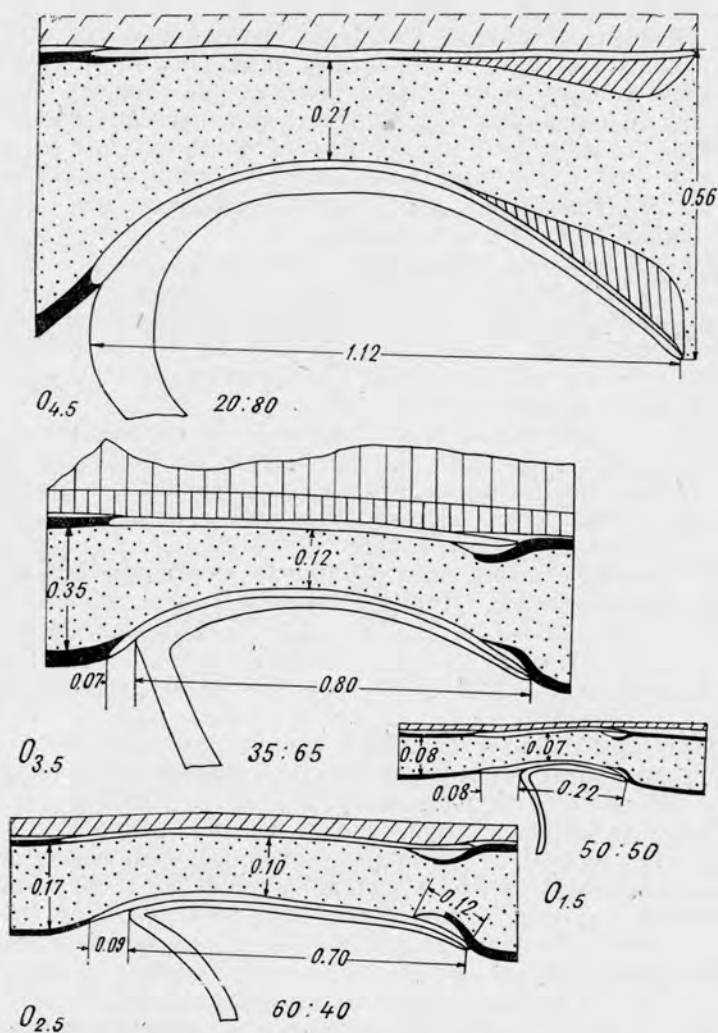


Рис. 26. Род *Parajaubertella*. Изменение в онтогенезе септальных трубок (указано отношение длины известкового футляра к длине органической оболочки)

це 2-го оборота он равен 0,10—0,13, 3-го — 0,17—0,21, 4-го — 0,35—0,48. Относительный диаметр в начале спирали 0,30—0,44, в конце 1-го оборота — 0,15—0,17, в конце 4-го — 0,08—0,09.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте 11—12 септ, на 2-м и 3-м по 10—12, на 4-м — 11—13. Фрагмокон состоит из 45—47 септ и занимает четыре полных и часть 5-го (4—5 камер) оборота. На 5-м обороте находится жилая камера. Примасепта расположена на расстоянии 0,14 от просепты, далее расстояния между септами увеличиваются, и в конце 1-го оборота они равны 0,42—0,48, в конце 2-го —

0,91—1,01, 3-го — 1,61—1,75, 4-го — 3,7—4,5. У примасепты септальная трубка ретроханитовая, у остальных — проханитовые. В начале спирали септальные трубки короткие — 0,03—0,04, в конце 1-го оборота их длина увеличивается до 0,06—0,08, в конце 2-го — возрастает в 7—8 раз и составляет 0,42—0,56, в конце 3-го — 0,70—0,84 и на 4-м — 0,98—1,26 (рис. 26). Манжеты расположены внутри септальных трубок и немного выступают сзади (на первом обороте на 0,03—0,06, на 2—3-м — на 0,06—0,08, на 4-м — на 0,14—0,17).

Отношение длины септальной трубки и манжеты к длине органической части сифона в камерах 1-го оборота равно 20 : 80 и 30 : 70, на 2-м обороте длина обызвествленной части сифона превосходит размеры органической оболочки сифона (52 : 48, 64 : 36), на 3-м обороте эти отношения или равны (50 : 50) или обызвествленная часть несколько меньше органической, к концу 4-го оборота размеры органической оболочки возрастают (30 : 70, 25 : 75). Размеры и форма септальных трубок и взаимоотношение их длины и длины органической оболочки несколько напоминают таковые *Apagaidrysceras*. Септальные трубки имеют воронковидную форму, на переднем конце расположен аннулярный валик.

Стенка раковины и скульптура. Толщина стенки протоконха и 1-го оборота равна 0,01. Первичный валик линзовидной формы, длиной 0,28—0,35 при толщине 0,03—0,04. На расстоянии 270—280° от просепты расположен первичный пережим. За первичным валиком стенка раковины вначале двуслойная, затем становится трехслойной. Толщина стенки в конце 2-го оборота равна 0,03—0,04, 3-го — 0,11—0,14, 4-го — 0,14—0,20. На 3-м обороте толщина вентральной стенки составляет 0,06, а дорсальной следующего оборота — 0,08. На изученных экземплярах хорошо сохранился периострак и видна граница раздела между вентральной и дорсальной стенкой следующего оборота. Обычно последняя несколько толще вентральной.

Скульптура сохранилась на последнем, 4-м обороте; она представлена тонкими ребрышками, разделенными большими межреберными промежутками.

Форма раковины и размеры. Раковина вздутая, с быстро возрастающими в ширину оборотами. Диаметр раковины аммонителлы равен 1,12, $D_1=1,40$ (у всех четырех экземпляров), $D_2=2,8—3,0$, $D_3=5,8—6,0$, $D_4=13,0—13,2$.

Внутренняя высота оборота в начале спирали равна 0,10—0,13, $v_1=0,38—0,42$, $v_2=0,78—0,85$, $v_3=1,47—1,70$, $v_4=3,8—4,2$.

Род *Parajaubertella* характеризуется следующими чертами. Протоконх валиковидный, диаметром 0,60—0,66 при ширине до 0,75; фиксатор короткий в виде трубки, длиной 0,04—0,07; цекум в сечении круглый ($\Pi_1=0,13—0,17$, $\Pi_2=0,13—0,14$). Сифон узкий, у 3-й септы при вентральном, далее — вентрально-краевом, диаметром от 0,04 в начале спирали до 0,35—0,48 в конце 4-го оборота. На каждом из четырех оборотов по 11—13 септ. Вторая септальная трубка ретроханитовая, остальные проханитовые, длиной на 1-м обороте 0,06—0,08, в конце 4-го — до 1,26. Манжеты расположены внутри септальной трубки и несколько выступают сзади них. Отношение длины септальных трубок и манжет к длине органической оболочки сифона в камере на 2—3-м оборотах примерно равное (50 : 50) или длина первых несколько больше (60 : 40), на остальных оборотах длина септальных трубок меньше длины органической оболочки сифона в камере. Первичный валик линзовидный. Угол первичного пережима 270°. Диаметр раковины аммонителлы 1,12.

4.4. РОД EPIGONICERAS SPATH, 1925
(рис. 3, 9, 27; табл. 31, фиг. 3)

Материал. E. glabrum Jimbo (9 экз.); о. Сахалин, р. Найба; быковская свита (сантон-кампан).

Протоконх валиковидный, шириной 0,94—1,44, при диаметре 0,65. Сечение почти круглое; $D^1=0,56-0,75$, $D^2=0,48-0,69$.

Фиксатор короткий, состоит из трех лент длиной 0,07 (экз. 15041).

Цекум округлый, окружен тонкой органической оболочкой; $\Pi_1=0,11-0,14$, $\Pi_2=0,11-0,15$.

Сифон занимает у просепты центральное положение, у 2-й септы он субцентральный, примерно с 3—4-й септы занимает вентрально-краевое положение. В конце 1-го оборота диаметр сифона равен 0,06—0,07, в конце 2-го — 0,07—0,10, 3-го — 0,10—0,20, 4-го — 0,15—0,31, 5-го — 0,28—0,56. Относительный диаметр уменьшается от 0,11—0,17 в конце 1-го оборота до 0,06—0,08 в конце 5-го.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте 11—12 септ, на 2-м — 12—14, на 3-м — 14—15, на 4-м — 14—16, на 5-м — 15—17.

Септальные трубки у первых двух септ не наблюдались, септальная трубка 3-й септы короткая, прохоанитовая, все последующие — прохоанитовые, воронковидные, с расширенным передним концом. Длина септальных трубок увеличивается от оборота к обороту, но они остаются относительно короткими; в конце 1-го оборота их длина составляет 0,11—0,17, в конце 2-го — 0,11—0,22, в конце 3-го — 0,14—0,24, 4-го — 0,20—0,27, в конце 5-го — 0,29—0,42, на 6-м (экз. 15041) — 0,56. Манжеты расположены внутри септальных трубок, и только их небольшая часть выступает позади септальной трубки (примерно на 0,04—0,07 на 2—3-м оборотах и на 0,11—0,14 — на 4—6-м). Отношение длины септальной трубки и манжеты (т. е. обызвествленной части сифона) к длине органической оболочки сифона в камере в начале спирали равно 13:87, 16:84, т. е. обызвествленная часть сифона невелика, к концу 1-го оборота увеличивается до 30:70 и 50:50, такое же соотношение сохраняется на 2-м и 3-м оборотах. Относительная (и абсолютная) длина органической оболочки сифона на 4-м обороте увеличивается и составляет 75—85% общей длины сифона в камере, на 5-м обороте достигает 90%. В передней части септальной трубки, в зоне соединения манжеты и органической оболочки, имеется аннулярный валик. Диаметр сифона в септальной трубке сокращается почти вдвое, по сравнению с его размером в камере. Так, на 5-м обороте эти размеры равны 0,32 и 0,63.

Расстояние между 1-й и 2-й септами 0,10, к концу 1-го оборота 0,35, на 2-м увеличивается от 0,42 до 0,77, на 3-м — от 0,70 до 0,98, на 4-м — от 1,5 до 2,0, на 5-м — от 3,0 до 5,4 и на 6-м — до 7,5 (рис. 27).

Стенка раковины и скульптура. Толщина стенки протоконха менее 0,01, 1-го оборота — 0,01. Первичный валик линзовидный, длина его варьирует от 0,25 до 0,56, при толщине 0,03—0,07. Угол первичного пережима 330—350°. Стенка раковины после первичного валика становится двуслойной. Первичный пережим выражен достаточно четко, хотя резкого изменения высоты оборота не отмечается. На 2-м и последующих оборотах имеются удлиненные линзовидные валики, на 2-м обороте от 1 до 4 валиков, на 3-м — 3—6, на 4-м — 3, на 5-м — четко выраженных утолщений раковинного слоя нет. Толщина стенки раковины на 4-м обороте равна 0,10—0,11, причем на дорсальную стенку (следующего оборота) приходится примерно 0,03—0,04. В области жилой камеры дорсальная стенка выклинивается. На 6-м обороте стенка

раковины трехслойная, толщина на вентральной стороне 0,17, на боках у места прикрепления 7-го оборота — 0,24. Толщина дорсальной стенки 7-го оборота 0,14, боковых стенок — 0,24, причем толщина наружного и внутреннего призматических слоев 0,07, а промежуточно-го перламутрового — 0,10. На боковой стороне, где прикрепляется сле-

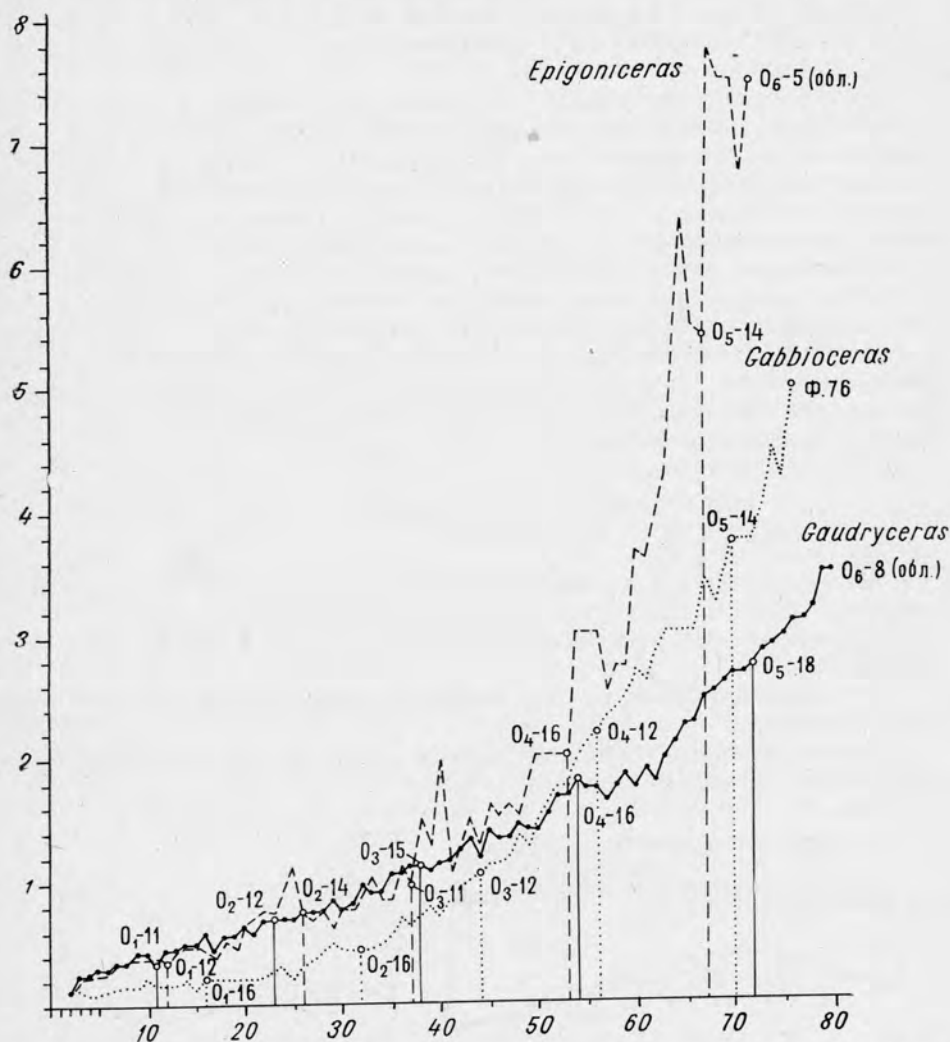


Рис. 27. Отряд литоцератида. Кривые межсептальных расстояний у *Epigonicerias*, *Gabbioceras*, *Gaudryceras*

дующий оборот, наружный призматический слой в месте прикрепления расширяется в сторону пупка и площадь его прикрепления увеличивается. То же происходит с перламутровым слоем, который расширен в месте прикрепления, но расширен в сторону вентральной стенки. Внутренний призматический слой также сильно расширен в месте прикрепления, но быстро сужается и охватывает вентральную стенку предыдущего оборота.

Поверхность раковины на первых оборотах гладкая. На 6—7-м оборотах сохранились участки раковины с тонкой ребристостью и не-

большими валиками, образующими дугообразный изгиб назад на вентральной стороне.

Форма раковины и размеры. Раковина полуинволютная. Диаметр раковины аммонителлы $1,01-1,40$, $D_2=2,0-2,7$, $D_3=4,10-5,75$, $D_4=7,25-10,5$, $D_5=15,0-24,0$. Ширина на всех оборотах больше высоты. Сечение на первых трех оборотах овальное, на последующих — округленно-квадратное. Внутренняя высота в начале спирали $0,10-0,15$, $v_1=0,26-0,45$, $v_2=0,50-0,77$, $v_3=0,98-1,72$, $v_4=2,1-3,25$, $v_5=4,35-8,1$, $v_6=18,0$.

Род *Epigoniceras* обладает крупным валиковидным протоконхом с почти круглым сечением диаметром $0,56-0,75$, коротким фиксатором, состоящим из нескольких лент длиной до $0,07$; крупным цекумом — $\Pi_1=0,11-0,14$, переходящим в тонкий сифон, занимающий вентрально-краевое положение у 3—4-й септ. Диаметр сифона увеличивается от $0,06$ в начале спирали до $0,56$ на 5-м обороте; относительный диаметр на 5-м обороте равен $0,06-0,08$. Септальные трубки прохоанитовые литоцератидного типа, воронковидные, наибольшей относительной длины достигают на 2—4-м оборотах. Первичный валик линзовидный, угол первичного пережима $330-350^\circ$, диаметр раковины аммонителлы равен $1,01-1,40$. На 2-м и последующих оборотах имеются линзовидные валики (1—6 на оборот). Скульптура появляется на 6—7-м оборотах в виде тонких ребрышек.

4.5. РОД *KOSSMATELLA* JACOB, 1907

(рис. 3, 9, 24, 28; табл. 8, фиг. 2)

Материал. *K. agassiziana* Pictet (5 экз.): 3 экз. — Большой Балхан, пос. Огланлы, 2 экз. — Копетдаг; все из среднего альба.

Протоконх валиковидный, в сечении круглый; $D^1=0,52-0,67$, $D^2=0,45-0,60$.

Фиксатор короткий, в виде конуса, размером $0,04-0,07$ (по трем экземплярам).

Цекум овальный, окружен толстой органической оболочкой; $\Pi_1=0,07-0,14$, $\Pi_2=0,10-0,14$.

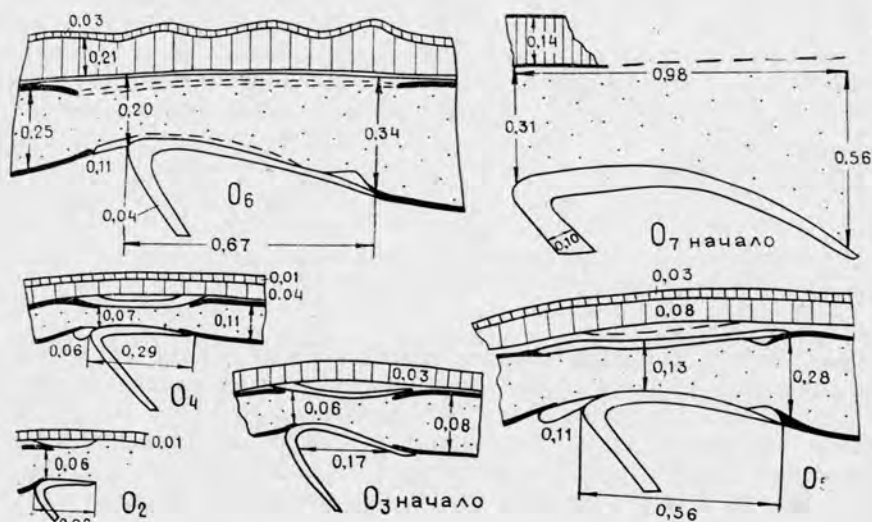


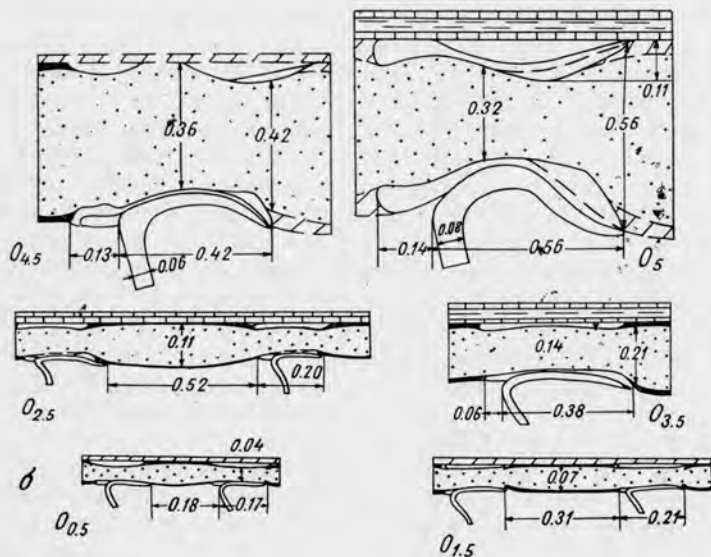
Рис. 28. Род *Kossmatella* (а) и *Epigoniceras* (б). Изменение в онтогенезе септальных трубок

Сифон у экз. 1 и 75 в начале спирали занимает субцентрально-краевым. У экз. 2 и 3 сифон, по-видимому, с самого начала спирали плотно прилегает к вентральной стенке. Сифон тонкий, его абсолютный диаметр увеличивается очень медленно: на первой половине оборота он равен 0,04, в конце 1-го оборота — 0,06, в конце 2-го — 0,07—0,08, 3-го — 0,10—0,11, 4-го — 0,15—0,17, 5-го — 0,24—0,28, на 6-м — 0,34, в начале 7-го — 0,56. Диаметр сифона в септальных трубках значительно меньше, чем между ними: у экз. 2 на 4-м обороте диаметр сифона 0,17, а в септальных трубках — 0,10, на 5-м — соответственно 0,25 и 0,15. Относительный диаметр сифона с возрастом уменьшался: в середине 1-го оборота он составляет 0,14—0,22, в конце 1-го — 0,16—0,21, 2-го — 0,11—0,17, 3-го — 0,08—0,12, 4-го — 0,07—0,11, 5-го — 0,07—0,08.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается 12—14 септ, на 2-м — 14—15, на 3-м — 14—16, на 4-м — 13—15, на 5-м — 14—16, на 6-м — 17—18 септ.

Расстояние между септами увеличивается постепенно: на 1-м обороте от 0,14, между 2-й и 3-й септами, до 0,28, на 2-м — от 0,28 до 0,46. С 3-го оборота расстояния резко увеличиваются: на 3-м обороте от 0,46 до 0,94, на 4-м — от 0,98 до 1,68, на 5-м — от 1,82 до 2,50, на 6-м — от 2,75 до 3,75, затем идет одна сближенная септа (3,25) и далее последние семь септ расположены примерно на равных расстояниях друг от друга — 3,75—4,00 (см. рис. 24).

Септальные трубки прохонанитовые, на 1-м обороте их длина 0,03, на 2-м — от 0,06 до 0,13, на 3-м — 0,17—0,31, на 4-м — 0,27—0,66, на 5-м — 0,49—0,64, на 6-м — 0,67—0,91, на 7-м (начало) — 0,98 (рис. 28). Септальные трубки имеют форму рупора, что особенно хорошо выражено у последней септальной трубки экз. 3: дистальный конец здесь равен 0,56, проксимальный — 0,31 (рис. 28). Органическая оболочка сифона, входя в переднюю часть септальной трубки, соединяется с известковым аннулярным валиком, значительно сужающим диаметр трубки. Манжеты расположены внутри септальной трубки и несколько выступают сзади нее, соединяясь с органической оболочкой сифона. Отношение длины септальной трубки и выступающей



части манжеты к длине органической оболочки сифона в камере в конце 1-го оборота составляет 15 : 85, к концу 4-го оборота — 50 : 50, затем вновь уменьшается в конце 6-го оборота до 20 : 80.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик линзовидный, удлинённый, имеет пластинчатую структуру. Длина валика 0,14—0,35, толщина — 0,03—0,04. Первичный пережим выражен четко только у двух экземпляров (экз. 2,75). Угол первичного пережима 300—315°.

Толщина стенки раковины на 1-м обороте 0,01—0,02, на 2-м — 0,03, на 3-м — 0,04—0,08, на 4-м — 0,06—0,21, на 5-м — 0,10—0,31, на 6-м — 0,31. Стенка протоконха и 1-го оборота имеет призматическую структуру. Начиная со 2-го оборота в стенке раковины наблюдаются валики, образованные за счет среднего (пластинчатого) слоя. Валики, как правило, асимметричные, по форме напоминают первичный валик. На 2-м обороте насчитывается три валика, на 3-м — четыре—пять, на 4-м — четыре—семь, на 5-м — три—четыре, на 6-м — четыре. На 5—6-м оборотах валики достигают толщины 0,35—0,42 мм, т. е. превышают толщину стенки раковины в 2—2,5 раза.

Протоконх и первые два с половиной оборота гладкие, затем на боковой стороне появляются одиночные ребра — на протяжении одного оборота (от середины 3-го до середины 4-го) видны 2—3 ребра, далее ребра становятся более частыми и с середины 4-го до середины 5-го оборота насчитывается уже 12 ребер. В начале 6-го оборота появляются крупные куполовидные боковые бугорки, разделенные глубокими пережимами — на одном обороте до 12 бугорков. Бугорки и пережимы покрыты тонкими ребрышками литоцератидного типа, которые появляются с середины 5-го оборота.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,94—1,27, $D_1=1,08$ —1,35, $D_2=1,97$ —2,60, размеры 3-го и последующих оборотов изменяются в больших пределах.

Внутренняя высота оборота в начале фрагмокона равна 0,13, $v_1=0,28$ —0,38, $v_2=0,48$ —0,66, $v_3=0,84$ —1,40, $v_4=1,54$ —2,25, $v_5=2,70$ —4,25, $v_6=4,50$ —5,78, $v_7=5,0$ —8,8.

Жилая камера занимает 6-й или 7-й обороты; она сохранилась почти полностью у трех экземпляров; максимальная величина ее (экз. 62) — 270°. Устьевой край цельнокрайний, голостомный, на вентральной стороне с небольшим дугообразным выступом. Вдоль перистомы край раковины, как у горна, немного отвернут наружу.

Род *Kossmatella* характеризуется валиковидным протоконхом, круглым в сечении: $D^1=0,52$ —0,67, $D^2=0,45$ —0,60; фиксатор короткий, как у всех литоцератид. Сифон вначале субцентральный, с первой четверти спирали вентрально-краевой, тонкий, его абсолютный диаметр увеличивается от 0,04 в начале фрагмокона до 0,56 в начале 7-го оборота; относительный диаметр, наоборот, уменьшается от 0,14—0,22 на 1-м обороте до 0,07—0,08 на 5-м. Септальные трубки прохонантовые длиной от 0,03 на 1-м обороте до 0,98 в начале 7-го; манжеты несколько выступают сзади септальных трубок. Отношение обызвествленной части сифона к органической в камере на 1-м обороте составляет 15 : 85, на 2—4-м достигает 50 : 50 и на 5—6-м равно 20 : 80. Угол первичного пережима 300—315°. Стенка раковины утолщается постепенно от 0,01 до 0,31; на 2-м и последующих оборотах наблюдаются валики (от трех до семи на оборот), внешне почти не выраженные. Протоконх и первые 2,5 оборота гладкие, далее до середины 5-го оборота развиты редкие ребра, на 6-м — появляются характерные куполовидные бугорки, разделенные глубокими пережимами. Диаметр раковины аммонителлы 0,94—1,27. Жилая камера занимает 270°, устьевой край цельнокрайний, с небольшим дугообразным выступом на вентральной стороне.

4.6. ПОД GAUDRYCERAS GROSSOUVRE, 1894

(рис. 3, 9, 27, 29; табл. 9, фиг. 1; табл. 31, фиг. 2)

Материал. *G. tenuiliratum* Yabe (13 экз.); о. Сахалин, р. Найба. Все экземпляры из быковской свиты сантона-кампана.

Протоконх имеет почти круглое сечение; $D^1=0,66-0,74$, $D^2=0,56-0,70$; у наиболее крупного экземпляра $D^1=0,74$ и $D^2=0,69$, у наиболее мелкого — $D^1=0,66$, $D^2=0,56$.

Фиксатор короткий, равный $0,11-0,14$.

Цекум округлый, окружен тонкой органической оболочкой. $C_1=0,08-0,11$, $C_2=0,11-0,14$.

Сифон занимает у просепты центральное положение, затем быстро смещается к вентральной стенке, и у 2—3-й септ он субцентральный, далее вентрально-краевой (см. рис. 3).

Сифон относительно узкий, его диаметр в середине 1-го оборота равен $0,04-0,06$, 2-го — $0,06-0,07$, 3-го — $0,07-0,10$, 4-го — $0,13-0,17$, 5-го — $0,21-0,27$. С ростом оборотов абсолютные диаметры увеличиваются, относительные — уменьшаются и составляют в середине 1-го оборота $0,16-0,18$, в конце 1-го — $0,10-0,13$, на 2-м — $0,09-0,11$, 3—5-м — $0,07-0,09$. Оболочка сифона состоит из органических сегментов и манжет; диаметр первых больше диаметра последних. Передний и задний концы органического сегмента, соединяясь с манжетой, воронковидно сужаются; задний конец при этом часто обызвестляется и образует аннулярные отложения.

Внутри сифона сохраняются реликты мягких тканей. У экз. 917 на 3—5-м оборотах наблюдается тонкий органический внутрисифональный тяж. Сифон прикрепляется органическими мембранами к стенке раковины.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта короткая, утолщенная, прикрепляется к стенке протоконха длинной муральной частью, направленной вперед. Примасепта прикрепляется к муральной части просепты. Муральная часть примасепты более короткая и также направлена вперед.

На 1-м обороте насчитывается 11—13 септ, на 2-м — 13—14, на 3-м — 13—15, 4-м — 13—17, 5-м — 16—19, 6-м — 17. Расстояние между септами на 1-м обороте $0,10-0,42$, на 2-м — $0,42-0,70$, на 3-м — $0,70-1,05$, на 4-м — $1,05-1,88$, на 5-м — $1,82-2,63$, на 6-м — $3,38-4,60$ (см. рис. 27).

Септальные трубки первых септ не наблюдались. У экз. 917 5-я трубка направлена вперед. Септальные трубки постепенно удлиняются, достигая максимума на 3—4-м оборотах. В начале 2-го оборота они составляют $0,25$, 3-го — $0,3-0,5$, 4-го — $0,3$, 5-го — $0,25-0,3$, 6-го — $0,2-0,25$ длины сифона в камере.

На 1-м и 2-м оборотах манжеты наблюдать не удалось. На 3-м они достигают $0,5$ длины сифона в камере, на 4-м — $0,3-0,5$, 5-м — $0,3$, 6-м — $0,2$. На этих оборотах манжеты, как и септальные трубки, направлены вперед. Только $0,25$ их длины выступает позади септальной трубки на 3-м обороте и $0,3$ — на 4—5-м оборотах. На 6-м обороте манжета не выходит за пределы септальной трубки. Спереди она короче септальной трубки.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик представляет утолщение стенки длиной $0,35-0,42$ и толщиной $0,06-0,07$ и имеет перламутровую микроструктуру. Обычно валик начинается постепенно и заканчивается более резко. Угол первичного пережима $330-350^\circ$.

После первичного валика стенка состоит из трех слоев: внутреннего призматического, перламутрового и наружного призматического.

На каждом обороте наблюдается от 1 до 5 валиков. Они представляют плавные утолщения, образующиеся за счет увеличения толщины пластинчатого слоя. Наружный призматический слой проходит валики без изменений, а внутренний — утоняется или выклинивается. У экз. 917 на 2-м и 3-м оборотах по два слабо выраженных валика, на 3—5-м — по три. За счет наружного призматического слоя образуются воротники (рис. 29).

Дорсальная стенка имеет призматическую микроструктуру; на 3—5-м оборотах в медиальной плоскости она примерно равна по толщине вентральной стенке. В жилой камере дорсальная стенка выклинивается на расстоянии 0,10—0,15 длины оборота от последней септы.

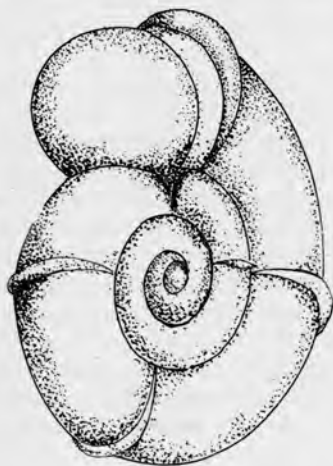


Рис. 29. Род *Gaudryceras*. Строение воротников на ранних оборотах (х 30) ориг. И. А. Михайловой)

диаметр аммонителлы 1,23 — 1,45. Септальные трубки длинные, с ростом оборотов их длина увеличивается до максимальной на 3—4-м оборотах и составляет 0,3—0,5 длины сифона в камере, затем относительно уменьшается до 0,2 длины сифона в камере на 6-м обороте.

Форма раковины и размеры.

Диаметр раковины аммонителлы равен 1,23—1,45; диаметры оборотов соответственно равны: $D_1=1,30-1,50$, $D_2=2,08-2,93$, $D_3=3,8-5,6$, $D_4=6,5-12,0$, $D_5=14,3-16,2$, $D_6=27,6$.

Высота оборотов изменяется таким образом: в начале спирали 0,13—0,15, $v_1=0,38-0,43$, $v_2=0,60-0,78$, $v_3=1,15-1,19$, $v_4=1,92-2,17$, $v_5=3,25-3,80$.

Род *Gaudryceras* обладает крупным протоконхом с почти круглым сечением: $D^1=0,66-0,74$ и $D^2=0,56-0,70$; коротким фиксатором длиной 0,11—0,14; крупным округлым цекумом $\Pi_1=0,08-0,11$, $\Pi_2=0,11-0,14$. Тонкий сифон занимает вентрально-краевое положение, за исключением первых трех-четырех камер, где он субцентральный. Относительные диаметры сифона изменяются от 0,16—0,18 в середине 1-го оборота до 0,07—0,09 на 3—5-м оборотах. Угол первичного валика равен $330-350^\circ$;

4.7. РОД *ANAGAUDRYCERAS* SHIMIZU, 1934 (рис. 23, 30)

Материал. *Anagaudryceras* sp. (4 экз.); о. Сахалин; быковская свита (сантон-кампан).

Протоконх валиковидной формы, шириной 0,88, диаметром 0,64 (отношение $Ш:Д=1,40$). В медианном сечении $D^1=0,63-0,74$, $D^2=0,50-0,66$.

Фиксатор короткий: 0,06—0,07.

Цекум фасолевидный; $\Pi_1=0,10-0,15$, $\Pi_2=0,12-0,15$.

Сифон. Цекум, постепенно сужаясь, переходит в сифон, который занимает у примасепты субцентрального положение, у 3-й септы — привентральное, далее плотно прилегает к вентральной стенке. Диаметр сифона в начале спирали равен 0,04—0,07, в конце 2-го оборота — около 0,07, 3-го — 0,10—0,14, 4-го — 0,22—0,35, в конце 5-го — 0,35—0,63 и на 6-м обороте достигает 0,90. Относительный диаметр в начале спирали равен 0,3—0,5, в конце 1-го оборота — 0,11—0,15, на 3-м обороте

уменьшается до 0,07—0,08, на 5—6-м составляет 0,06—0,07 высоты оборота.

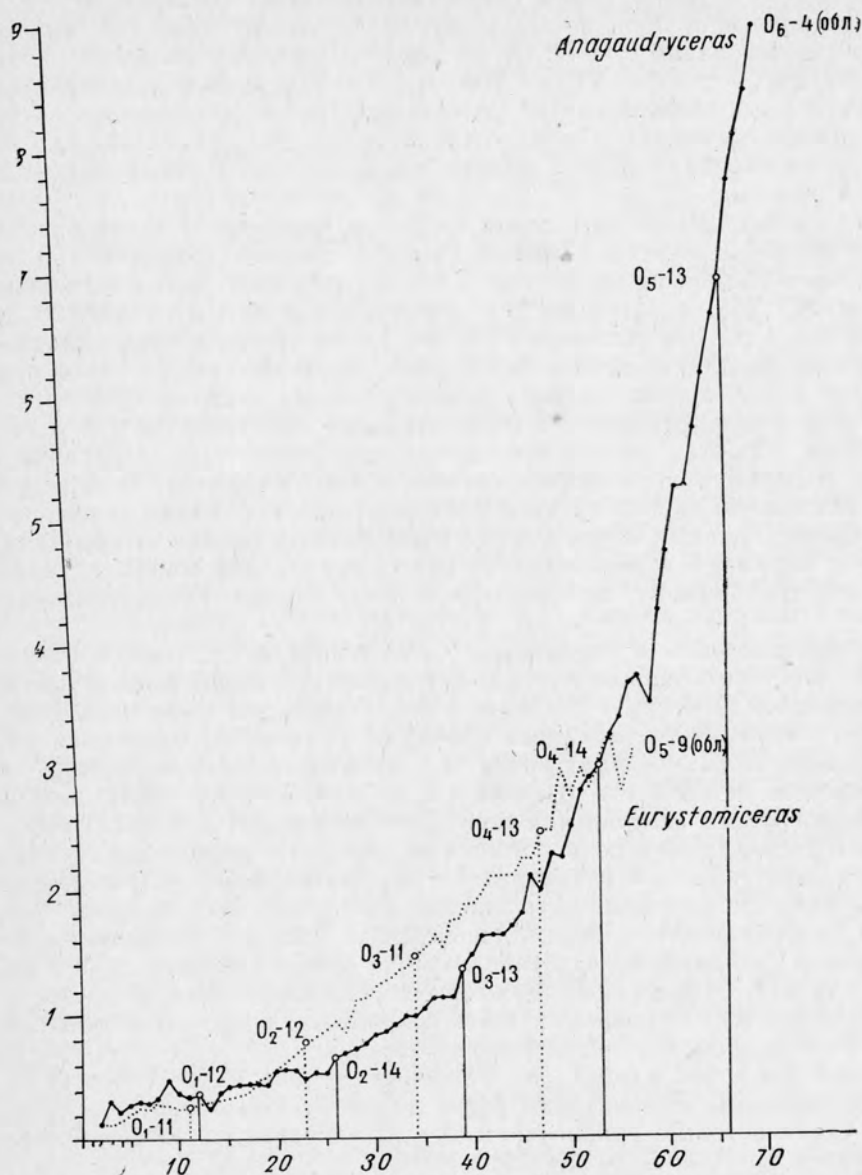


Рис. 30. Отряд литоцератиды. Кривые межсептальных расстояний у *Eurystomiceras* и *Anagaudryceras*

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается 12 септ, на 2-м — 12—14, на 3-м — 13—14, на 4-м — 14—15, на 5-м — 13—15 и на 6-м — 14. Фрагмокон у изученных экземпляров состоит из 68—85 септ. Жилая камера занимает часть 6-го оборота, у одного экземпляра находится в пределах 7-го оборота.

Примасепта расположена на расстоянии 0,14 от просепты, расстояние до 3-й септы равно 0,31, а далее уменьшается до 0,21 (между септами 3 и 4), затем постепенно возрастает до 0,39 в конце 1-го оборота;

в конце 2-го оборота оно равно 0,63, на 3-м — увеличивается от 0,69 до 1,39, на 4-м — от 1,48 до 3,0, на 5-м — от 3,25 до 6,95 и на 6-м (сохранились 4 септы, далее обломано) достигает 9,0 (рис. 30).

Септальные трубки, по-видимому, все прохоанитовые. На 1-м обороте их длина равна 0,11—0,17, на 2-м — 0,28—0,66, на 3-м — 0,56—0,88, на 4-м — 1,12—1,33, на 5-м — 1,33—2,0, на 6-м достигает 2,5. Манжеты расположены внутри септальных трубок и несколько выступают позади последних, с ними соединяется органическая оболочка сифона. Максимальная длина заднего конца манжеты равна 0,14—0,21 (5—6-й обороты).

Отношение длины септальной трубки и манжеты к длине органической оболочки сифона в камере на 1-м обороте равно 40 : 60, на 2-м — 55 : 45 и 65 : 35, на 3—4-м — 60 : 40, но может быть и несколько меньше (45 : 55), а затем на 5-м (иногда уже на 4-м) равно 30 : 70 или 20 : 80, а на 6-м составляет 10 : 90. Таким образом, максимальной относительной длины септальные трубки достигают на 2—4-м оборотах. Они узкие, воронковидные; диаметр сифона в септальной трубке в два раза меньше такового в межсептальном пространстве (12 и 24). На 3—6-м оборотах септальная трубка прикрепляется к вентральной стенке, и сифон в этом месте окружен только манжетой. В передней части септальной трубки органическая оболочка сифона входит внутрь и ее обызвествленный конец образует аннулярный валик, который сливается с манжетой и неотделим от последней. Сзади манжета также утолщена, по-видимому, за счет образования заднего аннулярного валика.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха тонкая (менее 0,01). В конце 1-го оборота расположен первичный валик длиной 0,18—0,42, толщиной 0,06—0,08. За ним хорошо выражен первичный пережим; угол первичного пережима 355—360° указывает, что жилая камера аммонителлы занимала почти полный оборот. Толщина стенки на 2-м обороте 0,05, на 3-м — 0,08, на 4-м — 0,20, на 5-м — 0,40, на 6-м хорошо различима вентральная стенка толщиной 0,21 с хорошо выраженными тремя слоями равной толщины (по 0,07): наружным призматическим, пластинчатым и внутренним призматическим; толщина дорсальной стенки перекрывающего оборота составляет 0,14. В конце 6-го оборота вентральная стенка увеличивается до 0,28, а дорсальная — до 0,38, причем создается впечатление, что она состоит из двух призматических слоев. В области жилой камеры дорсальная стенка очень быстро выклинивается. Раковинный слой сохранился плохо. В отдельных местах 5—6-го оборотов видны тонкие ребрышки.

Форма раковины и размеры. Раковина состоит из 6—7 оборотов. Диаметр раковины аммонителлы равен диаметру 1-го оборота — 1,2—1,4. D_2 удваивается по сравнению с D_1 , D_3 удваивается по сравнению с D_2 и равен 4,4—5,8, $D_5=19,0$ —27,0.

Внутренняя высота оборота в начале спирали равна 0,11—0,15, $D_1=0,36$ —0,41, $D_2=0,78$ —0,81, $D_3=1,57$ —1,68, $D_4=3,0$ —3,6, $D_5=8,0$ —9,5, $D_6=8,7$ —17,0.

Род *Anagaudrisceras* характеризуется следующими чертами. Протоконх валиковидный, диаметром 0,63—0,74 при ширине 0,88. Цекум фасовевидный ($\Pi_1=0,10$ —0,15, $\Pi_2=0,12$ —0,15). Фиксатор короткий (0,06—0,07). Сифон у 2-й септы субцентральный, у 3-й — привентральный, далее плотно прилегает к стенке раковины. Сифон тонкий, на 1-м обороте его относительный диаметр равен 0,11—0,15, на 5-м и 6-м — 0,06—0,07. На 1-м обороте 12 септ, на 2—3-м — 12—14, на 4—5-м — 13—15, на 6-м — 14. Септальные трубки прохоанитовые, воронковидные, литоцератидного типа, особенно длинные на 3—4-м оборо-

тах. Отношение длины септальной трубки к длине органической оболочки составляет 60:40. Раковина на 5—6-м оборотах покрыта тонкими ребрышками литоцератидного типа. Угол первичного пережима 355—360°; диаметр раковины аммонителлы и 1-го оборота до 1,4, 2-го — удваивается, 3—4-го — увеличивается неравномерно.

4.8. ПОД EURYSTOMICERAS BESNOSOV, 1958

(рис. 3, 9, 29, 31; табл. 32)

Материал. *E. polyhelictum* Bockh (3 экз.), *Eurystomiceras* sp. (10 экз.) — Северный Кавказ, Дагестан, села Иртанай, Датунa. Все экземпляры из среднего байоса.

Протоконы почти круглого сечения; $D^1=0,39-0,42$, $D^2=0,32-0,36$.

Фиксатор сохранился у одного экземпляра (экз. 903), короткий, равный 0,03.

Цекум округлый, окружен тонкой органической оболочкой, $\Pi_1 = \Pi_2 = 0,07-0,08$.

Сифон у просепты занимает центральное положение, у 2—5-й септ — субцентрального и начиная с 6-й — вентрально-краевое (см. рис. 9). Сифон относительно узкий на 1-м обороте и очень тонкий шнуровидный на последующих оборотах. С ростом раковины абсолютный диаметр сифона увеличивается, относительный уменьшается и составляет в середине 1-го оборота 0,19—0,22 высоты оборота, в конце 1-го оборота — 0,16—0,22, на 2-м — 0,08—0,11, 3—4-м — 0,06—0,05. Оболочка сифона состоит из органических сегментов и манжет, диаметры которых примерно равны. На 1-м обороте манжеты не наблюдались, в начале 2-го они, как и септальные трубки, направлены вперед и составляют 0,2 длины сифона в камере. Манжеты постепенно удлиняются и достигают максимальной длины на 4-м обороте, составляя здесь 0,5 длины сифона в камере. Задний конец манжеты немного выступает позади септальной трубки. Соединяясь с манжетой, концы органического сегмента обывествляются и образуют аннулярные отложения. Изредка внутри сифона и цекума сохраняются реликты мягких тканей. У экз. 906 внутри цекума наблюдается небольшое органическое вздутие, а внутри сифона 1-го оборота — органические пленки.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта утолщенная, прикрепляется к стенке муральной частью, направленной вперед. Число септ на оборот спирали изменяется незначительно. На 1-м обороте насчитывается 11—12, на 2-м — 11—13, 3-м — 11—12, 4-м — 13 септ (экз. 900, 901, 903, 906). Расстояние между септами изображено на рис. 30.

Септы 1-го оборота имеют короткие ретрохоанитовые септальные трубки. У экз. 903 последней септой с ретрохоанитовой септальной трубкой является 8-я, а 10-я септа, расположенная сразу за первичным валиком, обладает короткой прохоанитовой септальной трубкой. Длина септальных трубок постоянно увеличивается и достигает максимума на 4-м обороте. В конце 1-го оборота септальные трубки составляют 0,16—0,12, 2-го — 0,25, 3-го — 0,33, 4-го — 0,5 длины сифона в камере. Манжеты расположены внутри септальных трубок.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик представляет утолщение стенки длиной 0,28—0,31 и толщиной 0,04, за ним следует слабо выраженный первичный пережим, угол которого равен 290—300° (экз. 903, 904, 906). После первичного валика стенка состоит из внутреннего призматического, перламутрового и наружного призматического слоев.

С конца 3-го оборота в стенке раковины наблюдаются воротники (рис. 31). У экз. 900, 902, 905, 906 на 4-м обороте по пять воротников. Собственно воротник образован отворотом наружного призматического слоя. Под ним располагается резкое утолщение перламутрового слоя. Внутренний призматический слой практически не изменяется. За воротником вновь появляется и постепенно утолщается наружный призматический слой, и через некоторое расстояние, соответствующее отрезку между двумя воротниками, он отгибается и образует новый воротник.

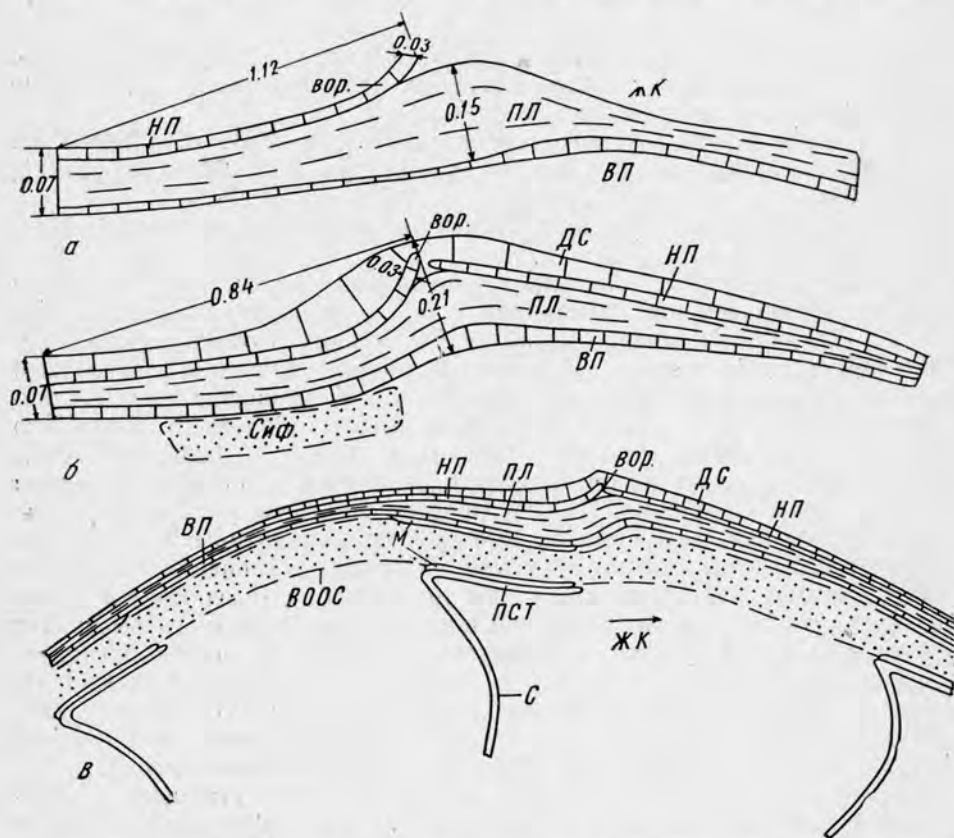


Рис. 31. Род *Eurystomiceras*. Строение воротников в медианном сечении: а — в жилой камере, не перекрытой дорсальной стенкой, б — в — перекрытых дорсальной стенкой следующего оборота: б — около последней септы, в — в 90° от нее

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,84, диаметры оборотов соответственно равны: $D_1=0,87-0,98$, $D_2=2,13-2,48$, $D_3=5,0-5,75$, $D_4=10,0-10,5$.

Высота оборотов изменяется так: $v_1=0,19-0,21$, $v_2=0,42-0,60$, $v_3=1,26-1,40$.

Экземпляры с устьевым краем отсутствуют. Максимально длинная сохранившаяся часть жилой камеры достигает 180° (экз. 905). В передней части жилой камеры обнаружена маленькая раковинка аммонита.

Род *Eurystomiceras* обладает протоконхами почти круглого сечения: $D^1=0,39-0,42$ и $D^2=0,32-0,36$; короткими фиксаторами — длиной 0,03; округлыми цекумами; $\Pi_1=\Pi_2=0,07-0,08$. Тонкий сифон занимает вентрально-краевое положение, за исключением первых 4—5 камер, где он субцентральный. Относительные диаметры сифона изме-

няются от 0,2 высоты оборота в середине 1-го оборота до 0,05 на 4-м. Угол первичного валика $290-300^\circ$; диаметр аммонителлы 0,84. Септальные трубки длинные, с ростом оборотов их длина увеличивается до максимальной на 3—4-м обороте и составляет здесь 0,5 длины сифона в камере, затем уменьшается. Раковина несет воротники; собственно воротник образован отворотом наружного призматического слоя, под которым резко утолщается перламутровый слой.

4.9. РОД PTYCHOCERAS D'ORBIGNY, 1840

(рис. 32; табл. 33)

Материал. Ptychoceras renngarteni Egoian — 16 экз. различной сохранности: 2 экз. с тремя стволами и сохранившимся протоконхом, окруженным планоспиральным оборотом; 2 экз. — без протоконха с остатками трех стволов; 3 экз. — состоящие из двух стволов (1-го и 2-го), занятых гидростатическими камерами; у остальных 9 экз. сохранились части 1-го и 2-го, причем жилая камера занимает часть 1-го ствола, коленообразный перегиб и 2-й ствол; у нескольких экземпляров сохранился устьевой край. Все экземпляры из отложений верхнего апта; Северо-Западный Кавказ, реки Пшеха и Хокодзь.

Протоконх имеет овальное поперечное сечение; $D^1=0,36$, $D^2=0,29$ (экз. 1061); $D^1=0,43$, $D^2=0,34$ (экз. 1036).

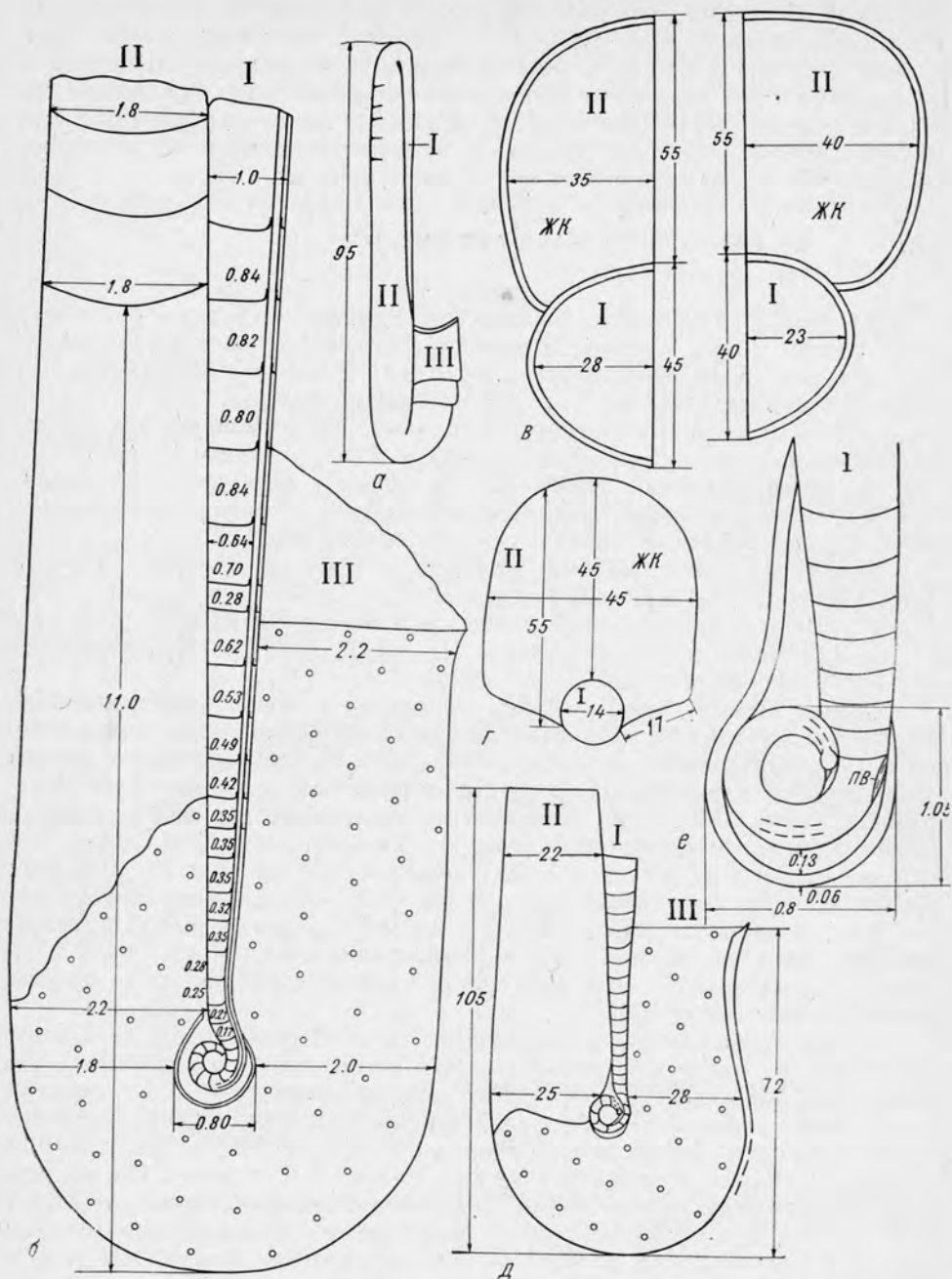
Фиксатор в виде длинной ленты до 0,17 мм (экз. 1036).

Цекум почти круглого сечения ($\Pi_1=0,10$, $\Pi_2=0,08$) окружен тонкой органической оболочкой (экз. 1036).

Сифон. Цекум, резко сужаясь, переходит в сифон диаметром 0,04, который с начала 1-го оборота занимает привентральное положение, но к стенке раковины плотно не прилегает. Около первичного валика высота оборота равна 0,15, диаметр сифона 0,03, расстояние от вентральной стенки 0,03. На всем протяжении после первичного валика сифон остается относительно узким, его диаметр равен 0,04, около 21-й септы — 0,06, у 31-й септы — 0,11 (высота оборота около 1 мм). При высоте оборота 2-го ствола около 4 мм (3,7—4,5) диаметр сифона колеблется в пределах 0,22—0,42, при высоте 5,5 диаметр 0,35. Относительный диаметр сифона на 1-м стволе равен 0,11—0,12, на 2-м — 0,06—0,10, чаще 0,07—0,08 (измеряется отношением диаметра сифона к внутренней высоте оборота).

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте 11—12 септ; на начальной части 1-го ствола на 0,25 мм 10 септ, на следующей части на 0,5 мм также 10 септ. Расстояние между 1-й и 2-й септами (экз. 1036) равно 0,06, далее постепенно увеличивается и достигает 0,21 у 9-й септы. Затем между 9-й и 10-й септами сокращается до 0,17 и вновь увеличивается до 0,21 между 10-й и 11-й септами. На прямом стволе расстояние между 19-й и 20-й септами равно 0,34, между 24-й и 25-й — 0,60. У второго экземпляра расстояние между септами (от 14-й до 24-й) увеличивается от 0,20 до 0,42 и достигает между 30-й и 31-й септами 0,84 при высоте оборота, примерно равной расстоянию между септами. На 2-м стволе при высоте оборота около 4 мм септы расположены на расстоянии 2,8—3,6, реже 1,5—1,7. Обычно у жилой камеры последние две септы сближены.

Септальные трубки на 1-м обороте, вероятно, ретрохоанитовые, в начале 1-го ствола очень короткие прохоанитовые. У 2-й септы длина трубки равна 0,01, у 26-й — 0,07, у 31-й — 0,14. На 2-м стволе, после первого коленообразного перегиба, при высоте оборота около 4 мм длина септальных трубок изменяется от 0,22 до 0,42; при высоте оборота более 4 мм длина трубок составляет 0,70—0,98. Манжеты распо-



ложены внутри трубок и на 1-м стволе у 31-й септы выступают назад на 0,14, на 2-м стволе длина их заднего конца не превышает 0,14, только у одного экземпляра равна 0,21. При высоте оборота 5,5 манжета короче септальной трубки и расположена внутри последней (у экз. 1058 длина септальных трубок 0,67—0,70, а манжет — от 0,34 до 0,48). Манжета сзади переходит в органическую оболочку сифона. Спереди септальная трубка воронковидно расширяется и органическая

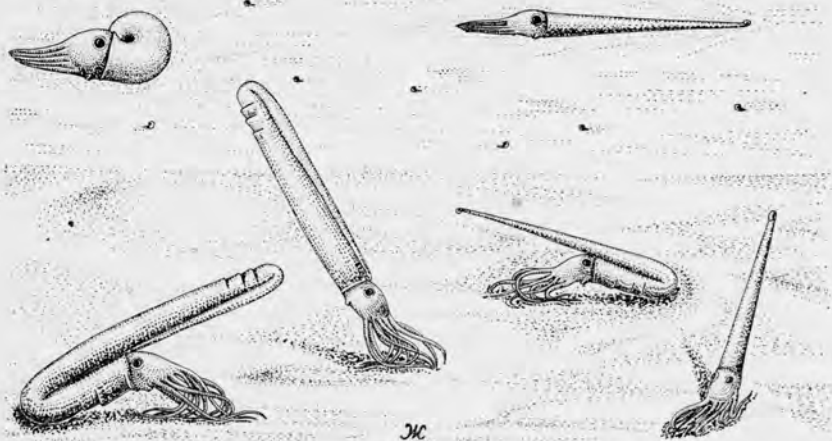


Рис. 32. Род *Ptychoceras*: а — общий вид (I, II, III — номера стволов), б, д, е — продольное медианное сечение, в, г — поперечное сечение раковины, состоящей из двух стволов, д — строение части раковины, состоящей из трех стволов, е — протоконх и начало фрагмокона, ж — предполагаемое прижизненное положение раковины

оболочка входит конусом внутрь. На ее конце у некоторых экземпляров сохраняется небольших размеров аннулярный валик. Диаметр сифона, проходящего через септальную трубку, у одних почти в два раза меньше его диаметра в гидростатической камере и почти тех же размеров — у других экземпляров. У экз. 1059 последняя септальная трубка, вдающаяся в жилую камеру, имеет тонкий конец, на котором отсутствует аннулярный валик. На 1-м обороте и в начале 1-го ствола септальные трубки, как было отмечено, очень короткие и отношение обызвестленной части сифона к органической в каждой камере составляет 10 : 90, затем это отношение изменяется до 20 : 80, а на 2-м створе — 40 : 60.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота построена из призматического слоя, который выклинивается в конце первичного валика. Валик линзовидной формы, длиной у одного экземпляра 0,07, у другого — 0,21, при толщине 0,02—0,03. Микроструктура валика пластинчатая. Угол первичного перегиба 260—270°; диаметр раковины аммонителлы 0,60. За первичным валиком наблюдается резкое увеличение высоты оборота, выпрямление раковины и переход к 1-му прямому створу, стенка которого, вероятно, вначале двуслойная, построена из наружного призматического и внутреннего перламутрового слоев. На второй половине 1-го ствола стенка становится трехслойной, не считая органического слоя — периострака, причем вентральная стенка всегда несколько толще дорсальной. У экз. 1039, 1040, 1045 толщина вентральной стенки равна 0,20—0,21. За тонким периостраком лежит наружный призматический слой толщиной 0,03—0,13; величина пластинчатого слоя изменяется от 0,04 до 0,11, внутреннего призматического — от 0,03 до 0,06—0,07. Стенка раковины в области первого коленообразного перегиба состоит также из трех слоев (экз. 1059) общей толщиной от 0,11—0,14 до 0,14—0,17. В том случае, когда жилая камера занимает конечную часть 1-го и начало

2-го ствола, дорсальная стенка 2-го ствола при соприкосновении с первым, по-видимому, полностью выклинивается, либо сохраняется ее внутренний призматический слой. Если же 2-й ствол занимают камеры фрагмокона, то толщина дорсальной стенки равна 0,07—0,14. Наибольшей величины вентральная стенка достигает у приустевых валиков (0,30—0,42). Второй коленообразный перегиб, соединяющий 2-й и 3-й стволы, охватывает протоконх и 1-й оборот, но не прилегает к последнему плотно; между ними сохраняется небольшое зияние, равное 0,07 (рис. 32).

Раковина на всех стадиях развития аммонита гладкая, без каких-либо элементов скульптуры. Только в первой половине 2-го и 3-го стволов имеются своеобразные складки — изгибы раковинного слоя, отражающие характерное очертание устьевого края. Число таких складок изменяется от 2—3 до 5—6. Следы этих складок сохраняются на первой половине 2-го ствола после первого коленообразного перегиба.

Форма раковины и размеры. Раковина рода *Phychoceras* состоит из протоконха, окруженного одним планоспиральным оборотом. В конце 1-го оборота на расстоянии 260—270° от просепты расположен первичный пережим, перед ним лежит первичный валик, имеющий линзовидную форму. За первичным пережимом раковина выпрямляется и образует прямую коническую трубку (первый ствол) круглого или овального сечения. Высота оборота возрастает сравнительно медленно, в начале прямого ствола она равна 0,30—0,35, через 10 мм — 0,98. Длина 1-го ствола достигает 90—120 мм, со 2-м стволом его соединяет первый коленообразный изгиб. 2-й ствол идет в противоположном направлении и плотно прилегает к 1-му. В области коленообразного перегиба дорсальные стенки 1-го и 2-го стволов не соприкасаются и образуют неправильной формы удлиненную петлю, ширина которой колеблется от 0,5 до 1,2, у большинства составляет 0,7—0,8 при длине 1,4—1,6.

Из 16 изученных экземпляров у нескольких раковина состояла из двух соприкасающихся стволов, соединенных коленообразным изгибом, как впервые описал д'Орбиньи (d'Orbigny, 1840—1842). Второй ствол частично охватывает 1-й и на дорсальной стороне имеется соответствующее углубление внутренней части оборота. В связи с этим дорсальная стенка 2-го ствола после петлеобразного изгиба быстро выклинивается. Длина жилой камеры у этих аммонитов равна 28—81 мм, она занимала часть 1-го ствола (10—45 мм) и большую часть 2-го (17—36 мм). У одного экземпляра первые два ствола заняты фрагмоконом, а жилая камера не сохранилась, но она занимала продолжение 2-го ствола. У двух экземпляров (экз. 1046, 1048) часть 2-го ствола и коленообразный перегиб занимает камерная часть, а жилая камера полностью расположена в пределах 2-го ствола (сохранилось 10 мм, т. е. примерно 1/3, если считать, что длина жилой камеры у аммонита на этой стадии составляет 28—33 мм). У двух экземпляров (экз. 1036, 1061) сохранились остатки трех стволов, части первых двух и полностью третий. Этот ствол связан со 2-м стволом коленообразным изгибом и охватывает с внешней стороны планоспиральный 1-й оборот и протоконх, как бы заключая их в своеобразную камеру. У аммонитов, достигших стадии трех стволов, обычно сохраняется раковина аммонителлы. При этом дорсальная стенка 3-го ствола образует петлю вокруг 1-го оборота, отстоящую от него на расстояние 0,08 мм. При соприкосновении 3-го ствола с 1-м дорсальная стенка последнего выклинивается на небольшом расстоянии от петли. Жилая камера у трехствольных форм занимает часть 2-го ствола (10,5 мм) и весь 3-й (7—9 мм).

Устьевой край слабо дугообразно изогнут от дорсальной стенки к вентральной и сопровождается утолщением. У экз. 1036 стенка трехслойная толщиной 0,13, с сохранившимся периостраком, толщина устьевого края 0,24. Высота внутреннего оборота около устьевого края равна 0,21, а несколько в глубь жилой камеры — 2,8. Ширина устьевого края 2,5 (см. рис. 32).

Род *Ptychoceras* обладает раковиной, состоящей из протоконха, окруженного одним планоспиральным оборотом и одним—тремя прямыми стволами, соединенными коленообразными перегибами. 1-й ствол круглого или овального сечения, 2-й частично охватывает 1-й, и его поперечное сечение напоминает сечение оборотов эволютных раковин литоцератид с очень маленькой внутренней частью. 3-й ствол (если он имеется) также овального сечения с выемкой для 1-го ствола; в этом случае протоконх и 1-й оборот полностью защищены вторым коленообразным перегибом, соединяющим 2-й и 3-й стволы. Диаметр протоконха 0,36—0,43. Сифон начинается цекумом, прикрепленным длинным фиксатором (0,17) к внутренней стенке протоконха, и занимает привентральное положение; на всем протяжении остается относительно узким (0,06—0,10 высоты оборота). Септальные трубки в начале 1-го оборота ретроанитовые, на 1-м стволе проанитовые, длинные, с манжетами внутри. Аннулярный валик выражен слабо. Раковина гладкая, без скульптуры, за исключением складок в области жилой камеры, расположенных в начале 2-го ствола или на 3-м. Первичный валик линзовидный, угол первичного пережима 260—270°.

Глава 5

МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА АММОНИТИД

В главе описан морфогенез раковины представителей следующих семейств: *Simbirskitidae*, *Desmoceratidae*, *Aconeceratidae*, *Deshayesitidae*, *Acanthohoplitidae*, *Parahoplitidae*.

5.1. СЕМЕЙСТВО SIMBIRSKITIDAE SPATH, 1924

5.1.1. РОД SIMBIRSKITES PAVLOW, 1892

(рис. 4, 10, 33, 34, 36; табл. 11; табл. 12, фиг. 1; табл. 34, фиг. 2)

Материал. *S. coronatiformis* M. Pavl. (6 экз.), *S. elatus* M. Pavl. (2 экз.), *Simbirskites* sp. (7 экз.). Все экземпляры из глин верхнего готерива, г. Ульяновск.

Протоконх валиковидный, в сечении почти круглый; $D^1=0,55$ —0,67, $D^2=0,50$ —0,55. Ширина протоконха 0,84—0,88, отношение ширины к диаметру 1,58 (1 изм.).

Фиксатор длиной 0,15—0,40 (у одного экземпляра — 0,15, у трех — 0,21—0,22 и у четырех — 0,30—0,40). При наблюдении протоконха, просветленного в глицерине, фиксатор имеет вид конуса и ленты. У *S. elatus* (экз. 15) конус короткий — 0,14, лента длиной 0,21 и шириной 0,06, общая длина фиксатора 0,35; у *S. coronatiformis* (экз. 14) фиксатор короткий конусовидный, общей длиной 0,11, смещенный вправо от плоскости симметрии (рис. 33, г, д).

Цекум овальный, у некоторых экземпляров почти круглый или каплевидный; $C_1=0,13-0,21$, $C_2=0,10-0,14$. Сечение, видимое в просвете, овальное; ось, расположенная по ширине оборота, равна 0,14, короткая — 0,08.

Сифон в начале 1-го оборота центральный, расположен примерно на равном расстоянии от вентральной и дорсальной сторон, в конце 1-го — начале 2-го — субцентральный, с середины 2-го оборота приближается к вентральной стенке и становится вентрально-краевым или

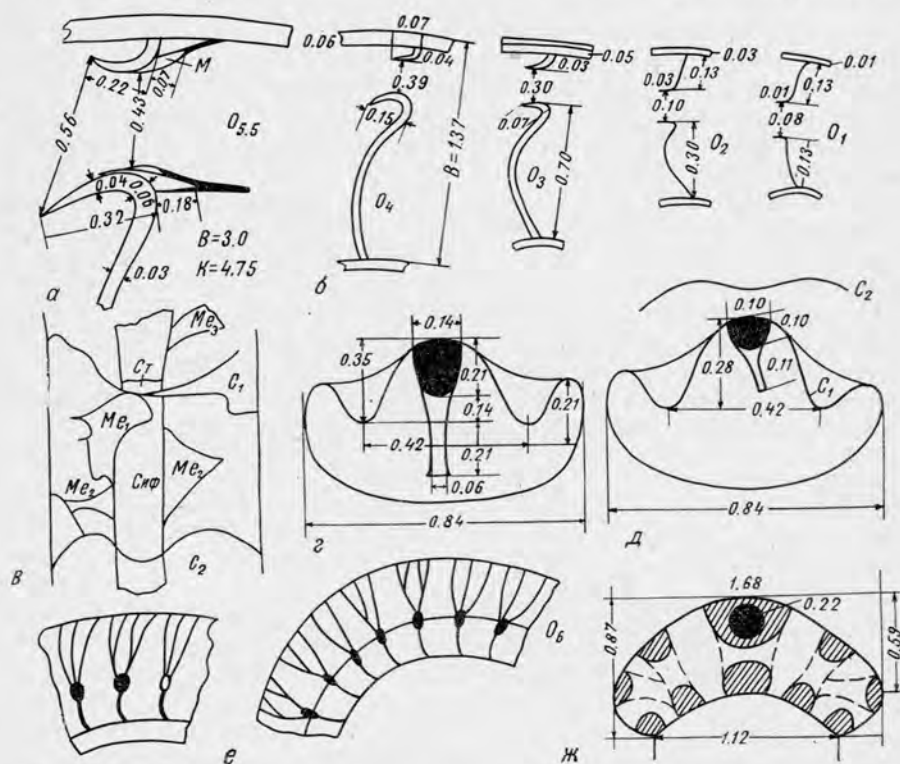


Рис. 33. Внутреннее строение раковины и характер скульптуры у представителей рода *Simbirskites*: а, б — *Simbirskites* sp.: а — септальная трубка, 6-й оборот, б — изменение в онтогенезе размеров септальных трубок и положения сифона; в, г — *S. elatus*: в — две пары мембран, сопровождающих сифон, г — протоконх, просутора, цекум и фиксатор; д — *S. coronatiformis*: д — протоконх, просутора, цекум и фиксатор, е — скульптура на 6-м обороте, ж — взаимоотношение лопастей на 2,75 оборота

привентральным (см. рис. 10). У некоторых экземпляров сифон на первых оборотах лежит вне плоскости симметрии. Сифон довольно толстый, его абсолютный диаметр в конце 1-го оборота 0,08—0,10, в конце 2-го — 0,13—0,18, 3-го — 0,20—0,30, 4-го — 0,40—0,48, 5-го — 0,70. Диаметр сифона в гидростатической камере между септами обычно значительно больше диаметра в септальных трубках. Относительный диаметр сифона (отношение диаметра сифона к высоте оборота) в конце 1-го оборота 0,23—0,36, 2-го — 0,19—0,37, 3-го — 0,22—0,38, 4-го — 0,27—0,31, 5-го — 0,26.

На 4-м обороте у *S. elatus* (экз. 15) между двумя септами наблюдались две пары мембран, соединяющие сифон с вентральной стенкой и с септами (рис. 33, в; табл. 11, фиг. 1 а—г). Передняя пара мембран (Me^1) относительно короткая, начинается у переднего края вентраль-

ной лопасти около срединного седла и охватывает часть сифона. Вторая пара (Me^2) прикрепляется к вентральной стенке и с двух сторон к сифону, около предшествующей септы в плоскости симметрии мембраны второй пары соединяются; от них отходит тяж, доходящий до предшествующей септы. Мембраны в месте прикрепления к сифону слегка волнистые, напоминающие складки плохо приклеенного листа бумаги (табл. 11, фиг. 1 а—г).

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается 10—13 септ, на 2-м — 12—16, на 3-м — 13—18, на 4-м — 12—17, на 5-м — 12—14, на 6-м обороте у двух экземпляров (экз. 2, 22) по 9 септ, за которыми следует жилая камера. Жилая камера сохранилась частично у шести экземпляров. У одних она начинается на 5-м обороте, у других на 6-м или в начале 7-го, занимая до целого оборота (экз. 16).

Расстояние между септами на первых двух оборотах увеличивается очень медленно: на 1-м обороте от 0,21 до 0,32, на 2-м — от 0,31 до 0,36; начиная с 3-го оборота расстояние между септами заметно увеличивается: на 3-м — от 0,36 до 0,77, на 4-м — от 0,81 до 1,26, на 5-м — от 1,26 до 4,0 и на 6-м (последние 8 септ перед жилой камерой) — от 4,0 до 6,5 (см. рис. 36).

Септальные трубки короткие, прохоанитовые. В конце 1-го оборота их длина 0,01, на 2-м обороте — 0,03—0,05, на 3-м — 0,06—0,10, на 4-м — 0,10—0,15, на 5-м — 0,23—0,30, на 6-м — до 0,45. Обычно длина септальных трубок, прилегающих к вентральной стороне сифона, меньше, чем у дорсальной. Септальные трубки воронкообразные, расширяющиеся в сторону жилой камеры: в середине 5-го оборота их диаметр в начале трубки 0,25, на конце — 0,32, в середине 6-го — соответственно 0,43 и 0,56. В первом случае длина септальной трубки у вентральной стенки 0,22, с противоположной — 0,28, во втором — соответственно 0,22 и 0,32 (см. рис. 33).

Манжеты короткие, на первых четырех оборотах несколько выступают назад, на 5—6-м обычно расположены внутри септальной трубки. Иногда сохраняются аннулярные валики. Органическая оболочка сифона соединена с манжетой, в передней части септальной трубки органическая оболочка сифона расположена внутри нее.

Отношение обызвествленной части сифона к органической в камере на 2-м обороте составляет 5 : 95, на 3—5-м увеличивается до 7 : 93 и 13 : 87 и на 6-м снова уменьшается до 8 : 92.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик линзовидный, удлиненный. Длина валика 0,17—0,33, толщина — 0,03—0,05. Из 12 экземпляров только у одного валик короткий, вздутый — 0,17, у остальных длина валика 0,21—0,33. Первичный пережим четкий и хорошо выражен, угол первичного пережима $300—315^\circ$.

Толщина стенки раковины в конце 1-го оборота 0,01—0,03, 2-го — 0,02—0,04, 3-го — 0,04—0,08, 4-го — 0,06—0,10, 5-го — 0,08—0,15, в середине 6-го — 0,13—0,20. Судя по наблюдениям в световом микроскопе, стенка раковины на 4—5-м оборотах трехслойная. Начиная со 2-го оборота наблюдаются валики, образованные за счет перламутрового слоя: на 2-м обороте — 1—3, на 3-м — 1—4, на 4-м — 3—5, на 5-м — 1—2, на 6-м — валиков нет, но с середины 5-го оборота вся стенка раковины утолщается.

На первых четырех оборотах раковина гладкая, лишь со следами струйчатости. На 5-м или в начале 6-го оборота на боковой стороне появляются мелкие бугорки, из которых постепенно формируются ребра, заканчивающиеся небольшими вентро-латеральными бугорками, не переходящими на вентральную сторону. На 6-м обороте бугорки уси-

ливаются, от них отходят пучки ребер, переходящие вентральную сторону не прерываясь, с изгибом вперед. В пучках по 2—3 ребра; двойные, обычно еще раз дихотомически ветвятся. С вентро-латеральными бугорками ребра вентральной стороны иногда соединяются зигзагообразно (*S. coronatiformis*). Ребра широкие, крупные, с широкими промежутками. Бугорки и ребра формируются за счет всех трех слоев (рис. 34). При образовании нового оборота наружный призматический и пластинчатый слои прикрепляются широкой полосой к боковой стенке предыдущего оборота. Внутренний призматический слой у места прикрепления (O_6) резко утолщается, а затем сужается и перекрывает бугорок и вентральную стенку, образуя тонкую дорсальную стенку нового оборота (рис. 34).

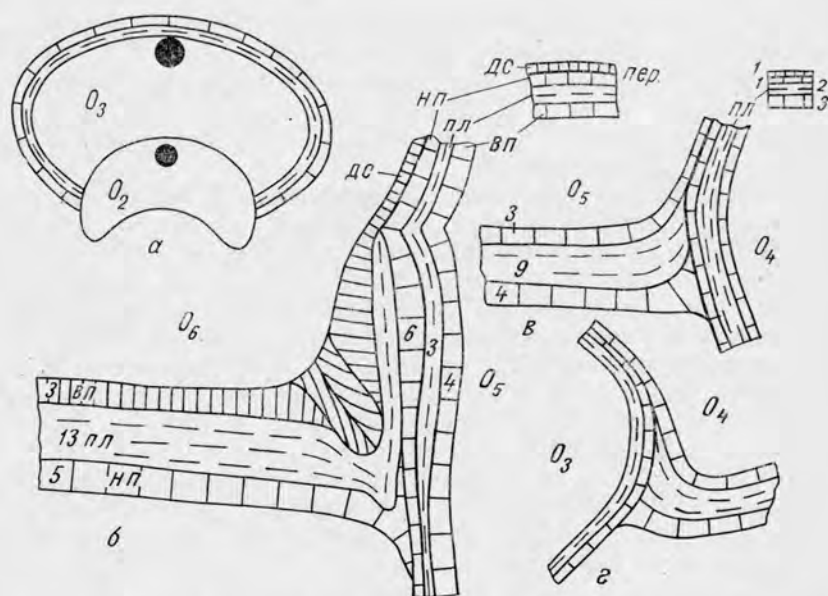


Рис. 34. Схема взаимоотношения слоев раковины 3-го (а, г), 4-го (в, г), 5 и 6-го (б) оборотов вида *Simbirskites elatus*. Цифры указывают на число делений в измерительной линейке, цена деления 0,014 мм

Первичный валик имеет пластинчатую структуру. Вентральная стенка после валика двухслойная, состоит из наружного призматического и пластинчатого слоев, причем толщина последнего в конце 2-го оборота в 2—2,5 раза превосходит толщину призматического. На 3-м обороте стенка трехслойная (табл. 12, фиг. 1г). Соотношение наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического слоев равно $1,0 \div 2,2 \div 3,0$. Толщина периаострака составляет 0,2, дорсальной стенки — 0,4 толщины наружного призматического слоя.

Форма раковины и размеры. Поперечное сечение в начале спирали низкое, широкое, на всех стадиях роста ширина превышает высоту. В конце 1-го оборота, у первичного пережима, ширина несколько меньше, чем в начале спирали.

Диаметр раковины аммонителлы 1,05—1,12; D_1 несколько больше D_2 в 2 раза больше D_1 ; размеры 3—6-го оборотов довольно изменчивы и, по-видимому, отражают индивидуальную и, возможно, видовую изменчивость.

**Изменения диаметров протоконха, раковины аммонителлы
и соответствующих оборотов**

№ экз.	Д ¹	Д _{ам}	Д ₁	Д ₂	Д ₃	Д ₄	Д ₅	Д ₆
2	0,56	1,09	1,12	2,00	3,30	5,75	9,70	16,70
3	0,60	1,12	1,18	2,13	3,88	7,15	—	—
6	0,60	1,10	1,15	2,00	3,63	6,50	—	—
16	0,56	1,06	1,12	1,90	3,25	5,95	—	—
17	0,57	1,12	1,18	2,05	3,72	6,75	12,00	—
22	0,55	1,05	1,15	1,95	3,12	5,00	8,50	около 15,0
49	0,57	1,05	1,12	1,90	3,25	5,50	10,00	—
78	0,60	1,06	1,19	2,10	3,55	6,00	10,00	—
522	0,56	1,09	1,17	2,05	3,67	7,20	—	—
553	0,67	1,12	—	—	—	—	—	—

В начале 1-го оборота внутренняя высота оборота (измеренная в медианной плоскости) равна в среднем 0,3 (0,28—0,33), в конце 2-го — 0,38—0,53, на 3—6-м оборотах размах изменчивости внутренней высоты более значительный.

Изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе

№ экз.	В ₁	В ₂	В ₃	В ₄	В ₅	В ₆	В _{6,5}
2	0,33	0,45	0,75	1,45	2,25	4,00	5,15
3	0,31	0,50	0,98	1,90	—	—	—
6	0,30	0,49	1,28	1,95	—	—	—
7	0,30	0,45	0,75	1,60	—	—	—
16	0,28	0,42	0,77	1,65	3,20	4,30	—
17	0,30	0,45	0,88	1,70	3,00	—	—
49	0,30	0,43	0,73	1,50	2,70	—	—
78	0,30	0,48	0,75	1,35	2,20	3,65	—
522	0,33	0,53	1,02	2,00	—	—	—
731	0,30	0,45	0,63	1,20	2,05	3,65	—
22	0,30	0,38	0,60	1,10	2,10	—	4,60

Род *Simbirskites* характеризуется следующими чертами. Протоконх валиковидный, шириной 0,84—0,88, диаметром 0,55—0,67; фиксатор длиной от 0,11 до 0,40; цекум от овального до почти круглого, различного размера. Сифон вначале центральный, в конце 2-го оборота вентрально-краевой или привентральный, относительно широкий (на 1-м обороте составляет 0,23—0,36 высоты оборота, на 5-м — 0,26). Максимальное число септ на 2—4-м оборотах 16—18. Септальные трубки короткие, прохоанитовые; манжеты короткие, несколько выступают назад. Угол первичного пережима 300—315°. Толщина стенки раковины от 0,01 на 1-м обороте до 0,20 на 6-м. Скульптура появляется на 5—6-м оборотах и представлена вентрально-латеральными бугорками, от которых отходят пучки ребер. Диаметр раковины аммонителлы 1,05—1,12, диаметр 1-го оборота 1,12—1,19, 2-го — 1,90—2,13, колебание размеров 3-го и последующих оборотов более значительно.

5.1.2. РОД SPEETONICERAS SPATH, 1924

(рис. 4, 10, 13г, 35, 36, 37; табл. 13, фиг. 1—2; табл. 34, фиг. 1)

Материал. *S. versicolor* (5 экз.), *Speetoniceras* sp. (9 экз.). Все экземпляры из глин верхнего готерива, г. Ульяновск.

Протоконх бочонковидный, шириной 0,84, в сечении почти круглый; Д¹=0,53—0,63, Д²=0,50—0,58 (рис. 35).

Фиксатор в протоконхе, просветленном в глицерине, имеет вид трубки, конусообразно расширенной у места прикрепления к цекуму; длина трубки 0,21—0,22, ширина 0,08—0,11; расположен в плоскости

симметрии протоконха. В медианном сечении фиксатор имеет вид тяжа, длина которого от 0,23 до 0,38.

Цекум, видимый в протоконхе, крупный, каплевидный, длиной 0,17, шириной 0,20—0,22; в сечении овальный или круглый; $\Pi_1=0,13$ —0,18, $\Pi_2=0,10$ —0,14. Оболочка цекума довольно толстая.

Сифон на 1-м обороте занимает почти центральное положение, затем субцентрального и в конце 2-го — начале 3-го оборота вентрально-краевое (см. рис. 10). У многих экземпляров сифон на 1-м обороте не сохранился или очень деформирован. Сифон относительно широкий, его диаметр увеличивается постепенно: в конце 1-го оборота он равен 0,08—0,13, в конце 2-го — 0,10—0,20, 3-го — 0,20—0,30, 4-го — 0,34—0,45. Обычно диаметр сифона в камере несколько больше его диаметра в септальных трубках, например на 2-м обороте в септальной трубке он равен 0,15, в камере — 0,18, на 3-м соответственно — 0,27 и 0,31. Относительный диаметр сифона изменяется сравнительно мало,

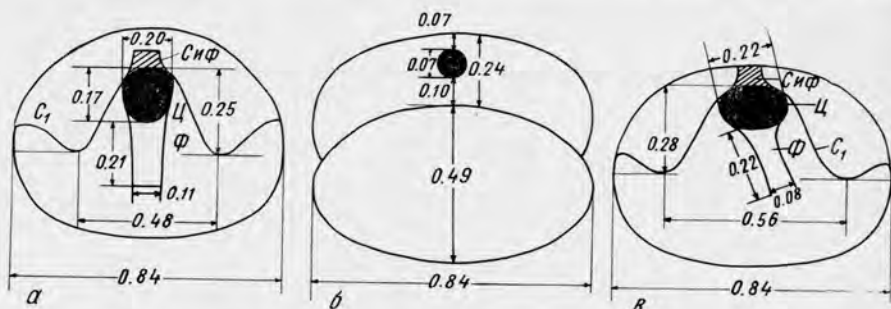


Рис. 35. Протоконх, вентральное седло просутуры, цекум и фиксатор представителей рода *Speetoniceras*: а — *S. versicolor*, б, в — *Speetoniceras* sp. juv.

в конце 1-го оборота он равен 0,25—0,37, в конце 2-го — 0,33—0,36, 3-го — 0,30—0,40, 4-го — 0,30—0,32, в середине 5-го — 0,22.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается 10—13 септ, на 2-м — 12—15, на 3-м — 15—17 (у одного — 12), на 4-м — 13—18, на 5-м — 11—16.

У большинства экземпляров жилая камера (до одного оборота) сохранилась частично. У двух экземпляров она начинается на 4-м обороте, у трех — на 6-м, у одного (экз. 811) — в начале 7-го оборота.

Расстояние между септами увеличивается постепенно до конца 4-го оборота: на 1-м обороте оно равно от 0,13 до 0,35, на 2-м — от 0,37 до 0,40, на 3-м — от 0,43 до 0,68, на 4-м — от 0,70 до 1,00. В конце 4-го оборота начинается быстрое увеличение, достигающее максимума в начале 6-го оборота: на 5-м от 1,00 до 1,90, на 6-м — до 2,50 и далее наблюдается финальное сближение последних трех септ (расстояние между ними 2,00) (рис. 36).

Септальные трубки наблюдались со 2-й септы (экз. 43); они короткие, прохонитовые, их длина в середине 2-го оборота 0,04, в его конце — 0,06—0,07, на 3-м — 0,05—0,08, на 4-м — 0,10—0,13, на 5-м — 0,15—0,30. Манжеты расположены внутри септальных трубок, их задний конец обычно короткий: на 2-м обороте длина выступающей части манжеты 0,01—0,04. Отношение длины септальных трубок и манжет (обызвествленной части) к длине органической оболочки сифона в камере на 3—5-м оборотах составляет около 10 : 90.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик линзовидный

с длинной тонкой начальной частью, имеет пластинчатую структуру; длина валика 0,28—0,35, толщина 0,03—0,05. Первичный пережим четкий, у некоторых экземпляров очень глубокий; угол первичного пережима 300° . Разница высоты оборотов на пережиме и за ним составляет 0,03—0,05 (экз. 1, 72).

Толщина стенки раковины увеличивается постепенно: в конце 1-го оборота 0,01, 2-го — 0,03, 3-го — 0,05, 4-го — 0,06, 5-го — 0,08, в се-

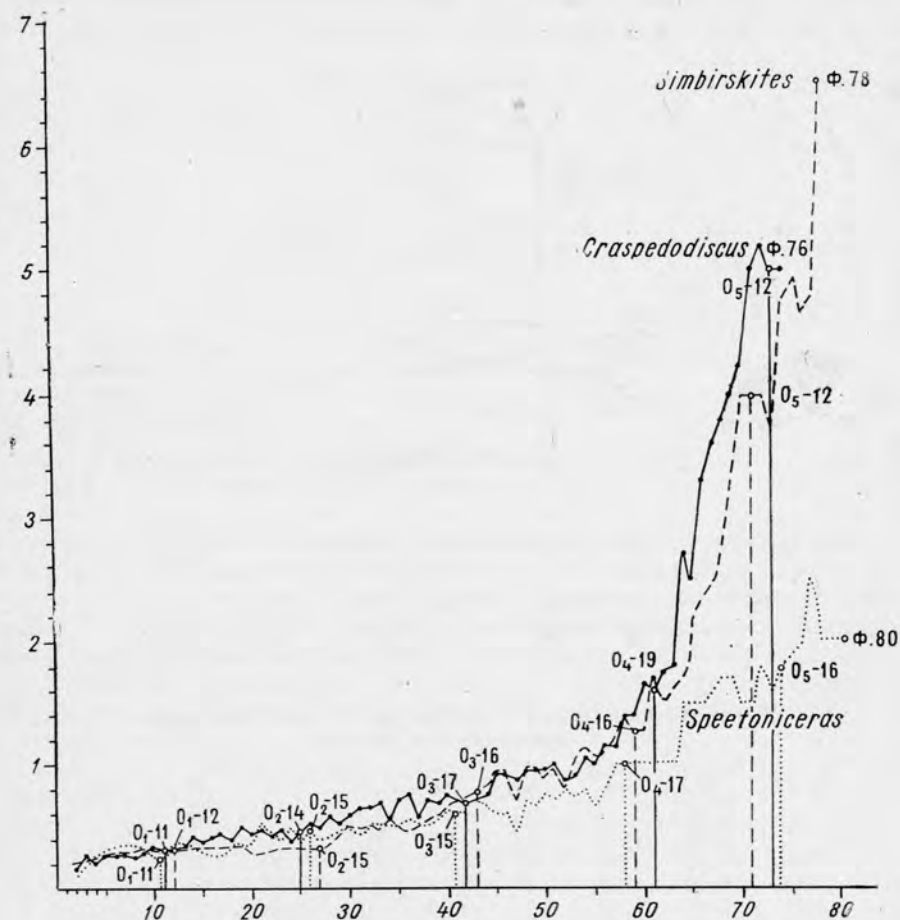


Рис. 36. Семейство Simbirskitidae. Кривые межсептальных расстояний у родов *Simbirskites*, *Speetoniceras*, *Craspedodiscus*

редине 6-го — 0,13. Стенка раковины после первичного валика двухслойная, на 3-м обороте трехслойная; отношение наружного призматического слоя, пластинчатого и внутреннего призматического равно 1,5 : 1,5 : 2,0 (табл. 13, фиг. 2); на 4-м обороте это соотношение изменяется за счет увеличения толщины внутреннего призматического слоя — 0,5 : 1 : 2,5 при толщине дорсальной стенки, равной наружному призматическому слою.

На стенке раковины начиная со 2-го оборота наблюдаются валики. Количество валиков на одном обороте различно: на 2-м и 5-м — насчитывается 1—2 валика, на 3-м и 4-м — 3—4. Толщина валиков в 2—3 раза больше нормальной толщины стенки.

Протоконх и первые четыре оборота гладкие. Ребра появляются

в конце 4-го оборота или на 5-м обороте у перегиба умбиликальной стенки к боковой; они наклонены вперед, острые, с широким межреберным пространством, исчезающие на вентральной стороне. В начале 6-го оборота (рис. 37) посредине боковой стороны ребра дихотомически ветвятся, в местах ветвления возникают тонкие острые бугорки; вентральную сторону ребра переходят без перерыва, образуя широкий дуговидный изгиб вперед; межреберные пространства широкие.

Форма раковины и размеры. На первых двух оборотах сечение низкое, умбиликальная стенка обособлена слабо, на 3-м обороте она

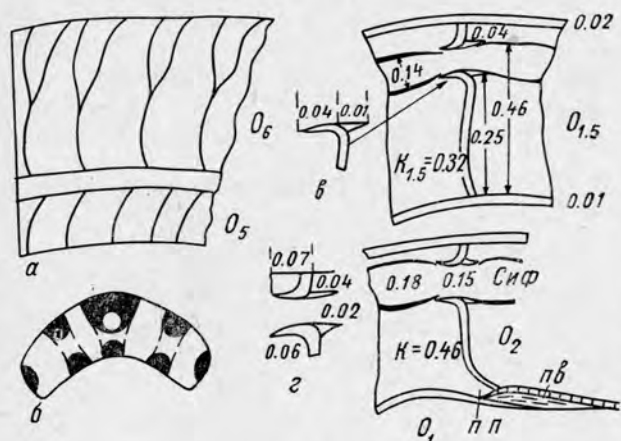


Рис. 37. *Speetoniceras verisicolor*: а — характер ребер, б — взаимоотношение лопастей, в, г — строение септальных трубок в середине и в конце 2-го оборота

довольно крутая, связана постепенным переходом с боковой, на 4—5-м виден четкий умбиликальный перегиб. Боковые стенки связаны с округленной вентральной стороной плавным переходом (см. рис. 37).

Диаметр раковины аммонителлы 1,02—1,15, $D_1=1,13$ —1,25, $D_2=1,90$ —2,25; размеры диаметров раковины на 3—6-м оборотах очень изменчивы.

Изменения диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов

№ экз.	D^1	$D_{ам}$	D_1	D_2	D_3	D_4	D_5	D_6
42	0,53	1,02	1,13	1,98	3,45	6,75	—	—
5	0,55	1,03	1,13	1,98	3,25	—	—	—
43	0,58	1,08	1,15	1,90	3,03	4,90	9,00	—
51	0,60	1,10	1,25	2,13	3,68	6,50	11,70	21,2
811	0,60	1,13	1,23	2,05	3,48	6,90	10,20	—
1	0,63	1,13	1,20	2,03	4,48	9,05	17,00	—
72	0,63	1,13	1,20	2,23	4,38	—	—	—
71	0,63	1,15	1,20	2,25	4,35	8,15	—	—

В начале 1-го оборота внутренняя высота в среднем равна 0,30 (крайние размеры 0,30—0,35), в конце 2-го — 0,40—0,63, на 3—6-м размах изменчивости очень высок.

Изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе

№ экз.	B_1	B_2	B_3	B_4	B_5	B_6	B_7
42	0,30	0,45	0,88	2,05	—	—	—
5	0,30	0,45	0,73	1,15	1,45	2,55	4,25
43	0,31	0,40	0,53	1,05	2,40	4,10	—
51	0,30	0,45	0,80	1,55	2,85	4,75	—
811	0,31	0,46	0,75	1,45	2,40	—	—
1	0,33	0,60	0,33	2,70	5,30	—	—
72	0,35	0,63	1,33	—	—	—	—
71	0,35	0,63	1,20	—	—	—	—

Под *Speetoniceras* характеризуется следующими чертами. Протококнх бочонковидный, шириной 0,84, диаметром 0,53—0,63; фиксатор длиной 0,21—0,38; цекум каплевидный. Сифон вначале центральный, затем субцентральный и в конце 2-го — начале 3-го оборота вентрально-краевой, относительно широкий (на 3-м обороте его диаметр составляет 0,30—0,40, в середине 5-го — 0,22 высоты оборота). На 1-м обороте 10—13 септ, на 2-м — 11—15, на 3—4-м — до 18, на 5-м — 11—16. Септальные трубки короткие, прохонанитовые; манжеты короткие, несколько выступают назад. Угол первичного пережима 300° . Толщина стенки раковины от 0,01 на 1-м обороте до 0,13 на 6-м. Дихотомически ветвящиеся ребра появляются в конце 4-го — начале 5-го оборота. Диаметр раковины аммонителлы 1,02—1,15, 1-го оборота — 1,13—1,25, 2-го — 1,90—2,25, на 3—6-м размеры диаметров очень изменчивы.

5.1.3. ПОД CRASPEDODISCUS SPATH, 1924

(рис. 4, 10, 36, 38; табл. 12, фиг. 2; табл. 34, фиг. 3, 4)

Материал. *C. discofalcatus* (10 экз.), *C. progrediens* (1 экз.). Все экземпляры из глин верхнего готерива, г. Ульяновск.

Протококнх валиковидный, шириной 0,84—0,91 (рис. 38); отношение ширины к диаметру 1,41. Сечение почти круглое; $D^1=0,55—0,70$, $D^2=0,53—0,63$.

Фиксатор в протококнхе, просветленном в глицерине, у экз. 12 имеет вид конического бокала на длинной трубке, которая на конце раздваивается и двумя веточками (длиной по 0,07) прикрепляется к протококнху. Высота бокала 0,28 при такой же длине трубки (рис. 38, г). У второго экземпляра (экз. 11) бокал маленький, высота конуса 0,08, длина трубки 0,07, т. е. почти в 4 раза меньше, чем у предыдущего экземпляра (рис. 38, в). В медианном сечении виден один тяж, длина которого от 0,25 до 0,45.

Цекум в сечении овальный или круглый; $C_1=0,13—0,20$, $C_2=0,10—0,18$, у одного экземпляра (экз. 36) $C_1 < C_2$, $C_1=0,14$, $C_2=0,18$. Сечение цекума в просвете круглое (рис. 38, в).

Сифон на первой половине 1-го оборота центральный, далее привентральный, с середины 3-го оборота вентрально-краевой (см. рис. 10). Сохранность сифона различна. Так, у экз. 34 сифон на первых двух оборотах сильно ожелезнен и находится не в плоскости симметрии. У экз. 991 сифон на первых двух оборотах сильно сморщен, и его толщина в камерах сокращена примерно в 3 раза по сравнению с диаметром септальной трубки. Абсолютный диаметр сифона увеличивается постепенно: в конце 1-го оборота он равен 0,08—0,10, в конце 2-го — 0,15—0,20, 3-го — 0,25—0,33, 4-го — 0,48—0,58. Обычно диаметр сифона между септами значительно больше, чем в септальной трубке (см. рис. 38, е). Отношение толщины сифона к высоте оборота в конце 1-го оборота равно 0,21—0,29, в конце 2-го — 0,27—0,37, 3-го — 0,23—0,27, 4-го — 0,16—0,21, т. е. относительный диаметр с возрастом изменяется мало.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается 10—11 септ, на 2-м — 12—15, на 3-м — 16—20 (у одного экземпляра — 13), на 4-м — 16—19, на 5-м — 12—13. Только у одного экземпляра (экз. 28) в начале 6-го оборота сохранилась жилая камера, занимающая 0,5 оборота.

Расстояние между септами увеличивается постепенно: на 1-м обороте от 0,17 до 0,31, на 2-м — от 0,35 до 0,52, на 3-м — от 0,48 до 0,70, на 4-м обороте начинается более быстрое увеличение расстояний — от

0,75 до 1,75 и особенно интенсивное на 5-м обороте — от 1,8 до 5,0 (см. рис. 36).

Септальные трубки короткие, прохонанитовые. На 3-м обороте длина септальных трубок 0,04—0,08, на 4-м — 0,13—0,21, в конце 4-го —

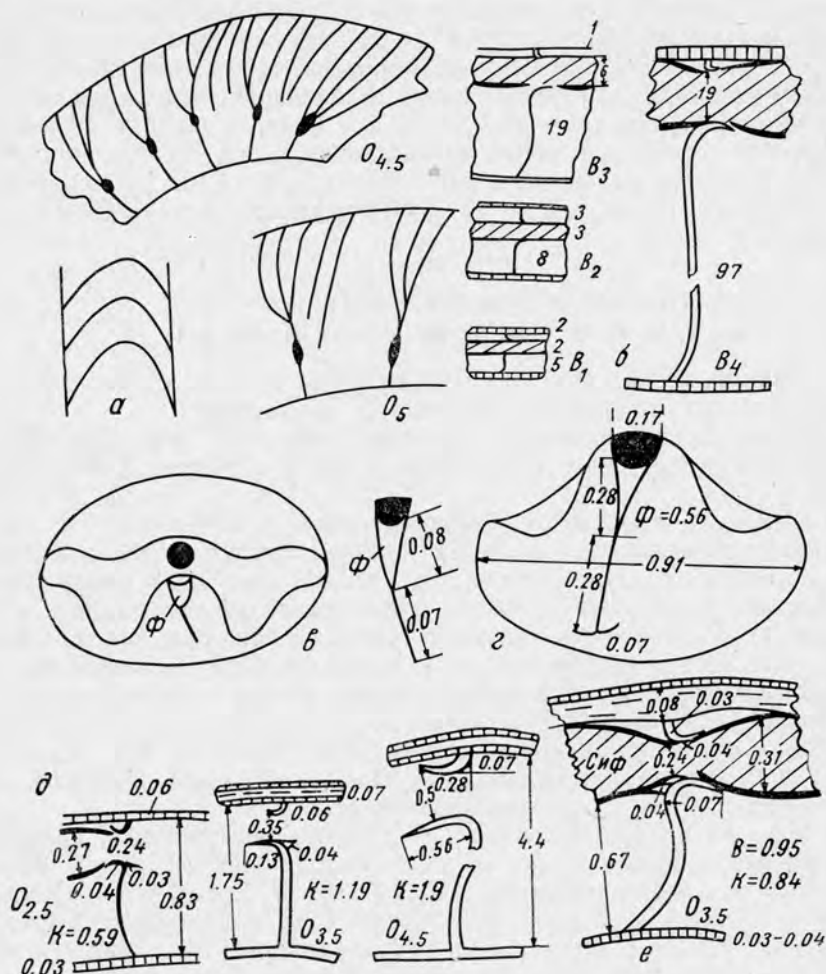


Рис. 38. Внутреннее строение раковины и характер скульптуры, у представителей рода *Craspedodiscus*: а, г — *C. discofalcatus*: а — характер скульптуры, г — протоконх, вентральное седло просутуры, цекум и фиксатор; в — *C. progrediens*, протоконх со стороны просепты, форма и размеры фиксатора; б, д, е — *Craspedodiscus* sp.: б — изменение положения и размеров сифона в онтогенезе; цифры указывают число делений в измерительной линейке при цене деления 0,014 мм; д — строение и размеры септальных трубок, е — взаимоотношение оболочки сифона с септальной трубкой на 3,5 обороте

0,35, на 5-м — 0,35—0,67, в конце 5-го — 0,84. Септальные трубки воронковидные, с расширенным передним концом; обычно часть, прилегающая к вентральной стенке, короче противоположной, иногда в 2 раза (см. рис. 38, д, на 5-м обороте). Манжеты короткие, сохраняются редко. Длина их заднего конца 0,03—0,04. Органическая оболочка сифона переходит в обызвествленную манжету. У некоторых экземпляров сохранились аннулярные валики. У одного экземпляра (см.

рис. 38, е) в начале 5-го оборота сохранилась мембрана, отходящая от септы к оболочке сифона.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик линзовидный, длиной 0,21—0,45 при толщине 0,03—0,05. Первичный пережим только у двух экземпляров четкий, у остальных нечеткий. Угол первичного пережима 300° , у одного экземпляра — 315° .

Стенка раковины в конце протоконха и на 1-м обороте призматическая, после первичного валика двухслойная, толщиной 0,01—0,03, состоящая из наружного призматического и пластинчатого слоев, примерно равной толщины. В конце 2-го оборота толщина стенки 0,04—0,05. В начале 3-го оборота стенка становится трехслойной, все слои примерно равной толщины; на 3-м обороте толщина пластинчатого слоя увеличивается почти вдвое по сравнению с толщиной призматических слоев. Толщина стенки в конце 4-го оборота 0,10—0,13, соотношение размеров слоев равно 3 : 30 : 3 (табл. 12, фиг. 26).

В стенке раковины начиная со 2-го оборота наблюдаются валики: на 2-м обороте — 1, на 3-м — 2, на 4-м — 4. Валики образуются за счет пластинчатого слоя.

Раковина на протяжении первых трех оборотов гладкая; слабая ребристость появляется в конце 3-го или в начале 4-го оборота; в середине 4-го оборота появляются латеральные бугорки, от которых на 5-м обороте отходят пучки из 3—4 ребер, часть из которых дихотомически ветвится; между основными пучками наблюдаются 1—2 промежуточных ребра (см. рис. 38, а).

Форма раковины и размеры. На протяжении первых трех оборотов поперечное сечение низкое эллипсоидальное; в конце 1-го оборота (у 10-й септы) ширина несколько меньше таковой у 5-й септы. С 4-го оборота происходит заметное увеличение высоты и к концу 5-го поперечное сечение становится высокоовальным.

Диаметр раковины аммонителлы 1,13—1,20, $D_1=1,23$ —1,30, $D_2=2,15$ —2,55, $D_3=4,03$ —4,75, что превышает размеры на соответствующих оборотах у родов *Simbirskites* и *Speetoniceras*, но особенно заметна разница начиная с 4-го оборота.

Изменения диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов

№ экз.	D^1	$D_{ам}$	D_1	D_2	D_3	D_4	D_5
922	0,55	1,13	1,30	2,33	4,45	9,45	—
37	0,60	1,15	1,25	2,23	4,25	8,90	19,50
28	0,63	1,15	1,23	2,55	—	—	—
36	0,64	1,18	1,28	2,53	4,75	10,55	—
34	0,65	1,19	1,28	2,33	4,38	9,10	—
993	0,65	1,18	1,30	2,35	4,45	9,20	20,50
38	0,68	1,20	1,25	2,15	4,03	8,10	—
991	0,70	1,18	—	—	—	—	—

Внутренняя высота уже на первых трех оборотах несколько больше таковой у родов *Simbirskites* и *Speetoniceras*, но особенно увеличиваются ее размеры начиная с 4-го оборота.

Изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе

№ экз	B_1	B_2	B_3	B_4	B_5
992	0,33	0,50	1,13	2,88	—
37	0,33	0,53	1,05	2,50	6,38
28	0,33	0,40	—	—	5,80
36	0,35	0,65	1,20	3,10	—
34	0,35	0,55	1,15	2,40	—
993	0,33	0,55	1,18	2,73	6,50
38	0,35	0,55	1,18	3,00	—

Род *Craspedodiscus* характеризуется следующими чертами. Протококнх валиковидный, шириной 0,84—0,91, диаметром 0,55—0,70; фиксатор длиной 0,15—0,56; цекум в сечении от овального до круглого, $\text{Ц}_1=0,13-0,20$. Сифон вначале центральный, далее привентральный и с середины 3-го оборота вентрально-краевой; диаметр сифона увеличивается от 0,08—0,10 в конце 1-го оборота до 0,48—0,58 в конце 4-го; относительный диаметр изменяется мало. На 1-м обороте 10—11 септ, максимальное число септ на 3—4-м оборотах — 16—20. Септальные трубки короткие, прохоанитовые; манжеты короткие, несколько выступают назад. Угол первичного пережима 300—315°. Толщина стенки раковины от 0,01—0,03 на 1-м обороте до 0,10—0,13 на 4-м; на всех оборотах наблюдаются валики. Первые три оборота гладкие, на 4-м появляются бугорки, от которых на 5—6-м обороте отходят пучки в 3—4 ребра, между пучками имеется 1—2 промежуточных ребра. Диаметр раковины аммонителлы 1,13—1,20, диаметр 1-го оборота — 1,23—1,30, 2-го удваивается — 2,15—2,55, 3-го — 4,03—4,75 и на 4-м и 5-м резко увеличивается.

5.2. СЕМЕЙСТВО DESMOCERATIDAE ZITTEL, 1895

5.2.1. РОД MELCHIORITES SPATH, 1923

(рис. 4, 10, 13д, 39, 40; табл. 17, 18, табл. 40, фиг. 1—4)

Материал. *Melchiorites* sp. (17 экз.); Северо-Западный Кавказ, междуречье Хокодзь и Белой. Все экземпляры из верхнего апта.

Протококнх имеет овальное или почти круглое сечение; $\text{Д}^1=0,32-0,36$, $\text{Д}^2=0,27-0,31$ (см. рис. 4).

Фиксатор длинный (0,17—0,25).

Цекум овального или округлого сечения, окружен тонкой органической оболочкой; $\text{Ц}_1=0,07-0,10$, $\text{Ц}_2=0,07-0,10$.

Сифон до середины 1-го оборота (экз. 845) занимает центральное положение (4—5—4, где 5 — диаметр сифона, 4 и 4 — расстояние от стенок, цена деления 0,014), в конце 1-го — субцентрального (10—6—3, где 3 — расстояние от вентральной стенки), далее привентрального (в середине 2-го оборота — 16—7—2, где 2 — расстояние от вентральной стенки, в начале 3-го — 23—8—1) (см. рис. 10).

Сифон относительно толстый, с ростом оборотов абсолютные размеры сифона увеличиваются, относительные — уменьшаются. В середине 1-го оборота диаметр сифона равен 0,04—0,07, в конце 1-го — 0,07—0,08, в конце 2-го — 0,11—0,13, 3-го — 0,14—0,15, 4-го — 0,20—0,22, 5-го — 0,29—0,42, в середине 6-го — 0,50—0,53. Относительный диаметр с ростом аммонита уменьшается: в конце 1-го оборота составляет 0,28—0,40 высоты оборота, в конце 2-го — 0,17—0,29, 3-го — 0,11—0,17, 4-го — 0,07—0,08 и таким же остается в конце 5-го и начале 6-го оборотов.

Диаметр сифона при прохождении через септальные трубки на первых оборотах почти не изменяется, на 4-м и 5-м значительно уменьшается (см. рис. 40). Внутри сифона иногда сохраняются остатки, возможно, внутрисифональных сосудов (экз. 840, 841). На 2-м обороте у экз. 841 «сосуд» в 6—7 раз тоньше сифона, на 4-м обороте диаметр «сосуда» составляет 0,30—0,25 диаметра сифона.

Септы, септальные трубки и манжеты. Первые две септы сближены. На 1-м обороте насчитывается 10—12 септ, на 2-м — 12—15, на 3-м — 14—17, на 4-м — 14—18, на 5-м — 15—17, на 6-м обороте число септ варьирует от 4 до 12, далее располагается жилая камера. Фрагмокон у изученных экземпляров состоит из 63—77 септ. Расстояние между септами на 1-м обороте увеличивается от 0,07 до 0,21, на

2-м — от 0,21 до 0,34, на 3-м — от 0,32 до 0,74, на 4-м — от 0,73 до 1,76, на 5-м — от 1,86 до 4,15, на 6-м — в пределах 3,85—4,60 (рис. 39).

Септы 1-го и последующих оборотов имеют прохонанитовые септальные трубки. На первых трех оборотах они очень короткие (0,04—0,07); в конце 3-го оборота их относительная длина 0,10—0,12 общей длины сифона в камере, т. е. отношение известкового футляра сифона к его органической оболочке составляет 10 : 90. На 4-м обороте происходит быстрое удлинение септальных трубок и к концу оборота их длина равна 0,28—0,49, составляя 0,15—0,25 общей длины сифона в камере. В конце 5-го и в начале 6-го оборота длина септальных тру-

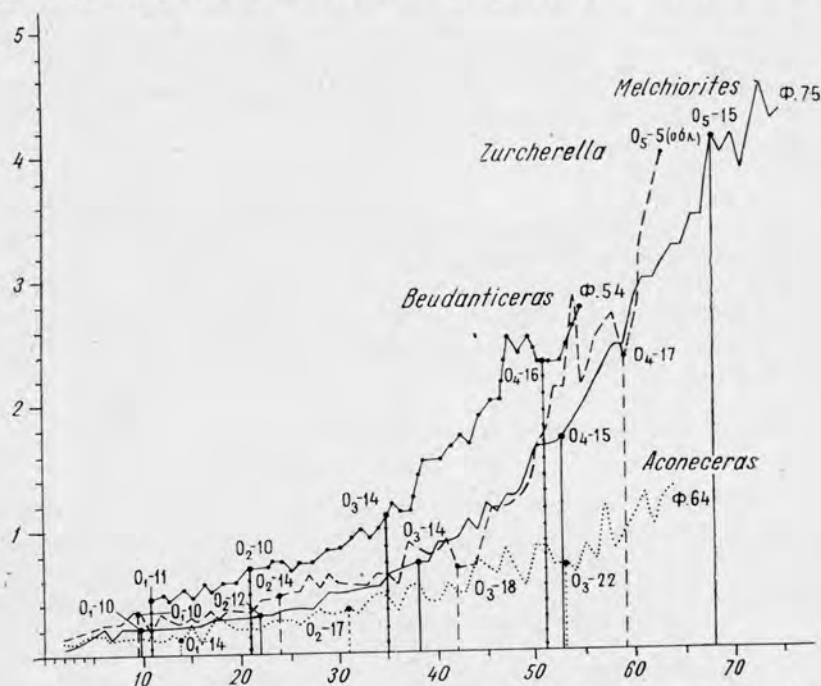


Рис. 39. Кривые межсептальных расстояний у десмоцератид (*Zurherella*, *Melchiorites*, *Beudanticeras*) и аконцератид (*Aconeceras*)

бок увеличивается до 0,70—1,12, составляя 0,20—0,28 общей длины сифона в камере.

Манжеты расположены внутри септальных трубок и незначительно выступают сзади. На 2-м обороте длина выступающей части манжеты равна 0,01—0,02, на 3-м — 0,03, на 4-м — 0,11, на 5-м длина задней ветви сокращается, и на 6-м обороте она расположена внутри трубок. Органическая оболочка сифона соединяется с задним концом манжеты и расположена внутри передней части септальной трубки. Здесь она прикреплена к трубке с помощью аннулярного валика, образующего кольцо с выступающим ребром (рис. 40). Создается впечатление, что манжета представляет собой часть органической оболочки сифона, которая при прохождении внутри септальной трубки обывествлялась.

Стенка раковины и скульптура. Кромка и прилегающая стенка протоконха состоят из одного призматического слоя (экз. 840, 844). В области фиксатора и цекума стенка образована двумя призматическими слоями (экз. 850) — наружный выклинивается у просепт,

внутренний утолщается и образует стенку 1-го оборота. У первичного пережима призматический слой выклинивается. Первичный валик, представляющий линзовидное утолщение стенки, имеет пластинчатую структуру (экз. 840) и сопровождается первичным пережимом, расположенным под углом 270—290°. Длина первичного валика 0,17, толщина до 0,02. В конце первичного валика, на его внутренней поверхности, появляются два слоя, образующие стенку конца 1-го и всего 2-го оборотов: наружный призматический и пластинчатый. Позже (точное место появления не установлено, возможно, конец 2-го или начало 3-го оборота) появляется внутренний призматический слой. Толщина вентральной стенки раковины увеличивается от 0,01 в конце 1-го обо-

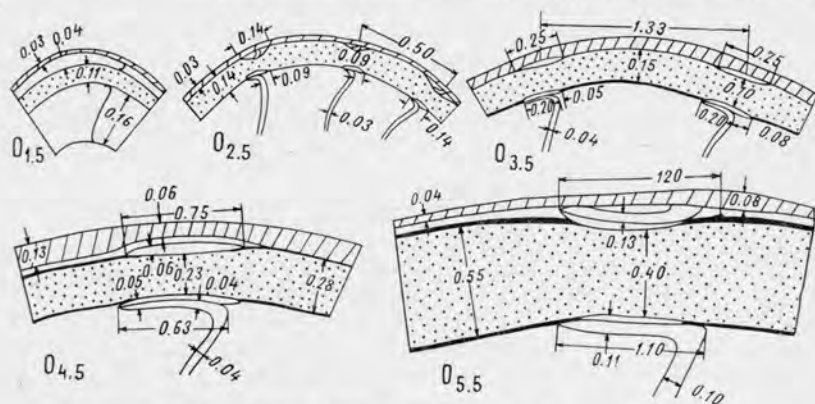


Рис. 40. Род Melchiorites. Изменение септальных трубок в онтогенезе

рота до 0,18—0,22 на 5-м. При образовании каждого нового оборота два наружных слоя — наружный призматический и пластинчатый — прикрепляются к бокам предшествующего оборота, а внутренний призматический, как у всех изученных родов, образует однослойную дорсальную стенку, перекрывающую предыдущий оборот. Вентральная стенка раковины 4-го оборота (экз. 840) состоит из трех слоев: внутреннего призматического, пластинчатого и наружного призматического, которые перекрыты призматическим слоем дорсальной стенки 5-го оборота. Между ними иногда сохраняются следы органического слоя — периострака. Раковина на всех оборотах гладкая, на 2—6-м оборотах — имеются пережимы, усиленные на боковых поверхностях; под ними стенка утолщена. Этим объясняется более резкое выражение пережимов на ядрах и более плавное на наружной поверхности раковины.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,67—0,70, $D_1=0,70-0,84$, $D_2=1,40-1,96$, остальные варьируют в широких пределах.

Изменения диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов

№ экз.	D^1	D^2	$D_{ам}$	D_1	D_2	D_3	D_4	D_5
11	0,36	0,28	—	0,84	1,96	5,10	13,7	—
106	0,35	0,27	—	0,70	1,40	3,00	6,55	14,50
777	0,36	0,28	0,67	0,82	1,64	3,75	8,25	18,40
841	0,32	0,28	—	0,80	1,62	3,61	8,45	18,80
845	0,35	0,31	0,70	0,80	1,54	3,30	7,50	16,30

Внутренняя высота оборотов варьирует очень значительно.

Изменение внутренней высоты оборотов в онтогенезе

№ экз.	$B_{0,5}$	B_1	B_2	B_3	B_4	B_5
11	0,21	0,25	0,64	1,96	4,60	—
106	—	0,20	0,39	0,84	2,25	4,50
777	0,17	0,22	0,38	1,09	2,73	6,00
841	0,17	0,25	0,46	1,02	2,63	6,00
845	0,17	0,20	0,39	0,90	2,50	5,10

Образцы с сохранившимся устьевым краем в коллекции отсутствуют. Длина сохранившейся части жилой камеры составляет 180° (экз. 106).

Род *Melchiorites* характеризуется следующими особенностями. Протоконх мелкий, в сечении овальный или почти круглый, $D^1 = 0,32-0,36$, $D^2 = 0,27-0,31$; фиксатор длинный — $0,17-0,25$; цекум округлый или овальный в сечении, $\Pi_1 = 0,07-0,10$. Сифон в начале центральный, в конце 1-го оборота субцентральный и далее вентрально-краевой, сифон относительно широкий, его диаметр увеличивается от $0,04-0,07$ в начале фрагмокона до $0,50-0,53$ в середине 6-го оборота. Септальные трубки вначале короткие, на 4-м обороте они быстро удлиняются и достигают $0,25$ длины сифона в камере; к концу 5-го оборота относительная длина септальных трубок уменьшается ($0,20-0,28$). Часть манжеты, выступающая сзади септальных трубок короткая, на 6-м обороте манжеты расположены в пределах трубок. Угол первичного пережима $270-290^\circ$. Диаметр раковины аммонителлы $0,67-0,70$, 1-го оборота — $0,70-0,84$, 2-го — $1,40-1,96$, 3-го и последующих варьирует в широких пределах.

5.2.2. РОД *ZURCHERELLA* CASEY, 1954

(рис. 4, 10, 39, 41; табл. 19)

Материал. *Z. falcistriata* (Anth.); Северный Кавказ (3 экз.), Дагестан, с. Акуша (2 экз.). Все экземпляры из среднего апта.

Протоконх валиковидный, шириной $0,58$, медианное сечение овальное или почти круглое, $D^1 = 0,38-0,44$, $D^2 = 0,32-0,36$ (см. рис. 4).

Фиксатор длинный, имеет вид ленты, соединяющей цекум с внутренней стенкой протоконха; длина ленты $0,21-0,28$.

Цекум овального или округлого сечения, окружен тонкой органической оболочкой, $\Pi_1 = 0,08-0,12$, $\Pi_2 = 0,08-0,10$. У двух экземпляров $\Pi_1 = \Pi_2$.

Сифон с начала спирали и почти весь 1-й оборот занимает центральное положение (5—5—5, т. е. расстояния от дорсальной и вентральной стенок до сифона равны, средняя цифра — диаметр сифона), на 2-м обороте он занимает привентральное положение (3—8—16, где 3 — расстояние от вентральной стенки, 16 — от дорсальной), к концу 2-го оборота сифон принимает вентрально-краевое положение (см. рис. 10).

Диаметр сифона в начале спирали равен $0,06$, в конце 1-го оборота — $0,08-0,10$, 2-го — $0,11-0,14$, 3-го — $0,18-0,21$, 4-го — $0,29$, 5-го — $0,32-0,46$. Диаметр сифона в гидростатической камере обычно больше, чем при прохождении через септальные трубки. В конце 2-го оборота эта разница составляет $0,04$, 3-го — $0,07-0,11$, 4-го — $0,10-0,19$, в конце 5-го — $0,19$. Отношение диаметра сифона к высоте оборота в начале спирали составляет $0,44-0,67$, в конце 1-го оборота — $0,30-0,35$, 2-го — $0,20-0,24$, 3-го — $0,11-0,15$, 4-го — $0,07-0,08$, 5-го — $0,04-0,07$. С ростом раковины абсолютные размеры сифона увеличиваются, а относительные — уменьшаются.

Органическая оболочка сифона проходит через септальные трубки не прерываясь.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта прикрепляется к протоконху около края короткой кромки; кромка иногда соприкасается с цекумом. На 1-м обороте насчитывается 10—12 септ, на 2-м — 12—14, на 3-м — 16—18, на 4-м — 15—17, на 5-м — 15—17. Жилая камера сохранилась только у двух экземпляров: у экз. 143 она начинается в конце 5-го оборота, сохранившаяся часть занимает 130° , у экз. 143 — в начале 6-го, сохранившаяся часть — около 200° . Устьевой край не наблюдался. Примасепта расположена на расстоянии 0,11 от просепты, далее расстояния между септами увеличиваются постепенно до конца 2-го оборота: на 1-м обороте от 0,17 до 0,35, на 2-м — от 0,18 до 0,45, на 3-м — от 0,48 до 0,91. С 4-го оборота расстояния

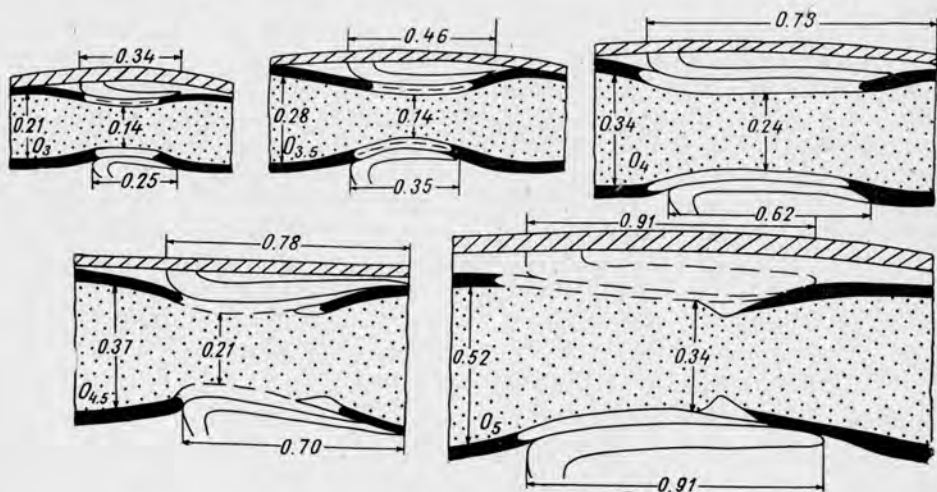


Рис. 41. Род *Zurcherella*. Изменение септальных трубок в онтогенезе

между септами резко увеличиваются: на 4-м — от 0,70 до 2,88, на 5-м (4 септы) — от 2,63 до 4,00 (см. рис. 39).

Направление септальных трубок на 1-м обороте наблюдать не удалось. В начале 2-го оборота септальные трубки прохонитовые, очень короткие, их длина составляет $1/20$ длины сифона в камере, они кажутся ахонитовыми. В середине 3-го оборота их длина 0,07—0,10, в конце — 0,14—0,28, в конце 4-го — 0,39—0,63, в конце 5-го — 0,66—0,78. Ветвь, прилегающая к вентральной стенке, обычно несколько длиннее расположенной с противоположной стороны: в начале 4-го оборота их длина соответственно равна 0,34 и 0,25, в конце 4-го — 0,78 и 0,63, в конце 5-го — 0,91 и 0,78 (рис. 41).

Манжеты тонкие, расположены, как правило, внутри септальных трубок, иногда несколько выступают назад. Отношение длины септальной трубки и выступающей части манжеты к длине неизвестной части сифона в конце 2-го оборота составляет 0,16, 3-го — 0,14—0,24, 4-го — 0,16—0,21, 5-го — 0,16—0,18, т. е. на 2—5-м оборотах остается почти постоянным.

Стенка раковины и скульптура. Протоконх и 1-й оборот имеют призматическую структуру. Первичный валик выражен недостаточно четко; у экз. 125 его длина 0,24, толщина 0,03. Угол первичного пережима $270\text{--}285^\circ$.

Толщина стенки раковины на 1-м обороте около 0,01, в конце 2-го — 0,03—0,04, 3-го — 0,04—0,07, 4-го — 0,08—0,14, 5-го — 0,13—0,22 при толщине дорсальной стенки 0,04—0,05, перекрывающей 4-й оборот.

Протоконх и первые четыре оборота гладкие. Начиная с 5-го оборота появляются вначале слабо, а затем более четко выраженные на вентральной стороне валиковидные ребра (до 8 на 6-м обороте); спереди и сзади ребра сопровождаются пережимами. Между крупными ребрами расположены промежуточные (9—10). Ребра, как правило, асимметричные, с более пологим задним краем и крутым передним. Ребра образованы всеми тремя слоями. Толщина крупных ребер на 5-м обороте составляет 0,28. На 2-м обороте (экз. 125) наблюдается валиковидное утолщение, в 2 раза превышающее нормальную толщину стенки.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,66—0,84; $D_1=0,76$ —1,00, $D_2=1,57$ —2,12, диаметр остальных оборотов очень изменчив.

Изменения диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов

№ экз.	D^1	D^2	$D_{ам}$	D_1	D_2	D_3	D_4	D_5
10	0,38	0,34	0,66	0,76	1,57	3,55	8,65	19,00
125/111	0,39	0,34	0,84	1,00	2,12	5,30	14,00	—
125/114	0,41	0,33	—	0,91	1,97	4,80	12,25	27,30
143/41	0,42	0,36	—	0,84	1,82	4,34	10,50	25,00
143/40	0,44	0,34	0,84	0,93	1,91	4,76	12,00	28,00

Внутренняя высота оборотов в начале спирали равна 0,08—0,13, $v_1=0,21$ —0,28, $v_2=0,46$ —0,66 и далее значительно варьирует.

Изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе

№ экз.	v_0	v_1	v_2	v_3	v_4	v_5
10	—	0,21	0,46	1,15	2,80	5,70
125/111	0,13	0,28	0,66	1,97	5,10	—
125/114	0,08	0,25	0,62	1,64	4,15	8,50
143/41	0,11	0,25	0,52	1,43	3,78	8,50
143/40	0,08	0,28	0,54	1,64	4,20	9,90

Род *Zurcherella* характеризуется следующими чертами. Протоконх мелкий, в сечении овальный или круглый, $D^1=0,38$ —0,44; фиксатор длинный — 0,21—0,27; цекум в сечении круглый или овальный — $C_1=0,08$ —0,10. Сифон в начале спирали центральный, в конце 2-го оборота вентрально-краевой; сифон относительно широкий, его диаметр увеличивается от 0,06 в начале фрагмокона до 0,32—0,46 в конце 5-го оборота. Септальные трубки прохонанитовые, вначале очень короткие, в конце 3-го — начале 4-го оборота быстро удлиняются и в конце 5-го оборота их длина равна 0,66—0,78, но относительно длина составляет только 0,12—0,16 общей длины сифона в камере. Манжеты расположены внутри септальных трубок; часть, выступающая сзади них, короткая. Угол первичного пережима 270—285°. Диаметр раковины аммонителлы 0,66—0,84, 1-го оборота — 0,76—1,00, 2-го — 1,57—2,12, диаметры последующих оборотов варьируют в широких пределах.

5.2.3. РОД *DESMOCERAS* ZITTEL, 1884 (рис. 10, 42)

Материал. *Desmoceras* sp. (1 экз.); Копетдаг; средний альб, зона *Noplites dentatus*.

Протоконх почти круглого сечения; $D^1=0,66$, $D^2=0,55$.

Фиксатор и цекум не сохранились.

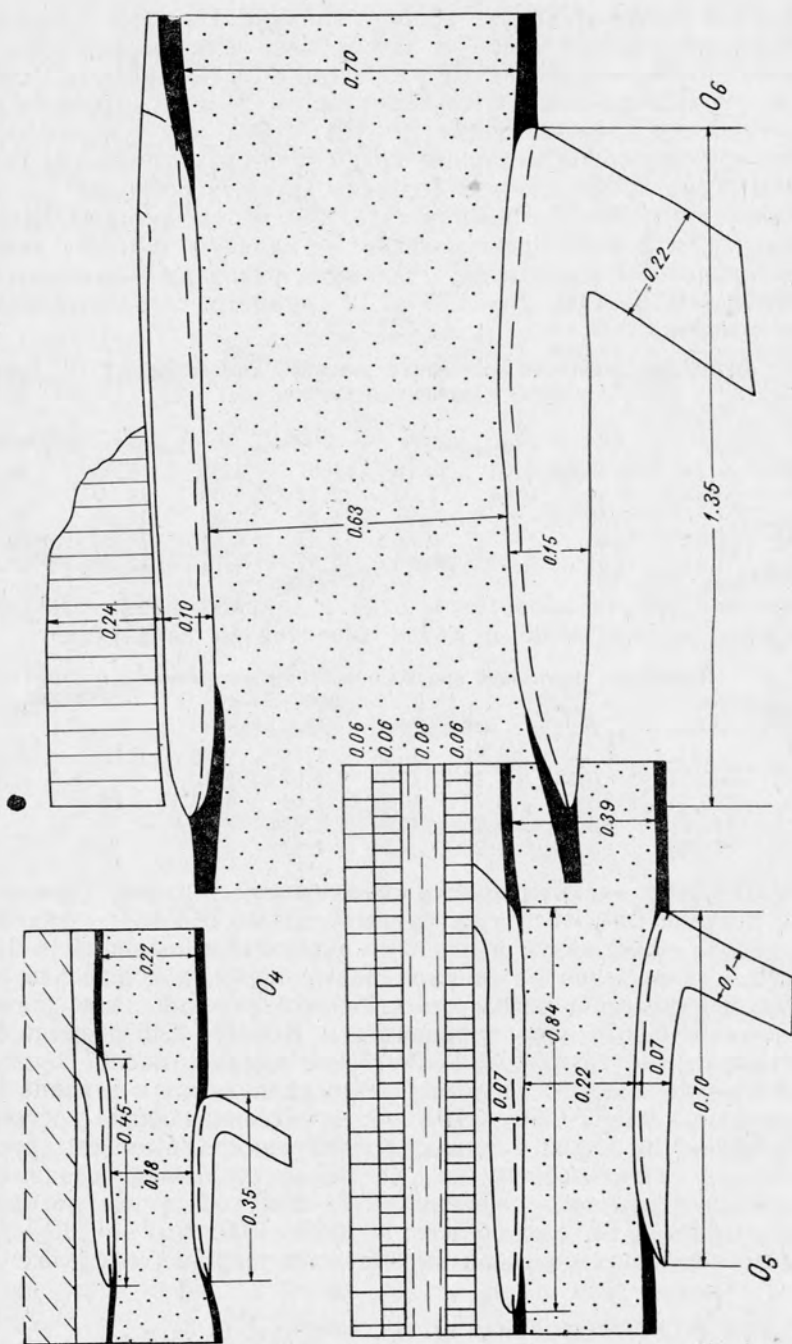


Рис. 42. Род Desmoseras. Изменение спиральных трещин в онтогенезе

Сифон на первой половине оборота занимает субцентрально-полюсное положение и в конце 1-го оборота — вентрально-краевое. Диаметр сифона в середине 1-го оборота 0,07, в конце — 0,10, в конце 2-го — 0,15, 3-го — 0,22, 4-го — 0,25, 5-го — 0,39, 6-го — 0,73. Диаметр сифона в гидростатической камере обычно больше, чем в септальных трубках. Посредине 4-го оборота эти размеры соответственно равны 0,24 и 0,17, на 6-м обороте — 0,73 и 0,63. Относительный диаметр сифона в конце 1-го оборота составляет 0,31, 2-го — 0,25, 3-го — 0,16, 4-го — 0,12, 5-го — 0,09, 6-го — 0,09.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается 10 (?) септ, на 2-м — 11, на 3-м — 12, на 4-м (неполном) — 11; 5-й и 6-й обороты частично разрушены, сохранилось по половине оборота, на которых имеется по 7 септ; таким образом, на этих оборотах, по-видимому, было по 14—15 септ на каждом. Расстояние между септами на 1-м обороте изменяется от 0,21 до 0,31, на 2-м — от 0,31 до 0,63, на 3-м — от 0,63 до 1,22, на 4-м — от 1,22 до 1,96, на 5-м — от 1,96 до 3,4, на 6-м — от 3,4 до 6,3.

Направление септальных трубок на 1-м обороте наблюдать не удалось; на 2-м обороте они короткие, прохоанитовые, длиной 0,07; на 3-м обороте их длина увеличивается до 0,21. Внутри трубки расположены манжеты, длина задних концов которых 0,03. На 4-м обороте длина септальных трубок 0,35—0,38, заднего конца манжеты — до 0,14; на 5-м — длина трубок возрастает до 0,77, на 6-м до 1,4, причем манжеты на этом обороте расположены внутри септальных трубок (рис. 42). Отношение длины известкового футляра к необызвествленной части сифона в конце 2-го оборота составляет 11 : 89, 3-го — 20 : 80, 4-го — 25 : 75, 5-го — 25 : 75, 6-го — 22 : 78.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик выражен нечетко. Первичный пережим расположен на расстоянии 270° от просепты. Толщина стенки раковины на 1-м обороте меньше 0,01, в конце 2-го — составляет 0,03, в конце 4-го — 0,07, на 5-м — 0,21. Стенка трехслойная, наружный призматический слой равен 0,04, пластинчатый — 0,11, внутренний призматический — 0,06, вентральная стенка 5-го оборота перекрыта дорсальной стенкой 6-го, толщина которой 0,07. Размеры валиков на 5-м обороте достигают 0,38, причем утолщение происходит за счет увеличения пластинчатого слоя. Валики соответствуют главным ребрам.

Протоконх и первые четыре оборота гладкие. На 5-м обороте появляются главные и промежуточные ребра, образующие широкий дуговидный изгиб вперед на вентральной стороне и такой же широкий изгиб, но обращенный назад, — на боковой. На половине 5-го оборота расположено три ребра, между главными ребрами — несколько промежуточных, начинающихся на умбиликальной стенке.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 1,02, $D_1=1,23$, $D_2=2,24$, $D_3=4,45$, остальные измерить не удалось. Высота оборота увеличивается постепенно: $v_1=0,32$, $v_2=0,59$, $v_3=1,33$, $v_4=2,10$, $v_5=4,2$, $v_6=7,7$.

Род *Desmoseras* характеризуется следующими чертами. Протоконх в сечении почти круглый, $D^1=0,66$; цекум и фиксатор неизвестны. Сифон в начале спирали субцентральный, к концу 1-го оборота вентрально-краевой, его диаметр увеличивается от 0,07 в середине 1-го оборота до 0,73 в конце 6-го; относительный диаметр уменьшается от 0,30 в конце 1-го оборота до 0,09 на 6-м. Септальные трубки прохоанитовые, в начале короткие, в конце 3-го оборота — начале 4-го быстро удлиняются, и в конце 6-го их длина достигает 1,40; относительная длина септальных трубок на 3—5-м оборотах составляет 0,20—0,25 длины

камеры. Манжеты на 2—5-м оборотах слегка выступают сзади трубок и на 6-м расположены внутри них. Угол первичного пережима 270° . Диаметр раковины аммонителлы 1,02, 1-го оборота — 1,23, 2-го — 2,24. По ряду признаков похож на род *Zurcherella*.

5.2.4. РОД *BEUDANTICERAS* HITZEL, 1905 (рис. 10, 39, 43)

Материал. *Beudanticeras laevigatum* J. C. Sowerby (2 экз.); нижний альб; Мангышлак.

Протоконх средних размеров, валиковидной формы, диаметром 0,55 при ширине 0,80; в медианном сечении $D^1=0,49$, $D^2=0,45$.

Фиксатор средних размеров, имеет форму бокала, от которого отходит связка длиной 0,17.

Цекум имеет каплевидную форму и в основном расположен в протоконхе, $C_1=0,14$, $C_2=0,13$; в проходящем свете оболочка сифона коричневого цвета. У просепты цекум переходит в сифон.

Сифон в начале фрагмокона занимает субцентрального положение, его диаметр в 1-й камере 0,07, в середине 1-го оборота сифон становится вентрально-краевым и его диаметр увеличивается до 0,13, в конце 2-го он равен 0,18, 3-го — 0,27, 4-го — 0,38. Как обычно, между септами диаметр сифона значительно больше диаметра в септальной трубке. Например, в конце 4-го оборота эта разница составляет 0,12—0,14. Относительный диаметр сифона у 2-й септы равен 0,42, в конце 2-го оборота — 0,20, 3-го — 0,14, 4-го — 0,08.

Органическая оболочка сифона соединена с задним концом манжеты; в передней части септальной трубки она расположена внутри нее и небольшим аннулярным валиком прикреплена к манжете.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте септы разрушены; 2-я септа удалена от просепты на 0,25; кромка длинная, упирается в цекум. На 1-м обороте около 11 септ, на 2-м — 11, на 3-м — 14, на 4-м — 16; на 5-м обороте было построено 3 септы, после чего аммонит погиб. Жилая камера занимает на 5-м обороте немногим более половины оборота. Всего аммонит построил 55 септ. Расстояние между септами на 2-м обороте изменяется от 0,42 до 0,66, на 3-м — от 0,56 до 1,19, на 4-м — от 1,12 до 2,5, между последними тремя септами на 5-м обороте — соответственно 2,25, 2,5, 2,75; финального уменьшения расстояния между септами не наблюдается.

Направление септальных трубок на 1-м обороте наблюдать не удалось. На 3-м обороте они короткие, прохонитовые (рис. 43), в начале оборота их длина 0,06, длина части манжеты, выступающей сзади, 0,03; в начале 4-го — соответственно 0,14 и 0,04, а на 5-м — 0,42 и 0,10, т. е. длина септальной трубки резко увеличивается (почти в 3 раза), вместе с длиной увеличивается и толщина — 0,06. Отношение длины известкового футляра к длине органической части сифона на 3-м обороте составляет 10:90, на 4-м — 14:86, на 5-м — 20:80.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик линзовидный, длиной 0,21, толщиной 0,03; угол первичного пережима 330° .

Стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика однослойная, в начале 3-го оборота — трехслойная, толщина каждого слоя (наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического) около 0,014; дорсальную стенку различить не удалось. В начале 4-го оборота общая толщина вентральной стенки 0,07, а пластинчатого слоя — 0,04, дорсальной стенки следующего оборота — 0,014; в начале 5-го оборота толщина увеличивается до 0,18, из которых на долю пластинчатого слоя падает 0,07—0,10, дорсального — до 0,04. На 4-м и 5-м оборотах наблюдаются слабо выраженные утолщения стенки рако-

вины за счет увеличения среднего слоя; на ядре им соответствуют пережимы, которые начинаются около умбиликальной стенки, на боковой они косо направлены вперед и на вентральной образуют языковидный изгиб вперед. Раковина на всех оборотах гладкая. На 5-м обороте наблюдаются редкие ребра.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,77—0,99, $D_1=1,15$, $D_2=2,25$; поперечное сечение на 1-м обороте серпообразное, на 2-м — полулунное, в конце 3-го — круглое, при ширине оборота, почти равной высоте, в дальнейшем высота значительно

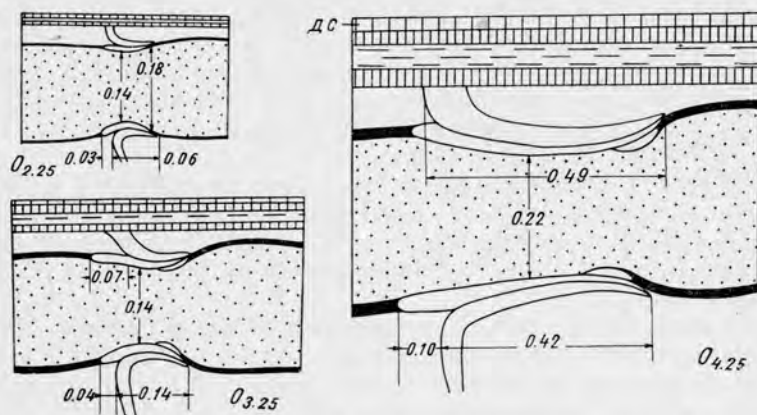


Рис. 43. Род *Beudanticeras*. Изменение септальных трубок в онтогенезе

превышает ширину оборота и раковина становится дисковидной, инволютной, с узкой вентральной стороной и слабовыпуклыми латеральными. Умбилик ступенчатый, узкий.

Род *Beudanticeras* характеризуется следующими чертами. Протококх почти круглого сечения, $D^1=0,49—0,55$; цекум каплевидный ($C_1=0,14$); фиксатор средних размеров (0,17); сифон в начале спирали субцентральный, в конце 1-го — начале 2-го оборота вентрально-краевой, его диаметр увеличивается от 0,07 в начале 1-го оборота до 0,38 в конце 4-го, соответственно относительный диаметр уменьшается от 0,42 до 0,08; септальные трубки прохонантовые, вначале короткие (на 3-м обороте — 0,06), затем в конце 4-го оборота резко удлиняются до 0,42; манжеты расположены внутри трубок и несколько выступают сзади трубки; на первых двух оборотах по 11 септ на обороте, на 3-м — 14, на 4-м — 16; угол первичного пережима 330° , диаметр раковины аммонителлы 0,77—0,99, 1-го оборота — 1,23, 2-го — 2,24; у взрослых особей раковина дисковидная при высоте, резко превышающей ширину оборотов.

5.3. СЕМЕЙСТВО ACONECERATIDAE SPATH, 1923

5.3.1. РОД ACONECERAS HYATT, 1903

(рис. 4, 6, 10, 39, 44; табл. 42)

Материал. *A. trautscholdi* Sinzov (11 экз.), г. Ульяновск. Все экземпляры из отложений нижнего апта, зоны *Deshayesites deshayesi*.

Протококх мелкий, валиковидный, шириной 0,41—0,47, в медианном сечении от круглого до овального; $D^1=0,34—0,38$, $D^2=0,27—0,35$.

Фиксатор от короткого до среднего, длиной 0,08—0,17. Коротким конусом он прикреплен к цекуму, а длинной лентой — к протококху.

Цекум каплевидный или шаровидный; $C_1=0,07-0,13$, $C_2=0,07-0,12$, у трех экземпляров $C_1=C_2$. У экз. 956 цекум окружен тонкой известковой оболочкой. Цекум на всем протяжении до просепты прилегает к вентральной стенке, в 1-й камере он резко сужается и переходит в сифон.

Сифон в начале фрагмокона занимает субцентрально-полюсное положение, в конце 1-го оборота — вентрально-краевое; на всех последующих оборотах сифон плотно прилегает к вентральной стенке. Абсолютный диаметр сифона возрастает постепенно: в начале спирали он равен 0,04—0,06, в конце 1-го оборота — 0,07—0,08, 2-го — 0,10—0,14, 3-го — 0,18—0,29, 4-го — 0,32—0,56. Диаметр сифона в септальной трубке меньше такового в гидростатической камере, в начале 3-го оборота эта разница составляет 0,03, 4-го — 0,07, в конце 4-го — 0,15. Относительный диаметр, наоборот, уменьшается в онтогенезе: в начале спирали он равен 0,50, в конце 1-го оборота — 0,25, 2-го — 0,16, 3-го — 0,10, 4-го и 5-го — 0,07—0,08 высоты оборота.

Органическая оболочка сифона сзади септальной трубки обызвествлена и переходит в манжету. Задний конец органической оболочки внутри септальной трубки прикреплен к манжете с помощью аннулярного валика. У экз. 203 видна тонкая мембрана, соединяющая сифон с вентральной стенкой.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта прикрепляется к протоконху, образуя короткую кромку, которая упирается в цекум; примасепта расположена на расстоянии около 0,10 мм от просепты. На 1-м обороте 10—14 септ, на 2-м — 12—18, на 3-м — 15—23, на 4-м — 19—26. Жилая камера у одних (3 экз.) занимает часть 4-го и часть 5-го оборотов, при этом на 4-м обороте у одного было 9, у другого — 11, у третьего — 13 септ. У других (5 экз.) жилая камера расположена на 5-м обороте, на котором имелось 4,6 и 15 септ; у двух экземпляров жилая камера занимает полностью 5-й оборот. У двух экземпляров на боковых сторонах расположены короткие ушки, которым на раковине соответствуют изгибы линий нарастания. На вентральной стороне имеется клиновидный выступ. Вдоль устьевого края проходит гладкая полоска шириной 0,5 мм (экз. 205). Жилая камера занимает около 210°. У экз. 205 внутри жилой камеры около устья сохранился челюстной аппарат.

Расстояния между септами увеличиваются постепенно: на 1-м обороте от 0,08 до 0,25, на 2-м — от 0,20 до 0,56 (у одного экземпляра сокращается до 0,11), на 3-м — от 0,34 до 1,16, на 4-м — от 0,63 до 2,25 (см. рис. 39).

Первые пять септальных трубок ретрохоанитовые, остальные прохоанитовые. Длина септальных трубок в конце 1-го оборота 0,007, 2-го — 0,03, 3-го — 0,08—0,13, 4-го — 0,23—0,29, на 5-м — до 0,40, причем часть септальной трубки, прилегающая к вентральной стенке, короче дорсальной части (на 4-м обороте эти размеры соответственно равны 0,14 и 0,20, на 5-м — 0,30 и 0,40). Отношение длины септальной трубки к длине сифона в камере на 1-м обороте равно 0,15—0,20, на 2—5-м — колеблется в пределах 0,10—0,15 (рис. 44).

Манжеты короткие и, как правило, не превышают длины септальных трубок, лишь изредка слегка выступают назад. Почти у всех септальных трубок внутри наблюдается аннулярный валик, особенно четко выраженный на 4—5-м оборотах.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик не очень четкий, длиной от 0,10 до 0,17 при толщине 0,01—0,03. Угол первичного пережима от 275 до 365°. Протоконх и 1-й оборот гладкие, 2-й оборот гладкий, с неясно выраженными линиями нарастания, на 3-м и 4-м

оборотах они становятся более четкими. На 5-м обороте ясно видны серповидно изогнутые ребра, отражающие очертание устьевого края, у привентральной стороны они образуют дуговидный изгиб, направленный назад. В начале 3-го оборота вдоль вентральной стороны появля-

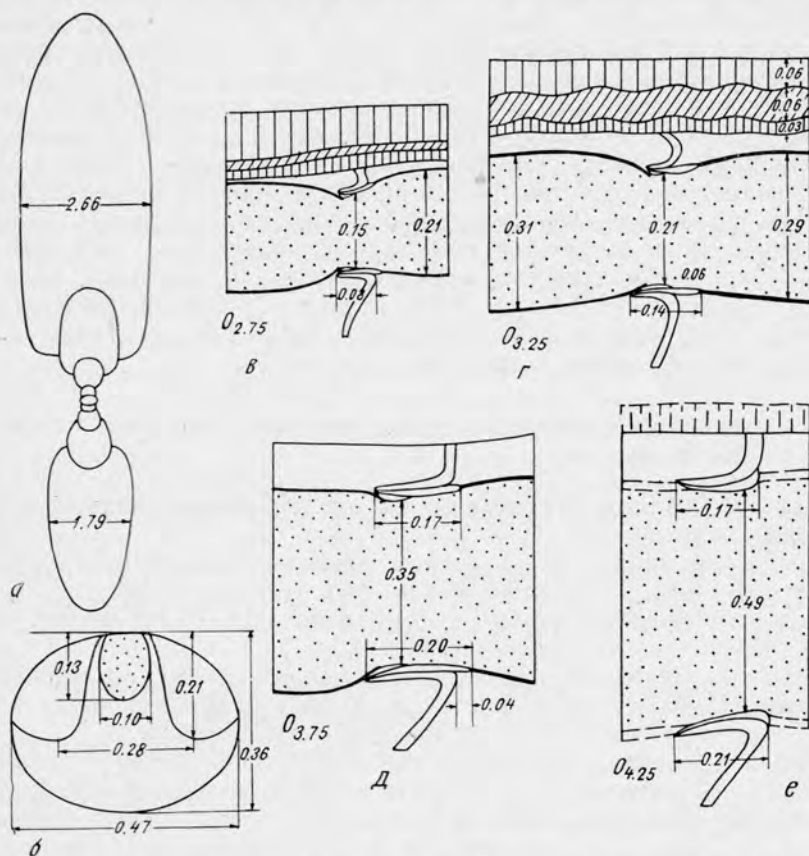


Рис. 44. Род *Асопескeрас*: а — поперечное сечение, б — протоконх, вид с вентральной стороны, в—е — развитие септальных трубок в онтогенезе

ется киль, размеры которого постепенно увеличиваются. Киль сопровождается мелкими бугорками.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,64—0,90, $D_1=0,73—0,90$, $D_2=1,81—2,36$. Диаметр остальных оборотов значительно варьирует.

Изменения диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов

№ экз.	D^1	D^2	$D_{ам}$	D_1	D_2	D_3	D_4
201	0,35	0,27	0,64	0,73	1,81	5,15	14,7
210	0,35	0,28	0,67	0,81	2,02	5,75	16,0
20	0,34	0,28	0,67	0,83	1,90	5,07	13,9
79	0,34	0,29	0,76	0,87	2,09	5,75	15,4
125	0,34	0,31	0,74	0,87	2,14	6,00	15,1
212	0,34	0,28	0,64	0,80	2,04	5,75	15,5
1081	0,35	0,29	—	0,87	2,03	5,30	—
1025	0,35	0,29	0,71	0,84	2,04	5,56	15,25
956	0,36	0,31	—	0,83	1,96	5,25	—
211	0,36	0,35	0,90	0,90	2,36	7,00	17,0
70	0,38	0,29	0,69	0,85	1,97	5,15	13,8

Раковина дисковидная, начиная с 4-го оборота высота значительно превосходит ширину оборота. Внутренняя высота оборота в начале спирали равна 0,06—0,08, $v_1=0,21-0,32$, $v_2=0,57-0,94$, $v_3=1,88-2,80$, $v_4=5,10-6,50$.

Род *Asopesceras* характеризуется следующими чертами. Протоконх мелкий, валиковидный, шириной 0,41—0,47, $D^1=0,34-0,38$; фиксатор короткий или средний (0,08—0,17); цекум каплевидный или шаровидный, в сечении овальный, $C_1=0,07-0,11$. Сифон в начале субцентральный, в конце 1-го оборота вентрально-краевой, его диаметр увеличивается от 0,07—0,08 в конце 1-го оборота до 0,32—0,56 в конце 4-го; относительный диаметр изменяется соответственно от 0,25 до 0,07—0,08. Септальные трубки на первой половине оборота ретроантитовые, затем проантитовые, короткие, на 5-м обороте их длина до 0,40, относительная длина на 2—5-м оборотах составляет 0,10—0,15; манжеты лежат внутри трубок; часть, выступающая сзади, короткая. Угол первичного пережима от 275 до 365°; диаметр раковины аммонителлы 0,64—0,90, 1-го оборота 0,70—0,90, 2-го — 1,81—2,36, диаметры остальных оборотов варьируют в широких пределах.

5.3.2. ПОД *SANMARTINOCERAS BONARELLI*, 1921

(рис. 4, 10)

Материал. *Sanmartinoceras* sp. (2 экз.); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; верхний апт.

Протоконх мелкий, в медианном сечении от круглого до овального; $D^1=0,42-0,45$, $D^2=0,35-0,38$ (см. рис. 4).

Фиксатор средней длины — 0,14, в сечении имеет форму узкого конуса, переходящего в тонкий тяж.

Цекум каплевидный; $C_1=0,10-0,11$, $C_2=0,10-0,11$, в сечении шаровидный ($C_1=C_2$); около просепты, резко сужаясь, переходит в сифон. Цекум окружен толстой органической оболочкой.

Сифон в начале фрагмокона занимает субцентральный положение и в последней четверти 1-го оборота становится вентрально-краевым. Абсолютный диаметр сифона в конце 1-го оборота равен 0,08—0,10, 2-го — 0,14, 3-го — 0,34, в середине 4-го достигает 0,45. Так же, как у многих аммонитов, диаметр сифона в камере несколько больше, чем при прохождении септальной трубки. Например, на 4-м обороте диаметр в камере равен 0,53, в септальной трубке — 0,42, т. е. разница составляет 0,11. Относительный диаметр сифона в конце 1-го оборота 0,20, 2-го — 0,16, 3-го — 0,13, в середине 4-го — 0,10. Сифон не расположен постоянно в плоскости симметрии.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте 14—15 септ, на 2-м — 19, на 3-м — 17, на 4-м — 19. У экз. 701 фрагмокон состоит из 46 септ — на 3-м обороте 13 септ (225°), и далее расположена жилая камера; у экз. 711 фрагмокон занимает 4 оборота и состоит из 70 септ, 5-й оборот занят жилой камерой.

Расстояние между просептами 0,11, на 1-м обороте оно колеблется от 0,11 до 0,28, на 2-м — от 0,18 до 0,63, на 3-м — от 0,49 до 1,12. Просепта прикреплена почти к самому краю дорсальной стенки протоконха, образуя короткую кромку, которая упирается в цекум.

Септальные трубки с самого начала проантитовые, короткие; длина септальной трубки у 3-й септы 0,03, отношение ее длины к размерам необызвествленной части сифона равно 0,20. В конце 1-го оборота трубка остается короткой (0,03), относительная длина уменьшается до 0,13, в середине 3-го оборота длина трубки составляет 0,07, относительная длина 0,10; на 4-м обороте увеличивается до 0,49. Манжеты

короткие, расположены внутри трубок; на 2—3-м оборотах выступающая сзади часть манжеты равна 0,01—0,03, на 4-м обороте манжеты расположены внутри трубки. Задний конец манжеты соединен с органической оболочкой сифона. Внутри передней части септальной трубки расположен аннулярный валик, от которого начинается органическая оболочка сифона.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха тонкая — 0,01; первичный валик удлинённый — 0,28, при толщине 0,02; первичный пережим выражен нечетко, его угол 300° . Толщина стенки на 2-м обороте 0,04, на 3-м — раковинный слой не сохранился.

Протоконх и первые два оборота гладкие. Из-за отсутствия раковины нет данных о скульптуре.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,84—0,86, $D_1=1,01$ —1,09, $D_2=2,42$ —2,49, $D_3=6,75$ —6,80, $D_4=17,6$. Раковина дисковидная, инволютная, высота в начале спирали 0,11, $v_1=0,35$, $v_2=0,84$, $v_3=2,60$, $v_4=4,45$.

Род *Sanmartinoscegas* характеризуется следующими чертами. Протоконх мелкий, $D^1=0,42$ —0,45; фиксатор средний — 0,14; цекум каплевидный, $C_1=0,10$ —0,11. Сифон в начале субцентральный, в конце 1-го оборота вентрально-краевой, диаметр увеличивается от 0,08—0,10 в конце 1-го до 0,45 в середине 4-го оборота, относительный диаметр изменяется соответственно от 0,20 до 0,10. Септальные трубки проханитовые, короткие, от 0,03 в конце 1-го оборота до 0,10 в конце 3-го и до 0,49 на 4-м. Манжеты лежат внутри трубок или слегка выступают сзади. Угол первичного пережима 300° ; диаметр раковины аммонителлы 0,64—0,90, 1-го оборота — 1,01—1,09, 2-го — 2,42—2,49, диаметры остальных оборотов варьируют в широких пределах.

5.4. СЕМЕЙСТВО DESHAYESITIDAE STOYANOW, 1949

5.4.1. РОД DESHAYESITES KASANSKY, 1914

(рис. 5, 11, 13е, 45, 46; табл. 35)

Материал. *D. deshayesi* Leym.: Северный Кавказ (12 экз.), г. Ульяновск (3 экз.); *D. robustocostatus* I. Mich.: Северный Кавказ (1 экз.); *Deshayesites* sp.: Северный Кавказ (6 экз.). Все экземпляры из нижнего апта.

Протоконх шаровидной формы, сечение от круглого до поперечно-эллиптического (см. рис. 5); $D^1=0,48$ —0,56, $D^2=0,39$ —0,45 (8 изм.). Ширина протоконха 0,52—0,56, отношение ширины к диаметру 1,06—1,08.

Фиксатор в виде бокала и тонкой ленты, длиной 0,10—0,21, иногда он лежит вне плоскости симметрии.

Цекум каплевидный овального сечения; $C_1=0,10$ —0,18, $C_2=0,08$ —0,11.

Сифон в первых трех-четырёх камерах занимает почти центральное положение, далее субцентральный и в начале или с середины 2-го оборота — вентрально-краевой (у экз. 668); у 3-й септы толщина сифона 0,08, расстояние от стенки протоконха 0,06, от вентральной стенки — 0,04. У 13-й септы (начало 2-го оборота) сифон прилегает плотно к вентральной стенке, его диаметр 0,14 (см. рис. 11). Диаметр сифона постепенно увеличивается: в начале спирали он равен 0,07—0,08, в конце 1-го оборота — 0,08—0,10, в конце 2-го — 0,17—0,22, 3-го — 0,28—0,33, 4-го — 0,56, 5-го — 0,85. Относительный диаметр в начале спирали составляет 0,55, в конце 1-го оборота 0,28, 2-го — 0,20, 3-го — 0,15, 4-го — 0,09. На 5-м обороте 0,06—0,08.

В каждой гидростатической камере передний конец оболочки си-

фона переходит в короткую манжету, а задний входит в септальную трубку и прикрепляется к ней изнутри с помощью небольших аннулярных отложений.

Изредка внутри сифона сохраняются реликты мягких тканей. У экз. 1026 на 1-м обороте наблюдается внутрисифональный сосуд, начинающийся вздутием, расположенным в цекуме; описываемый сосуд в 3—4 раза тоньше самого сифона. В некоторых камерах наблюдаются сифональные мембраны. Иногда пространство между септой и сифональной мембраной выполнено органической тканью (экз. 1026, 1027).

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта короткие, сближены, часто соприкасаются, кромка короткая. На 1-м обороте насчитывается 10—13 септ, на 2-м — 12—14, 3-м — 14—20, 4-м — 13—23, 5-м — 16—17, 6-м — 16 (1 экз.). Обычно на 5-м обороте расположена жилая камера; у одного экземпляра (экз. 1026) она занимает 4-й оборот, у другого — 7-й. Размер жилой камеры установить не удалось.

По числу септ на 3-м и 4-м оборотах намечается две группы: у одной число септ равно 14—16, у другой — 18—23. Пока трудно ответить на вопрос, с чем связана такая частота септ.

Изменение числа септ на оборот у р. *Deshayesites*

	№ экз.	O ₁	O ₂	O ₃	O ₄	O ₅	O ₆	O ₇
<i>D. robustocostatus</i>	61	12	13	15	15	15	16	1+ж. к.
<i>D. deshayesi</i>	959	11	13	14	13	7+обл.*	—	—
»	978	11	14	18	20	17+ж. к.	—	—
»	980	10	10	15	15	2+ж. к.	—	—
»	1026	—	14	17	11+ж. к.	—	—	—
»	1027	10	11	13	17	—	—	—
»	668	11	13	14	16	3+ж. к.	—	—
»	722	13	14	20	23	2+ж. к.	—	—
»	976	11	12	16	8+обл.	—	—	—
»	954	11	13	14	19	обл.	—	—

* Фрагмokon обломан, неполный.

Расстояние между септами на первых двух оборотах увеличивается очень медленно; на 3-м и 4-м оборотах эти расстояния возрастают, что находит отражение на кривой, но расстояния между септами остаются более или менее равными (рис. 45).

Направление септальных трубок у просепты и примасепты не установлено; в середине 1-го оборота видны короткие прохеоанитовые трубки длиной 0,08, на 2-м обороте их длина увеличивается до 0,11, на 3—4-м составляет 0,21—0,28, на 5-м — 0,56, причем ветвь, прилегающая к вентральной стенке, обычно несколько длиннее расположенной с дорсальной стороны (в конце 5-го оборота длина соответственно равна 0,56 и 0,49). Манжеты короткие и на всех оборотах кроме последних (5—6-го), как правило, слегка выступают назад за септальные трубки (рис. 46). Септы и септальные трубки имеют пластинчатую микроструктуру.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик имеет пластинчатую микроструктуру, с плавным задним и более резким передним концом, длиной от 0,14 до 0,28 при толщине 0,01—0,03. За ним следует четкий глубокий первичный пережим, расположенный под углом 300°. Стенка раковины утолщается от 0,01 в начале фрагмokonа до 0,35 на 5-м обороте. На 4—5-м оборотах она трехслойная. Протоконах

и первые три оборота гладкие, в середине 4-го оборота на боковой стороне появляются ребра, дугообразно изогнутые вперед; посередине боковой стороны они раздваиваются и переходят вентральную стенку без перерыва; в отдельных случаях одна ветвь отделяется и остается

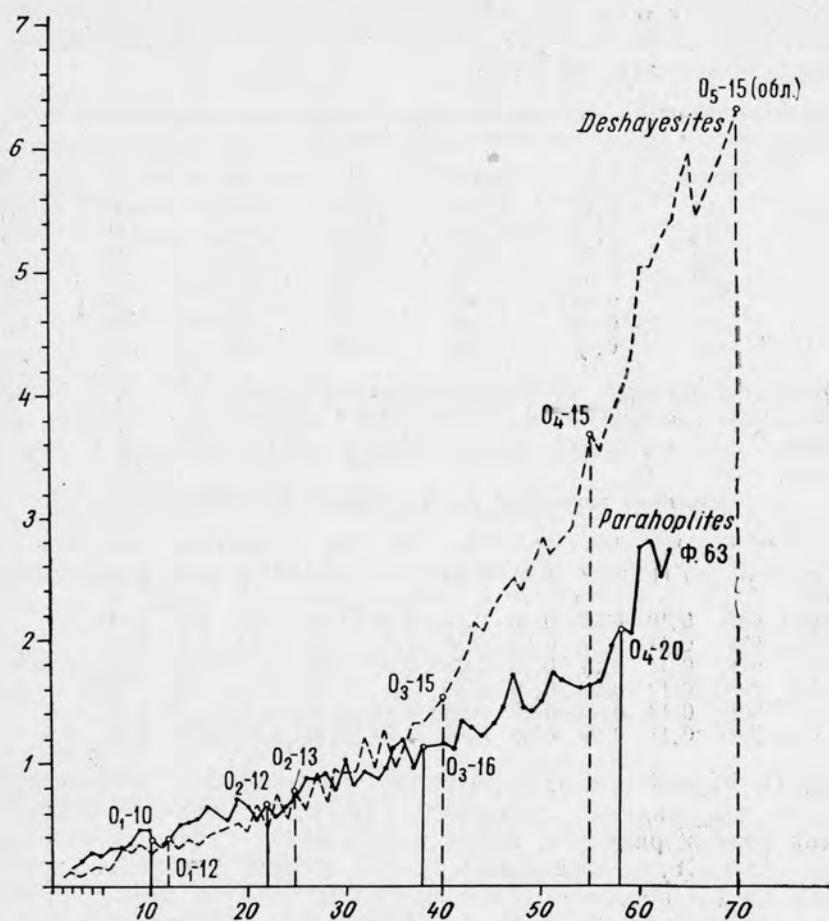


Рис. 45. Кривые межсептальных расстояний у *Deshayesites* и *Parahoplites*

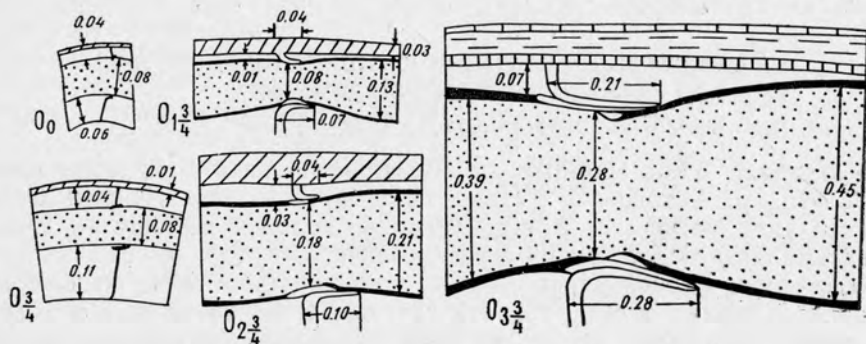


Рис. 46. Род *Deshayesites*. Изменение септальных трубок в онтогенезе

свободной. Ребра образованы за счет трех слоев, внутренний призматический слой нового оборота следует изгибам ребер.

Форма раковины и размеры. Раковина дисковидная. Диаметр раковины аммонителлы 0,91—1,09; $D_1=1,10$ —1,30, $D_2=2,10$ —2,90, далее сильно варьирует. Зависимость между диаметром протоконха и размером последующих оборотов установить не удалось, можно только говорить о корреляционной связи между диаметром протоконха, аммонителлы и первых двух оборотов.

Изменение диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов р. *Deshayesites*

	№ экз.	D^1	$D_{ам}$	D_1	D_2	D_3	D_4
<i>D. deshayesi</i>	652	0,48	0,91	1,10	2,60	6,10	14,70
»	959	0,52	0,95	1,19	2,80	6,60	17,50
»	976	0,56	1,09	1,30	2,90	6,60	9,60
»	978	0,50	0,95	1,20	2,80	7,30	18,00
»	980	0,49	0,94	1,13	2,33	6,00	14,50
»	668	0,53	0,95	1,20	2,10	6,00	16,00
»	722	0,42	0,91	1,05	2,65	6,60	16,70

Высота оборотов в начале спирали составляет 0,10—0,14 (7 изм.), $v_1=0,20$ —0,24, $v_2=0,29$ —0,39, далее очень изменчива. Особенно большой размах изменчивости высоты оборота наблюдается на 4—5-м оборотах.

Изменение внутренней высоты оборотов р. *Deshayesites*

	№ экз.	V_0	$V_{0,5}$	V_1	$V_{1,5}$	V_2	$V_{2,5}$	V_3	$V_{3,5}$	V_4	$V_{4,5}$	V_5
<i>D. robusto-costatus</i>	61	0,11	0,22	0,29	0,55	0,91	1,34	2,02	2,60	4,60	7,35	10,50
<i>D. deshayesi</i>	652	0,10	0,22	0,35	0,52	0,84	1,29	1,90	3,50	5,00	—	—
»	959	0,11	0,24	0,35	0,56	0,91	1,36	2,27	3,70	6,70	—	—
»	978	0,14	0,22	0,36	0,56	0,95	1,54	2,52	4,00	6,30	9,50	—
»	980	0,13	0,22	0,35	0,59	—	1,32	2,24	3,50	5,00	—	—
»	668	0,13	0,22	0,39	0,53	0,84	1,36	2,07	3,55	6,25	—	—
»	722	0,11	0,20	0,38	0,59	0,95	1,48	2,45	3,60	5,80	9,50	—

Род *Deshayesites* характеризуется следующими особенностями. Протоконх шаровидный, диаметром 0,48—0,56, шириной 0,52—0,56; фиксатор разных размеров; цекум округленный. Сифон вначале центральный, затем субцентральный, на 2-м обороте вентрально-краевой, широкий; на 1-м обороте его относительный диаметр равен 0,36—0,28, на 5-м — 0,06. Угол первичного пережима около 300° ; диаметр раковины аммонителлы 0,91—1,09, 1-го оборота — 1,10—1,30, 2—4-го — колеблется в больших пределах. Септальные трубки короткие, прохонитовые, имеются короткие манжеты и аннулярные валики. Ребра появляются на 4-м обороте. Жилая камера занимает около $3/4$ оборота.

5.5. СЕМЕЙСТВО ACANTHOPLOITIDAE STOYANOW, 1949

5.5.1. РОД ACANTHOPLOITES SINZOW, 1907

(рис. 5, 11, 47, 51; табл. 14, фиг. 1—4; табл. 36, фиг. 2—6)

Материал. *Acanthoploites* sp., Северо-Западный Кавказ: р. Пшеха — 2 экз., р. Хокодзь — 17 экз.; п-ов Мангышлак, колодец Кугусем — 15 экз.; Устюрт — 2 экз.; Туаркыр, колодец Бабаши — 2 экз. Все экземпляры из отложений верхнего апта.

Протоконх валиковидной формы, шириной 0,56—0,74, сечение эллиптическое, яйцевидное или почти круглое; $D^1=0,33$ —0,45, $D^2=0,28$ —0,38; самый маленький протоконх имеет диаметры соответственно 0,33 и 0,28 (экз. 857), самый крупный — 0,45 и 0,38 (экз. 73, 201).

Фиксатор короткий и средний, длина ленты 0,07—0,13. Обычно

около цекума фиксатор имеет вид конической воронки, переходящей в тонкий тяж, который прикрепляется изнутри к протоконху. Иногда сохраняются 2—3 тяжа.

Цекум имеет колбообразную форму длиной 0,28, занимая часть протоконха и две первых камеры; его максимальная ширина в 1-й камере равна 0,15. В 3-й септе цекум переходит в сифон диаметром 0,08. Мedianное сечение цекума круглое или эллиптическое; $\Pi_1 = 0,07-0,10$, $\Pi_2 = 0,07-0,08$. Органическая оболочка тонкая.

Сифон на первой половине оборота занимает почти центральное положение (3—3—4, крайние цифры указывают на расстояние от дорсальной и вентральной стенок, средняя — диаметр сифона), в конце 1-го оборота эти цифры соответственно равны 6—5—3; в середине 2-го оборота сифон занимает привентральное положение и далее — вентрально-краевое. Диаметр сифона в первой половине 1-го оборота равен 0,07—0,08, в конце 1-го — 0,07—0,10, 2-го — 0,13—0,18, 3-го — 0,27—0,38, на 4-м — 0,41—0,56, 5-м — 0,73—0,79, значительно увеличиваясь между септами.

Отношение диаметра сифона к высоте составляет у середины 1-го оборота 0,28—0,39, в конце 1-го — 0,26—0,38, 2-го — 0,20—0,30, 3-го — 0,17—0,20, 4-го — 0,12—0,18, 5-го — 0,06—0,11. Задний конец органической оболочки сифона входит в септальную трубку и прикрепляется к манжете, передний конец сифона также входит внутрь септальной трубки и прикрепляется к аннулярному валику. В онтогенезе относительно слабо изменяется отношение между длиной органической оболочки сифона в камере и длиной септальной трубки и манжеты, т. е. части сифона, заключенной в известковую оболочку (футляр). Эти отношения равны 90 : 10 с небольшими колебаниями в ту или иную сторону, в конце 2-го оборота оно может составлять 84—16.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта на вентральной стороне удалены друг от друга на расстояние 0,07—0,09, у дорсальной стенки протоконха они сближены (см. рис. 5). Кромка длинная, чаще всего упирается в цекум (экз. 651, 624). Просепта имеет призматическую структуру. Структура примасепты не установлена; остальные септы с четко выраженной пластинчатой структурой.

На 1-м обороте насчитывается 14—17 септ, на 2-м — 16—18, на 3-м — 14—18, на 4-м — 12—15, на 5-м — 15—16. Экз. 601 отличается повышенным числом септ — на 2-м и 3-м оборотах соответственно их 22 и 21. Расстояние между септами на 1-м обороте составляет от 0,06—0,11 до 0,15—0,22, на 2-м — 0,18—0,38 и обычно возрастает медленно; после 2-го оборота расстояние увеличивается довольно быстро и кривая резко растет вверх (см. рис. 51); на 3-м обороте оно равно 0,27—1,12, в конце 3-го — начале 4-го оборотов наблюдается два резких уменьшения расстояния между септами. На 4-м обороте расстояния между септами увеличиваются от 1,13 до 2,50, перед жилой камерой четко выражено финальное сближение двух последних септ. На 5-м обороте расстояние возрастает от 2,30—2,60 до 4,00—4,25.

Направление септальных трубок у просепты и примасепты не установлено. У экз. 624 3-я септа имеет прохоанитовую септальную трубку. У экз. 247 сохранилась 6-я септа с прохоанитовой септальной трубкой, у экз. 245 и 675 — только последние септы 1-го оборота, имеющие прохоанитовые септальные трубки. Ретрохоанитовые септальные трубки отсутствуют.

На всех оборотах септальные трубки остаются очень короткими, но абсолютные размеры увеличиваются с возрастом аммонита. Длина трубок на 2-м обороте равна 0,04—0,07, на 3-м — 0,07—0,10, на 4-м — 0,28—0,32, в середине 5-го — 0,35 (рис. 47). Отношение длины септаль-

ной трубки и манжеты к длине камеры изменяется в онтогенезе незначительно: на 2-м обороте — 0,10—0,17, на 3-м — 0,10—0,15, на 4-м — 0,04—0,11, на 5-м — 0,10. Длина манжет изменяется от 0,01—0,04 на 2-м обороте до 0,04—0,07 на 3—4-м. У одного экземпляра (экз. 248) на 5-м обороте сохранилась очень длинная манжета (0,28), почти в 4—5 раз превышающая длину манжет у других экземпляров. При появлении ребер места прикрепления септ попадают на ребра или межреберное пространство; в первом случае длина «ножки» септальной трубки равна высоте ребра, во втором — трубка прилегает непосредственно к стенке раковины. В каждой гидростатической камере передний конец сифональной оболочки переходит в короткую манжету, а задний входит в септальную трубку и прикрепляется к ней изнутри с помощью небольшого аннулярного валика.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха имеет призматическую структуру; призматический слой выклинивается около про-

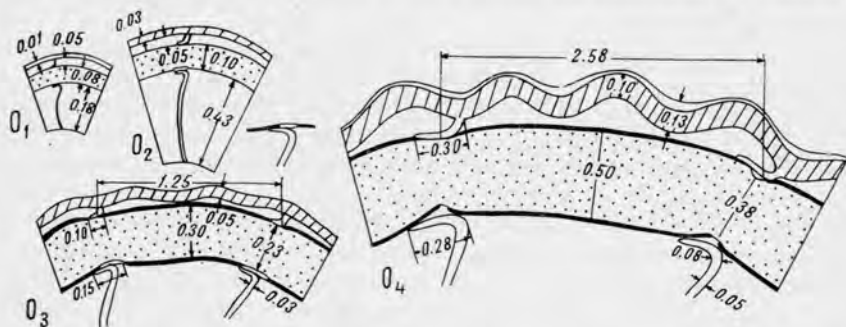


Рис. 47. Род *Acanthohoplites*. Изменение септальных трубок в онтогенезе

септ. Изнутри протоконха, около места прикрепления фиксатора, возникает новый призматический слой, из которого построена стенка 1-го оборота; ее дорсальная часть облекает протоконх. Примерно на расстоянии 270—280° от просепты расположен первичный валик линзовидной формы, длиной 0,13—0,28, толщиной 0,02—0,04. Валик построен из пластинчатых кристаллов карбоната кальция. Первичный пережим расположен на расстоянии 270—280° от просепты. Примерно в последней трети длины валика изнутри раковины появляется призматический слой и несколько позднее перламутровый, за счет которых построена стенка оборотов спирали после валика; на 2-м обороте толщина обоих слоев примерно равная. В начале 3-го оборота появляется внутренний призматический слой; толщина среднего, пластинчатого, слоя в дальнейшем значительно увеличивается и превышает в 3—4 раза толщину призматического слоя. Трехслойное строение стенки сохраняется на последующих оборотах. При образовании каждого нового оборота раковины вентральная стенка предшествующего оборота перекрывается дорсальной стенкой следующего. Дорсальная стенка однослойная, имеет призматическую микроструктуру. На 3-м и 4-м оборотах ее толщина в 2—3 раза меньше толщины вентральной стенки.

Поперечные ребра появляются на 4—5-м оборотах. Ребра возникают за счет изгибов стенки раковины; вначале наблюдаются слабые незакономерные изгибы, затем они становятся ясно выраженными. В образовании ребер участвуют все три слоя. Дорсальная стенка не повторяет изгибов вентральной, а соприкасается с ней в вершинах ребер и тем самым сглаживает внутреннюю поверхность раковины, образуя «мостики». В жилой камере дорсальная стенка утоняется с уда-

лением от последней септы. У имеющихся экземпляров сохранившаяся часть жилой камеры достигает $3/4$ оборота.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,62—0,88 (у экз. 248—0,98), $D_1=0,77-1,09$, $D_2=1,54-2,67$, $D_3=3,85-6,3$; размеры 4-го и следующих оборотов изменяются в больших пределах и, скорее всего, характеризуют отдельные виды или полиморфные особи.

Внутренняя высота оборота в начале спирали равна 0,08—0,11, $v_1=0,24-0,31$, $v_2=0,50-0,64$, $v_3=1,29-1,93$, $v_4=3,20-4,20$, $v_5=6,60-12,25$. Как видно из этих цифр, величина внутренней высоты очень изменчива.

Род *Acanthohoplites* характеризуется наличием валиковидной формы протоконха с диаметром 0,33—0,45, коротким и средним фиксатором (0,07—0,13), состоящим из одного или нескольких тяжей, цекумом овального сечения, колбообразной формы. Сифон относительно толстый, занимает на 1-м обороте центральное положение, в середине 2-го оборота — вентрально-краевое. Абсолютный диаметр сифона возрастает от 0,07—0,08 в начале спирали до 0,79 на 5-м обороте; относительный диаметр, наоборот, уменьшается от 0,40—0,60 у просепты до 0,06—0,10 в конце 5-го оборота. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,62—0,88, угол первичного пережима $270-280^\circ$. Диаметр 1-го оборота составляет 0,77—1,09, 2-го — удваивается, 3-го и последующих — довольно изменчив. Септальные трубки короткие, прохонитовые, манжеты и аннулярные валики короткие. Ребра возникают в начале 4-го оборота за счет трех слоев стенки раковины. Дорсальная стенка образует «мостики» между ребрами.

5.5.2. РОД *COLOMBICERAS* SPATH, 1923

(рис. 5, 11, 13д, 48, 51; табл. 15; табл. 37, фиг. 5)

Материал. *Colombiceras* sp., Северный Кавказ, р. Кума (11 экз.), р. Подкумок (2 экз.); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь (2 экз.). Все экземпляры из среднего апта.

Протоконх валиковидной формы, шириной 0,45—0,51. Медианное сечение эллиптическое, яйцевидное или почти круглое; $D^1=0,35-0,41$, $D^2=0,28-0,34$, у экз. 89 $D^1=0,35$, $D^2=0,25$.

Фиксатор сохранился только у одного экземпляра, длина ленты 0,07.

Цекум круглого или овального сечения; $C_1=0,07-0,10$, $C_2=0,07-0,08$; чаще оба диаметра почти равны или C_1 несколько больше C_2 .

Сифон до середины 1-го оборота занимает центральное положение (4—4—4, где средняя цифра — диаметр сифона, а крайние — расстояния от дорсальной и вентральной стенок), в конце 1-го оборота сифон смещается к вентральной стенке и его размеры и положение определяются как 7—5—3 (где 7 — расстояние от дорсальной стенки), в середине 2-го оборота эти цифры равны 14—6—3, к середине или к концу 2-го оборота сифон занимает вентрально-краевое положение, но отстоит от вентральной стенки на расстояние 0,02—0,03. На 1-м обороте диаметр равен 0,06—0,07, на 2-м — 0,11, на 3-м — увеличивается почти в 2—3 раза — 0,21—0,28, на 4-м увеличивается до 0,42—0,50, на 5-м составляет 0,63—0,91; в камерах диаметр сифона почти в 1,5 раза больше, чем в септальных трубках. Относительный диаметр сифона на 1-м обороте составляет 0,30—0,40, в конце 2-го — 0,24—0,26, 3-го — 0,17—0,19, 4-го — 0,17, в конце 5-го — 0,08—0,12.

Изредка внутри сифона в виде внутрисифонных тяжей сохраняются реликты мягких тканей и сосудов.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта короткие и сближены так, что, прикрепляясь к протоконху, соприкасаются. На 1-м обороте насчитывается 13—14 септ, на 2-м — 15—16, на 3-м — 14—16, на 4-м — 15—17, на 5-м — 15—20. Расстояние между септами на 1-м обороте от 0,10 до 0,20, на 2-м — от 0,15 до 0,36, в конце 3-го оборота резко увеличивается до 1,12, на 4-м обороте возрастает до 2,5, на 5-м — до 4,26; последняя септа в начале 6-го оборота сближена с предшествующей (см. рис. 51).

Направление септальных трубок у просепты не установлено, все остальные — прохеоанитовые, короткие на всех оборотах. В конце 3-го оборота длина септальной трубки составляет 0,6—0,11, в конце 4-го — 0,14, на 5-м — 0,35—0,42, причем обычно длина сохранившейся септальной трубки, прилегающей к вентральной стенке, меньше, чем ее противоположная часть, но иногда вентральная часть бывает больше дорсальной. На 4—5-м оборотах, когда появляются ребра, длина «вентральной ножки» септальной трубки, прилегающей к стенке, зависит от места прикрепления септы; если она прикрепляется к вершине ребра, то длина «ножки» почти равна высоте ребра (у экз. 31 на последнем обороте она равна 0,42), если септальная трубка прикрепляется к межреберному участку, то эта «ножка» очень короткая. Отношение длины септальной трубки и манжеты к длине камеры колеблется в широких пределах: на 3-м обороте оно равно 25 : 75, на 4-м и 5-м — 13 : 87.

Манжеты короткие, их длина на 3-м обороте 0,06—0,07, на 4-м и 5-м сохраняется такой же задний конец. Органическая оболочка сифона переходит непосредственно в манжету. Задний конец органической оболочки прикрепляется к септальной трубке изнутри с помощью аннулярного валика.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик представляет линзовидное утолщение стенки с плавным задним и более резким передним концом и сопровождается первичным пережимом. Угол первичного пережима равен 280—300°.

Ребра появляются в конце 3-го или в начале 4-го оборота и отличаются уплощенной вершиной. В образовании ребер участвуют три слоя вентральной стенки: внутренний призматический, пластинчатый и наружный призматический. Дорсальная стенка образована одним призматическим слоем. Она не повторяет изгибов ребер, а как бы сглаживает поверхность раковины, опирается на вершины ребер, образуя мостики (рис. 48). Дорсальная стенка значительно тоньше вентральной. В жилой камере при удалении от последней септы она постепенно утончается.

Выделяются главные, более крупные, ребра и 4—5 промежуточных. Главные ребра несут крупные латеральные бугорки, от которых отходят обычно два ребра, из них переднее крупнее и шире заднего; впереди главного ребра расположен глубокий пережим. На 4—5-м оборотах сокращается число промежуточных ребер до 1—2; в начале 6-го оборота бугорки и дихотомия ребер исчезают, между главными расположено по одному ребру, не доходящему до умбиликального края. Ширина главных ребер на 4-м обороте 0,4, высота — 0,3, толщина — 0,11; толщина промежуточных ребер (их 3) составляет 0,06—0,07. Дорсальная стенка 5-го оборота, перекрывающая эти ребра, относительно тонкая (0,04), она следует изгибам промежуточных ребер, но образует «мостики» между главными. На 5-м обороте толщина главных ребер увеличивается до 0,17—0,20 при ширине 0,8, толщина промежуточных (их теперь по 4) до 0,13—0,14 при ширине 0,4. Дорсальная стенка 6-го оборота образует «мостики» между всеми ребрами, причем ее

размеры уменьшаются от задней части жилой камеры (0,06) к передней (0,03—0,02).

Жилая камера, вероятно, занимала несколько больше 0,75 оборота.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы сравнительно небольшой — 0,60—0,63; $D_1=0,77-0,85$, $D_2=1,68-2,24$, $D_3=3,7-4,0$, $D_4=8,85-10,00$, D_5 варьирует от 21,4 до 33,00.

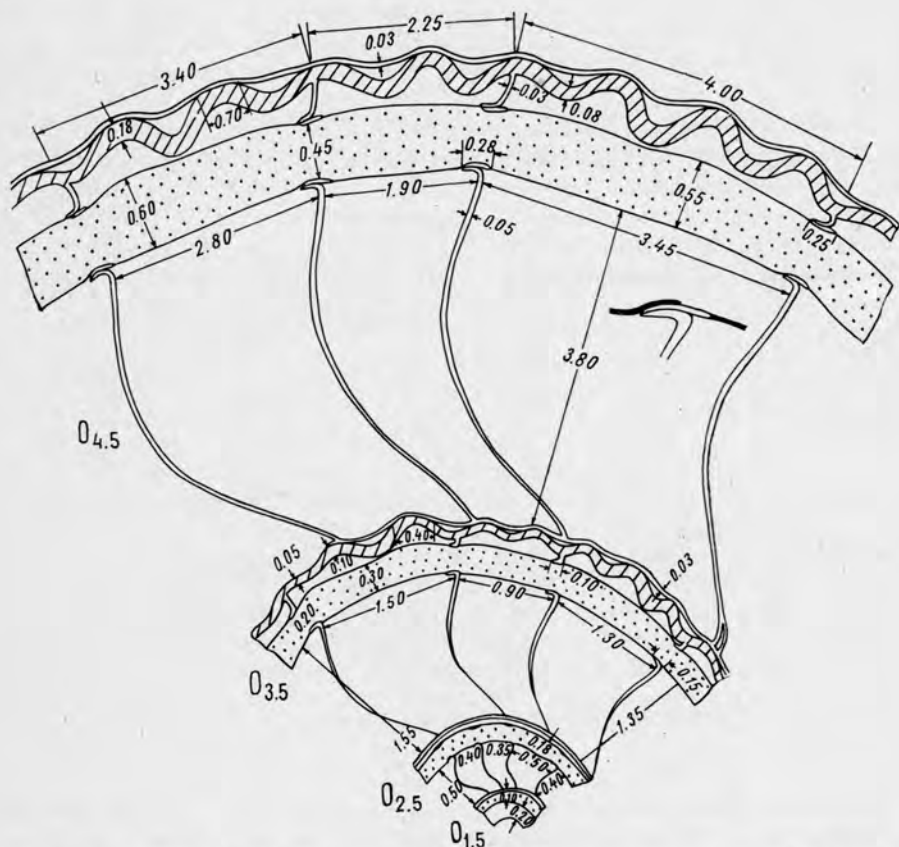


Рис. 48. Род *Colombiceras*. Продольное медианное сечение 2—5-го оборотов. Дорсальная стенка 6-го оборота образует «мостики»

Внутренняя высота в начале фрагмокона составляет 0,07—0,08, в конце 1-го оборота увеличивается до 0,22—0,28, $v_2=0,46-0,56$, $v_3=1,22-1,40$, $v_4=3,08-5,10$, $v_5=7,05-7,70$.

Род *Colombiceras* характеризуется валиковидным протоконхом диаметром 0,35—0,41, круглым или овальным цекумом размером 0,07—0,10, коротким фиксатором (0,07). Сифон занимает до середины 1-го оборота центральное положение, к середине или концу 2-го становится вентрально-краевым; абсолютный диаметр сифона возрастает от 0,06—0,07 в начале спирали до 0,63—0,91 на 5-м обороте; относительный диаметр уменьшается от 0,35—0,43 в середине 1-го оборота до 0,08—0,11 в конце 5-го. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,60—0,63, угол первичного пережима 280—300°. Диаметр 1-го оборота 0,77—0,85, 2-го — удваивается, 3-го — удваивается по сравнению со 2-м. Септальные трубки короткие, прохонанитовые; манжеты короткие, аннулярный

валик имеет форму выступа. Ребра появляются с начала 4-го оборота и отличаются обычно уплощенной вершиной; выделяются главные и промежуточные. Дорсальная стенка образует «мостики» между ребрами.

5.5.3. РОД *NOLANICERAS* CASEY, 1961

(рис. 5, 11, 49, 54; табл. 14, фиг. 5; табл. 36, фиг. 1)

Материал. *Nolaniceras* sp.: Северный Кавказ, р. Кубань (10 экз.); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь (5 экз.); п-ов Мангышлак, колодец Кугусем (1 экз.). Все экземпляры из отложений зоны верхнего апта.

Протоконх валиковидный, шириной 0,70—0,76, сечение овальное или круглое, вентральная стенка несколько уплощенная; $D^1=0,39$ —0,45, $D^2=0,28$ —0,35.

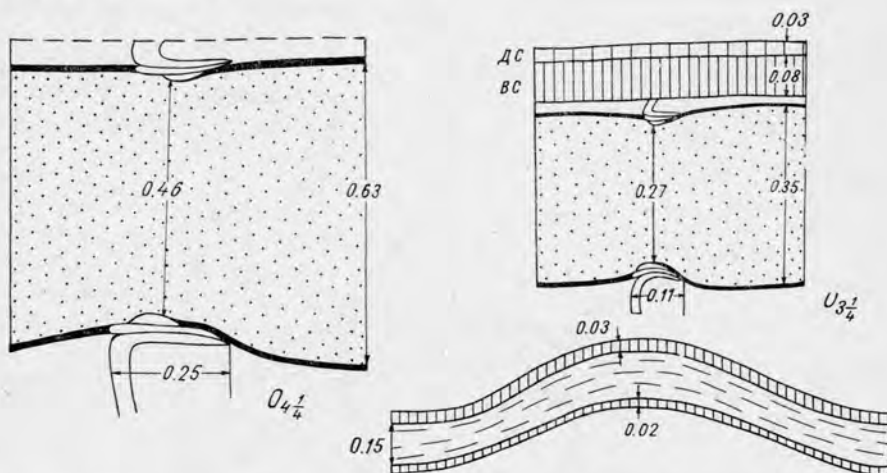


Рис. 49. Род *Nolaniceras*. Строение септальных трубок, вентральной стенки и сифона

Фиксатор короткий и средний — 0,08—0,14, около цекума имеет вид конической воронки, переходящей в тонкий тяж. У экз. 1022 сохранилось 3 тяжа, самый длинный — 0,14, два остальных значительно короче.

Цекум овального сечения; $C_1=0,08$ —0,11, $C_2=0,07$ —0,10. Органическая оболочка тонкая.

Сифон в начале центральный, затем субцентральный и в середине 2-го оборота привентральный и далее вентрально-краевой. У примасепты его диаметр 0,04—0,06, в конце 1-го оборота — 0,08—0,10, 2-го — 0,14—0,21, 3-го — 0,31—0,35, 4-го — 0,49—0,63, на 5-м — 0,73 (рис. 49). Относительный диаметр в начале фрагмокона составляет почти 0,60 высоты оборота, в конце 1-го оборота — 0,30, 2-го — 0,25, 3-го — 0,17—0,20, в конце 4-го — около 0,10 и на 5-м обороте уменьшается до 0,06. Отношение длины известкового футляра (септальная трубка + манжета) к длине органической оболочки сифона в камере на 2-м обороте составляет 24 : 76, на 3-м — 20 : 80, на 4-м — 12 : 88.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта у дорсальной стороны протоконха сближены; кромка короткая, иногда упирается в цекум. На 1-м обороте насчитывается 14—16 септ, на 2-м — 16—19, на 3-м — 16—17 (у экз. 160—22), на 4-м — 17—21.

Септы расположены неравномерно. Просепта удалена от примасепты на вентральной стенке на 0,04; на 1-м обороте расстояние между септами от 0,05 до 0,21, на 2-м — от 0,15 до 0,53, на 3-м — от 0,41 до 1,27, на 4-м — от 1,05 до 2,38, на 5-м — 3,13 и последняя 72-я септа расположена от предыдущей 71-й на расстоянии 2,35 (см. рис. 54). У экз. 966 наблюдается особенно неравномерное расположение септ на 3-м и 4-м оборотах. На 3-м обороте у этого экземпляра расстояние между девятью септами, начиная с 30-й, изменяется следующим образом:

№ септ	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
расстояние	0,35	0,5	0,45	0,65	0,37	0,6	0,45	0,7	0,42	

На 4-м обороте, в его средней части, септы разрежены по сравнению с концом оборота. Часто наблюдается сближение септ по две. В начале 5-го оборота септы расположены более часто.

Септальные трубки короткие, прохонитовые, структура пластинчатая. В середине 2-го оборота их длина составляет 0,04 при длине выступающей сзади манжеты 0,01, в конце 2-го оборота эти размеры соответственно равны 0,07 и 0,03. В конце 3-го оборота длина септальной трубки увеличивается до 0,13, при этом длина привентральной части трубки 0,07, а манжеты 0,06; в конце 4-го оборота длина трубки резко увеличивается и составляет 0,21 (экз. 1020) и 0,34 (экз. 966), наоборот, задний конец манжеты укорачивается до 0,04, а затем располагается внутри трубки. Структура манжеты также пластинчатая.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха с призматической структурой выклинивается около просепт. Призматический слой 1-го оборота начинается около места прикрепления фиксатора изнутри протоконха, постепенно утолщается и замещает стенку протоконха. Около первичного валика, имеющего пластинчатую структуру, призматический слой выклинивается. Первичный валик линзовидной формы, асимметричный, длиной 0,17—0,28 и толщиной 0,02—0,03. Изнутри первичного валика появляется наружный призматический и над ним пластинчатый слои, из которых после первичного пережима построена стенка раковины. Угол первичного пережима равен 270—280°. В конце 2-го оборота толщина наружного призматического слоя равна толщине пластинчатого слоя; в начале 3-го оборота пластинчатый слой утолщается, появляется внутренний призматический. В конце 3-го оборота пластинчатый слой почти в 4 раза больше каждого из призматических. Дорсальная стенка 4-го оборота, перекрывающая 3-й, по размерам равна толщине наружного призматического слоя вентральной стенки 3-го оборота. Толщина вентральной стенки на 3-м обороте равна 0,04—0,06, в конце 4-го увеличивается до 0,18—0,20. Дорсальная стенка следует изгибам ребер, ее толщина колеблется от 0,01 до 0,03.

Слабо выраженные ребра появляются в конце 3-го — начале 4-го оборота; посередине 4-го оборота на 10 мм насчитывается 16 ребер, посередине 5-го — 10. Ребра широкие, симметричные, образованы за счет трех слоев раковины, по ширине они равны межреберным промежуткам.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,73—0,85, $D_1=0,90$ —1,09, $D_2=1,62$ —2,67, $D_3=4,62$ —6,5, размеры 4-го оборота изменяются в больших пределах (11,15—15,80).

Внутренняя высота в начале фрагмокона (у просепты) 0,07—0,11, в конце 1-го оборота колеблется от 0,28 — до 0,41, $v_2=0,66$ —0,88, $v_3=1,57$ —2,18, $v_4=4,10$ —5,60 и $v_5=12,25$ (экз. 540).

Род *Nolaniceras* характеризуется валиковидным протоконхом диа-

метром 0,39—0,45, коротким и средним фиксатором (0,08—0,14), состоящим из трех тяжей, овальным цекумом. Сифон занимает на 1-м обороте центральное и субцентральное положение, на 2-м — вентрально-краевое. Абсолютный диаметр сифона возрастает от 0,04—0,06 в начале спирали до 0,73 на 5-м обороте. Относительный диаметр уменьшается соответственно от 0,60 до 0,06. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,73—0,85, 1-го оборота — 0,90—1,09, 2-го — 1,62—2,67, 3-го — 4,62—6,5. Угол первичного пережима 270—280°. Септальные трубки короткие, прохонанитовые, манжеты короткие, аннулярные валики выражены слабо. Ребра появляются в начале 1-го оборота.

5.5.4. РОД *HYRACANTHOPLITES SPATH*, 1923

(рис. 5, 11, 50, 51; табл. 37)

Материал. *Hyracanthoplites* sp.: Дагестан, р. Акуша — 4 экз., Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха — 2 экз., Северный Кавказ, р. Кубань, р. Уруп — 2 экз., п-ов Мангышлак, колодец Кугусем — 2 экз., Устюрт — 5 экз., Западная Туркмения — 1 экз. Все экземпляры из отложений верхней зоны верхнего апта (клансея).

Протоконх валиковидной формы, шириной 0,66 при диаметре 0,45. Медианное сечение почти круглое, овальное или яйцевидное; $D^1=0,38$ —0,43, $D^2=0,31$ —0,35, у одного экземпляра (экз. 963) $D^1=0,49$, $D^2=0,41$.

Фиксатор состоит из ленты и воронки высотой 0,04, при длине ленты 0,14; полость воронки заполнена органической тканью (экз. 963).

Цекум от овального до почти круглого в сечении; $C_1=0,08$ —0,11, $C_2=0,06$ —0,11.

Сифон в начале 1-го оборота занимает почти центральное положение, в середине его — субцентральное (6—7—3, где 7 — диаметр сифона, 6 и 3 — расстояния от дорсальной и вентральной стенок), в середине 2-го оборота эти цифры равны 23—9—3; таким образом, сифон начиная с середины 2-го оборота занимает привентральное положение (рис. 11). Сифон относительно толстый. В начале спирали его диаметр равен 0,07—0,08, в конце 1-го оборота — 0,08—0,11, 2-го — 0,13—0,18, 3-го — 0,21—0,34, 4-го — 0,42—0,56. Его относительный диаметр в конце 1-го оборота составляет 0,27—0,29, в конце 2-го — 0,18—0,23, 3-го — 0,13—0,17, 4-го — 0,10—0,13. Диаметр сифона, после прохождения через септальные трубки, в гидростатических камерах расширяется.

Изредка внутри сифона сохраняются остатки мягких тканей, имеющих вид сосудов или тяжей. У экз. 1083 внутри цекума наблюдается органическое шаровидное образование, переходящее в тяж, тянущийся на 1-м и части 2-го оборота.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта короткие, утолщенные, сближенные и при прикреплении к протоконху почти соприкасаются. На 1-м обороте насчитывается 15—16 септ, на 2-м — 16—18, 3-м — 16—17, 4-м — 16—20. У одного экземпляра (экз. 1082) на 2—4-м оборотах соответственно 20—20—21 септ. Часто септы расположены неравномерно; так, у экз. 81 на 4-м обороте расстояние между последующими восемью септами, измеренное вдоль вентральной стенки, изменяется следующим образом: 1,35; 1,65; 1,37; 1,87; 1,42; 2,25; 1,75; 2,0. У экз. 974 последняя септа в 2—3 раза тоньше предыдущих, по-видимому, ее секрция не завершилась к моменту гибели животного. Расстояние между просептой и примасептой равно 0,03 (экз. 963), на 1-м обороте колеблется от 0,06 до 0,27, на 2-м — от 0,25 до 0,57, на 3-м — от 0,57 до 1,57, на 4-м — от 1,53 до 2,83, на

5-м — от 2,18 до 4,20. Кривая (рис. 50) иллюстрирует неравномерность расстояний между септами, особенно на 3—5-м оборотах.

Направление септальных трубок у просепты и примасепты не установлено, все остальные прохеоанитовые. На всех оборотах они короткие. На 2-м обороте их длина составляет 0,07—0,08, на 3-м — 0,12—0,14, на 4-м — 0,22—0,31 (рис. 51); относительная длина (отношение длины септальной трубки к длине камеры) на 2-м обороте 0,17—0,18, на 3—4-м — 0,11—0,13. В каждой гидростатической камере передний конец сифональной оболочки переходит в короткую манже-

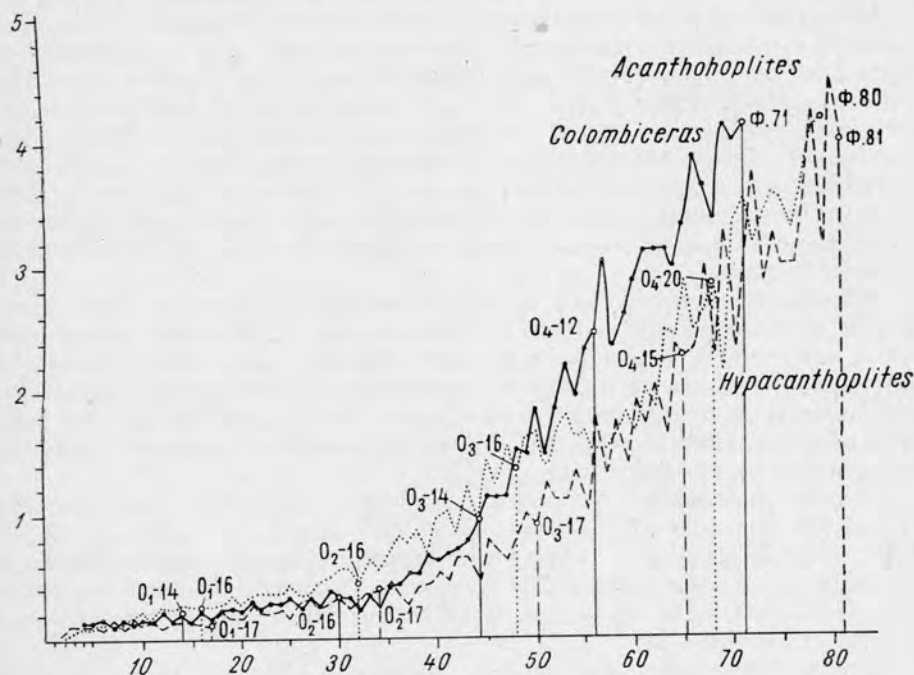


Рис. 50. Семейство Acanthohoplitidae. Кривые межсептальных расстояний

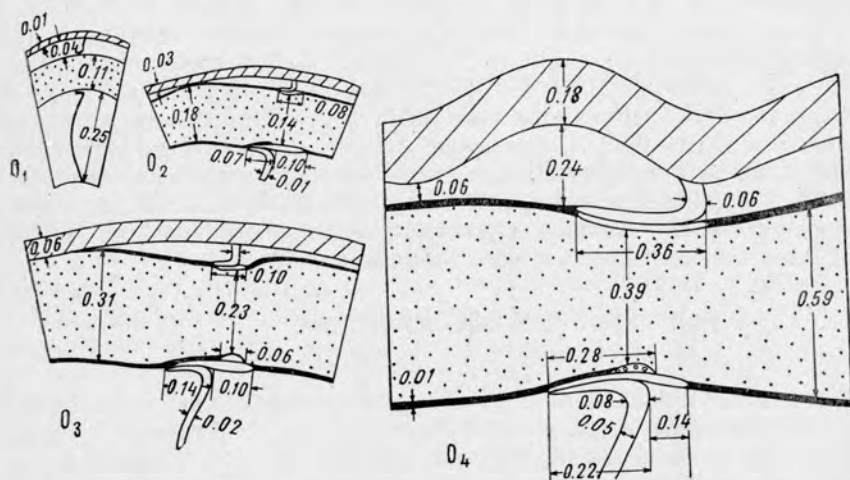


Рис. 51. Род Hypacanthoplitites. Изменение септальных трубок в онтогенезе

ту, а задний входит в септальную трубку и прикрепляется к ней изнутри с помощью небольших аннулярных валиков. Манжеты короткие, как правило, не превышают длины септальных трубок; они прикрепляются к задней части септальных трубок и выступают позади них.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик длиной 0,27—0,28 при максимальной толщине 0,03—0,04; на некоторых экземплярах не выражен. Угол первичного пережима 260—270°. Протоконх и первые три оборота гладкие. Первые заметные ребра появляются в конце 3-го или в начале 4-го оборота. У экз. 35 стенка раковины до 4-го оборота тонкая; на 4-м обороте она резко утолщается и возникает первое ребро, образующееся за счет изгиба стенки и ее утолщения. Следующие три ребра возникают аналогичным образом через две с половиной камеры друг от друга. Через три камеры от последнего ребра располагаются три сближенных ребра. Все последующие ребра образованы аналогичным путем, т. е. за счет изгиба и утолщения стенки. Вдоль умбиликальной стенки наблюдаются утолщения ребер. Кроме главных ребер выделяются промежуточные, не доходящие до пупка. Вентральная сторона уплощенная, ребра пересекают ее, ослабевая, или переходят, сохраняя размеры. В местах перегиба развиты часто вентрально-латеральные бугорки.

Стенка раковины, судя по наблюдениям в световом бинокуляре, на 3-м и последующих оборотах трехслойная. Наружный призматический слой тонкий, внутренний призматический также очень тонкий, на дорсальной стороне не образует «мостиков», которые наблюдались у *Colombiceras* и *Acanthohoplites*, а следует изгибам ребер предшествующего оборота. Перламутровый слой на 4—5-м оборотах в 4—5 раз толще каждого из призматических.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,73—0,92, $D_1=1,06-1,15$, $D_2=1,83-2,79$, $D_3=4,15-7,10$, $D_4=9,30-16,66$. Жилая камера у изученных экземпляров начиналась либо на 4-м, либо на 5-м или даже 6-м оборотах. У одного экземпляра сохранился устьевый край, прямой, слегка отогнутый назад. Размеры жилой камеры около 180—200°.

Внутренняя высота в начале спирали 0,10—0,17, $v_1=0,28-0,42$, $v_2=0,90-1,04$, $v_3=1,99-2,42$, $v_4=5,65-5,80$.

Род *Nupacanthoplites* имеет валиковидный протоконх, шириной 0,66; фиксатор в виде бокала и ленты общей длиной 0,07—0,18; цекум круглый или овальный. Сифон от центрального в начале спирали до вентрально-краевого с конца 2-го оборота. Относительный диаметр сифона изменяется от 0,40—0,70 в начале 1-го оборота до 0,09—0,15 в конце 4-го. Угол первичного пережима 260—270°. Диаметр раковины аммонителлы 0,73—0,92. Септальные трубки короткие, прохоанитовые, сопровождаются короткими манжетами и аннулярными валиками. Скульптура появляется в конце 3-го — начале 4-го оборота, главные ребра несут умбиликальные и вентро-латеральные бугорки. Жилая камера занимает несколько более половины оборота.

5.5.5. РОД *DIADOCHOCERAS* NYATT, 1900

(рис. 5, 11, 52, 54; табл. 16, фиг. 1; табл. 38, фиг. 3, 4)

Материал. *Diadochoceras* sp.: Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь (15 экз.), Северный Кавказ, р. Кубань (1 экз.), Туаркыр, Бабаши (1 экз.). Все экземпляры из отложений верхнего апта (клансея).

Протоконх валиковидной формы, шириной 0,56—0,63. В сечении овальный или почти круглый, с более уплощенной стороной, к которой прилегает цекум; $D^1=0,38-0,45$, $D^2=0,29-0,38$.

При просмотре протоконха (экз. 7840), просветленного в глицерине, виден фиксатор и цекум. Фиксатор в виде конического бокала высотой 0,11 и отходящей от него тонкой трубки длиной 0,14; цекум расположен в вершине вентрального седла просепты, ширина его и диаметр равны 0,14.

Фиксатор в аншлифах имеет вид широкого бокала и ленты, отходящей от него, общей длиной 0,08—0,25.

Цекум в сечении круглый или овальный; $\Pi_1=0,07-0,10$, $\Pi_2=0,07-0,10$.

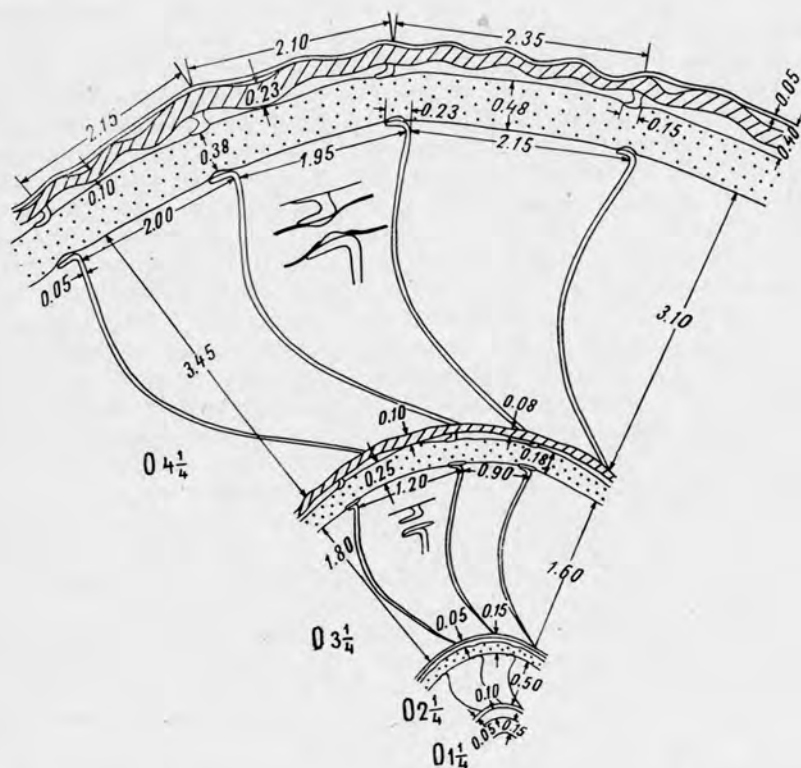


Рис. 52. Род *Diadochoceras*. Продольное медианное сечение 2—5-го оборотов

Сифон. У просепты цекум сжат и переходит в сифон, который на первой половине оборота занимает центральное положение (рис. 52), к концу 1-го оборота становится субцентральный (9—5—3, где крайние цифры — расстояние от дорсальной и вентральной стенок), в середине 2-го оборота сифон смещен к вентральной стенке (16—5—4), а в конце становится уже вентрально-краевым (27—11—2), но к стенке вплотную не прилегает (см. рис. 11).

Сифон относительно толстый, у просепты его диаметр равен 0,06—0,07, в конце 1-го оборота — 0,07—0,10, 2-го — 0,15—0,20, 3-го — 0,25—0,38, 4-го — 0,46—0,74. Относительный диаметр в начале спирали равен 0,50—0,66, в середине 1-го оборота он составляет 0,29—0,45 высоты оборота, в конце — 0,20—0,35, в середине 2-го — 0,19—0,29, в конце — 0,18—0,30, в середине 3-го — 0,18—0,25, в конце — 0,14—0,20, в середине 4-го — 0,15—0,16, в конце его — 0,11—0,16.

В каждой гидростатической камере передний конец сифональной оболочки переходит в манжету, а задний входит в септальную трубку и прикрепляется к ней изнутри с помощью небольших аннулярных отложений. Внутри сифона изредка сохраняются остатки мягких тканей; так, у экз. 619 на 1-м и 3-м оборотах наблюдается тонкий внутрисифональный тяж, начинающийся вздутием в цекуме.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта короткие, сближенные. Просепта прикрепляется на небольшом расстоянии от конца протоконха и образует короткую кромку (см. рис. 5).

На 1-м обороте обычно насчитывается 14—15 септ, на 2-м — 14—18, 3-м — 13—15, на 4-м — 13—17; экз. 609, 620 и 622 отличаются увеличенным числом септ на каждом обороте: на 1-м обороте у двух насчитывается по 18 септ, у одного — 15, на 2-м — 17, 18 и 20, на 3-м — 17, 19, 20, на 4-м — 22 и 23 септы. Часто септы расположены неравномерно. У первой группы в фрагмоконе построено 64 и 67 септ (4 полных оборота и часть 5-го). На каждом обороте расстояние между септами возрастает медленно и изменяется от 0,08—0,10 в начале спирали до 0,20—0,21 в конце 1-го оборота, на 2-м обороте расстояние минимальное 0,14, максимальное — 0,42, на 3-м — расстояния увеличиваются значительно быстрее и достигают 1,32—1,37 в конце оборота, на 4-м — расстояния изменяются от 0,82 до 2,58. На 5-м обороте у экз. 613 перед жилой камерой наблюдается финальное сближение септ (см. рис. 54), у экз. 635 подобное сближение не наблюдается. У экз. 653 септы на 4-м обороте расположены редко, а в начале 5-го семь последних септ сближены. У второй группы (с частым расположением септ) в фрагмоконе аммонит построил 83 септы (на 4-х полных оборотах и части 5-го). Расстояние между септами на первых двух оборотах возрастает медленно, на 3-м несколько быстрее, но медленнее, чем у первой группы. В начале 4-го оборота наблюдается резкое уменьшение расстояния между септами — до 0,57, а затем вновь увеличение до 1,22; в конце оборота — 1,80, на 5-м обороте (8 септ) финальное сближение выражено слабо.

Септальные трубки короткие, прохоанитовые. В конце 2-го оборота их длина равна 0,03, посередине 3-го оборота — 0,07, в конце его — 0,10—0,15, в конце 4-го — 0,21—0,28, в середине 5-го — 0,31; относительные размеры септальных трубок (отношение длины трубки к размерам гидростатической камеры) в конце 2-го и 3-го оборотов равно 0,08, в конце 4-го — 0,10, посередине 5-го — 0,13. На 4-м обороте наблюдаются септальные мембраны. Манжеты на всех оборотах, как правило, не превышают длины септальных трубок и остаются короткими. В конце 3-го оборота (экз. 653) длина задней части манжеты равна 0,07, в конце 4-го — 0,21. Но в отдельных случаях наблюдается иная картина; так, у *D. rotundum* (экз. 930) в средней части 4-го оборота две септальные трубки обладают длинными манжетами (в 1,5—2 раза длиннее септальных трубок), направленными назад.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха имеет призматическую структуру; призматический слой выклинивается около первичного валика, образованного за счет пластинчатого слоя.

Первичный валик удлиненно-линзовидный, длиной до 0,21 при толщине 0,03; он сопровождается глубоким первичным пережимом (угол 260—270°). Под пластинчатым слоем первичного валика начинается наружный призматический слой и под ним — пластинчатый, образующие стенку конца 1-го (после первичного пережима) и части 2-го оборота, причем вначале толщина наружного призматического слоя почти в 2 раза толще пластинчатого, затем они становятся равными; в конце 2-го оборота появляется внутренний призматический слой; стенка всех

остальных оборотов трехслойная. На 3-м обороте толщина пластинчатого слоя в 2 раза больше каждого из призматических (1—2—1).

Протоконы и первые три оборота гладкие. Первые ребра в виде небольшой складки раковинного слоя появляются в конце 3-го — начале 4-го оборота, при этом пластинчатый слой слегка утолщается. Через 30° от первого ребра появляется второе. На 4-м обороте можно различать главные, более широкие, и промежуточные, более узкие, ребра. Главные ребра несут по одному сильному латеральному, слабо выраженному умбиликальному и довольно сильному вентральному бугоркам. В конце 5-го оборота дорсальная стенка не следует изгибам ребер 4-го оборота, а образует «мостики» между вершинами ребер, тем самым сглаживая полость жилой камеры.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,70—0,80, $D_1=0,84$ —1,09, D_2 в 2—2,5 раза больше — 1,82—2,66, D_3 удваивается или утраивается (4,20—6,10), D_4 от 11,00 до 16,85.

Высота оборота в начале спирали равна 0,07—0,11, $v_1=0,25$ —0,39, $v_2=0,56$ —0,85, $v_3=1,43$ —2,17, $v_4=3,20$ —5,50, причем наблюдается прямая зависимость между высотой оборота и диаметром раковины: у раковины с минимальным диаметром минимальная высота: $D_2=1,82$, $v_2=0,56$ (экз. 864), при $D_3=4,20$ $v_3=1,43$; у второго экземпляра (экз. 970) с максимальным диаметром при $D_2=2,46$ $v_2=0,85$, при $D_3=6,10$ $v_3=2,17$, при $D_4=16,85$ $v_4=5,50$. На 5-м обороте при $D_5=27,35$ (экз. 653) $v_5=8,40$.

Род *Diadochoceras* характеризуется валиковидным протоконом шириной 0,56—0,63, диаметром 0,38—0,45, бокаловидным фиксатором с лентой, общей длиной 0,08—0,25, круглым сечением цекума. Сифон на 1-м обороте центральный, к концу 2-го — вентрально-краевой; на 1-м обороте его относительный диаметр равен 0,29—0,45 высоты оборота, в конце 4-го — 0,11—0,16. Угол первичного пережима 260—270°, диаметр раковины аммонителлы 0,70—0,80; 1-го оборота 0,84—1,09, 2-го — в 2—2,5 раза больше, 3-го — в 2—3 раза. Септальные трубки короткие, прохонанитовые, сопровождаются короткими манжетами и аннулярными валиками. Ребра появляются в конце 3-го — начале 4-го оборотов. Главные ребра несут бугорки. Жилая камера занимает около 3/4 оборота.

5.5.6. РОД *NODOSONOLITES* EGOIAN, 1965

(рис. 5, 11, 54; табл. 38, фиг. 1, 2)

Материал. *N. sinuosocostatus* Eg.; Северо-Западный Кавказ, р. Ходзь (6 экз.). Все экземпляры из верхнего апта (клансея).

Протокон в сечении круглый или слегка овальный, с несколько уплощенной стороной, к которой прилегает цекум; $D^1=0,38$ —0,41, $D^2=0,31$ —0,32 (см. рис. 5).

Фиксатор длиной 0,10—0,11.

Цекум в сечении круглый или каплевидный: $C_1=0,08$ —0,10, $C_2=0,07$ —0,08. Органическая оболочка тонкая.

Сифон в начале 1-го оборота занимает центральное положение (4—5—4, где 4 — расстояния от дорсальной и вентральной стенок до сифона, 5 — диаметр сифона); в конце 1-го оборота эти расстояния равны 7—5—4, в середине 2-го — 16—8—3, в конце 2-го — вентрально-краевое положение, но не прилегает плотно к вентральной стенке (см. рис. 11). Сифон довольно толстый, на 1-м обороте его диаметр 0,06—0,07, в конце 2-го оборота — 0,14—0,15, в конце 3-го — 0,27—0,31, на 4-м — диаметр сифона в септальной трубке 0,27, между септами — до 0,42, в конце 4-го — 0,42—0,63 (рис. 53). Относительный диаметр

сифона (отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота) на 1-м обороте составляет 0,50, в конце 2-го — 0,22—0,24, в конце 3-го — 0,13—0,17, в конце 4-го — 0,11—0,12.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается 14—16 септ, на 2—4-м у двух экземпляров по 16 септ на каждом, у одного (экз. 628) на 3-м — 18, на 4-м — 20 септ; у трех экземпляров на 5-м обороте после 7—10 септ начинается жилая камера, занимающая $3/4$ оборота. Первые две септы сближены, просепта прикреплена вблизи конца протоконха, кромка короткая. Расстояния между септами на 1-м обороте возрастают от 0,07 до 0,21, на 2-м — от 0,21 до 0,35; в начале 3-го оборота расстояния резко увеличиваются (рис. 54) — от 0,29 в начале до 1,15 в конце оборота. Расстояния на 4-м обороте изменяются от 0,94 до 2,24. Перед жилой камерой две финальные септы (69-я и 70-я) сближены, и расстояние между ними равно 1,72; мак-

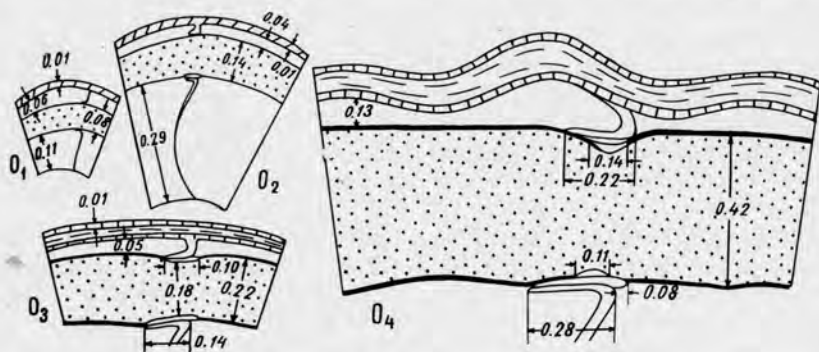


Рис. 53. Род *Nodosohoplites*. Изменение септальных трубок и размеров сифона в онтогенезе

симальное расстояние наблюдается между 67-й и 68-й септами. У экз. 651 фрагмента состоит из 70 септ, у экз. 628 — из 75.

Септальные трубки на всех оборотах короткие, прохонантовые. На 3-м обороте их длина равна 0,10, на 4-м — 0,14, на 5-м — 0,24—0,35; отношение длины септальной трубки к длине гидростатической камеры на 3-м обороте составляет 0,12, на 4-м — 0,11—0,12, на 5-м — 0,10, соответственно увеличивается длина органической оболочки. Манжеты короткие; на 3-м обороте их длина равна 0,03, на 4-м составляет 0,10. На 4-м обороте при четко выраженной скульптуре длина «ножки» септальной трубки зависит от места прикрепления септы: если она прикрепляется в межреберном пространстве, то «ножка» короткая, если прикрепление происходит в области ребра, то максимальных размеров она достигает в его вершине (см. рис. 53). Аннулярные валики в виде линзовидных нашлапок наблюдаются с 3-го оборота. Передний конец оболочки сифона входит сзади в полость септальной трубки и соединяется с манжетой. Задний конец входит в несколько расширенную, рожкообразную, септальную трубку. Минимальный диаметр септальной трубки наблюдается в месте перехода септы в септальную трубку, а максимальный — на переднем конце.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик представляет линзовидное утолщение с плавным задним концом и более резким передним; впереди валика расположен первичный пережим, его угол равен $250\text{--}270^\circ$. Длина валика 0,24—0,25, максимальная толщина 0,02—0,03. Толщина стенки раковины на 2-м обороте равна 0,01, на 3-м — 0,05, на 4-м — от 0,06 до 0,08.

Протоконх и первые два оборота гладкие; 1-е ребро появляется на вентральной стороне в середине 3-го оборота, 2-е ребро расположено от 1-го примерно на расстоянии 30° ; на таком же удалении появляются 3-е и 4-е ребра. На 4-м обороте можно выделить главные и по три промежуточных ребра; далее число промежуточных ребер увеличивается до 3—5. Ребра возникают за счет изгибов стенки раковины. Сифон иногда в межреберных промежутках касается стенки раковины.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы (у трех экземпляров) равен 0,71—0,76; $D_1=0,84-0,90$, $D_2=1,92-2,00$, $D_3=4,60-5,10$, $D_4=11,00-12,45$, D_5 (1 изм.) — 24,7.

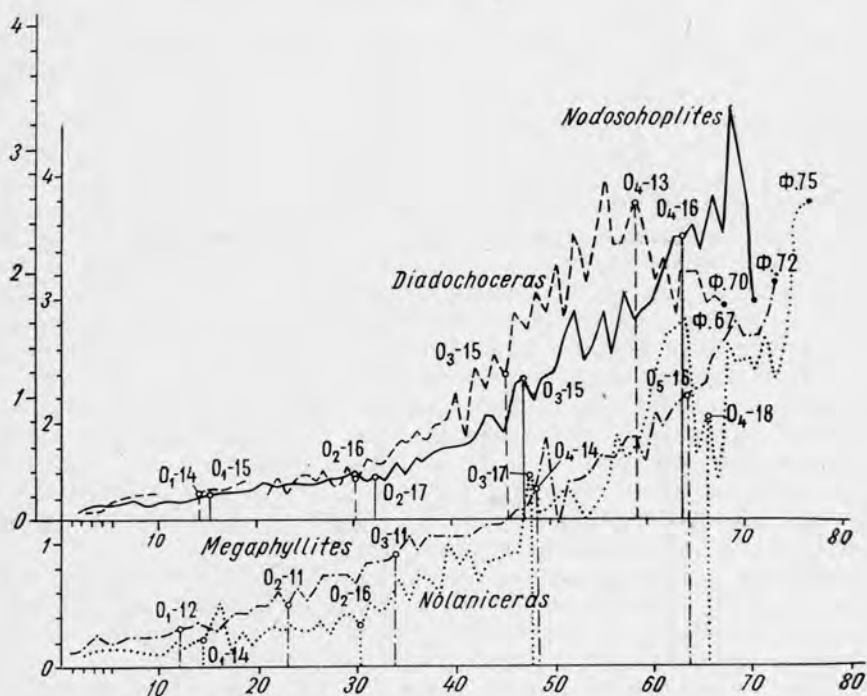


Рис. 54. Семейство Acanthohoplitidae и род Megaphyllites. Кривые межсептальных расстояний

Внутренняя высота оборотов возрастает постепенно: $v_1=0,25-0,29$, $v_2=0,63-0,66$, $v_3=1,75-1,85$, $v_4=4,00-4,55$, $v_5=8,60-9,80$.

Род *Nodosohoplites* характеризуется небольшими размерами протоконха: $D^1=0,38-0,41$, $D^2=0,31-0,32$, коротким фиксатором (0,10—0,11), цекумом круглого сечения. Сифон относительно толстый, на 1-м обороте занимает центральное положение, в середине 2-го — приближен к вентральной стенке и в конце занимает вентрально-краевое положение. Абсолютный диаметр сифона возрастает от 0,06—0,07 в начале спирали до 0,56 на 4-м обороте; относительный диаметр, наоборот, уменьшается от 0,50 до 0,12. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,71—0,76, угол первичного пережима $250-270^\circ$. Диаметр 1-го оборота 0,84—0,90, 2-го — удваивается, 3-го — увеличивается в 2,5 раза по сравнению со 2-м, 4-го — в той же пропорции по сравнению с 3-м. Септальные трубки короткие, прохонанитовые, манжеты короткие, аннулярные валики развиты внутри септальных трубок. Ребра появляются в середине 3-го оборота. Жилая камера занимает $3/4$ оборота.

5.6. СЕМЕЙСТВО PARANOPLITIDAE SPATH, 1922

5.6.1. РОД PARANOPLITES ANTHULA. 1899

(рис. 5, 11, 13, 46, 55; табл. 39)

Материал. *P. melchioris* Anth.: 13 экз. — Дагестан, с. Акуша, 7 экз. — Северный Кавказ, 1 экз. — Западный Копетдаг. Все экземпляры из отложений верхней зоны среднего апта.

Протоконх валиковидный, шириной от 0,66 до 0,84. Сечение эллиптическое; $D^1=0,55-0,70$, $D^2=0,49-0,62$ (табл. 39, фиг. 1а).

Фиксатор от среднего до очень длинного — 0,18—0,49.

Цекум в сечении круглый или слегка овальный; $C_1=0,13-0,15$, у одного 0,17, $C_2=0,08-0,15$; окружен тонкой органической оболочкой.

Сифон на первой половине оборота занимает центральное положение, с середины 1-го оборота — субцентрального, с начала 2-го — при-вентральное и с середины 3-го оборота — вентрально-краевое. В конце 1-го оборота он расположен от дорсальной стенки на расстоянии 10, от вентральной — 4, при диаметре сифона 4 (см. рис. 11), на 2-м обороте эти расстояния соответственно равны 20 и 2. Сифон относительно толстый, его абсолютный диаметр постепенно увеличивается; в начале фрагмокона он равен 0,07—0,08, в конце 1-го оборота — 0,10—0,15, 2-го — 0,18—0,23, 3-го — 0,30—0,40, 4-го — 0,50—0,80, 5-го — 1,2—1,3, 6-го — 2,5. Относительный диаметр, наоборот, уменьшается: в конце 1-го оборота он составляет 0,25—0,30 внутренней высоты оборота, в конце 3-го — 0,16—0,18, 4-го — 0,14—0,17, 5-го — 0,14—0,15, 6-го — 0,10. Сифон несколько расширен между септами и сжат при прохождении септальных трубок. На 5-м обороте диаметр сифона в септальной трубке в 1,5 раза меньше, чем в гидростатической камере, а на 6-м и 7-м оборотах — в 2,5—3 раза. В онтогенезе отношение обызвествленной части сифона (септальной трубки и манжеты) к длине органической (необызвествленной) оболочки сохраняется на всех оборотах почти без изменения и равно 10:90.

Передний конец органической оболочки сифона переходит в короткую манжету, лежащую внутри септальной трубки, задний конец органической оболочки начинается внутри трубки и прикрепляется к ней с помощью небольшого аннулярного валика (рис. 55).

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта прикрепляется к краю дорсальной стенки, образуя короткую кромку, которая упирается в цекум (см. рис. 5). Примасепта расположена на расстоянии 0,17 от просепты. На 1-м обороте 10—13 септ, на 2-м — 13—17, на 3-м — 16—17 (у одного экземпляра 19), на 4-м — 17—18 (у одного — 22), на 5-м — 13—17. Жилая камера, по-видимому, занимает несколько больше 180°.

Расстояние между септами на 1-м обороте изменяется от 0,24 до 0,49, на 2-м — от 0,31 до 0,63, на 3-м — от 0,46 до 1,19, на 4-м — от 0,76 до 3,0, на 5-м колеблется от 2,07 до 3,0 (экз. 56 и 105). Кривая изменения расстояний между септами пологая (см. рис. 46).

Септальные трубки на всех оборотах начиная с 1-го короткие, прохонитовые; в середине 2-го оборота их длина 0,07—0,10, в конце 3-го — 0,10—0,30, в конце 4-го — 0,20—0,50, в конце 5-го — 0,60—0,95. Манжеты короткие, на 2—3-м оборотах несколько выступают сзади септальных трубок, на 4-м и следующих оборотах расположены внутри трубок; с ними соединяется передний конец органической оболочки (см. рис. 55).

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота имеет призматическую структуру. Первичный валик линзовидной формы, сопровождается первичным пережимом, угол которого равен 315—

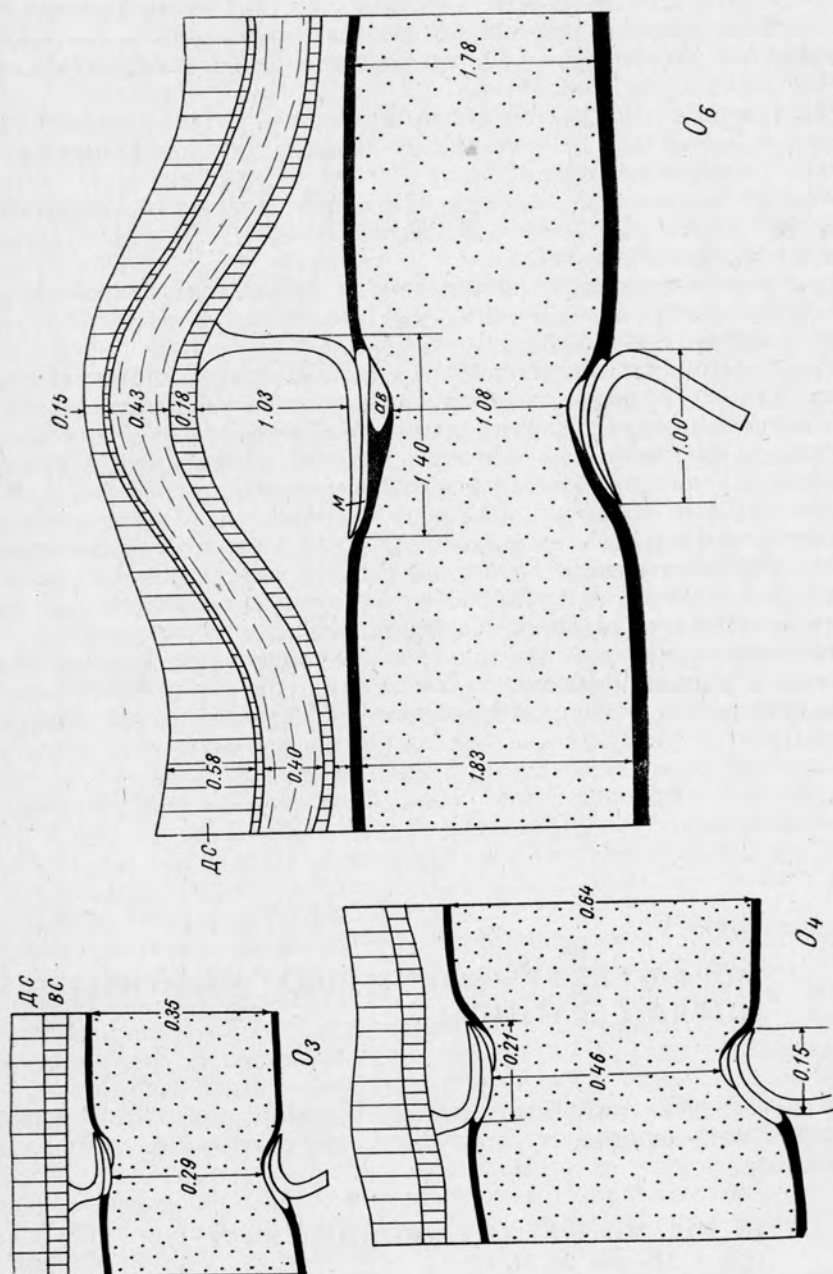


Рис. 55. Род Parahoplites. Строение сепальных трубок, сифона и стенки раковины на 3-м, 4—6-м оборотах

330°. Длина первичного валика 0,33—0,50, толщина 0,04. Толщина стенки в конце 2-го оборота 0,03—0,05, в конце 3-го — 0,08—0,15, причем на долю вентральной стенки приходится 0,06—0,10, на долю дорсальной стенки следующего оборота — 0,02—0,05. На 6-м обороте трехслойная стенка (0,46—0,52) состоит из наружного призматического слоя толщиной 0,04—0,07, пластинчатого — 0,35—0,38 и внутреннего призматического — 0,07. Толщина дорсальной стенки 7-го оборота в межреберном пространстве равна 0,35—0,70, на вершине ребер сокращается почти в 3—6 раз (табл. 39, фиг. 36).

Протоконх и первые три оборота гладкие, ребра появляются, как правило, в конце 4-го — начале 5-го оборота; в их образовании принимают участие все три слоя.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы равен 1,13—1,29, $D_1=1,15-1,43$, $D_2=2,42-3,00$, $D_3=5,0-7,0$, $D_4=11,6-17,5$, $D_5=28,0-34,0$.

Внутренняя высота оборота в начале фрагмокона равна 0,13—0,15 (у экз. 45 — 0,22), $v_1=0,38-0,41$, $v_2=0,78-0,90$, $v_3=1,79-2,10$, $v_4=3,90-5,35$, $v_5=8,90-10,80$.

Род *Parahoplites* характеризуется валиковидным протоконхом диаметром 0,55—0,70, фиксатором от среднего до очень длинного (0,18—0,49), округлым цекумом, центральным положением сифона на 1-м обороте, привентральным с начала или середины 2-го оборота и вентрально-краевым с начала 3-го. Сифон относительно толстый — от 0,10—0,15 в конце 1-го оборота до 1,2—1,3 в конце 5-го и 2,5 в конце 6-го. Диаметр раковины аммонителлы 1,13—1,29, угол первичного пережима 315—330°. Септальные трубки на всех оборотах прохоанитовые, короткие, от 0,07—0,10 на 2-м обороте до 0,60—0,95 в конце 5-го, с короткими манжетами, вначале слегка выступающими назад, начиная с 4-го оборота расположенными внутри трубок. Аннулярный валик короткий. На первых двух оборотах раковина эволютная, затем полуэволютная. Ребра появляются в конце 4-го оборота, в их образовании принимают участие все три слоя.

Глава 6

МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ РОДА *MEGAPHYLLITES* (ОТРЯД *CERATITIDA*)

В главе описан морфогенез раковины одного рода, у которого удалось наблюдать переход от ретрохоанитовой септальной трубки к прохоанитовой.

6.1. РОД *MEGAPHYLLITES* MOJSISOVICS, 1879 (рис. 8, 54; табл. 20, 21, 41)

Материал. *M. prometeus* Shev. (12 экз.). Все экземпляры из среднеанализийского подъяруса Северо-Западного Кавказа, гора Тхаб.

Протоконх округлого сечения; $D^1=0,53-0,60$, $D^2=0,42-0,50$; у наиболее крупного экземпляра $D^1=0,60$ и $D^2=0,47$, у наиболее мелкого — $D^1=0,53$ и $D^2=0,45$.

Фиксатор сохранился у одного экземпляра (экз. 2), короткий и состоит, по-видимому, из бокала, охватывающего цекум, и тяжелой длинной 0,1, прикрепленных к стенке протоконха.

Цекум округлого сечения, окружен органической оболочкой; $\Pi_1 = \Pi_2 = 0,10$ (экз. 2).

Сифон занимает с начала спирали вентрально-краевое положение, довольно тонкий. С ростом раковины абсолютный диаметр сифона увеличивается, относительный — незначительно уменьшается. В конце 1-го оборота его диаметр равен 0,04—0,05, 2-го — 0,06, 3-го — 0,08—0,11, 4-го — 0,13—0,14. Относительный диаметр сифона у экз. 17 равен в конце 1-го оборота 0,12, 2-го — 0,11, 3-го — 0,10. Оболочка сифона состоит из органических сегментов и ретрохоанитовых септальных трубок на первых трех оборотах и органических сегментов и манжет — на последующих. Соотношение органической и обызвествленной (ретрохоанитовой на 1—3-м оборотах и манжет и септальных трубок — на последнем) частей сифона в онтогенезе изменяется в сторону сокращения обызвествленной части. Например, у экз. 17 в начале 2-го оборота септальная трубка и органическая оболочка соответственно равны 0,17 и 0,18, 3-го — 0,28 и 0,49, 4-го — обызвествленная часть, представленная манжетой и прохоанитовой септальной трубкой, и органическая оболочка равны 0,49 и 0,59, в конце 5-го — 0,8 и 1,96.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта и примасепта сближены и в местах соприкосновения с сифоном утолщены. Все септы, за исключением двух первых, вогнуты назад. На 1-м обороте насчитывается 12 септ, на 2-м — 11—12, 3-м — 12—13, 4-м — 13—14, 5-м — 14 (?). Изменение расстояний между септами изображено на рис. 54. Септы первых трех оборотов обладают длинными ретрохоанитовыми септальными трубками, достигающими 0,7 длины сифона в камере. В конце 3-го — начале 4-го оборота происходит изменение направления септальных трубок. Вначале в области перегиба септы в септальную трубку возникает едва заметный изгиб в сторону жилой камеры. Он увеличивается, нижняя и верхняя части этого изгиба сближаются и, наконец, соприкасаются. В результате этого преобразования возникает короткая прохоанитовая септальная трубка и прикрепленная к ней сзади длинная манжета, являющаяся гомологом ретрохоанитовой трубки. Прохоанитовые септальные трубки составляют примерно 0,1 длины сифона в камере. Септы и септальные трубки обладают пластинчатой структурой.

Стенка раковины и скульптура. Протоконх имеет призматическую стенку. Структура стенки 1-го оборота до первичного валика также призматическая. Первичный валик представляет линзовидное утолщение стенки длиной 0,14—0,28 и толщиной 0,03—0,04 и имеет пластинчатую структуру. В конечной части первичного валика располагается, как правило, первичный пережим, выраженный у отдельных экземпляров очень резко. Угол первичного пережима равен 270—280°. После первичного валика стенка двухслойная и состоит из наружного призматического и пластинчатого слоев. В конце 2-го — начале 3-го оборота появляется внутренний призматический слой и стенка становится трехслойной. В этом слое на 4-м и 5-м оборотах выделяются два подслоя, разделенные четкой границей.

С начала 4-го оборота наружный призматический слой, плавно изгибаясь, образует слабо выраженную поперечную ребристость раковины; толщина слоя при этом не изменяется. В исследуемых раковинах пластинчатый слой имеет большую толщину, чем призматические слои.

Дорсальная стенка однослойная, призматическая. Перекрывая предыдущий оборот, она сглаживает ребристость и образует гладкую

внутреннюю поверхность раковины. Стенка раковины утолщается от 0,01 в начале фрагмокона до 0,13 в конце 5-го оборота.

На 2-м и последующих оборотах наблюдаются утолщения стенки раковины (валики), возникающие за счет увеличения в 2—4 раза толщины пластинчатого слоя. Наружный призматический слой проходит валики без изменений, внутренний призматический слой утоняется. У разных экземпляров число валиков на оборот и их толщина заметно варьируют. У экз. 2 следующий за первичным валик появляется в начале 2-го оборота, на 3-м обороте у него два валика. У других экземпляров на 2-м и 3-м оборотах утолщения слабые, зато на 4-м обороте наблюдается валик с толщиной, превышающей в 4—5 раз стенку раковины. Обычно валики имеют асимметричную форму с плавной задней частью и крутой передней.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы равен 0,94—1,05, $D_1=1,10$ —1,26, $D_2=1,98$ —2,34, $D_3=3,50$ —4,25, $D_4=6,00$ —7,50, $D_5=11,3$ —11,5.

Внутренняя высота оборотов изменяется так: $v_1=0,29$ —0,35, $v_2=0,50$ —0,60, $v_3=0,81$ —1,02.

Экземпляры с устьевым краем отсутствуют. Максимальная длина сохранившейся жилой камеры достигает 270° (экз. 17). У этого же экземпляра в жилой камере обнаружена раковина аммонита, состоящая из протоконха и 1-го оборота до первичного валика, разделенного одной перегородкой.

Род *Megaphyllites* характеризуется следующими чертами. Протоконх средних размеров ($D^1=0,53$ —0,60); фиксатор короткий; цекум шаровидный ($C_1=0,10$). Сифон с начала спирали вентрально-краевой, диаметр его в конце 1-го оборота 0,04—0,05, 4-го — 0,13—0,14, относительный диаметр изменяется соответственно от 0,20 до 0,10. Септальные трубки на первых трех оборотах ретроханитовые, на 4-м появляются проханитовые, построенные по филлоцератидному типу. Угол первичного пережима 270 — 280° . Стенка протоконха и 1-го оборота призматическая, 2-го и следующих трехслойная. На 2—4-м оборотах имеются валики. Диаметр раковины аммонителлы 0,94—1,05, диаметр 1-го оборота 1,10—1,26, 2-го — 1,98—2,34, диаметры остальных оборотов довольно изменчивы.

Род относится к семейству *Megaphyllitidae*, распространенному в среднем и позднем триасе. По типу строения септальных трубок, короткому фиксатору, сближенным просептам и вентрально-краевому положению сифона описанный род близок к бореальным филлоцератидам. Род *Ragarraposegas*, включенный в это семейство, по данным Ю. Д. Захарова (1978, с. 68), отличается от описанного рода дорсальным и придорсальным положением сифона на первых трех оборотах. Его положение в данном семействе сомнительно.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДОВ ФИЛЛОЦЕРАТИД, ЛИТОЦЕРАТИД И ШЕСТИ СЕМЕЙСТВ ОТРЯДА АММОНИТИД

7.1. ОТРЯД PHYLLOCERATIDA. ФИЛЛОЦЕРАТИДЫ

На основании изучения морфогенеза раковины юрских и меловых родов: *Euphyllloceras* (апт), *Ptychophylloceras* (берриас), *Phyllorachyceras* (апт), *Salfeldiella* (апт), *Partschiceras* (байос), *Holcophylloceras* (байос), распространенных в средиземноморской области (Крым, Северный Кавказ), бореальных представителей рода *Phyllorachyceras* (берриас-валанжин) и тихоокеанского представителя рода *Нурорфиллоцерас* (кампан, о. Сахалин) были намечены общие признаки, присущие всему отряду, и указаны отличия между представителями южных, бореальных и тихоокеанских филлоцератид. Кроме собственного материала учтены данные Ю. Д. Захарова (1978) о кампанских филлоцератидах из тихоокеанской области (*Phyllorachyceras*, *Нурорфиллоцерас*, о. Сахалин).

Протоконх у южных юрских и раннемеловых представителей отряда преимущественно шаровидный, диаметром 0,38—0,59, у сахалинских — 0,56—0,67, у бореальных — 1,26—1,47 (см. рис. 2).

Фиксатор короткий, сложный, состоит из нескольких связок (см. рис. 7, б).

Цекум обычно эллиптического или почти круглого сечения; большой диаметр эллипса вытянут вдоль спирали. Его можно сравнить с колбочкой, вздутая часть которой находится в полости протоконха, удлинённая часть — во второй гидростатической камере. Вентральная часть цекума прилегает к стенке протоконха, с дорсальной стороны край цекума соприкасается с кромкой. Только иногда у представителей рода *Salfeldiella* кромка не соприкасается с цекумом. В цекуме обычно хорошо различима довольно толстая органическая оболочка, которая представляет собой апикальный конец мантии, охватывающей тело аммонителлы. Диаметр цекума (Σ_1) у всех южных филлоцератид изменяется от 0,07 до 0,14, а у бореального представителя *Phyllorachyceras* — от 0,35 до 0,42, т. е. в 3—4 раза больше, чем у южных форм (табл. I).

Сифон южных филлоцератид тонкий, его диаметр на 1-м обороте 0,03—0,07, на 2-м — 0,06—0,13, на 3-м — 0,10—0,17, на 4-м — 0,18—0,31, на 5-м — 0,25—0,50, на 6-м — 0,48—0,80, на 7-м — до 1,0. У сахалинского *Нурорфиллоцерас* на первых двух оборотах диаметр сифона такой же, как у южных, на 3-м увеличивается до 0,25, на 4-м составляет 0,63, на 5-м — 1,47. У бореальных представителей *Phyllorachyceras* диаметр сифона в 2—4 раза толще, чем у южных, и в 2 раза толще, чем у сахалинских форм (см. рис. 8; табл. II).

Относительный диаметр сифона уменьшается в онтогенезе от 0,20—0,30 в конце 1-го оборота до 0,06—0,07 на 6—7-м оборотах; у бореальных форм относительный диаметр сифона изменяется почти так же.

В сифоне изредка сохраняются остатки сосудов, имеющие вид темных органических тяжей. У нескольких экземпляров удалось обнаружить в полости жилой камеры остатки органической оболочки сифона, имеющей вид постепенно расширяющейся конической трубки; диаметр

Таблица I

Диаметры протоконха, раковины аммонителлы, 1-го и 2-го оборотов, размеры цекума, фиксатора и угла первичного пережима

Род	D ¹	D ²	D _{ам}	D ₁	D ₂	Ц ₁	Ц ₂	Ф	α пп., град
Euphyloceras	0,43—0,56	0,35—0,46	0,80—0,88	0,94—1,15	1,79—2,14	0,11—0,14	0,08—0,10	0,08	280—300
Phychohyloceras	0,38—0,41	0,28	0,69	0,74	1,40	—	—	—	260
Hypophyloceras	0,66	0,49	1,05	1,30	2,70	0,14	0,10	—	280
Partschiceras	0,41—0,49	0,30—0,36	0,63—0,85	0,82—0,95	1,68—1,75	0,08—0,11	0,07—0,10	0,04—0,08	260—280
Phylloparachyceras (южный)	0,43—0,48	0,34—0,38	0,73—0,78	0,90—1,06	1,75—2,23	0,08—0,13	0,07—0,10	0,03—0,08	270—300
Phylloparachyceras (бореальный)	1,26—1,47	0,95—1,40	2,24—2,66	2,68—3,25	6,10—7,85	0,35—0,42	0,27—0,28	0,07—0,15	290—300
Holcophylloceras	0,46—0,59	0,34—0,48	0,70—0,91	0,88—1,12	1,90—2,25	0,11	0,08—0,11	0,07—0,10	270
Salfeldiella	0,45—0,55	0,34—0,43	0,70—0,91	0,87—1,00	1,74—2,00	0,07—0,11	0,06—0,10	0,04—0,07	270—280

Таблица II

Абсолютный и относительный диаметр сифона у филлоцератид

Род	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅		O ₆		C _{отн} ^{сиф.}
	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	
Euphyloceras	0,04—0,06	0,25—0,30	0,06—0,11	0,10—0,11	0,10—0,15	0,10—0,14	0,24—0,27	0,08—0,10	0,25—0,50	0,07	0,48—0,80	0,07	0,07
Phychohyloceras	—	—	0,06—0,08	0,11—0,14	0,13—0,14	0,14	0,18	0,08	0,36	0,07	0,38	0,06	0,06
Hypophyloceras	0,06	0,11	0,08	0,08—0,12	0,25	0,08—0,12	0,63	0,08—0,12	1,47	0,08	—	—	—
Partschiceras	0,03—0,06	0,20	0,08—0,13	0,20—0,33	0,15—0,17	0,11—0,13	0,20—0,28	0,06—0,08	0,30—0,38	0,05—0,06	—	—	—
Phylloparachyceras (южный)	0,06—0,07	0,15—0,20	0,06—0,08	0,14—0,18	0,14—0,15	0,12—0,14	0,21—0,28	0,10—0,11	0,32—0,49	0,10—0,11	—	—	—
Phylloparachyceras (бореальный)	0,16—0,17	0,20—0,23	0,25	0,10—0,13	0,39—0,60	0,08—0,09	1,18—1,40	0,07—0,08	—	—	—	—	—
Holcophylloceras	0,04—0,06	0,20—0,30	0,07—0,08	0,10—0,12	0,14—0,17	0,11—0,13	0,18—0,25	0,07—0,10	0,25—0,36	0,07—0,08	—	—	—
Salfeldiella	0,04—0,06	0,14—0,21	0,08	0,15—0,17	0,13—0,15	0,12—0,14	0,20—0,31	0,10—0,14	0,39—0,46	0,09—0,10	0,50	0,08	0,08

ее передней части (1,2) в 2 раза больше ее диаметра у последней септы (0,6), длина равна примерно размеру двух предшествующих гидростатических камер (табл. 28, фиг. 3). Остатки подобной оболочки у среднеюрского *Holcophylloceras* из Грузии обнаружил Ц. Кулицкий (Kulicki, 1979, с. 106, табл. 40, фиг. 1); длина сифона в жилой камере 16,5, диаметр на дистальном конце 1,495 и у септальной трубки — 1,19. Отмечено также изменение цвета оболочки от светло-коричневого у дистального конца до темно-коричневого у последней септы.

Септы, септальные трубки и манжеты. У *Euphyllloceras* (4 экз.) на 1-м обороте насчитывается 14—16 септ, на 2-м — у двух экземпляров по 16 на оборот, у двух — 19 и 21, на 3-м обороте у трех по 14, у одного — 19, на 4-м — 13—16, у одного — 17, на 5-м — 14—16, на 6-м — увеличивается до 17—19, на 7-м — 16 (2 экз.). Из четырех экземпляров выделяется один (экз. 1) с повышенным числом септ на 2—5-м оборотах соответственно (16, 19, 17, 16). У рода *Ptychophylloceras* на 2—5-м оборотах по 15 септ на каждом, т. е. постройка септ шла равномернее, чем у *Euphyllloceras* (табл. III). У *Hypophylloceras* на 1-м обороте 15 септ, на 2—4-м по 12, на 5-м — 10. У рода *Partschiceras* на 1-м обороте у пяти экземпляров число септ равно 12—13, а далее выделяются две группы, у одной на 2-м обороте сохраняется небольшое число септ (13—14), у другой увеличивается до 16—18, то же соотношение сохраняется на 3-м и 4-м оборотах: у первой группы — 12—15, у второй — 17—19. 4-й оборот у всех экземпляров неполный (число построенных септ различно и далее расположена жилая камера). У рода *Phyllorachyceras* (южная форма) на 1-м обороте 12—13 септ, у экз. 761 — 16, на 2-м — 13—14, у экз. 761 — 17, на 3-м — 14—15, на 4-м — 14—16, у экз. 794 — 18; у бореальных представителей рода число септ на первых трех оборотах сохраняется по 14—16, на 4-м — 13 (1 экз.). У *Holcophylloceras* на 1-м обороте 13—15 септ, на 2—4-м — по 12—15 и только у экз. 911 на 2-м обороте 17 септ. У рода *Salfeldiella* на 1-м обороте 14—15 септ, у экз. 847a — 13 и у экз. 848 — 16, на 2-м — у всех, кроме одного (у него 14 септ), насчитывается 17—20 септ, на 3-м — 13—15, у экз. 921 — 17, на 4-м — 13—16, на 5-м — 14—16 (см. рис. 18, 21).

У всех филлоцератид первые две септы сближены, кромка короткая, иногда упирается в цекум. 3-я септа удалена от 2-й у южных форм на 0,08—0,13, у бореальных — на 0,40. Просепты почти в 2 раза толще 3-й септы и имеют призматическую структуру; все остальные септы обладают пластинчатой структурой. Расстояние между септами у южных филлоцератид изменяется на 1-м обороте от 0,07 до 0,35, у сахалинского рода — от 0,10 до 0,28, у бореального — до 0,68; на 2-м обороте — соответственно до 0,63; 0,91; 1,58; на 3-м — до 1,15; 1,75; 5,40; на 4-м — до 2,50; 8,90; 7,40, на 5-м у южных 1,25—4,50, у сахалинских — до 18,0, на 6-м от 3,25 до 12,0 (бореальные формы с 5—6 оборотами в коллекции отсутствуют).

Септальные трубки у южных филлоцератид на 1-м обороте ретрохоанитовые, в конце 1-го — начале 2-го становятся прохоанитовыми — переход от одних к другим происходит на протяжении 4—5 септ. У сахалинского рода *Hypophylloceras* 3-я и 4-я септальные трубки короткие, ретрохоанитовые; септальная трубка у 9-й септы уже явно прохоанитовая с короткой манжетой. У бореальных *Phyllorachyceras* у 3-й септы и всех последующих септальные трубки прохоанитовые. У рода *Euphyllloceras* переход происходил в начале 2-го оборота между 14-й и 18-й септами (см. рис. 14, в). У 14-й септы септальные трубки еще ретрохоанитовые, у 15-й — дорсальная часть трубки остается ретро-

Число септ и расстояние между ними у филлоцератид

Род	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅		O ₆	
	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние
Euphyloceras	14—16	0,08—0,22	16—21	0,22— 0,49	14—19	0,35— 0,90	13—17	0,70— 2,27	14—16	1,54— 4,13	17—19	4,38— 12,0
Ptychophylloceras	—	—	15	0,30— 0,50	15	0,50— 1,00	15	1,00— 1,70	15	2,00— 4,50	неполн.	7,50— 11,0
Hypophylloceras	15	0,10—0,28	12	0,31— 0,91	12	0,70— 1,75	12	2,00— 8,90	неполн.	5,60— 18,0	—	—
Partschiceras	12—13	0,08—0,35	13—18	0,24— 0,42	12—19	0,49— 0,98	14—18	1,12— 2,38	неполн.	2,52— 4,00	—	—
Phyllorachyceras (юж- ный)	12—16	0,13—0,28	13—17	0,28— 0,43	14—15	0,56— 0,98	14—18	1,00— 2,50	14	2,50— 3,13	14 (неполн.)	3,25— 4,25
Phyllorachyceras (боре- альный)	14—16	0,35—0,68	14—16	0,68— 1,58	14—15	1,65— 5,40	13	5,50— 7,40	8 (неполн.)	7,00— 8,00	—	—
Holcophylloceras	13—15	0,10—0,28	12—17	0,15— 0,63	12—13	0,50— 1,12	13—15	0,80— 1,50	16	1,25— 3,35	9 (неполн.)	3,50— 5,60
Salfeldiella	13—16	0,07—0,22	14—20	0,17— 0,39	13—17	0,41— 1,15	13—16	1,00— 1,85	14—16	1,85— 3,50	—	—

хоанитовой, а у вентральной — возникает небольшой изгиб вперед. У 17-й септы такой же изгиб появляется на дорсальной стороне.

После 18-й септы возникает сложный тип строения септальной трубки, который был назван амфихоанитовым (Друщиц, Хнами, 1970). После того как был установлен способ перехода ретрохоанитовой трубки в прохоанитовую (Догужаева, 1973; Друщиц, Догужаева, 1974а), от термина «амфихоанитовая» решено было отказаться. Но Ю. Д. Захаров (1978) считает, что в тех случаях, когда трудно разделить манжету, этот термин следует сохранить. Амфихоанитовая септальная трубка состоит из направленной вперед собственно прохоанитовой трубки и манжеты, отходящей назад от ее переднего конца. Манжета расположена внутри септальной трубки и выступает сзади на различное расстояние; по происхождению она является гомологом ретрохоанитовой. Манжеты служили для жесткого прикрепления сифона. На 2-м обороте они короткие, затем их длина постепенно увеличивается и на 3—4-м оборотах достигает максимума, составляя 0,3—0,5 общей длины сифона в камере, а затем относительные размеры вновь сокращаются, и на 5—6-м оборотах манжеты становятся короче общей длины септальной трубки, располагаясь внутри нее. Задний конец манжеты соединен с органической оболочкой сифона, передний доходит до переднего края септальной трубки.

Органическая оболочка сифона входит внутрь переднего конца септальной трубки и прикрепляется к ней с помощью дополнительного известкового образования — аннулярного валика. Последний служил для более прочного прикрепления органической оболочки сифона к септальной трубке и герметизации камер. На 2—5-м оборотах возникает очень характерный для филлоцератид так называемый филлоцератидный тип септальных трубок, состоящих из короткой направленной вперед септальной трубки и расположенной внутри нее манжеты, длинные концы которой выступают назад. Манжеты вместе с септальной трубкой были непроницаемыми для газов и жидкости, образуя известковый футляр. Отношение его общей длины к длине органической оболочки сифона в камере изменяется в онтогенезе. На 1-м обороте отношение длины известкового футляра сифона к его органической оболочке составляет 50 : 50, на 2—4-м — 40 : 60, на 5-м — 30 : 70, в начале 6-го — 20 : 80, на 6—7-м — 10 : 90 или 15 : 85, т. е. длина органической оболочки сифона в камере в 5—9 раз превышает длину известкового футляра. На 6-м обороте задний конец манжеты становится коротким, на протяжении нескольких септ манжета не выступает за пределы септальной трубки; на 7-м обороте (*Euphyllocerases*, экз. 610) манжета расположена внутри трубки и ее длина составляет половину (0,56) общего размера трубки (1,26).

При просмотре рисунков Д. Бёмерса (Böhmers, 1936) манжеты филлоцератидного типа обнаружены у *Diphyllites*, но Бёмерс считал, что они построены по амфихоанитовому типу, причем септальные трубки вначале не очень длинные и направлены назад. Затем, после 2-го оборота, они становятся длиннее, подобно таковым у *Agathiceras*; они направлены все время назад и только маленькое острие торчит вперед. После 5-го оборота это острие становится длиннее и достигает почти тех же размеров, что и задняя ветвь. В описанном случае совершенно очевидно, что острие, направленное вперед, представляет прохоанитовую септальную трубку, длина которой постепенно увеличивается, а длинная ветвь, направленная назад, является манжетой, очень длинной на 4-м обороте. Ее длина постепенно уменьшается и после 5-го оборота становится почти равной длине септальной трубки. На основании своих наблюдений Д. Бёмерс сделал совершенно правильный вывод о

близости триасовых *Leiophyllites* и *Diphyllites* к юрским филлоцератидам, у которых обнаружен подобный тип строения септальных трубок, и неправильные выводы о близости этих двух триасовых родов и юрских филлоцератид к пермским агатицератидам.

Ф. Гранжан (Grandjean, 1910), описывая особенности внутреннего строения аммонитов, отмечал, что у *Phylloceras nilssonii* часть септальной трубки, направленная назад, значительно длиннее части, направленной вперед. Анализ рисунка (см. рис. 13) показал, что у описанного вида наблюдается типично филлоцератидный тип строения септальной трубки. Изучение структуры септальных трубок, манжет и аннулярных валиков показало, что все они имеют пластинчатую структуру (табл. 3, фиг. 1б, 1в).

Стенка раковины и скульптура. Стенка раковины наблюдалась в СЭМ у *Euphyllloceras*, *Phylloporachyceras* и *Salfeldiella*.

Стенка протоконха всех филлоцератид образована призматическим слоем, который выклинивается около просепт. Внутри протоконха, возле места прикрепления фиксатора, появляется новый призматический слой, который, постепенно утолщаясь, образует стенку 1-го оборота до первичного пережима. Угол первичного пережима у южных форм 260—270, реже 280—300°, у сахалинских — 280, по данным Ю. Д. Захарова (1978, с. 50) — 223—235, у бореальных — 290—300°; пережим у бореальных форм очень глубокий.

Первичный валик неправильно-линзовидной формы, длиной 0,17—0,30 при толщине 0,02—0,04, у бореальных *Phylloporachyceras* длина первичного валика 0,49—0,63 при толщине 0,07; валик имеет пластинчатую структуру.

Стенка раковины после первичного пережима состоит из двух слоев: наружного призматического и лежащего под ним пластинчатого. В конце 2-го — начале 3-го оборота появляется внутренний призматический слой и стенка эволютной части оборота становится трехслойной. Внутренняя часть оборота, или дорсальная стенка, построена из одного внутреннего призматического слоя; два слоя — наружный призматический и пластинчатый — выклиниваются около умбиликального шва при соединении нового оборота с предшествующим. В области жилой камеры дорсальная стенка прослеживается на расстоянии, равном 1/4 оборота. Таким образом, при рассмотрении стенки раковины в любом сечении в инволютной части оборота можно выделить три или два слоя, не считая органического периострака и органической оболочки, выстилающей камеры, относящихся к предшествующему обороту, и один призматический слой и органическую оболочку, его перекрывающую, принадлежащих к следующему обороту, образующих его инволютную часть. Толщина этого известкового слоя, поскольку он принадлежит к новому более крупному обороту, иногда превышает толщину вентральной стенки предшествующего оборота. Толщина стенки увеличивается от 0,01—0,02 на 1-м обороте до 0,38—0,50 на 7-м.

У всех изученных филлоцератид, кроме бореальных, наблюдались периодические утолщения раковинного слоя с образованием характерных валиков, число которых варьирует от 1—2 до 8; валики возникают за счет утолщения в 2—3 раза пластинчатого слоя. Например, толщина валика у *Euphyllloceras* в начале 4-го оборота 0,07 при толщине стенки 0,03, в конце 4-го оборота — соответственно 0,14 и 0,07, в конце 5-го — 0,21 и 0,14, на 6-м обороте толщина валика достигает 0,35.

У рода *Ptychophylloceras* в области жилой камеры вентральная стенка имеет особые, полые внутри, складки, образованные за счет изгибов наружу раковинного слоя; высота до 2,0 мм, толщина 0,57—0,62, расположены на расстоянии 15—20 мм друг от друга.

лика наблюдаются валики, число которых варьирует от 1—2 до 8; реже наблюдаются складки раковинного слоя; 11 — жилая камера занимает 3/4 оборота; устьевой край простой или с ушками.

7.2. ОТРЯД LYTOSERATIDA. ЛИТОЦЕРАТИДЫ

На основании изучения морфогенеза раковины представителей 9 юрских и меловых родов литоцератид: *Tetragonites* (апт-альб), *Gabbioceras* (= *Jauberticeras*) (апт-альб), *Parajaubertella* (сеноман), *Erigoniceras* (быковская свита, сантон-кампан), *Kossmatella* (альб), *Gaudryceras* (быковская свита, сантон-кампан), *Anagaudryceras* (быковская свита, сантон-кампан), *Eurystomiceras* (байос), *Ptychoceras* (верхний апт), и с учетом данных Ю. Д. Захарова о тулонских *Gaudryceras*, кампанских *Tetragonites* и маастрихтских *Zelandites* Сахалина намечены общие признаки, присущие всем изученным литоцератидам. Два рода — *Ptychoceras* и *Nipponites* — имели гетероморфную раковину. Если у рода *Ptychoceras* удалось изучить строение протоконха, фиксатора, цекума, сифона, септальных трубок, стенки раковины, то у рода *Nipponites* только строение септальных трубок, не считая строения лопастной линии и внешних признаков, указывающих на их литоцератидную природу, описанных ранее (Друщиц, Пергамент, 1963).

Протоконх валиковидный, имеет почти круглое сечение; большой диаметр (D^1) варьирует от 0,36 до 0,75, малый (D^2) от 0,29 до 0,70; ширина 0,65—0,96 (табл. IV). Самый маленький протоконх у среднеюрского *Eurystomiceras* ($D^1=0,39$ —0,42, $D^2=0,32$ —0,36) и аптского *Ptychoceras* ($D^1=0,36$ —0,43, $D^2=0,29$ —0,34), самый крупный — у позднемеловых *Anagaudryceras* и *Gaudryceras* (D^1 до 0,77).

Фиксатор состоит из чашевидного бокала, охватывающего цекум, и многочисленных коротких тяжей, которыми цекум прикреплялся изнутри к протоконху (табл. 7, фиг. 1а, 1в). Тяжи, отходящие от цекума, образуют небольшие конусовидные расширения. В местах прикрепления к стенке протоконха они также несколько расширяются. Длина тяжей варьирует в пределах 0,03—0,07, у *Gaudryceras* — 0,11—0,14, а у *Ptychoceras* длина фиксатора составляет 0,17.

Цекум имеет чашевидное или круглое сечение и обычно после просепты резко сужается (*Tetragonites*, *Gaudryceras*) и переходит в сифон; у некоторых родов (*Eurystomiceras*) этот переход совершается постепенно и сужение выражено слабо. У большинства литоцератид цекум малых (0,06—0,08) и средних (0,10—0,17) размеров; первый отмечен у *Eurystomiceras* и аптских *Tetragonites*, второй — у всех остальных (см. табл. IV). У аптских представителей рода *Tetragonites* четко выражена чашевидная форма цекума: $\Pi_1=0,06$ —0,07, $\Pi_2=0,10$ —0,13 (табл. 30, фиг. 3, 4а). Органическая оболочка разной толщины — от тонкой до очень толстой. У некоторых родов (*Tetragonites*) вокруг цекума наблюдалась известковая оболочка (табл. 7, фиг. 3).

Сифон занимает у просепты центральное положение, затем быстро смещается к вентральной стенке и у 2—3-й септы становится субцентральной, а далее (у 5—6-й септы) — вентрально-краевым. С начала или с середины 2-го оборота сифон очень плотно прилегает к вентральной стенке, так что септальная трубка охватывает сифон не полностью, а только с трех сторон, четвертой стороной служит часть вентральной стенки. Это находит отражение в строении срединного седла у вентральной лопасти. Седло оказывается разорванным, состоящим из двух параллельных линий. Появление подобного разрыва в срединном седле вентральной лопасти указывает на вентрально-краевое положение сифона.

Таблица IV
Диаметры протоонха, раковины аммонителлы, 1-го и 2-го оборотов, размеры цекума, фиксатора и угла первичного пережима

Род	Д'	Д ²	Д _{ам}	Д ₁	Д ₂	Ц ₁	Ц ₂	Ф	∠ ш, град.
Tetragonites	0,50—0,70	0,45—0,61	0,94—1,18	1,10—1,30	2,10—2,50	0,06—0,07	0,10—0,13	0,03—0,07	300—330
Gabbiceras	0,49—0,56	0,40—0,48	0,88—0,98	1,00—1,12	2,00—2,38	0,11—0,13	0,10—0,13	0,07	280—300
Parajaubertella	0,60—0,66	0,49—0,55	1,12	1,40	2,80—3,00	0,13—0,17	0,13—0,14	0,04—0,07	270
Epigonicerias	0,56—0,75	0,48—0,69	1,01—1,40	1,05—1,45	2,00—2,70	0,11—0,15	0,11—0,15	0,07	330—350
Kossmatella	0,52—0,67	0,45—0,60	0,94—1,27	1,08—1,35	1,97—2,60	0,07—0,14	0,10—0,14	0,04—0,07	300—315
Gaudryceras	0,66—0,74	0,57—0,70	1,23—1,44	1,30—1,50	2,10—2,90	0,08—0,11	0,12—0,14	0,11—0,14	330—350
Anagaudryceras	0,63—0,74	0,50—0,66	1,20—1,40	1,20—1,40	2,40—2,80	0,10—0,15	0,12—0,15	0,06—0,07	355—360
Eurystomiceras	0,39—0,42	0,32—0,36	0,78—0,84	0,87—0,98	2,13—2,48	0,07—0,08	0,07—0,08	0,03	290—300
Ptychoceras	0,36—0,43	0,29—0,34	0,60	—	—	0,10	0,08	0,17	260—270

Таблица V
Абсолютный и относительный диаметр сифона у литоцератид

Род	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅		O ₆	
	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}
Tetragonites	0,06	0,16	0,07—0,08	0,13	0,10—0,13	0,10	0,15—0,17	0,07	0,28—0,49	0,06	—	—
Gabbiceras	0,04—0,07	0,17—	0,08	0,11—	0,11—0,13	0,11—	0,21—0,24	0,10—	0,29—0,42	0,09—	0,56	0,13
Parajaubertella	0,06—0,07	0,19	0,10—0,13	0,14	0,17—0,21	0,12	0,30—0,48	0,13	—	0,12	—	—
Epigonicerias	0,06—0,07	0,15—	0,07—0,10	0,15	0,10—0,20	0,09—	0,15—0,31	0,07—	0,28—0,56	0,06—	—	—
Kossmatella	0,06	0,18	0,07—0,08	0,12—	0,10—0,11	0,14	0,15—0,17	0,08	0,24—0,28	0,08	0,56	0,09
Gaudryceras	0,04—0,06	0,17	0,06—0,07	0,13	0,07—0,10	0,08—	0,13—0,17	0,07—	0,27	0,07—	—	—
Anagaudryceras	0,04—0,06	0,21	0,07	0,17	0,10—0,14	0,12	0,22—0,35	0,09	0,35—0,63	0,09	0,90	0,06
Eurystomiceras	0,05—0,07	0,13	0,07	0,12	0,10—0,11	0,09	0,18	0,06—	—	0,07—	—	—
Ptychoceras	0,03	0,15	0,06 (21-я септа)	0,08	0,10—0,11	0,08	—	—	—	—	—	—
		0,22		0,12	0,11 (31-я септа)	0,07						
		0,20		0,12		0,11						

Сифон относительно узкий (табл. V). Его диаметр в конце 1-го оборота равен 0,04—0,07, у *Ptychoceras* — 0,03, в конце 2-го — 0,06—0,13, 3-го — 0,07—0,21, 4-го — 0,13—0,31, у позднемерловых *Anagaudryceras* — 0,22—0,35, у *Parajaubertella* — 0,30—0,48, в конце 5-го — 0,24—0,63. Наиболее крупный диаметр сифона на 6-м обороте наблюдался у *Anagaudryceras* (0,90), у *Gabbioceras* и *Kossmatella* — 0,56, у остальных родов на 6-м обороте сифон не наблюдался.

С ростом раковины относительный диаметр уменьшается от 0,10—0,20 в конце 1-го оборота до 0,06—0,09 в конце 5-го.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте насчитывается обычно 11—12 септ, у *Kossmatella* и *Tetragonites* — 12—14, у *Gabbioceras* — 16—17, на 2-м обороте — соответственно 10—14, у *Tetragonites* — 11—16, у *Gabbioceras* — 16; начиная с 3-го оборота выделяется группа из трех родов, у которых число септ на 3—6-м оборотах мало изменяется (*Parajaubertella* — 10—13, *Eurystomiceras* — 11—13, *Anagaudryceras* — 13—15) и группа из четырех родов с увеличенным числом септ. Это увеличение числа септ особенно выражено у *Kossmatella* (6-й оборот — 17—18 септ), *Gaudryceras* (5-й оборот — 19 септ). Если принять во внимание, что аммонит, как и современный наутилус, строил 1 септу в течение 1 лунного месяца, то для постройки 12 септ на одном обороте потребовалось бы 12 месяцев, а для 19 септ — 19 месяцев, т. е. оборот раковины с большим числом септ строился дольше, чем с малым, хотя возможен и другой вариант. Если принять, что один оборот строился в течение года, то в этом случае каждая септа строилась через более короткие промежутки времени, т. е. примерно за две недели.

Первая просепта на дорсальной стороне прикрепляется почти к апикальному краю протоконха, кромка очень короткая с утолщенным концом. На вентральной стороне просепта тесно связана с призматическим слоем стенки, и создается впечатление будто бы призматический слой вентральной стенки, изгибаясь, переходит в просепту (табл. 7, фиг. 1в). По-видимому, как при прикреплении просепты к стенке спирали, так и остальных септ, в местах соединения септы органический слой, выстилающий полость камеры, растворился для прочного прикрепления септы к раковине. Вторая просепта расположена на расстоянии 0,11—0,14 от первой.

Расстояние между септами на 1-м обороте изменяется от 0,08 до 0,42, у *Ptychoceras* — от 0,06 до 0,21, на 2-м — от 0,21 до 0,87, на 3-м — от 0,42 до 1,82, на 4-м — от 0,98 до 3,88, на 5-м — от 1,82 до 6,95, на 6-м — от 2,75 до 9,0 (табл. VI). Более резкое возрастание расстояний между септами наблюдалось у *Parajaubertella*: на 3-м обороте оно изменялось от 0,98 до 3,88; у позднемерлового *Anagaudryceras* на 5-м обороте расстояния между септами достигали 6,95, на 6-м — 9,0. Кривая изменения расстояний между септами на первых двух оборотах относительно пологая, похожа на кривую филлоцератид, затем начиная с 3-го оборота становится довольно крутой, с неуклонным возрастанием расстояний (см. рис. 24, 27).

У среднеюрского рода *Eurystomiceras*, раннемерловых родов *Tetragonites* и *Gabbioceras* у первых восьми—десяти септ септальные трубки ретрохоанитовые, у позднемерловых *Ptychoceras*, возможно, в начале спирали они такие же; затем происходит переход к прохоанитовым. У альбского рода *Kossmatella*, у сеноманского *Parajaubertella* у 2-й септы трубки ретрохоанитовые. У позднемерловых родов (*Gaudryceras*, *Anagaudryceras*, *Epigonoceras*) все септальные трубки прохоанитовые и стадия ретрохоанитовых, по-видимому, отсутствует. Переход от первого типа ко второму (прохоанитовому) совершается, как и у филлоце-

Число септ и расстояния между ними у литоцератид

Род	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅		O ₆	
	септы	расстояния	септы	расстояния	септы	расстояния	септы	расстояния	септы	расстояния	септы	расстояния
Tetragonites	12—14	0,10—0,33	11—16	0,21—0,60	12—14	0,42—1,15	13—16	1,12—2,13	13—16	2,30—3,75	неполн.	3,75—8,55
Gabbiceras	16—17	0,08—0,21	16	0,21—0,49	12—15	0,50—1,12	12—13	2,20—2,35	13—14	2,40—3,50	неполн.	3,70—4,80
Parajaubertella	11—12	0,18—0,38	10—12	0,41—0,87	10—12	0,98—1,82	11—13	1,82—3,88	неполн.	4,25—5,53	—	—
Epigoniceras	11—12	0,10—0,35	12—14	0,42—0,77	11—15	0,70—0,98	14—16	1,50—2,00	14—17	3,00—5,40	неполн.	до 7,50
Kossmatella	12—14	0,14—0,28	14—15	0,28—0,45	14—16	0,46—0,98	13—15	0,98—1,82	14—16	1,82—3,00	17—18	2,75—4,00
Gaudryceras	11—13	0,10—0,42	13—14	0,42—0,70	13—15	0,70—1,05	13—17	1,05—1,88	17—19	1,82—2,63	17	3,38—4,60
Anagaudryceras	12	0,14—0,39	12—14	0,39—0,63	13—14	0,69—1,39	14—15	1,48—3,00	13—15	3,25—6,95	14	до 9,00
Eurystomicerias	11—12	0,13—0,25	11—13	0,27—0,77	11—12	0,84—1,47	13	1,50—2,50	9 (неполн.)	2,50—3,25	—	—
Ptychoceras	11—12	0,06—0,21	—	0,34—0,60	—	—	—	—	—	—	—	—

ратид, на протяжении четырех-пяти септ. Вначале в месте перехода септы в ретроанитовую септальную трубку возникает небольшой изгиб вперед, а затем он увеличивается и формируется проанитовая трубка, состоящая из трубки и расположенной внутри нее манжеты, несколько выступающей назад (создается впечатление амфианитовой трубки). Длина трубки на 1-м обороте равна 0,06—0,17, на 2-м увеличивается в 3—7 раз и достигает 0,42—0,56 (*Parajaubertella*). У других родов это увеличение выражено не столь резко (*Gabbiocegas* — 0,21—0,25, *Epigonicer* — 0,11—0,27). На 3—5-м оборотах абсолютная длина септальных трубок продолжает увеличиваться. У рода *Gabbiocegas* на 3-м обороте она равна 0,42—0,49, на 4-м — 0,56—0,84, на 5-м — 0,77—1,05, на 6-м достигает 2,0. У рода *Kossmatella* длина септальной трубки на 6-м обороте 0,67—0,91, у *Gaudryceras* — 0,80, у *Anagaudryceras* — 2,5. Длина септальных трубок литоцератид во много раз превышает длину таковых у филлоцератид. Септальная трубка имеет воронковидное расширение в передней части и на 5—6-м оборотах приобретает форму рупора.

Внутри септальных трубок расположены манжеты, обычно несколько выступающие сзади (на 3-м обороте длина выступающей части равна 0,07—0,10, на 4-м — 0,10—0,14, на 5-м — до 0,25). На 6—7-м оборотах манжеты расположены, как и у филлоцератид, внутри септальных трубок. С начала или с середины 2-го оборота, когда сифон плотно прилегает к стенке раковины, септальные трубки, охватывая сифон только с трех сторон, прикрепляются непосредственно к стенке раковины, а манжеты в этом случае сохраняются полностью. Органическая оболочка сифона соединяется с задним концом манжеты (табл. 30, фиг. 4в), а впереди она входит в септальную трубку и ее задний конец соединен с известковым аннулярным валиком, значительно уменьшающим внутренний диаметр трубки. Валик служит для более прочного прикрепления органической оболочки сифона к септальной трубке и для герметизации гидростатических камер. Манжеты вместе с септальной трубкой были непроницаемы для газов жидкости. Отношение их общей длины, или длины известкового футляра, к длине органической оболочки сифона в камере изменяется в онтогенезе очень существенно. В начале спирали это отношение составляет 15 : 85, в конце 1-го оборота увеличивается до 30 : 70, у некоторых — до 50 : 50. Такое соотношение сохраняется у большинства родов на 2—3-м оборотах, иногда увеличивается до 60 : 40; на 4—5-м оборотах относительная длина футляра уменьшается и рассматриваемое соотношение равно 30 : 70, на 6-м обороте относительные размеры органической оболочки увеличиваются от 15 : 85 до 10 : 90 и длина известкового футляра составляет 0,1 общей длины сифона в камере.

Описанный тип длинной воронковидной септальной трубки (на 2—5-м оборотах) с манжетой, лежащей внутри трубки и незначительно выступающей сзади нее, характерен для всех изученных литоцератид и может быть назван литоцератидным (табл. 31, фиг. 3а—в). Два рода с гетероморфной раковинной (*Ptychoceras* и *Nipponites*) имеют подобный тип проанитовых септальных трубок.

Септы, манжеты и аннулярные валики имеют пластинчатую структуру (табл. 10).

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха однослойная с призматической структурой, выклинивается около цекума (табл. 7, фиг. 1в). Новый призматический слой возникает недалеко от просепты, быстро утолщается; из него построена стенка 1-го оборота до первичного валика, около которого призматический слой выклинивается. Первичный валик имеет линзовидную или неправильно-асимметричную

форму — плавно утолщающуюся заднюю часть и очень крутую переднюю (табл. 32, фиг. 1; табл. 33, фиг. 26). Длина валика варьирует в довольно широких пределах — от 0,07 до 0,56 при толщине от 0,03 до 0,08. Выявить какую-либо закономерность в размерах и форме валика пока не удастся. Структура валика пластинчатая. За первичным валиком на расстоянии 260—360° от просепты расположен первичный пережим; у одних он выражен очень четко, у других почти незаметен.

Стенка раковины после первичного пережима состоит из двух слоев: наружного призматического и лежащего под ним пластинчатого, а на 2—3-м оборотах появляется внутренний призматический слой. В конце 1-го оборота толщина вентральной стенки раковины равна 0,01—0,03, в конце 2-го — 0,03—0,05, 3-го — 0,05—0,08, 4-го — 0,10—0,13, и удалось выделить дорсальную стенку толщиной 0,07—0,08, относимую к следующему обороту, в конце 5-го оборота они соответственно равны 0,12—0,18 и 0,10, в конце 6-го — 0,28 и 0,38, т. е. дорсальная стенка 7-го оборота толще вентральной стенки 6-го.

У рода *Ptychoceras* вентральная стенка на второй половине 1-го ствола трехслойная, причем на вентральной стороне ее толщина составляет 0,20—0,21, из них наружный призматический слой 0,03—0,13, пластинчатый 0,04—0,11, внутренний призматический 0,03—0,07. Толщина стенки на 1-м коленообразном перегибе 0,11—0,17. Стенка 2-го оборота у *Gaudryceras* двуслойная, пластинчатый слой в 2 раза толще призматического (табл. 9); на 3-м обороте стенка трехслойная, причем толщина пластинчатого слоя в 2 раза больше призматических, около умбиликального шва, в месте прикрепления ко 2-му обороту, пластинчатый слой расширен. Толщина органической оболочки, выстилающей камеры, составляет 0,5 толщины призматического слоя.

У большинства литоцератид после первичного пережима на всех оборотах наблюдаются асимметричной формы валики, образованные за счет утолщения пластинчатого слоя; при этом толщина наружного призматического слоя почти не изменяется, а внутренний призматический утоняется и, возможно, выклинивается (табл. 30, фиг. 5). Число валиков у рода *Tetragonites* на 2-м обороте 3, на 3-м — 3—4, на 4-м — 4—5, на 5-м — 5—7; наиболее четко выражены валики на 2—4-м оборотах. У родов *Epigonicer* и *Gaudryceras* число валиков на 2—4-м оборотах непостоянно и варьирует в тех же пределах, что у *Tetragonites*. У рода *Kossmatella* на 2-м обороте 3 валика, на 3-м — 4—5, на 4-м — 4—7, на 5-м — 3—4, на 6-м — 4. У *Anagaudryceras* валики (4) наблюдались только на 3-м обороте. У родов *Gabbioceras* и *Parajaubertella* валики не обнаружены.

Многие литоцератиды имели очень характерные образования, известные под названием воротников, впервые описанных в отечественной литературе Н. В. Безносовым (1958). В нашей коллекции они наблюдались у *Gaudryceras* и *Eurystomiceras*; у первого рода воротники, охватывающие вентральную стенку, были обнаружены на 2-м и 3-м оборотах (на 3-м обороте 4 воротника). У *Eurystomiceras* один воротник был обнаружен в конце 3-го оборота, на 4-м обороте их было пять. Воротник образован отворотом наружного призматического слоя, под которым располагается резкое утолщение пластинчатого слоя; толщина внутреннего призматического слоя практически не изменяется. На ядрах под утолщением образуется пережим. При постройке нового оборота воротник, лежащий в области инволютной части оборота, растворялся жёлезамы мантии и от воротника сохранялись небольшие выступы, следы которых можно обнаружить в медианном сечении раковины. После того как задний участок мантии, который секретировал дорсальную стенку, достигал местоположения воротника, его высту-

пающая часть перекрывалась призматическим слоем. У рода *Eurystomiceras* толщина стенки около воротника в 3 раза больше нормальной, соответственно 0,21 и 0,07. На расстоянии около 45° от последней септы, в области жилой камеры, дорсальная стенка выклинивается, и следующий воротник, расположенный через 90° от предыдущего, призматическим слоем не перекрывается (см. рис. 31). У *Ptychoceras* следы воротников не обнаружены. Явные воротники наблюдались в области жилой камеры у *Nipponites* (Друщиц, Пергамент, 1963). Сохранившиеся остатки воротника были описаны у рода *Gaudryceras* (Друщиц, Догужаева, Михайлова, 1977).

Стенка раковины и скульптура. Протоконх и 1-й оборот до первичного пережима гладкие. Для всех изученных литоцератид характерны тонкие ребрышки, покрывающие всю раковину или ослабевающие на вентральной стороне (*Tetragonites*, *Gabbioceras*, *Parajaubertella*), или гладкая раковина, несущая только линии нарастания. За первичным пережимом у *Gabbioceras* появляются тонкие ребрышки (18 на 1 мм), на 3-м обороте они четко выражены на умбиликальной крутой стенке и сглажены на широкой вентральной. У *Parajaubertella* тонкие ребрышки, разделенные широкими межреберными промежутками, обнаружены на 4-м обороте. У *Epigonicerias* на 6—7-м оборотах раковина была с тонкой ребристостью и небольшими валиками, образующими на вентральной стороне дугообразный изгиб назад. Тонкая ребристость наблюдается на раковине *Gaudryceras*. У *Kossmatella* протоконх и первые два с половиной оборота гладкие, затем на боковой стороне появляются одиночные ребра (2—3 на 1 оборот), число которых увеличивается и достигает 12 на 1 оборот; затем развиваются очень тонкие частые ребрышки. В начале 6-го оборота появляются крупные куполовидные боковые бугорки (12 на 1 оборот), разделенные глубокими пережимами.

Отряд литоцератид объединяет аммонитов с моно- и гетероморфной раковиной. Все литоцератиды проходили стадию аммонителлы. По размерам угла первичного пережима четко выделяются четыре размерные группы: 1 — $\angle$ равен 260—270° — *Ptychoceras*, 2 — $\angle$ 270—300° — *Gabbioceras*, *Parajaubertella*, *Eurystomiceras*, 3 — $\angle$ 300—330° — *Tetragonites*, *Kossmatella*, 4 — $\angle$ 330—360° — *Epigonicerias*, *Gaudryceras*, *Anagaudryceras*. Аммонит с гетероморфной раковиной обладал самой маленькой раковиной аммонителлы (0,60) и самой короткой первичной жилой камерой; у юрского *Eurystomiceras* и раннемелового *Gabbioceras* раковинка аммонителлы была средних размеров (0,88—1,00) и занимала 3/4 оборота или несколько больше; у раннемеловых (альбских) *Tetragonites* и *Kossmatella* раковинка была средних и крупных размеров (0,94—1,27); у позднемеловых *Epigonicerias*, *Parajaubertella*, *Gaudryceras* и *Anagaudryceras* — крупная раковинка (1,01—1,45) и жилая камера до одного оборота. Роды *Hypoturrillites* и *Vaculites* имели планоспиральную раковинку аммонителлы. У первого рода диаметр аммонителлы составлял около 1 мм при диаметре протоконха 0,43, за первичным валиком начинается спирально-винтовая раковина. У второго — раковина аммонителлы, описанная Дж. Смитом (Smith, 1901), состояла из протоконха, одного оборота, просепты и сохранившегося цекума, первичный валик около устьевого края отсутствовал. У рода *Vaculites* после первичного валика начинается прямой ствол раковины (см. рис. 32). У литоцератид, имевших номоморфную планоспиральную раковину, самый маленький диаметр 1-го оборота обнаружен у *Eurystomiceras* (0,87—0,98), у всех остальных изученных родов он составляет 1,00—1,50, диаметр 2-го оборота обычно удвоен по сравнению с 1-м, диаметр 3-го удвоен по сравнению со 2-м. Диамет-

ры 4-го и последующих оборотов варьируют в широких пределах. Соответствующим образом варьируют размеры внутренней высоты оборотов.

Для всех изученных литоцератид, таким образом, характерны следующие особенности строения раковины: 1 — протоконх валиковидный, с почти круглым сечением; 2 — фиксатор сложный, состоит из многочисленных коротких лент; 3 — цекум в продольном сечении чашевидный, круглый, малых и средних размеров; 4 — сифон узкий, начиная с 5—6-й септы вентрально-краевой, абсолютный диаметр изменяется от 0,03—0,07 на 1-м обороте до 0,56 на 6-м (у *Anagaudryceras* достигает 0,90); относительный диаметр сифона на 6-м обороте 0,06—0,08; 5 — септальные трубки у юрского *Eurystomiceras* и раннемеловых *Tetragonites* и *Gabbiceras* у первых 8—10 септ ретрохоанитовые, далее — прохоанитовые; у всех позднемеловых родов стадия ретрохоанитовых трубок отсутствует; септальные трубки литоцератидного типа; 6 — отношение длины известкового футляра к длине органической оболочки сифона на 2—3-м оборотах равно 50:50 или 60:40, на 6-м уменьшается до 15:85 или 10:90; 7 — вторая септа удалена от просепты; число септ на 1-м обороте 11—14, на остальных варьирует от 10 до 19; 8 — угол первичного пережима от 260 до 360°, диаметр раковины аммонителлы от 0,60 до 1,45; 9 — стенка протоконха и 1-го оборота до первичного пережима однослойная с призматической структурой, после первичного пережима на протяжении 2-го и, возможно, части 3-го оборота двуслойная, а затем — трехслойная; 10 — у большинства родов имеются довольно многочисленные (до 8) валики асимметричной формы в 3—4 раза толще стенки раковины; характерны также воротники; 11 — жилая камера занимает от 3/4 до 1 оборота; 12 — раковина после первичного валика моно- или гетероморфная.

Литоцератиды возникли в позднем триасе от филлоцератид (сем. *Ussuritidae*), были сравнительно немногочисленны в юрских и более разнообразны в меловых морях. В меловом периоде они широко дивергировали, приспособились к существованию в разных экологических нишах и дали значительное число родов, обладавших кроме номоморфной также и гетероморфной раковинной (Ptychoceras, Baculites, Turritites, Nipponites и др.). В конце маастрихта все литоцератиды вымерли.

7.3. ОТРЯД AMMONITIDA. АММОНИТИДЫ

В отряде Ammonitida рассмотрены и проанализированы 6 семейств: Simbirskitidae, Desmoceratidae, Aconeceratidae, Deshayesitidae, Acanthohoplitidae, Parahoplitidae.

7.3.1. СЕМЕЙСТВО SIMBIRSKITIDAE. СИМБИРСКИТИДЫ

На основании изучения морфогенеза трех родов симбирскитид — Simbirskites, Speetoniceras, Craspedodiscus — можно наметить общие признаки для всего семейства.

Протоконх средний и крупный, валиковидный, ширина значительно превышает диаметр. У Simbirskites ширина протоконха 0,84—0,88 при диаметре 0,55—0,67, у Speetoniceras ширина 0,84, $D^1=0,53—0,63$, у Craspedodiscus ширина 0,84—0,91, $D^1=0,55—0,70$. В медианном сечении большой диаметр протоконха у всех трех родов варьирует в пределах от 0,53 до 0,70 (табл. VII).

Фиксатор различной длины — от 0,11 до 0,56; в сечении имеет вид ленты или тонкого тяжа, при наблюдении в протоконхе, помещенном

Диаметры протоонха, раковины аммонителлы, 1-го и 2-го оборотов, размеры цекума, фиксатора и угла первичного пережима

Таблица VII

Род	Д ¹	Д ²	Д _{ам}	Д ₁	Д ₂	Ц ₁	Ц ₂	Ф	α, град.
Simbirskites	0,55—0,67	0,50—0,55	1,05—1,12	1,12—1,19	1,90—2,13	0,13—0,21	0,10—0,14	0,11—0,40	300—315
Spectoniceras	0,53—0,63	0,50—0,58	1,02—1,15	1,13—1,25	1,90—2,25	0,13—0,18	0,10—0,14	0,21—0,38	300
Craspedodiscus	0,55—0,70	0,53—0,63	1,13—1,20	1,23—1,30	2,15—2,55	0,14—0,20	0,10—0,18	0,15—0,56	300—315
Zurcherella	0,38—0,44	0,33—0,36	0,66—0,84	0,76—1,00	1,82—2,12	0,08—0,10	0,08—0,10	0,21—0,27	270—285
Melchiorites	0,32—0,36	0,27—0,31	0,67—0,70	0,70—0,84	1,40—1,96	0,07—0,10	0,07—0,10	0,17—0,25	270—290
Desmoceras	0,66	0,55	1,02	1,9	3,80	—	—	—	270
Aconeceras	0,34—0,38	0,27—0,35	0,64—0,90	0,73—0,90	1,81—2,36	0,07—0,11	0,07—0,10	0,08—0,17	275—360
Sanmartinoceras	0,42—0,45	0,35—0,38	0,84	1,01—1,05	2,42—2,49	0,10—0,11	0,10—0,11	0,14	300
Beudanticeras	0,49—0,55	0,45	0,77—0,99	1,15	2,25	0,14	0,13	0,17	330
Desmophyllites	0,40—0,60	0,39—0,45	0,75—0,89	—	—	0,09—0,12	0,07—0,10	0,11—0,18	307—322
Damesites	0,46—0,48	0,41—0,42	0,82—0,84	—	—	0,08—0,11	0,08—0,09	0,21	307—309

Абсолютный и относительный диаметр сифона у симбирскитид, десмоцератид и аконцератид

Таблица VIII

	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅		O ₆	
	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}
Simbirskites	0,08—0,12	0,23—0,36	0,13—0,18	0,19—0,37	0,20—0,30	0,22—0,38	0,40—0,48	0,27—0,31	0,70	0,26	—	—
Spectoniceras	0,08—0,13	0,25—0,37	0,10—0,20	0,33—0,36	0,20—0,30	0,30—0,40	0,34—0,45	0,30—0,32	0,35	0,22	—	—
Craspedodiscus	0,08—0,14	0,21—0,29	0,15—0,20	0,27—0,37	0,25—0,33	0,23—0,27	0,40—0,58	0,16—0,21	—	—	—	—
Zurcherella	0,08—0,10	0,30—0,35	0,11—0,14	0,20—0,24	0,18—0,21	0,11—0,15	0,29—0,32	0,07—0,08	0,32—0,46	0,04—0,07	—	—
Melchiorites	0,07—0,08	0,28—0,40	0,11—0,13	0,17—0,29	0,14—0,15	0,11—0,17	0,20—0,22	0,07—0,08	0,29—0,42	0,07—0,08	0,50—0,53	—
Desmoceras	0,10	0,31	0,15	0,25	0,15	0,17	0,22	0,08	0,39	0,08	0,73	0,09
Aconeceras	0,07—0,08	0,25	0,10—0,14	0,16	0,18—0,29	0,10—0,13	0,32—0,56	0,07—0,08	—	0,07—0,08	—	—
Sanmartinoceras	0,08—0,10	0,22	0,14	0,16	0,34	0,13	0,45	0,10	—	—	—	—

для просветления в глицерин, виден конус, отходящий от цекума и переходящий в тонкую трубку.

Цекум каплевидный, в медианном сечении овальный или круглый, $C_1 = 0,14-0,21$, $C_2 = 0,10-0,18$. Около просепты цекум переходит в сифон, при этом поперечное сечение сифона в просепте круглое или овальное с длинной осью, расположенной параллельно ширине протоконха. У *Speetoniceras* ширина сифона в просепте $0,20-0,22$, у *Craspedodiscus* — $0,17$, у *Simbirskites* — $0,10-0,14$.

Сифон у всех родов на первой половине оборота занимает центральное положение, к концу оборота становится субцентральной, на 2-м обороте сохраняет субцентральной положение и в начале 3-го становится вентрально-краевым или привентральной, не прилегая плотно к вентральной стенке.

Сифон средней толщины; в конце 1-го оборота его диаметр равен $0,08-0,13$, в конце 2-го — $0,10-0,20$, 3-го — $0,20-0,33$, 4-го — $0,34-0,58$, 5-го (у *Simbirskites*) — $0,70$, что превышает толщину сифона у литоцератид и южных филлоцератид. Относительный диаметр сифона на первых четырех оборотах равен $0,20-0,40$ (в среднем около $0,30$) и только у *Craspedodiscus* на 4-м обороте составляет $0,16-0,21$ (табл. VIII). Внутри сифона иногда сохраняются реликты сосудов.

На 4-м обороте у *Simbirskites elatus* обнаружены две пары сифональных мембран, служивших для более прочного соединения сифона с раковиной (табл. 11, фиг. 1а—г). Они прикреплены с боков к оболочке сифона, к вентральной стенке и септе. Передняя пара мембран относительно короткая, она начинается у переднего края вентральной лопасти близ срединного седла и охватывает около $0,20$ длины сифона, не доходя до его дорсальной части в плоскости симметрии. Вторая пара соединяет сифон и вентральную стенку раковины. Мембраны органические, в местах прикрепления к сифону слегка волнистые.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте у всех родов по 10—13 септ, на 2-м — 12—16, на 3-м — 12—18, у *Craspedodiscus* — до 20, на 4-м — 12—19, на 5-м — 12—14, у *Speetoniceras* — 11—16. По числу септ на 2—5-м оборотах выделяются две группы: средне- и многосептальных. У первой группы число септ на 2-м обороте 12—15, на 3-м — 13—15, на 4-м — 13—15, на 5-м — 12—13, у второй группы соответственно на 2-м — 16, на 3-м — 16—20, на 4-м — 16—19, на 5-м — 16.

Примасепта расположена на расстоянии $0,11-0,21$ от просепты. Расстояния между септами увеличиваются постепенно от $0,13-0,35$ на 1-м обороте до $5,0-6,5$ на 6-м. У *Simbirskites* расстояния между септами на 1-м обороте $0,21-0,32$, на 2-м — $0,31-0,36$, на 3-м — $0,36-0,77$, на 4-м — $0,81-1,26$, на 5-м — $1,26-4,00$, на 6-м — $4,00-6,5$ (до своей гибели аммонит построил в начале 6-го оборота несколько септ, остальную часть оборота занимает жилая камера). У *Speetoniceras* на 1-м обороте — $0,13-0,35$, на 2-м — $0,37-0,40$, на 3-м — $0,43-0,68$, на 4-м — $0,70-1,00$, на 5-м — $1,0-1,90$, на 6-м — $2,0-2,5$ (до своей гибели аммонит построил несколько септ на 6-м обороте, жилая камера на этом обороте сохранилась частично). У *Craspedodiscus* расстояния на первых трех оборотах увеличиваются постепенно, так же как у двух предыдущих родов: на 1-м обороте — $0,17-0,31$, на 2-м — $0,35-0,52$, на 3-м — $0,48-0,70$, на 4-м — наблюдается более резкое увеличение расстояний от $0,75$ до $1,75$, на 5-м — от $1,8$ до $5,0$, на 6-м — у одного экземпляра сохранилось две септы, расположенные на расстоянии $4,8-5,0$, далее раковина обломана (табл. IX).

На первых трех оборотах у описанных симбирскитов расстояния

Таблица IX

Число септ и расстояния между ними у симбирскитид, десмоцератид и аконцератид

Род	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅		O ₆	
	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние
Simbirskites	10—13	0,21—0,32	12—16	0,31— 0,36	13—18	0,36— 0,77	12—17	0,81— 1,26	12—14	1,26— 4,00	9 (неполн.)	4,00— 6,50
Speetonicerias	10—13	0,13—0,35	12—15	0,37— 0,40	12—17	0,43— 0,68	13—18	0,70— 1,00	11—16	1,00— 1,90	неполн.	2,00— 2,50
Craspedodiscus	10—11	0,17—0,31	12—15	0,35— 0,52	13—20	0,48— 0,70	16—19	0,75— 1,75	12—13	1,80— 5,00	2 (неполн.)	4,80— 5,00
Zurcherella	10—12	0,17—0,35	12—14	0,18— 0,45	16—18	0,48— 0,91	15—17	0,70— 2,88	15—17	2,63— 4,00	—	—
Melchiorites	10—12	0,07—0,21	12—15	0,21— 0,34	14—17	0,32— 0,74	14—18	0,73— 1,76	15—17	1,86— 4,15	12 (неполн.)	3,85— 4,60
Desmoceras	10—11	0,21—0,31	11	0,31— 0,63	12	0,63— 1,22	11 (неполн.)	1,22— 1,96	неполн.	2,96— 3,40	неполн.	3,40— 6,30
Aconeceras	10—14	0,08—0,25	12—18	0,20— 0,56	15—23	0,34— 1,16	19—26	0,63— 2,25	—	—	—	—
Sanmartinoceras	14	0,11—0,28	19	0,22— 0,63	13 (неполн.)	0,49— 1,12	—	—	—	—	—	—

между септами увеличиваются почти одинаково, различия наступают на 4-м обороте, на котором у *Craspedodiscus* расстояние достигает 1,75 при максимальных интервалах у *Simbirskites* и *Speetoniceras* — 1,26 и 1,00. На 5-м и 6-м оборотах у *Speetoniceras* эти расстояния составляют 1,9 и 2,5, а у *Simbirskites* и *Craspedodiscus* — 4,0—6,5 и 4,8—5,0 (септы имеются только в начале оборота).

Септальные трубки на всех оборотах, начиная с первого, прохонанитовые, воронковидной формы; их абсолютная длина возрастает от оборота к обороту (на 1-м обороте измерить не удалось), на 2-м обороте длина варьирует от 0,03 до 0,07, на 3-м — от 0,04 до 0,10, на 4-м — от 0,10 до 0,15. У *Craspedodiscus* до 0,35, на 5-м — от 0,15 до 0,30, у *Craspedodiscus* — до 0,84, на 6-м — у *Simbirskites* — до 0,45. Обычно длина части септальной трубки, прилегающей к вентральной стенке, меньше таковой с противоположной стороны. Диаметр сифона в септальной трубке меньше диаметра сифона в гидростатической камере; на 5—6-м оборотах эта разница довольно большая. Внутри септальных трубок расположены манжеты, которые несколько выступают назад; на 1—2-м оборотах септальные трубки имеют вид амфихонанитовых, так как длина манжеты, выступающая сзади септальной трубки, почти равна длине ее переднего конца, на 3—4-м оборотах относительная длина манжет уменьшается, и на 5—6-м манжета расположена внутри септальной трубки, имея в медианном сечении вид удлиненного валика. Задний конец манжеты соединяется с органической оболочкой. Задний конец органической оболочки сифона расположен внутри септальной трубки и соединен с большим передним аннулярным валиком.

Отношение длины известкового футляра к длине органической оболочки сифона в камере у всех симбирскитов в онтогенезе изменяется очень незначительно и составляет на 2-м обороте 5:95, на остальных — 10:90.

Стенка раковины и скульптура. Толщина стенки раковины увеличивается постепенно и составляет на 1-м обороте 0,01—0,03, на 2-м — 0,02—0,05, на 3-м — 0,04—0,08, на 4-м — 0,06—0,13, на 5-м — 0,08—0,15.

Первичный валик линзовидной формы, длиной у *Simbirskites* — 0,21—0,33, у одного экземпляра 0,17, у *Speetoniceras* — 0,28—0,35, у *Craspedodiscus* — 0,21—0,45, при толщине 0,03—0,05. Первичный валик, как у всех изученных аммонитов, имеет пластинчатую структуру. За валиком расположен первичный пережим, выраженный то более, то менее отчетливо. У большинства угол первичного пережима равен 300° и только у двух экземпляров составляет примерно 315°. У некоторых экземпляров рода *Speetoniceras* первичный пережим очень глубокий, разница в высоте оборота на пережиме и за ним составляет 0,03—0,05.

За первичным валиком стенка раковины вначале двухслойная, а в конце 3-го — начале 4-го оборота становится трехслойной, состоящей из трех известковых слоев: наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического (см. рис. 34). Соотношение толщины этих слоев изменяется от оборота к обороту и в пределах одного оборота от вентральной стенки к умбиликальному шву. Так, соотношение толщины этих слоев вентральной стенки 4-го оборота равно 1:2:3 (при условной единице, равной 0,014), толщина дорсальной стенки 5-го, перекрывающего, оборота составляет 0,014; а соотношение слоев вентральной стенки 5-го оборота соответственно равно 3:3:3, на боковой стороне составляет 6:3:4 (т. е. толщина наружного призматического слоя увеличивается вдвое), а у места их прикрепления к боковой стен-

ке 4-го оборота — 4:9:3 (здесь резко увеличена толщина пластинчатого слоя). Соотношение слоев в стенке 6-го оборота около умбиликального шва равно 5:13:3, но у места прикрепления к предыдущему обороту возрастает толщина внутреннего призматического слоя (см. рис. 34). Боковые бугорки образованы за счет всех трех слоев раковины. Они перекрываются внутренним призматическим слоем каждого следующего оборота. Как у всех ранее описанных аммонитов, инволютная часть оборота построена только за счет одного внутреннего призматического слоя.

Характерной чертой всех родов симбирскитид является наличие валиков, образованных за счет увеличения толщины среднего, пластинчатого, слоя. Число валиков на каждом обороте очень не постоянно: на 2-м — 1—3, на 3-м — 1—4, на 4-м — 3—5, на 5-м — 1—2.

Протоконх и первые три оборота у симбирскитов гладкие. Скульптура представлена латеральными бугорками и ребрами. В конце 3-го или начале 4-го оборота у *Craspedodiscus* появляются латеральные бугорки и слабые неотчетливые ребрышки, на 5-м обороте бугорки усиливаются и от них отходят пучки в 3—4 ребра, часть из которых дихотомически ветвится, между основными пучками расположены 1—2 промежуточных ребра. У рода *Simbirskites* на 5-м или 6-м оборотах появляются вентро-латеральные бугорки, от которых отходят пучки ребер. У рода *Speetonicerus* ребрышки появляются на 5-м обороте у перегиба умбиликальной стенки; они острые, наклоненные вперед, разделенные широкими межреберными промежутками. В начале 6-го оборота ребра на боковой стороне дихотомически ветвятся, и в местах их ветвления возникают тонкие острые бугорки, в дальнейшем исчезающие.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы у *Simbirskites* — 1,05—1,12, у *Speetonicerus* — 1,02—1,15, у *Craspedodiscus* — 1,13—1,20. Диаметр 1-го оборота у первых двух родов 1,12—1,25, у третьего — 1,23—1,30, 2-го оборота у первых двух — 1,90—2,25, у третьего — 2,15—2,55. Эта разница еще более увеличивается на следующих оборотах, так как описанные роды отличаются общим типом строения раковины: у *Craspedodiscus* раковина дисковидная с высокими оборотами, у *Speetonicerus* и *Simbirskites* обороты более низкие и более вздутые.

Для трех родов симбирскитид, таким образом, характерны следующие особенности внутреннего строения раковины: 1 — протоконх валиковидный диаметром 0,53—0,70; 2 — фиксатор имеет форму бокала и трубки общей длиной от 0,11 до 0,56; 3 — цекум каплевидный, переходящий в сифон у просепты; 4 — сифон на первых двух оборотах центральный и субцентральный, затем вентрально-краевой; абсолютный диаметр его изменяется от 0,08—0,13 на 2-м обороте до 0,70 на 5-м; относительный диаметр почти на всех оборотах в среднем составляет 0,30 высоты оборота; 5 — на 1-м обороте 10—13 септ, по числу септ на 2—4 оборотах выделяются мало- и многосептальные фрагмоконы; 6 — септальные трубки на всех оборотах прохонанитовые, короткие, воронковидные; манжеты несколько выступают назад; 7 — отношение длины септальной трубки и манжеты к длине органической оболочки сифона в камере на 2—5-м оборотах равно 10:90; 8 — угол первичного пережима 300—315°; диаметр раковины аммонителлы 1,02—1,20; 9 — стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика однослойная с призматической структурой, от первичного пережима до конца 3-го оборота — двухслойная, начиная с 4-го оборота — трехслойная; 10 — на 2—5-м оборотах наблюдается непостоянное число валиков (1—5); 11 — жилая камера занимает до одного оборота; 12 — для каждого

рода характерен свой тип скульптуры; бугорки и ребра появляются в конце 4-го — начале 5-го оборотов.

Симбирскиты возникли в начале позднего готерива в европейской зоогеографической области и существовали в течение всего позднего готерива; их остатки находят также в отложениях верхнего готерива средиземноморской области (Крым, Северный Кавказ, Мангышлак). Они используются для зонального деления верхнего готерива и широких межрегиональных корреляций. Вопрос о происхождении симбирскитов является предметом дискуссии и для его решения требуются дополнительные исследования раннеготеривских аммонитов.

7.3.2. СЕМЕЙСТВО DESMOCERATIDAE. ДЕСМОЦЕРАТИДЫ

На основании изучения морфогенеза раковины представителей 4 родов: *Zurcherella* (поздний апт), *Melchiorites* (поздний апт), *Beudanticeras* (ранний альб), *Desmoceras* (средний альб), а также данных о внутреннем строении позднемеловых *Desmophyllites*, *Damesites* (Захаров, 1978) были намечены общие признаки, характерные для всего семейства.

Протоконх валиковидный, от мелкого до крупного, медианное сечение овальное или почти круглое, большой диаметр у позднеаптских родов 0,32—0,44, у раннеальбского — 0,51—0,55 при ширине 0,80, у среднеальбского — 0,66, у позднемеловых — 0,40—0,60; малый диаметр соответственно равен 0,27—0,36, 0,45, 0,55, 0,39—0,45.

Фиксатор средний и длинный, размером от 0,11 до 0,27, имеет вид конуса и узкой связки, идущей от цекума к стенке протоконха. У одного из экземпляров *Desmophyllites* Ю. Д. Захаров (1978, с. 72) обнаружил еще одну составную часть фиксатора, названную им кожухом.

Цекум от каплевидного до шаровидного, сечение овальное или круглое; $C_1=0,07-0,14$, $C_2=0,07-0,13$, окружен тонкой органической оболочкой, известковая не сохранилась.

Сифон в начале 1-го оборота занимает центральное положение, в конце оборота — субцентрального, в середине 2-го оборота — прицентрального (см. рис. 10), в конце оборота плотно прилегает к вентральной стенке. Абсолютный диаметр сифона в конце 1-го оборота равен 0,07—0,10, 2-го — 0,11—0,18, 3-го — 0,18—0,22, 4-го — 0,20—0,38, 5-го — 0,29—0,42, на 6-м обороте — 0,50—0,73. Относительный диаметр в конце 1-го оборота составляет 0,28—0,40, 2-го — 0,17—0,29, 3-го — 0,11—0,17, 4-го — 0,07—0,08, у *Desmoceras* — 0,12, на 5-м — 0,07—0,09 и на 6-м у последнего рода 0,09. Диаметр сифона в камере обычно больше, чем в септальных трубках.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте у всех родов 10—12 септ. У рода *Desmoseras* на 2—4-м оборотах по 11—12 септ на обороте, у остальных на 2-м обороте 12—15, на 3-м и 4-м по 14—18, на 5-м — 15—17 (см. табл. IX).

Примасепта расположена на расстоянии 0,07—0,25 от просепты. Расстояние между септами на 1-м обороте, не считая интервала между просептами, колеблется от 0,17 до 0,35, на 2-м — от 0,18 до 0,66, на 3-м — от 0,32 до 0,74, у *Desmoceras* и *Beudanticeras* — 1,22, на 4-м — 0,70—2,88, на 5-м — 1,86—4,15, на 6-м — 3,4—6,3 (см. рис. 39). Данные о расстояниях между септами у позднемеловых десмоцератид отсутствуют.

Септальные трубки у родов *Melchiorites* и *Zurcherella* на 1-м обороте прохоанитовые (табл. 18, фиг. 1а), у других родов их наблюдать не удалось. В начале 2-го оборота у всех родов септальные трубки так-

же прохоанитовые, очень короткие, их длина составляет $1/20$ длины сифона в камере (0,04—0,07); Ю. Д. Захаров называет их амфихоанитовыми, не выделяя манжет. На 3-м обороте длина септальных трубок в середине оборота равна 0,07—0,10, в конце — 0,14—0,28; на 4-м обороте происходит довольно резкое увеличение длины септальных трубок (0,28—0,63), на 5-м — их длина равна 0,70—1,12, на 6-м — до 1,4. Внутри трубки расположены манжеты, задние концы которых короткие (на 3-м — 0,03—0,04, на 4-м — 0,11—0,14); на 5-м длина задней части манжеты сокращается, и в конце 5-го — начале 6-го манжета целиком расположена внутри трубки; только такого типа трубки Захаров относит к прохоанитовым. Отношение длины известкового футляра к длине органической оболочки сифона в конце 2-го и начале 3-го оборотов составляет примерно 10 : 90, на 3-м — 6-м оборотах колеблется в пределах 20 : 80 — 25 : 75.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика имеет призматическую структуру. В СЭМ изучалась раковина только Melchiorites и Zurcherella. Призматический слой протоконха выклинивается около просепты; второй призматический слой начинается примерно около места прикрепления фиксатора, что свидетельствует о возникновении этого слоя до вытягивания тела из полости протоконха и прикрепления к нему фиксатора, и, утолщаясь, образует стенку 1-го оборота. У первичного пережима (табл. 17, фиг. 2в) он выклинивается. Первичный валик линзовидной формы, имеет пластинчатую структуру, его длина 0,17—0,24, толщина 0,02—0,03. Угол первичного пережима колеблется от 270—290 до 330°. Изнутри первичного валика (как у всех изученных аммонитов) начинается наружный призматический слой, образующий стенку раковины после пережима. В конце 2-го — начале 3-го оборота становится видимым внутренний призматический слой. На 4—5-м оборотах (табл. фиг. 2б, 2в) толщина пластинчатого слоя почти в 2 раза больше каждого из призматических (наружного и внутреннего); в то же время призматический слой дорсальной стенки следующего оборота по размерам почти равен толщине вентральной стенки. Толщина стенки на 1-м обороте около 0,01, в конце 2-го оборота — 0,03—0,04, 3-го — 0,04—0,07, 4-го — 0,08—0,14, 5-го — 0,13—0,22.

Протоконх и первые четыре оборота гладкие, начиная с 5-го оборота появляются главные и промежуточные ребра, образованные за счет изгибов всех трех слоев раковины. Толщина главных ребер на 5-м обороте составляет 0,38, что в 1,5—2 раза превышает размеры стенки, утолщение происходит за счет пластинчатого слоя.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы у Melchiorites и Zurcherella составляет 0,66—0,84, у Beudanticeras — 0,77—0,99, у Desmoceras — 1,02, у Desmophyllites — 0,75—0,89, Damesites — 0,82—0,84; соответственно диаметры 1-го и 2-го оборотов у первых двух родов 0,70—1,00, 1,40—2,12, у третьего рода — 1,15 и 2,25, у четвертого — 1,9 и 3,8. Эти различия еще более увеличиваются на последующих оборотах.

Для раннемеловых десмоцератид, таким образом, характерны следующие особенности внутреннего строения: 1 — протоконх валиковидный, от мелкого до крупного (диаметром 0,32—0,66); 2 — фиксатор средний и длинный (0,17—0,27), имеет вид конуса и связки, соединяющей цекум с протоконхом; 3 — цекум овального или круглого сечения, переходящий у просепты в сифон; 4 — сифон на 1-м обороте центральный и субцентральный, на 2-м — привентральный и вентрально-краевой; абсолютный диаметр увеличивается от 0,07—0,10 в конце 1-го оборота до 0,50—0,73 на 6-м обороте; относительный диаметр уменьшает-

ся от 0,28—0,40 на 1-м обороте до 0,07—0,09 на 5—6-м; 5 — на 1-м обороте у всех родов 10—12 септ, на 2—4-м у рода *Desmoceras* сохраняется по 11—12 септ на каждом, у других родов колеблется от 14 до 18; 6 — септальные трубки на 1-м обороте ретрохоанитовые, затем прохоанитовые, вначале (2—3-й обороты) короткие, начиная с 4-го оборота резко удлиняются (до 1,4 на 6-м обороте); манжеты несколько выступают сзади септальной трубки, в конце 5-го оборота расположены внутри трубок; 7 — отношение известкового футляра к длине органической оболочки сифона в камере на 2—3-м оборотах 10:90, на 3—6-м — 20:80 — 25:75; 8 — угол первичного пережима 270—330°; 9 — стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика однослойная, с призматической структурой, после пережима — двухслойная и позднее трехслойная; 10 — ребра появляются на 5-м обороте; 11 — жилая камера полностью не сохранилась.

Десмоцератиды возникли в начале валанжина и вымерли в конце маастрихта, дав большое число родов и видов. По мнению С. Райта (Wright, 1957), они возникли от филлоцератид и представляют большое надсемейство, включающее 6 семейств. И. Видманн (Wiedmann, 1962) включал десмоцератид в состав подотряда *Norplitina*. В. Гоуша (Houša, 1965) предлагал выделять их в качестве самостоятельного отряда. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966) на основании изменений лопастной линии в онтогенезе высказал предположение о происхождении десмоцератид от перисфинктид, что требует дополнительных доказательств.

7.3.3. СЕМЕЙСТВО ACONECERATIDAE. АКОНЕЦЕРАТИДЫ

На основании изучения морфогенеза двух раннемеловых родов аконечератид: — *Aconeceras* и *Sanmartinoceras* — намечены некоторые общие признаки, характерные для этого семейства.

Протоконх мелкий, валиковидный, шириной 0,41—0,47; большой диаметр D^1 равен 0,30—0,45, малый D^2 — от 0,27 до 0,38 (см. табл. VII).

Фиксатор от короткого до среднего, длиной 0,08—0,17, узким конусом прикрепляется к цекуму, лентой — к протоконху.

Цекум от каплевидного до шаровидного, $C_1 = 0,07—0,11$, $C_2 = 0,07—0,11$. У одного экземпляра сохранилась известковая оболочка, окружающая цекум. В первой камере цекум, резко сужаясь, переходит в сифон.

Сифон в начале фрагмокона занимает субцентрально-краевое положение, в конце 1-го оборота вентрально-краевое. Диаметр сифона здесь равен 0,07—0,10, в конце 2-го — 0,10—0,14, 3-го — 0,18—0,34, 4-го — 0,32—0,56. Относительный диаметр уменьшается: в конце 1-го оборота он равен 0,20—0,25, 2-го — 0,16, 3-го — 0,10, 0,13, 4-го и 5-го — 0,07—0,08 высоты оборота. Сифон прикреплен тонкой мембраной к вентральной стенке.

Септы, септальные трубки и манжеты. На 1-м обороте 10—15 септ, на 2-м — 12—19, на 3-м — 15—23, на 4-м — 19—26. Расстояние между просептами 0,10—0,11. Просепта прикрепляется к протоконху, образуя короткую кромку, которая упирается иногда в цекум. Расстояние между септами на 1-м обороте от 0,08 до 0,28, на 2-м — от 0,18 до 0,63, на 3-м — от 0,34 до 1,16, на 4-м — от 0,63 до 2,25.

Септальные трубки у *Aconeceras* у первых пяти септ ретрохоанитовые, затем становятся прохоанитовыми, у второго рода с самого начала прохоанитовые. Длина септальных трубок на 1-м обороте 0,01, на 2-м — 0,03, на 3-м — 0,07—0,13, на 4-м — 0,23—0,29, у рода *San-*

martinoceras увеличивается до 0,49, у Aconeceras на 5-м — около 0,40, причем часть трубки, прилегающая к вентральной стенке, короче ее дорсальной части (на 5-м обороте эти размеры соответственно равны 0,30—0,40). Манжеты, как правило, расположены внутри септальной трубки, и небольшая часть их выступает сзади трубки (на 2—3-м обороте она равна 0,01—0,03). Органическая оболочка сифона соединяется с задним концом манжеты, которая расположена внутри септальной трубки. Аннулярный валик обычно выражен довольно четко; он служил для прикрепления к манжете заднего конца органической оболочки, идущего в следующую гидростатическую камеру. Отношение длины известкового футляра к длине органической оболочки сифона на 1-м обороте составляет 20 : 80, на 2—5-м оборотах — 10 : 90 — 15 : 85, т. е. септальные трубки с манжетами сравнительно короткие и отличаются от всех описанных семейств.

Стенка раковины и скульптура. Первичный валик длиной 0,10—0,28 при толщине 0,01—0,03; угол первичного пережима очень изменчив и варьирует от 275 до 360°.

Толщина стенки на 2-м обороте 0,03—0,04, на 3-м — 0,14, на 4-м — 0,21. Скульптура появляется в конце 4-го — начале 5-го оборотов; она представлена серповидно изогнутыми ребрами. В начале 3-го оборота у Aconeceras возникает киль, несущий бугорки. На 4-м обороте при внутренней высоте 1,68 высота кия 0,14.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,64—0,90, $D_1=0,70$ —1,09, $D_2=1,81$ —2,49, на 3-м обороте диаметр оборотов значительно увеличивается — резко возрастает высота и раковина становится дисковидной, высокоустьевой. Жилая камера у Aconeceras занимает около 210°, устьевой край серпообразно изогнут, изгибы ребер следуют его очертаниям; киль переходит в клиновидный выступ.

Семейство Aconeceratidae в американских «Основах палеонтологии» относится к надсемейству Naplocerataceae, существовавшему от байоса до альба включительно. Время распространения семейства ограничено готерив-альбом, предполагается, что оно возникло от сем. Strebilitidae. В отечественных «Основах палеонтологии» описываемое семейство отнесено к надсем. Desmocerataceae. По особенностям внутреннего строения описываемое семейство ничего общего не имеет с десмоцератидами; требуются исследования гаплоцератид для выявления черт сходства и отличия.

7.3.4. СЕМЕЙСТВО DESHAYESITIDAE. ДЕГЕЗИТИДЫ

Общая характеристика семейства дается на основании анализа данных, полученных при изучении представителей только типового рода Deshayesites. Остальные роды, включаемые в это семейство, отсутствуют в нашей коллекции.

Протоконх средних размеров, шаровидной формы, шириной 0,5—0,56, $D^1=0,48$ —0,56, $D^2=0,39$ —0,45 (табл. X).

Фиксатор средних и крупных размеров — 0,10—0,21, имеет форму короткого бокала и длинной ленты.

Цекум каплевидный, средних размеров ($C_1=0,10$ —0,18), прилегает к вентральной стенке и у просепты, сужаясь, переходит в сифон; кромка короткая или удлиненная и тонкая, упирается в цекум.

Сифон, проходя стадии центрального и субцентрального, в конце 1-го оборота занимает вентрально-краевое положение. Его диаметр здесь равен 0,08—0,10, в конце 2-го оборота — 0,17—0,22, 3-го — 0,28—0,33, 4-го — 0,56, 5-го — 0,85. Относительный диаметр соответственно

Таблица X
Диаметры протоконха, раковины аммонителлы, 1-го и 2-го оборотов, размеры цекума, фиксатора и угла первичного пережима

Род	Д ¹	Д ²	Д _{ам}	Д ₁	Д ₂	Ц ₁	Ц ₂	Ф	≤ пп, град
Deshayestes	0,48—0,56	0,39—0,45	0,91—1,09	1,10—1,20	2,10—2,90	0,10—0,18	0,08—0,11	0,10—0,21	300
Acanthopholites	0,33—0,45	0,28—0,38	0,62—0,88	0,77—1,09	1,54—2,67	0,07—0,10	0,07—0,08	0,07—0,13	270—280
Colombiceras	0,35—0,41	0,28—0,34	0,60—0,63	0,77—0,85	1,68—2,24	0,07—0,10	0,07—0,08	0,07	280—300
Nolaniceras	0,39—0,45	0,28—0,35	0,73—0,85	0,90—1,09	1,62—2,67	0,08—0,11	0,07—0,10	0,08—0,14	270—280
Hypacanthopholites	0,38—0,49	0,31—0,41	0,70—0,80	1,06—1,15	1,83—2,79	0,08—0,11	0,06—0,11	0,18	260—270
Diadochoceras	0,38—0,45	0,29—0,38	0,70—0,80	0,84—1,09	1,90—2,66	0,07—0,10	0,07—0,10	0,08—0,25	260—270
Nodosopholites	0,38—0,41	0,31—0,32	0,71—0,76	0,84—0,90	1,92—2,00	0,09—0,10	0,07—0,08	0,10—0,11	250—270
Parahoplites	0,55—0,70	0,49—0,62	1,13—1,29	1,15—1,43	2,42—3,0	0,13—0,17	0,08—0,15	0,18—0,49	315—330

Таблица XI

Абсолютный и относительный диаметр сифона у дегезитид, акантогоплитид и парагоплитид

Род	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅		O ₆	
	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}	C _{абс}	C _{отн}
Deshayestes	0,08—0,13	0,20—0,28	0,17—0,22	0,15—0,20	0,28—0,33	0,11—0,14	0,56	0,09	0,85	0,08	—	—
Acanthopholites	0,07—0,10	0,26—0,38	0,13—0,18	0,20—0,30	0,27—0,38	0,17—0,20	0,41—0,56	0,12—0,18	0,73—0,79	0,06—0,11	—	—
Colombiceras	0,06—0,07	0,30—0,40	0,08—0,11	0,24—0,26	0,21—0,28	0,17—0,19	0,42—0,50	0,13—0,16	0,63—0,91	0,08—0,12	—	—
Nolaniceras	0,08—0,10	0,30	0,14—0,21	0,25	0,31—0,35	0,17—0,20	0,49—0,63	0,10	0,73	0,08	—	—
Hypacanthopholites	0,07—0,11	0,27—0,29	0,13—0,18	0,18—0,23	0,21—0,34	0,13—0,17	0,42—0,56	0,10—0,13	—	—	—	—
Diadochoceras	0,07—0,10	0,25—0,35	0,15—0,20	0,18—0,30	0,25—0,38	0,14—0,20	0,46—0,74	0,11—0,16	—	—	—	—
Nodosopholites	0,06—0,07	0,50	0,14—0,15	0,22—0,24	0,18—0,22	0,13—0,17	0,27—0,42	0,11—0,12	—	—	—	—
Parahoplites	0,10—0,13	0,25—0,30	0,17—0,24	0,22—0,25	0,30—0,42	0,16—0,18	0,50—0,80	0,14—0,17	1,20—1,30	0,14—0,15	2,5	0,10

уменьшается: в конце 1-го оборота 0,20—0,28, 2-го — 0,15—0,20, 3-го — 0,11—0,14, 4-го — 0,09, 5-го — 0,08. У акантогоплитид сифон занимает вентрально-краевое положение в середине или в конце 2-го оборота, у парагоплитид — в конце 2-го. Абсолютные размеры сифона у представителей трех семейств увеличиваются более или менее одинаково, но у парагоплитид сифон на всех стадиях онтогенеза достигает более крупных размеров, чем у двух других семейств (табл. XI).

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта прикреплена рядом с примасептой. Кромка короткая, утолщенная. На 1-м обороте насчитывается 11—13 септ, расположенных на расстоянии 0,10—0,40, на 2-м — 12—14, расстояние между ними 0,30—0,78, по числу септ на 3—6-м оборотах выделяются две группы: у первой на 3-м обороте 13—16 септ, на 4-м — 13—17, на 5-м — 15—17, на 6-м — 16, у второй группы на 3-м — 18—20, на 4-м — 19—23, для 5-го и 6-го оборотов для этой группы нет данных. Жилая камера у большинства расположена на 5-м обороте, и число септ на нем, построенных к моменту гибели моллюска, колебалось от 2 до 17. Расстояние между септами на 3-м обороте 0,60—1,53, на 4-м — 1,70—3,65, на 5-м — 3,50—6,30 (табл. XII).

Септальные трубки прохоанитовые короткие, очень похожие на таковые у акантогоплитид и парагоплитид. Их длина увеличивается от 0,08 в конце 1-го оборота до 0,56 на 5-м. Манжеты короткие, слегка выступающие назад; аннулярные валики в виде небольших нащепков (в сечении) внутри септальных трубок. Отношение длины известкового футляра сифона к его необызвествленной части в камере на 2—5-м оборотах составляет около 10 : 90.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота до первичного пережима имеет, как у всех аммонитов, призматическую структуру. Первичный валик линзовидный, несколько асимметричный, с плавным задним и более резким передним концом, в 2—3 раза толще стенки. Строение стенки после первичного пережима на 2—3-м оборотах наблюдать не удалось, но на 4—5-м оборотах стенка, как обычно, трехслойная. Ребра появляются в середине 4-го оборота. Наиболее четко они выражены на 5-м и следующих оборотах. Они образованы за счет изгибов стенки раковины, максимальной толщины достигают на вентральной стороне и ослабевают на боках по направлению к умбиликальному краю. Дорсальная стенка не образует «мостиков» и следует изгибам ребер вентральной стенки предшествующего оборота.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы, равный 0,91—1,09, несколько больше, чем у акантогоплитид, и меньше, чем у парагоплитид, но также коррелятивно связан с размерами протоконха (0,48—0,56) и углом первичного пережима (300°). Жилая камера аммонителлы средних размеров, она занимает около 300° 1-го оборота, в то время как у акантогоплитид жилая камера была короткой (от 250° до 280°). Диаметры 1-го и 2-го оборотов несколько больше, чем у акантогоплитид. Диаметры следующих оборотов варьируют в широких пределах и, возможно, могут быть использованы при определении видов и полового диморфизма.

Семейство *Deshayesitidae* появилось в начале апта, очень быстро эволюционировало и в течение раннего апта стало одной из господствующих групп аммонитид, обитавшей в морях от Копетдага и Мангышлака до Мексики и юга США. В конце раннего апта последние представители семейства вымерли, поэтому они имеют важное значение для зонального деления нижнего апта и широких региональных и межрегиональных корреляций.

Вопрос о составе, происхождении и систематическом положении семейства является предметом длительной дискуссии и неоднократно

Таблица XII

Число септ и расстояния между ними у дезезитид, акантогоплитид и парагоплитид

Род	O ₁		O ₂		O ₃		O ₄		O ₅	
	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние	септы	расстояние
Deshayesites	11—13	0,10—0,40	12—14	0,30—0,78	14—20	0,60—1,53	13—23	1,70—3,65	15—17	3,50—6,30
Acanthohoplites	14—17	0,06—0,22	16—22	0,18—0,38	14—21	0,27—1,12	12—15	1,13—2,50	15—16	2,30—4,25
Colombiceras	13—14	0,10—0,20	15—16	0,15—0,36	14—16	0,25—1,12	15—17	0,95—2,50	15—20	2,38—4,26
Nolaniceras	14—16	0,05—0,21	16—19	0,15—0,53	16—22	0,41—1,27	17—21	1,05—2,38	неполн.	2,40—3,13
Hypacanthopli- tes	15—16	0,06—0,27	16—18	0,25—0,57	16—20	0,57—1,57	16—21	1,53—2,83	неполн.	2,18—4,20
Diadochoceras	14—18	0,08—0,21	14—20	0,14—0,42	13—20	0,30—1,37	13—23	0,82—2,58	неполн.	—
Nodosohoplites	14—16	0,07—0,21	16—19	0,21—0,35	16—18	0,29—1,15	16—20	0,94—2,24	неполн.	—
Parahoplites	10—13	0,24—0,49	13—17	0,31—0,63	16—19	0,46—1,19	17—22	0,76—3,00	13—17	2,07—3,00

обсуждался в печати. С. Райт (Wright, 1957) выводил данное семейство от десмоцератид, И. Видманн (Wiedmann, 1968) и О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968), основываясь на четырехлопастном строении примасутуры, относили его к подотряду *Ancyloceratina* и предполагали, что дегезитиды возникли от аммонитов с гетероморфной раковиной (надсем. *Ancyloceratoidea*). Этой же точки зрения придерживается И. А. Михайлова (1979), считая, что рассматриваемое семейство возникло от гетероморф (колхидитов) путем редукции геликса и развернутой части спирали.

Изложенные выше данные о внутреннем строении представителей семейства дегезитид указывают на их близость с акантогоплитидами и парагоплитидами. Отсутствие сведений о внутреннем строении анциллоцератоидей и других групп аммонитов, распространенных в барреме, не позволяют поддержать ту или иную точку зрения.

Внутреннее строение десмоцератид, которое рассмотрено выше, по многим параметрам отличается от строения дегезитид, и нет никаких признаков, которые подтвердили бы точку зрения С. Райта о родственных связях этих семейств. Трудно также согласиться с мнением о происхождении дегезитид, имевших мономорфную раковину, от специализированных аммонитид с гетероморфной раковиной. Требуются исследования барремских аммонитид для поисков предков описываемого семейства.

7.3.5. СЕМЕЙСТВО ACANTHOPLITIDAE. АКАНТОГОПЛИТИДЫ

На основании изучения морфогенеза раковины представителей 6 родов — *Acanthohoplites*, *Colombiceras*, *Nolaniceras*, *Huracanthoplites*, *Diadochoceras*, *Nodosohoplites* — были намечены общие признаки, присущие всем представителям рассматриваемого семейства.

Протоконх мелких размеров, в отличие от дегезитид, у всех родов валиковидный, шириной от 0,56 до 0,76. Большой диаметр протоконха варьирует от 0,33 до 0,49, малый — от 0,28 до 0,41 (см. табл. X).

Фиксатор состоит из конуса и ленты, общей длиной от 0,07 до 0,25. Преобладают две размерные группы фиксаторов: у первой — фиксатор короткий или средний, у второй — длинный; последний обнаружен у рода *Diadochoceras* (до 0,25). У некоторых форм наблюдается фиксатор, состоящий из 2—3 тяжей, отходящих от цекума; каждый тяж начинается конусом, который переходит в ленту; длина конуса довольно изменчива (0,4—0,11). Иногда лента лежит вне плоскости симметрии.

Цекум каплевидный, преимущественно мелких ($\text{Ц}_1=0,07-0,10$), реже средних размеров. Ц_2 варьирует от 0,06 до 0,11. Цекум сужается у просепты и переходит в сифон (табл. 36, фиг. 3). Кромка короткая, ее конец чаще всего упирается в цекум.

Сифон на первой половине оборота почти центральный (см. рис. 8), далее субцентральный и в середине или в конце 2-го оборота становится привентральным — не прилегает плотно к вентральной стенке, как это наблюдалось у литоцератид. Диаметр сифона увеличивается постепенно (см. табл. XI); в конце 1-го оборота он равен 0,06—0,11, 2-го — 0,08—0,21, 3-го — 0,18—0,38, 4-го — 0,27—0,74, 5-го — 0,63—0,91; относительный диаметр соответственно уменьшается: на 1-м обороте — 0,25—0,50, 2-м — 0,20—0,25, 3-м — 0,13—0,20, 4-м — 0,09—0,15, 5-м — 0,08—0,11. Абсолютный диаметр сифона от 1-го до 5-го оборота возрастает почти в 10 раз (от 0,06—0,11 до 0,63—0,91), а относительный уменьшается примерно в 3—5 раз.

Септы, септальные трубки и манжеты. Просепта прикреплена вбли-

зи края кромки. Примасепта расположена на расстоянии 0,04—0,10 мм, измеренном вдоль вентральной стенки, и приближена у дорсальной. Просепта имеет призматическую структуру; примасепта, вероятно, пластинчатую, как и все последующие.

На 1-м обороте аммонит построил 13—18 септ, расположенных на расстоянии 0,04—0,27, на 2-м — 14—22 с интервалом 0,14—0,57, на 3-м — 13—22 с промежутками 0,27—1,57, на 4-м — 12—23 с интервалами 0,82—2,83, на 5-м — 15—20 септ, отделенных друг от друга расстоянием в 2,3—4,26. В каждом роде выделяется две группы аммонитов: одна, имеющая малосептальный фрагмокон (13—14 септ на 1-м и по 16—18 на 2—4-м оборотах), и вторая — с многосептальным фрагмоконом (15—17 септ на 1-м и по 18—23 на 2—4-м оборотах). Раковины с многосептальным фрагмоконом, возможно, принадлежали самкам. Увеличенное число септ связано с замедлением роста раковины и соответственно уменьшением расстояния, на которое подтягивалось тело моллюска перед постройкой новой септы. Многие аммониты погибли, имея раковину в 5—6 оборотов. Гибель произошла на разных возрастных стадиях, о чем свидетельствует различное число септ, которое аммониты успели построить на 5-м или 6-м оборотах. Жилая камера полностью ни у одного экземпляра не сохранилась и поэтому у нас нет данных о строении устьевого края.

Септальные трубки у всех представителей с самого начала короткие, прохонантовые и сопровождаются манжетами, расположенными внутри трубок, и обычно несколько выступающими сзади. В конце 2-го оборота длина септальных трубок составляет 0,03—0,08 при длине манжеты, выступающей сзади — 0,01—0,06. В конце 3-го оборота длина трубки и заднего конца манжеты соответственно равна 0,07—0,14 и 0,06—0,08, в конце 4-го — 0,21—0,28 и 0,10—0,21. Правда, у одних экземпляров задняя часть манжеты сокращена до 0,04—0,07, а на 5-м вся манжета расположена внутри септальной трубки (табл. 38, фиг. 4). У других на 5-м обороте выступающая задняя часть манжеты сохраняется относительно длинной. У всех родов органическая оболочка сифона соединяется с задним концом манжеты и выходит из передней, обычно расширенной, части септальной трубки. Органическая оболочка сифона прикреплена к септальной трубке с помощью аннулярного валика. Манжеты и аннулярные валики имеют пластинчатую структуру (табл. 14, фиг. 5). Отношение длины известкового футляра, охватывающего сифон, к длине его необызвествленной части в гидростатической камере составляет примерно 10 : 90 с небольшими отклонениями в ту или другую сторону; на 2-м обороте оно может быть равно 18 : 82, на 5-м — 7 : 93, но никогда не достигает тех соотношений (50 : 50), которые характерны для литоцератид и филлоцератид на 3—4-м оборотах.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха имеет призматическую структуру; призматический слой протоконха выклинивается около просепты. Изнутри протоконха, примерно около места прикрепления ленты фиксатора, начинается второй призматический слой, который у просепты замещает первый. Стенка 1-го оборота построена из одного призматического слоя. На расстоянии 250—280° (реже 300°) от просепты расположен первичный пережим, характеризующий устьевого края раковины аммонителлы, около него призматический слой выклинивается. Первичный валик линзовидной формы, имеет пластинчатую структуру. Под валиком начинаются два новых слоя: наружный призматический и пластинчатый, из которых построена стенка эволютной части оборотов после первичного пережима (табл. 17, фиг. 2г, 2ж). В конце 2-го или в начале 3-го оборота становится видимым внутрен-

ний призматический слой и стенка становится трехслойной; инволютная часть оборота, перекрывающая предыдущий оборот, как у всех ранее описанных аммонитов, остается однослойной, построенной из одного внутреннего призматического слоя. Наружный призматический и пластинчатый слои каждого нового оборота, как было показано на примере симбирскитид, прикрепляются к боковой стенке предыдущего оборота и здесь выклиниваются; в строении инволютной части оборотов эти слои участия не принимают.

На 4—5-м оборотах возникают ребра и боковые бугорки, столь характерные для акантогоплитид. Бугорки расположены на боковой стороне или на вентро-латеральном перегибе и в аншлифах не видны; в данной работе они специально не рассматривались. Ребра образованы за счет изгибов всех трех слоев раковины, причем толщина пластинчатого слоя значительно превосходит размеры наружного и внутреннего призматических. В отличие от дегезитид и парагоплитид призматический слой дорсальной стенки, перекрывающей предшествующий оборот, в начале появления ребер следует их изгибам. По мере увеличения размеров ребер внутренний призматический слой, выравнивая внутреннюю полость раковины, образует «мостики», опорой для которых служат вершины соседних ребер. «Мостики» сглаживают внутреннюю дорсальную поверхность и тем самым, вероятно, облегчали аммониту скольжение тела внутри раковины при очередном подтягивании для постройки новой септы. Наиболее четко эти «мостики» выражены у родов *Acanthohoplites* и *Colombiceras*.

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы у акантогоплитид варьирует в пределах 0,60—0,92, он меньше, чем у дегезитид и парагоплитид. Среди акантогоплитид самые маленькие раковины аммонителл наблюдаются у *Colombiceras* (0,60—0,63) и у некоторых *Acanthohoplites* (0,62). У остальных родов раковины аммонителлы несколько крупнее, их диаметры равны 0,70—0,92. Угол первичного пережима у большинства родов равен 260—280° и только у *Colombiceras* достигает 300°. Жилая камера аммонителлы, таким образом, занимала около 3/4 1-го оборота. Коррелятивно между собой, как видно из приведенных данных, связаны диаметр протоконха, размеры раковины аммонителлы и первых двух оборотов. Диаметры следующих оборотов варьируют в широких пределах.

Вопрос о происхождении акантогоплитид до настоящего времени остается открытым. Это семейство появилось на рубеже раннего и среднего апта, довольно быстро дивергировало и широко распространилось в морях северного полушария. Для среднего апта характерны роды *Colombiceras* и *Acanthohoplites*; на рубеже позднего апта род *Colombiceras* вымирает, второй род продолжает свое существование в позднем апте. На рубеже среднего и позднего апта появляются роды *Nolaniceras*, *Diadochoceras* и *Nodosohoplites*. Во второй половине позднего апта эти три рода вымирают, на смену *Nolaniceras* приходит *Nuracanthoplites*, очень характерный для конца позднего апта и вымирающий в начале альба. По-видимому, до середины позднего апта доживают последние представители рода *Acanthohoplites*. Акантогоплитиды имеют большое значение для расчленения и корреляции средне- и верхнеаптских отложений. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) и И. Видманн (Wiedmann, 1968) по типу строения четырехлопастной примасуры связывали акантогоплитид, так же как и дегезитид, с анцилоцератондеями, имевшими гетероморфную раковину. По особенностям внутреннего строения акантогоплитиды имеют много общих признаков с дегезитидами. Не исключено, что они являются потомками последних. С. Райт (Wright, 1957) рассматривал акантогоплитид и парагоплитид в ранге

подсемейств и относил их к сем. *Douvilleiceratidae*. О. Шиндевольф (Shindewolf, 1968) и И. Видманн (Wiedmann, 1968) подняли их ранг на одну ступень выше. По нашему мнению, семейства акантогоплитид и парагоплитид могут быть объединены вместе в одно надсемейство, но они никак не связаны с сем. *Douvilleiceratidae*, представляющим самостоятельную филогенетическую ветвь.

7.3.6. СЕМЕЙСТВО PARANOPLITIDAE. ПАРАГОПЛИТИДЫ

Общая характеристика семейства дается на основании анализа данных, полученных при изучении представителей рода *Parahoplites*. В это семейство включают еще род *Kazanskyella*, но в нашей коллекции он отсутствует.

Протоконх средних и крупных размеров, валиковидный, шириной 0,66—0,84; большой диаметр варьирует от 0,55 до 0,70, малый — от 0,49 до 0,62 (см. табл. X).

Цекум шаровидный, в медианном сечении круглый, средних размеров ($C_1=0,13-0,17$), почти не прилегает к вентральной стенке. У просепты, резко сужаясь, переходит в сифон.

Сифон в начале спирали занимает центральное положение, в конце 1-го — субцентрального, в конце 2-го становится вентрально-краевым, но не прилегает плотно к стенке.

Абсолютный диаметр сифона постепенно увеличивается: в конце 1-го оборота он равен 0,10—0,13, 2-го — 0,17—0,24, 3-го — 0,30—0,42, 4-го — 0,50—0,80, 5-го — 1,2—1,3, 6-го — 2,5. Относительный диаметр, наоборот, уменьшается: в конце 1-го оборота он равен 0,25—0,30, 2-го — 0,17—0,24, 3-го — 0,16—0,18, 4-го — 0,14—0,17, 5-го — 0,14—0,15, 6-го — 0,10. Как видно из приведенных цифр, диаметр сифона у парагоплитид на всех стадиях онтогенеза превышал размеры сифона у акантогоплитид (см. табл. XI). Эта разница особенно заметна в конце 5-го оборота (1,2—1,3 и 0,63—0,91).

Септы, септальные трубки и манжеты. По типу прикрепления просепты к дорсальной стенке вблизи кромки парагоплитиды не отличаются от акантогоплитид и дегезитид (см. рис. 4). Примасепта удалена от просепты вдоль вентральной стороны на расстояние 0,17. На 1-м обороте насчитывается 10—13 септ, расположенных на расстоянии 0,24—0,49, на 2-м — 13—17, отстоящих друг от друга на расстоянии 0,31—0,63, на 3-м — 16—19 с интервалом 0,46—1,19, на 4-м — 17—22 с промежутками 0,76—3,00, на 5-м — 13—17 с интервалами 2,07—3,00. Так же как и у акантогоплитид и дегезитид, среди парагоплитид выделены две группы: одна с малым числом септ (малосептальная), другая с большим (многосептальная).

Септальные трубки по типу строения и форме похожи на трубки акантогоплитид. Они короткие, воронковидные, прохонитовые; их абсолютные и относительные размеры на 2—4-м оборотах отличаются от размеров трубок акантогоплитид, наблюдаемая длина трубок на каждом обороте у парагоплитид значительно превышает таковую акантогоплитид. Так, на 3-м обороте у первых максимальная длина достигает 0,30, у вторых — до 0,15, на 4-м — соответственно 0,50 и 0,36, на 5-м — 0,95 и 0,42.

Манжеты и аннулярные валики парагоплитид построены однотипно с представителями сравниваемых семейств. На 5-м обороте манжеты расположены внутри септальных трубок, на них лежат аннулярные валики. Диаметр сифона в септальных трубках значительно больше его диаметра в межсептальном пространстве. Септы с сифоном часто

связаны органическими мембранами, отходящими сзади от органической оболочки септ к оболочке сифона.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика имеет призматическую структуру; первичный валик линзовидный с пластинчатой структурой. Стенка раковины после первичного пережима, по-видимому, двухслойная, хотя в СЭМ не наблюдалась, позднее становится трехслойной (трехслойное строение наблюдалось только в световом микроскопе), причем на 6-м обороте толщина пластинчатого слоя в 5 раз больше наружного и внутреннего призматических, взятых в отдельности (0,07—0,35—0,07).

Ребра появляются в конце 4-го — начале 5-го оборотов и формируются за счет всех трех слоев. Дорсальная стенка каждого последующего оборота, перекрывающая вентральную, построена из внутреннего призматического слоя и следует изгибам ребер предыдущего оборота, не образуя мостиков, столь характерных для некоторых акантогоплитид. В межреберном пространстве (7-й оборот) толщина дорсальной стенки в 3—6 раз больше, чем на вершинах ребер (табл. 39, фиг. 36).

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы равен 1,13—1,29 и коррелятивно связан с крупными размерами протоконха (0,55—0,70) и большим углом первичного пережима (315—330°). По этим параметрам род *Parahoplites* отличается от представителей семейства дегезитид и акантогоплитид, у которых они меньше (см. табл. X).

Размеры 1-го и 2-го оборотов у описанного рода также несколько больше соответствующих диаметров рассмотренных выше двух семейств. На 3-м и последующих оборотах различия диаметров еще более увеличиваются и связаны скорее всего с индивидуальной изменчивостью, половым диморфизмом и другими пока не выясненными причинами.

Род *Parahoplites* появился в начале второй половины среднего апта и закончил свое существование в конце среднего апта. Его находки используются для выделения соответствующей зоны среднего апта и для межрегиональной корреляции.

Глава 8

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ АММОНИТОВ

8.1. ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА

Аммониты принадлежат к тем группам вымерших организмов, у которых можно изучать изменение в онтогенезе многих признаков: формы и размеров раковины, строения стенки, ее толщины и взаимоотношения слоев, положения и размеров сифона, формы и размеров септальных трубок и сопровождающих их структур, развития скульптуры, пережимов, валиков и многих других. Изменение всех этих структур и их биологическая интерпретация с использованием принципа актуализма позволяют выделять в онтогенезе аммонитов несколько стадий. История периодизации онтогенезов у аммонитов была подробно рассмотрена в статье А. Н. Иванова (1971а), поэтому кратко рассмотрим работы, в которых было обосновано выделение стадии онтогенеза.

Впервые французский палеонтолог А. д'Орбиньи (d'Orbigny, 1840—1842) на основании разветывания раковин аммонитов выделил в онтогенезе аммонитов пять периодов возрастной изменчивости: 1 — эмбриональный, стадия гладкой раковины, 2 — первый период роста, стадия появления скульптуры, 3 — последний период роста, скульптура достигает полного развития, 4 — первый период дегенерации, на вентральной стороне ослабевают и постепенно исчезают ребра и шипы, 5 — последний период дегенерации, ребра и бугорки исчезают на боковых сторонах. В дальнейшем д'Орбиньи оставил три возрастных периода: эмбриональный, рост и дегенерацию.

Основываясь на онтогенетическом законе о рекапитуляции Геккеля, американский палеонтолог А. Хайэтт (Hyatt, 1889, 1894, 1897) выделил в онтогенезе и филогенезе аммонитов пять стадий:

Стадии онтогенеза		Стадии филогенеза
1. Эмбриональная	1. Эмбриональная	1. Филэмбрионическая
2. Личиночная, или детская	2. Непионическая	2. Филонепионическая
3. Незрелая, или юношеская	3. Неаническая	3. Филонеаническая
4. Зрелая, или взрослая	4. Эфебическая	4. Филэфебическая
5. Дряхлая, или старческая	5. Геронтическая	5. Филогеронтическая

Каждая стадия была разделена еще на три подстадии: начальную, среднюю и позднюю. Эти стадии онтогенеза выделяли в дальнейшем Д. Смит (Smith, 1901), С. Бакмен (Buckman, 1909—1930), В. Е. Руженцев (1940) и другие исследователи. В более поздней работе Руженцев оставил три стадии онтогенеза: эмбриональную, длительного роста и терминальную. Первая стадия протекала в яйцевой оболочке, вторая, постэмбриональная, охватывала личиночный период и взрослое состояние, и третья, заключительная, заканчивалась формированием конечной, или терминальной, формы раковины. Все стадии выделялись на основании морфологических изменений раковины, которым давалась биологическая интерпретация. А. Н. Иванов (1971а) обосновывает выделение двух периодов: эмбрионального и постэмбрионального. Первый период протекал в яйце и заканчивался формированием эмбриональной раковины, состоящей из жилой камеры, протоконха и одной септы. Во втором периоде выделены три стадии: 1 — аммонителлы, 2 — ювенильная, 3 — взрослая. На стадии аммонителлы, или детской, строился второй гладкий оборот при ширине, превышающей высоту; на второй, ювенильной, или предрепродуктивной, стадии строились 2—3 оборота. Третья стадия разделена на две подстадии: зрелую и поздnezрелую, или старческую. В это время аммонит достигал половой зрелости, полного морфологического развития у микро-, макро- и мегаконхов. В предложенной схеме есть несколько неточностей, которые будут отмечены ниже.

Если о поздних стадиях онтогенеза крупных разногласий не существовало, то о ранних стадиях в настоящее время преобладают две точки зрения. Большинство исследователей предполагают, что аммониты, подобно всем современным головоногим, развивались прямым путем, без метаморфоза. Г. Эрбен (Erben, 1962, 1964), Г. Эрбен, Г. Флайс, А. Зиль (Erben, Flajs, Siehl, 1969) придерживаются иной точки зрения и выделяют в онтогенезе три стадии: 1 — эмбриональную, 2 — ларвальную, 3 — постларвальную. В первую, эмбриональную, стадию образуется протоконх и формируется сжатое короткое мягкое тело без

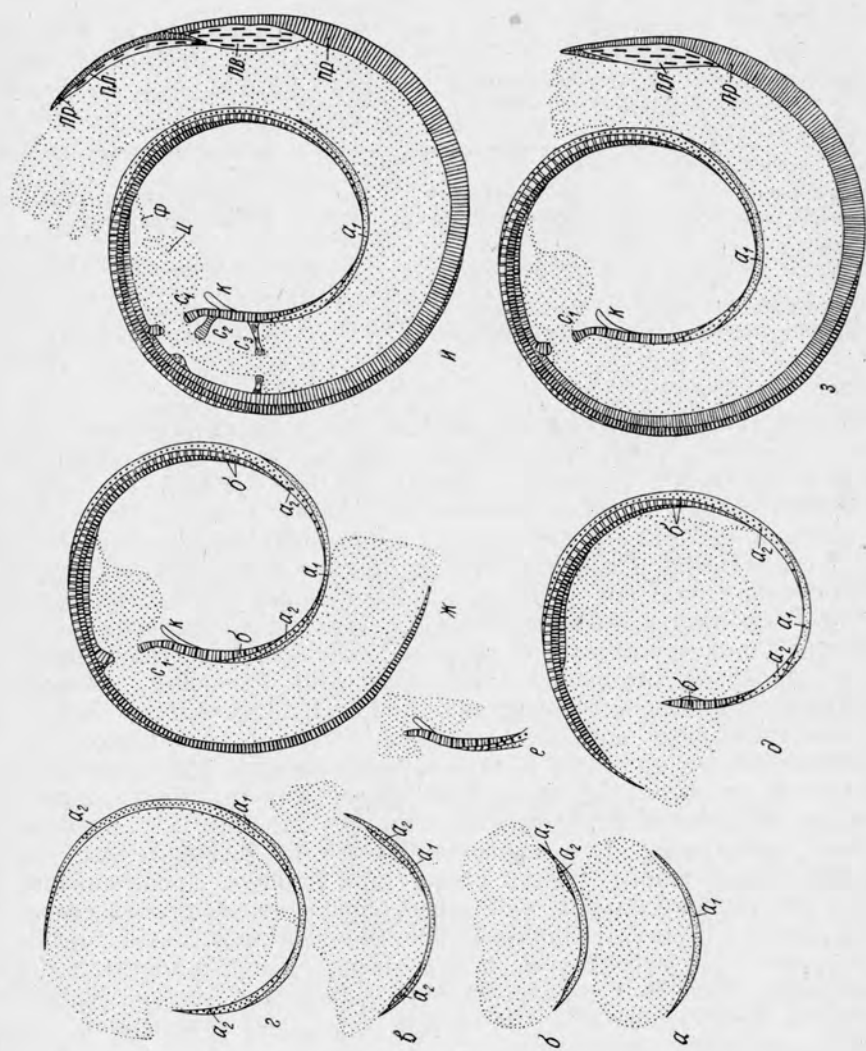


Рис. 56. Ранние стадии онтогенеза (по Erben, Flajs, Siehl, 1969): а—д — эмбриональная, ж—з — ларвальная, и — постларвальная (а₁, а₂ — стадии секретики стенки протокоелы)

локомоторных органов и сифона (рис. 56, 1). Основу протоконха составляет конхиолиновая колпачковидная раковинка; на ее апикальном конце выделялись последовательно слойки с субмикроскопической структурой, которые выклиниваются по обе стороны от апекса (рис. 56, а—д). Затем в передней части секретировались 1—2 полнопризматических слоя, за счет которых строилась передняя часть протоконха и так называемый «просептальный» слой.

Из яйцевых оболочек выходила личинка, обладавшая протоконхом диаметром 0,3—0,5 мм, состоящим из 5/8 оборота (счет оборота Эрбен начинает от апекса протоконха). Личинка была похожа на личинку велигер двусторчатых и брюхоногих моллюсков. В течение личиночной стадии шла постройка 1-го оборота (по нашей терминологии, 1-й оборот начинается от просепты), вытягивание тела из полости протоконха, прикрепление его с помощью фиксатора к стенке, образование за счет просептального слоя просепты и обособление цекума, формирование на дорсальной стенке протоконха так называемой кромки. У личинки развивались щупальца и воронка. 1-й оборот у большинства аммонитов гладкий, без каких-либо линий нарастания, но у некоторых аммонитов их можно наблюдать, и они выражены очень ясно или слабо. При их наличии можно видеть, как расширяется и углубляется вентральная бухточка и образуется широкое дорсальное седло, но еще отсутствуют настоящие вентральный и латеральный синусы. Поверхность раковины без каких-либо следов скульптуры. Первый оборот служил жилой камерой для личинки. В конце ларвальной стадии дальнейший рост раковины прекращался, вокруг устья строился первичный валик с пластинчатой структурой, устьевой край сужался и наступало, по Эрбену, «второе изменение роста». Постларвальная стадия начинается постройкой новых частей раковины около устьевого края, состоящих из двух слоев, образованием 2-й септы с призматической структурой, затем — 3-й с пластинчатой и образованием в задней части тела внутреннего призматического слоя. Более поздние стадии постэмбрионального периода Эрбен не рассматривает.

В отличие от Эрбена и его коллег, один из авторов предполагает (Друщиц, 1956, 1970; Друщиц, Догужаева, Михайлова, 1977), что аммониты, подобно современным головоногим моллюскам, развивались прямым путем, без метаморфоза (рис. 57). Эту точку зрения поддерживают А. Н. Иванов (1971а), Ю. Д. Захаров (1978), Ц. Кулицкий (Kulicki, 1979). В онтогенезе аммонитов предлагается выделять две, а не три стадии: эмбриональную и постэмбриональную. В первую стадию в яйцевой оболочке раковинная железа выделяла призматическую стенку протоконха, состоящую из нескольких слойков, налегающих друг на друга черепицеобразно, и 1-й оборот, также имеющий однослойную призматическую стенку. В течение эмбриогенеза тело аммонита вытягивалось из полости протоконха и с помощью фиксатора прикреплялось изнутри к его стенке. Фиксатор возникал за счет эпителия промантии. Форма его была крайне разнообразной (см. рис. 7); при этом строилась 1 или 2 просепты и обособлялся цекум. Просепта, так же как и все остальные септы, прикреплялась к протоконху; в зависимости от места прикрепления к дорсальной стенке протоконха обособлялся его край, получивший название кромки, длина которой может быть различной. Дистальный конец кромки обычно несколько утолщен и округлен (табл. 25, фиг. 1а, б). При прикреплении просепты к вентральной стенке наблюдается некоторое нарушение в расположении кристаллов, что послужило, вероятно, поводом для утверждения о формировании просепты и кромки в особой боковой складке эпителия (Erben, Fleis, Siehl, 1969; Kulicki, 1979).

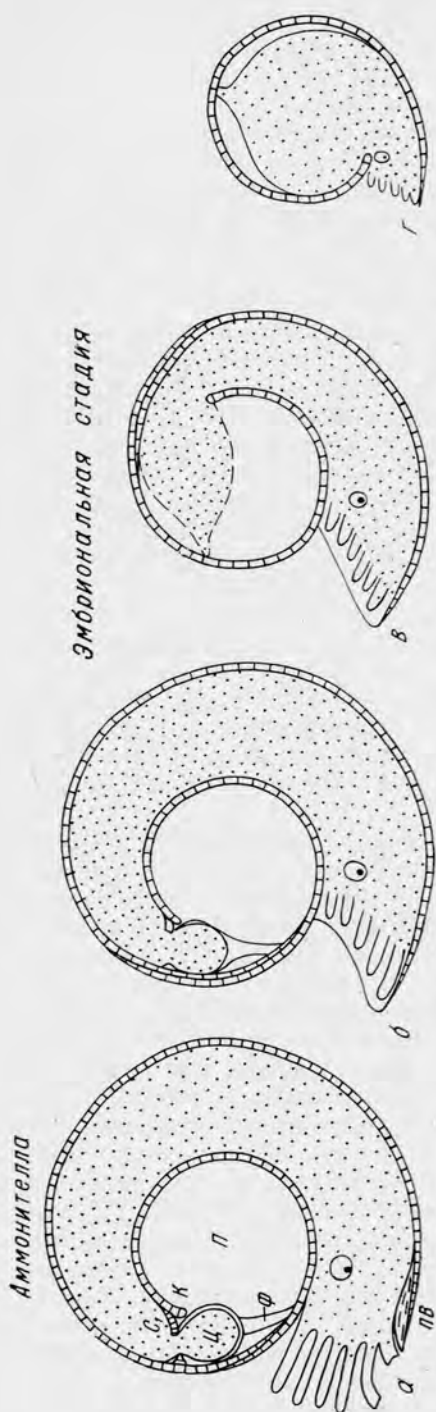


Рис. 57. Эмбриональный и первый постэмбриональный период развития аммонитов (по В. В. Друщину)

Перед выходом из яйцевых оболочек, таким образом, у аммонителлы имелись протоконх, 1-й оборот, 1 или 2 септы с призматической структурой (если 2-я септа имела пластинчатую структуру, то она строилась уже в постэмбриональном периоде), цекум и фиксатор. Цекум был окружен тонкой известковой оболочкой. В жилой камере располагалось тело с достаточно хорошо развитыми органами, в том числе щупальцами и воронкой. Для сравнения отметим, что современные кальмары перед выходом из яйцевой оболочки поворачиваются в яйце на 180° и, прорывая оболочку, выходят в новую для них среду обитания. Они имеют толстое круглое тело, большую голову и три пары коротких рук и плавают задним концом тела вперед, выбрасывая из воронки струю воды (Акимушкин, 1963, 1968; Зуев, 1964). По-видимому, то же происходило у аммонитов; используя воронку, аммонит покидал яйцевую оболочку задним концом тела вперед. Начался длительный постэмбриональный период в жизни аммонитов.

Первая, или детская, стадия была названа аммонителлой (Друщин, Хиами, 1970). Аммонителла имела маленькую раковинку диаметром около 1 мм, с небольшим отклонением в ту или иную сторону, и только у бореального представителя рода *Phylloparachyceras* ее диаметр достигал 2,7 мм. Диаметр раковины аммонителлы соответствовал диаметру яиц, которые откладывала самка аммонита. Он колебался в пределах 1 мм, а у бореальных форм достигал 2—3 мм. Для сравнения отметим, что размеры яиц у средиземноморских головоногих моллюсков у 8 видов не превышают 3 мм (Иванов, 1971а, с. 107), у современного наutilus яйца во много раз крупнее, высота 20—40 мм, диаметр 15—35 мм (Не-

сис, 1978) и диаметр эмбриональной раковины достигает 20—25 мм. В отличие от аммонитов стенка раковины и септы у наутилуса имеют трехслойное строение.

Аммонителла, вышедшая из яичевой оболочки, вела планктонный образ жизни, подобно большинству современных личинок головоногих. Термин «личинка» используют биологи при описании онтогенезов рецентных головоногих, но он не отражает истинной природы ранних стадий постэмбрионального развития (Иванов, 1971а).

Протоконх аммонителлы, наполненный газом, и, возможно, частично жидкостью, выполнял функцию поплавка, обеспечивал ее парение в толще воды и позволял некоторое время вести планктонный образ жизни. На первой постэмбриональной стадии начинала функционировать мантия, выделяя для постройки первичного валика пластинчатый слой. Первичный валик служил для укрепления, подобно шпангоуту у лодки, устьевого края. Функциональное значение первичного валика имеет важное значение для подготовки и перехода ко второй, или юношеской, постэмбриональной стадии. По адресу сторонников личиночного развития аммонитов уже неоднократно высказывались критические замечания (Друщиц, Хиами, 1970; Друщиц, Догужаева, Михайлова, 1977; Иванов, 1971а; Захаров, 1978; Kulicki, 1979). Эти замечания можно кратко свести к нескольким положениям. Границами между тремя стадиями развития Эрбен считает два изменения роста раковины: первое — сужение устьевого края протоконха («первое изменение роста») и второе — образование первичного валика («второе изменение роста»). «Первое изменение роста» сомнительно, между протоконхом и 1-м оборотом нет явной структурной границы. Наблюдается черепитчатое налегание призматического слоя, образующего 1-й оборот под устьевым краем протоконха, подобно тому, как выделялись слойки, идущие на постройку стенки протоконха. «Личинка», выделяемая Эрбеном, мало правдоподобна; после выхода из яйца она не имела гидростатического аппарата; что снижало ее жизнеспособность и возможность планктонного существования. В ископаемом состоянии до сих пор отдельно протоконхи не были найдены.

«Второе изменение роста» более убедительно позволяет характеризовать конец эмбрионального развития. Все аммониты с гетероморфной раковинкой обладали планоспиральным 1-м оборотом до первичного валика. Такие раковинки обнаружены у раннемеловых родов *Ptychoceras*, (Друщиц, Догужаева, 1976) *Hypoturrilites* (Друщиц, Догужаева, Михайлова, 1977), *Acrioceras* (Branco, 1879—1880), у позднемелового *Vaculites* (Smith, 1901) и среднеюрского рода *Spiroceras* (Dietl, 1975). В ископаемом состоянии были обнаружены остатки раковинки аммонителлы. Дж. Смит (Smith, 1901) описал раковинку аммонителлы рода *Vaculites*; она состояла, по его данным, из протоконха, одного планоспирального оборота, имела цекум и одну просепту; первичный валик еще отсутствовал, что подтверждает предположение о его образовании в первую постэмбриональную стадию. Подобная раковинка аммонителлы обнаружена у рода *Aconeceras* (табл. 42, фиг. 2) и в жилой камере у рода *Megaphyllites* (см. рис. 60). Все аммониты, в том числе и обладавшие гетероморфной раковинкой, таким образом, имеют однотипно построенную эмбриональную раковинку, состоящую из протоконха и 1-го планоспирального оборота без первичного валика.

В постэмбриональном, самом длительном, периоде онтогенеза на основании морфологического анализа и биологической интерпретации, следуя нашим предшественникам, можно выделить (с изменением и уточнением границ между стадиями) четыре стадии.

1. *Детская стадия, или стадия аммонителлы*, — первая постэм-

бриональная, начинается после выхода из яйцевых оболочек. Она длилась только в течение постройки первичного валика; в это время аммонителла вела планктонный образ жизни и адаптировалась к условиям существования в морской среде (см. рис. 57);

2. *Ювенильная, или юношеская*, — вторая постэмбриональная стадия начинается с постройки двухслойной стенки раковины на переднем краю с резким увеличением высоты оборота, особенно четко выраженным у бореального представителя рода *Phylloporachyceras*. В это время задняя часть тела подтягивалась и септальный эпителий выделял септы с пластинчатой структурой. Это могла быть 2-я или 3-я септа. Г. Эрбен не прав, считая, что 1-я просепта формировалась в течение личиночной фазы, а 2-я просепта — в послеличиночную. Это искусственное разделение отражает, вероятно, идею О. Шиндевольфа о независимом развитии просепты и примасепты и соответственно просутуры и примасутуры, которая в свое время критиковалась (Друщич, 1956). Обе просепты имеют эмбриональное происхождение, если они обладают призматической структурой, и одна — эмбриональное, вторая — постэмбриональное, если вторая имеет пластинчатую структуру. Построение просепт не может быть разделено стадией «метаморфоза», так как такового не было в онтогенезе аммонитов.

В ювенильную стадию, соответствующую предрепродуктивной фазе онтогенеза, формировались 2—4-й обороты фрагмокона или соответствующие части гетероморфных раковин, обычно гладкой, без элементов скульптуры. Стронлась стенка с наружным призматическим и внутренним пластинчатым слоем. В задней части жилой камеры миоостракальный эпителий формировал внутренний призматический слой, образующий третий слой раковины. Моделью постройки раковины у аммонитов может служить способ секреции слоев раковины у современного наутилуса (рис. 58). По данным Г. Мутвея (Mutvei, 1964), эпителий мантии у последнего дифференцирован на четыре участка: 1 — краевой, или маргинальный, выделяющий в складке мантии периострак, органический слой, защищающий известковые слои от агрессивного воздействия воды; 2 — нижний, эпимаргинальный, образующий наружный призматический слой (см. рис. 58, эпр); 3 — верхний, эпимаргинальный, формирующий основной слой раковины — пластинчатый (эпл); 4 — миоостракальный, или задний, образующий внутренний призматический слой (эвл); его формирование происходит в местах прикрепления мускулов-ретракторов в задней части жилой камеры, поэтому он отсутствует в передней половине жилой камеры.

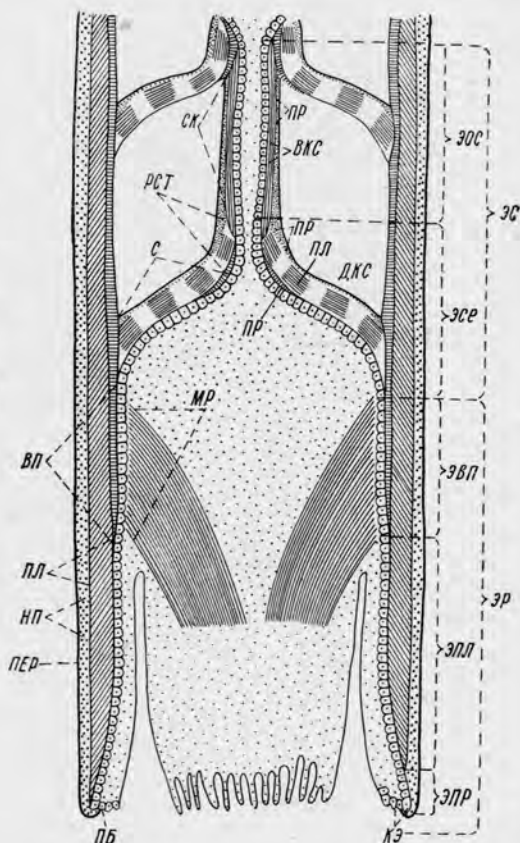
Кроме этих четырех участков существуют еще два: септальный и сифонный эпителии. Первый участвует в постройке септ и септальных трубок, второй — оболочки сифона (см. рис. 58).

Внутренний призматический слой подстилает изнутри первичный валик и выклинивается в задней части полости жилой камеры; он перекрывает также изнутри полые шипы и киль. При постройке новых оборотов, за счет внутреннего призматического слоя, у планоспиральных раковин образуется дорсальная стенка нового оборота. В течение юношеской стадии формируется обычно гладкая раковина, без скульптурных элементов, но у литоцератид появляются воротники, идет усложнение периферических частей септ и соответственно лопастных линий, формируется сифон. Сифон играл, по-видимому, очень важную роль в жизнедеятельности аммонитов. В последние годы получены новые данные о строении и роли сифона в жизнедеятельности современного наутилуса и спираулы. По данным Е. Дентона и Д. Джилпин-Брауна (Denton, Gilpin-Brown, 1961, 1966), сифон окружен эпителием, толщина которого составляет около 90 мкм (рис. 59, а). Внутренний его

край покрыт тонкими ресничками. В эпителии расположены продольные протоки, соединенные дренажными каналами. Сифонный эпителий формирует органическую конхиолиновую оболочку, состоящую из многочисленных конхиолиновых мембран, между которыми лежит ряд полостей, связанных с полостями в эпителии. По этим полостям жидкость и соли из камеры могут перемещаться в сифон и обратно. В центре сифона расположена сифонная вена (гемоцель), окруженная сложно переплетенной сетью трабекул, пространства между которыми связаны между собой и веной. Рядом с веной расположены сифонная артерия

Рис. 58. *Nautilus pompilius*. Взаимоотношение мягкого тела, мускулов-ретракторов, сифона и септ (по Mutvei, 1964).

Обозначения: вкс — внутренний конхиолиновый слой, вп — внутренний призматический слой, дкс — дорсальный конхиолиновый слой, мр — мускулы-ретракторы, нп — наружный призматический слой, пб — первичная бороздка, пер — перистрак, пл — пластинчатый слой, пр — призматический слой, рст — ретрохоанитовая септальная трубка, с — септа, ск — соединительное кольцо; участки эпителия: кэ — краевой, эр — парietальный, эс — септальный, эос — оболочка сифона, эсе — септы, эвп — внутреннего призматического слоя, эпл — пластинчатого слоя, эпр — наружного призматического слоя



и одна или несколько артериолей, окруженных плотной соединительной тканью. Сифон у наutilusа занимает почти центральное положение. Септальные трубки ретрохоанитовые, относительно короткие.

В отличие от наutilusа, сифон у спидулы с самого начала занимает внутреннее краевое положение, проходит через все септы фрагмента, состоящего у взрослых форм из 2,5 оборотов, и входит в полость тела. В соединительной ткани внутри сифона проходят артериальный, венозный и целомический сосуды. Раковина у спидулы внутренняя, септальные трубки длинные, достигающие предшествующих септ. Сифон у наutilusа и спидулы играет важную роль в регуляции газожидкостной системы в гидростатических камерах (Denton, Gilpin-Brown, Howarth, 1967). При постройке новой септы у наutilusа гидростатическая камера вначале полностью заполнена жидкостью (Bidder, 1962). После ее герметизации жидкость частично с помощью сифона удаляется из камеры. Концентрация солей в жидкости значительно ни-

же, чем в морской воде. При вертикальных миграциях наutilus изменяет количество жидкости в камерах. Этот процесс осуществляется одновалентными ионами Na^+ и Cl^- и фермента $\text{Na}^+ - \text{K} - \text{АТФазы}$, локализованных в сифонном эпителии (Несис, 1978). Под их воздействием частично обессоленная вода из камеры поступает в сифон и далее через почки выводится наружу. К камерам создается разрежение, и животное с облегченной раковиной поднимается вверх. При погружении с помощью того же фермента жидкость перекачивается из сифона в камеры, и наutilus погружается. Установлено, что раковина выдер-

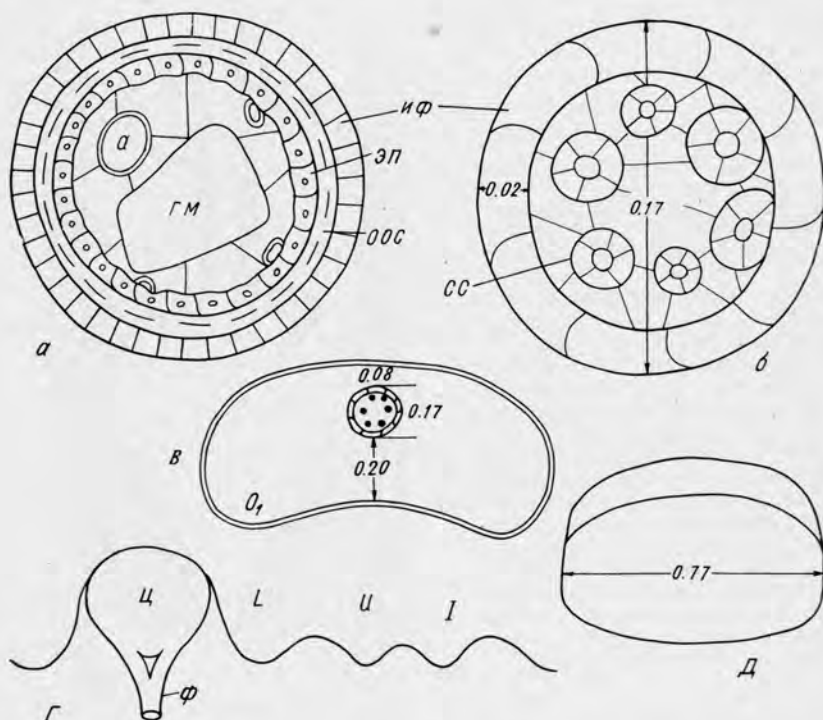


Рис. 59. Строение сифона: а — *Nautilus pompilius*, б—д — *Virgatites*: в — положение сифона в конце 1-го оборота, г — просутора, цекум и фиксатор, д — протоконх; а — артерия, гм — гемоцель (вена), иф — известковый футляр, сс — кровеносные сосуды сифона, эп — эпителий сифона, L, U, I — элементы лопастной линии

живает давление 60—70 атм., отвечающее глубине погружения до 600—700 м. Такой же механизм регулирования количества жидкости и газов в камерах существовал, вероятно, у аммонитов и других головоногих моллюсков.

Как отмечалось раньше (глава 2), сифон у аммонитов на ранних оборотах занимает различное положение. У литоцератид сифон с самого начала фрагмокона вентрально-краевой, у филлоцератид и аммонитид на первых двух оборотах — центральный или субцентральный, а затем на 2-м или в начале 3-го принимает привентральное или вентрально-краевое положение. Существенно изменяется относительная толщина сифона: на 1-м обороте она составляет 0,3—0,5 высоты оборота, на 5—6-м — сокращается до 0,1. У вида *Virgatites virgatus* внутри сифона сохранились остатки сосудов, скорее всего кровеносных (Друщиц, Месежников, Алексеев, 1981). У одного экземпляра сифон на 1-м

обороте занимает субцентральное положение и только в конце 2-го становится привентральным; в начале 2-го оборота он расположен на расстоянии 0,18 от дорсальной стенки и на 0,08 — от вентральной. Входное отверстие сифона окружено кольцевым валиком шириной 0,02. Внутри сифона сохранились остатки шести сосудов: четырех крупных и двух поменьше (табл. 22, фиг. 1 в—е). Стенки сосуда обызвествлены, кристаллы карбоната кальция ориентированы радиально. Сечение сосудов круглое; диаметр сохранившегося внутреннего канала каждого сосуда составляет 0,30 его диаметра. У других экземпляров также сохранились обызвествленные сосуды, идущие в полости сифона от одной септы к другой. Изученные раковины ожелезнены, полости гидростатических камер полые. У *V. virgatus*, вероятно, произошли быстрое захоронение и быстрая минерализация стенок кровеносных сосудов внутри сифона; сохранились также оболочка цекума и фиксатор.

Строение внутрисифонных сосудов аммонитов несколько отличается от строения сифона у наutilusа; у последнего, как уже отмечалось, имеются крупный венозный и небольшой артериальный сосуды; у аммонитов обособлены шесть сосудов, один из которых, безусловно, принадлежал сифонной артерии, второй — венозному сосуду, по третьему, вероятно, проходила целомическая жидкость, остальные три также были связаны с кровеносной системой (см. рис. 59). Остатки внутрисифонных сосудов были обнаружены у раннемеловых *Deshayesites*, *Acanthohoplites*, *Hypacanthoplites*, *Tetragonites* и *Gabbioceras*. У них наблюдались фрагменты трубочек, расположенные в разных частях внутри сифона, их диаметр составлял 0,1—0,2, иногда до 0,7 диаметра сифона. Внутри цекума также сохраняется небольшое темное вздутие, представляющее остатки видоизмененных мягких тканей. Особое значение в жизнедеятельности аммонитов играло также взаимоотношение органической части сифона и известкового футляра, равное на юношеской стадии примерно 50 : 50. У аммонитид эти отношения были другими. Конец юношеской стадии установить обычно трудно; граница ее обычно нечеткая, для скульптурированных раковин она проводится по появлению элементов скульптуры, бугорков и ребер. Обычно это происходит в конце 3-го — начале 4-го оборота.

3. *Постэмбриональная, или зрелая, стадия* связана с формированием всех морфологических признаков, характерных для данного вида. Аммонит достигает половой зрелости; следует пытаться различать раковины микро- и макроконхов, принадлежавшие разным половым особям. В течение этой стадии строились 4—7-й обороты. Многие исследованные аммониты погибли на этой стадии.

4. *Постэмбриональная, поздnezрелая* (как назвал ее А. Н. Иванов, 1971а), *или геронтическая, стадия* связана с изменением скульптуры, чаще всего с ее ослаблением или, наоборот, появлением редких крупных элементов — ребер, бугорков, изменением очертания поперечного сечения.

Юношеская стадия соответствует всему торпидальному периоду изменения межсептальных расстояний и начальной стадии фреквентального периода, выделенных Ю. Д. Захаровым (1978). Зрелая стадия находит отражение в конце фреквентального периода и, по-видимому, всего иррегулярного. Старческая стадия на всех изображенных кривых (см. рис. 18, 24 и др.) не нашла отражения, так как все исследованные аммониты погибли в зрелом возрасте; ее наиболее полная характеристика дана А. Н. Ивановым (1971а).

8.2. ОСТАТКИ НЕКОТОРЫХ ЧАСТЕЙ ТЕЛА АММОНИТОВ

Изучение остатков частей тела аммонитов, которые встречаются крайне редко, позволяет пролить свет на родственные связи между различными группами головоногих моллюсков. Современный наутилус по наличию наружной раковины (эктокохлии, или наружнораковинные), многочисленных щупалец, лишенных присосок и способных втягиваться в особые чехлы, капюшона, прикрывающего устье при втягивании мягкого тела в раковину, наличие двух пар жабр (четырёхжаберные), предсердий, почек, радулы, содержащей в ряду по 13 зубчиков, резко отличается от современных кальмаров, каракатиц, спирул. Последние имеют внутреннюю раковину (эндокохлии, или внутреннераковинные), 8 или 10 щупалец, или рук, с присосками или крючками, одну пару жабр (двухжаберные), по паре предсердий и почек, радулу, содержащую в ряду 7—9 зубчиков. Довольно долго по наличию внешней раковины аммонитов относили к эктокохлиям и считали четырёхжаберными. В этом проявилось неосторожное использование принципа актуализма. Трудно сказать, кто нанес первый удар по существовавшему представлению о близости аммонитов к наутилусам.

Как отмечает В. Н. Шиманский (Шиманский, Журавлева, 1961), до последнего времени при выделении высших таксонов среди головоногих данные по строению мягкого тела в связи с редкостью находок не использовались, а если такие попытки предпринимались, то они были неудачны. Как подчеркивает далее Шиманский, при выделении таксонов отрядно-классной группы среди ископаемых головоногих необходимо учитывать не только скелетные остатки, но и все известные отпечатки или остатки мягкого тела. В распоряжении цитируемого автора к моменту написания монографии было очень мало данных о строении мягкого тела у аммонитов, поэтому в заключении было сказано, что строение их тела неизвестно, но можно предположить, что оно было различно у разных групп и лицевой комплекс состоял из большего или меньшего числа групп придатков, близких к щупальцам наутилоидей. Однако это утверждение, как оказалось, было ошибочным.

В том же году А. Колб (Kolb, 1961) описал следы рук, оставленные на дне бассейна родом *Subplanites* в Золенгофене (ФРГ) и пришел к выводу, что число рук не превышало 10. При реконструкции Колб изобразил восемь рук с присосками, несущими на дорсальной стороне пару аптихов, и высказал предположение о близости аммонитов к дибранхиатам. Несколько позднее А. Цейсс (Zeiss, 1968) исследовал с помощью рентгеновских снимков несколько экземпляров аммонитов из среднего девона. Он обнаружил, что у этих аммонитов было не более 10 рук, причем одна пара как будто бы была длиннее остальных. Мягкое тело заполняло всю жилую камеру и несколько выходило наружу. Цейсс наметил предполагаемое место расположения ротовой полости и глаз.

Основываясь на описании находки в верхнеоксфордских отложениях Кубы двух аммонитов с сохранившимися отпечатками 8 щупалец (Тогге-у-Сарабланса, 1953), один из авторов (Друщиц, 1956, рис. 19) поместил реконструкцию аммонита, голова которого несла 10 крупных щупалец. Сравнительно недавно У. Леман (Lehmann, 1976) в обстоятельной монографии собрал все известные и в основном открытые им самим у аммонитов данные о строении радулы, челюстей, чернильного мешка, жабр. У двух экземпляров *Eleganticeras elegantum* были обнаружены остатки челюстного аппарата и радулы. Радула у этих аммонитов расположена в жилой камере, недалеко от устья. Рядом с раду-

лой были найдены остатки верхней и нижней челюстей. Нижняя челюсть довольно большая, расположена параллельно краю, ее длина превышает высоту жилой камеры. Верхняя челюсть в 2 раза меньше нижней. Обе челюсти построены из коричневого органического вещества и в передней части покрыты тонким слоем извести, которая образовалась, по-видимому, после гибели аммонита. Радула расположена сзади и ниже верхней челюсти. Ее зубчики очень нежны и загнуты назад. Одна радула длиной 3 мм, шириной 0,5 мм содержит 26 поперечных рядов; по бокам выделяются относительно длинные зубчики, средние — короче и шире. У другого, более крупного, экземпляра сохранились 17 рядов, содержащих по 7 зубчиков в каждом. Два крайних зубчика простые, однозубчатые; лежащие рядом с центральным зубчиком построены более сложно (рис. 60, 2); в плоскости симметрии расположен большой заостренный зубчик, сопровождаемый с каждой стороны маленькими зубчиками. Ширина радулы 0,8 мм, по форме она напоминает радулу некоторых дибранхиат. Предполагается, что аммониты и белемниты, так же как современные дибранхиаты, имели узкую радулу, содержащую 7—9 зубчиков в каждом ряду.

В области жилой камеры у 10 экземпляров этих же видов У. Леман обнаружил остатки чернильного мешка. У современного наутилуса, как известно, чернильный мешок отсутствует. Эти находки позволяют также сближать аммонитов с современными дибранхиатами.

Одновременно с Леманом Д. Клосс (Closs, 1967) описал остатки челюсти и радулы у 8 экземпляров, принадлежащих роду *Eoasianites* из карбона. Все без исключения челюсти и радулы находятся на конце жилой камеры в прижизненном положении. Радула содержит в каждом ряду по 7 зубчиков. Передняя часть челюсти обычно распадается на две половинки. Каждая челюсть состоит из наружной и внутренней пластин. Наружная пластина заканчивается заостренным концом — клювом. Эти челюсти напоминают челюсти современных каракатиц, а также челюсть современного наутилуса. Автор статьи считает, что по строению челюстей и радулы гониатиты карбона ближе к современным дибранхиатам, чем к тетрабранхиатам.

В передней части жилой камеры *Aconeceras trautscholdi* из нижнеаптских отложений г. Ульяновска один из авторов обнаружил остатки нижней челюсти (рис. 60, а, б). Диаметр раковины 11,5, высота 6,0, диаметр умбилика 2,0. Обнаруженная челюсть внешне напоминает челюсть современного кальмара и состоит из клюва и двух длинных пластин коричневого цвета, построенных из органического вещества. Длина этих пластин 4,6, ширина 2,5. На них видны линии нарастания. Внешне они несколько напоминают аптихи, но в отличие от последних состоят из органического вещества. Описанные пластины челюстей аммонита также напоминают таковые у современного кальмара (рис. 60, ж). Челюстной аппарат наутилуса отличается наличием на нижней и верхней челюстях обызвествленного клюва (рис. 60, в, г, участки без пунктира); на нижней челюсти имеются 3 дополнительных зубчика, состоящих из карбоната кальция, и острый режущий край позади зубов. Наиболее подвижна верхняя челюсть. Этот грубый челюстной аппарат наутилус использовал при питании мертвой добычей (крабы, рыба). По размерам он в 4 раза больше челюсти соответствующих дибранхиат.

Впервые челюсти аммонитов были подробно описаны у юрского рода *Psiloceras* (Lehmann, 1970). Нижняя челюсть, по мнению Лемана, имеет лопатообразную форму и представляет собой «анаптих», который ранее считался одностворчатой известковой крышкой, закрывавшей устье раковины. Верхняя челюсть напоминает челюсть современных октопод. Подобные челюсти — «анаптихи» — описали

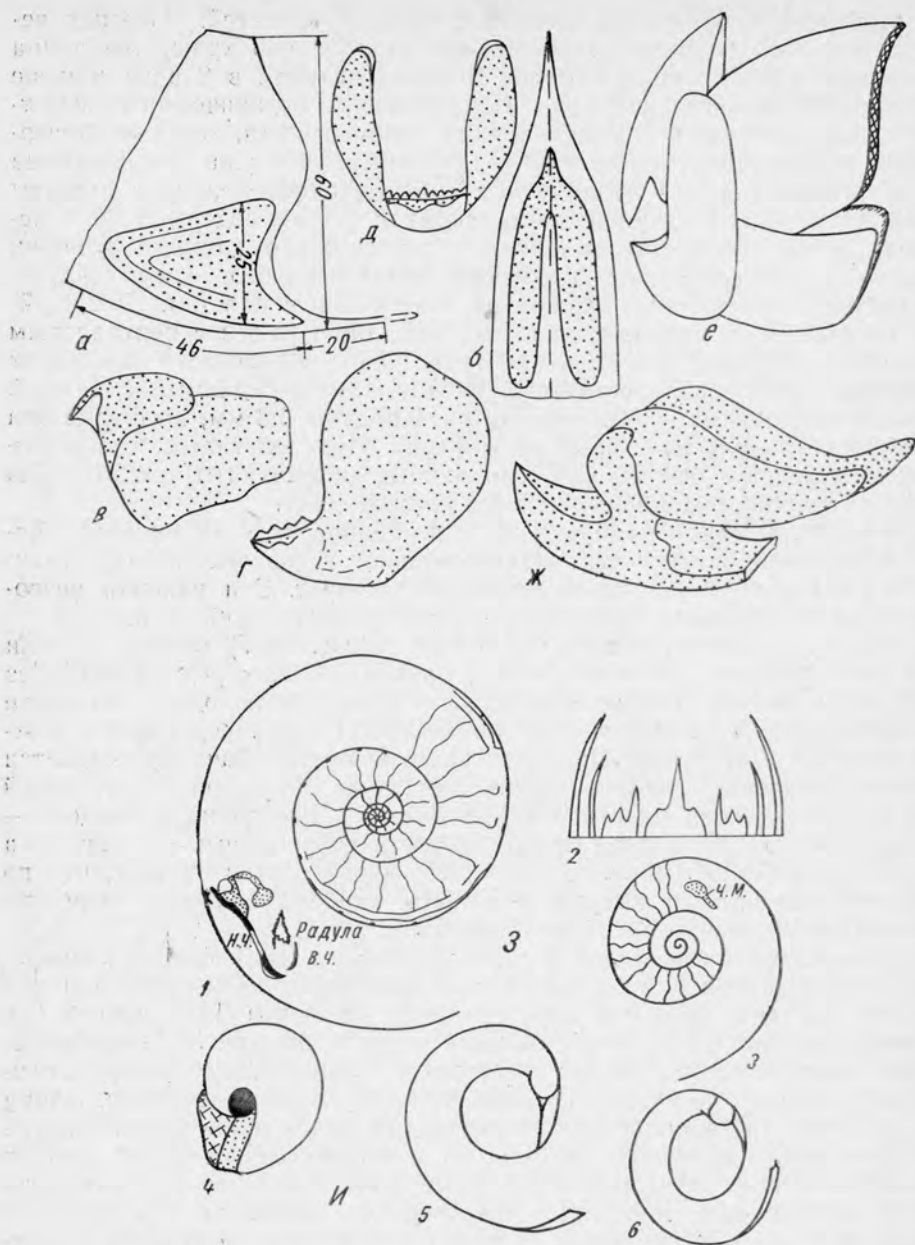


Рис. 60. Челюсти аммонита (а, б) и современных головоногих (в—ж); а, б — нижняя челюсть в жилой камере *Aconeceras trautscholdi* (ориг.): а — вид сбоку, б — вид с вентральной стороны; в—д — челюсть *Nautilus macromphalus* (из Okutani, Mikani, 1977): в — верхняя челюсть самца, г — нижняя челюсть самки, д — вид спереди «г»; е — челюсть современного *Loligo* sp. (×5) (из Saunders et al., 1978), ж — челюсть кальмара (ориг.), з — (1—3) *Eleganticeras elengatum*: 1 — остатки радулы, верхней (вч) и нижней (нч) челюстей, 2 — поперечный разрез радулы, 3 — остатки чернильного мешка (Lehmann, 1976); и — аммонителы: 4, 5 — *Aconeceras* sp. (нижний апт, г. Ульяновск): 4 — общий вид, 6 — аншлиф, сохранился цекум и фиксатор; 5 — *Megaphyllites*, сохранились цекум, фиксатор; средний триас, Северо-Западный Кавказ

Ю. Д. Захаров (1974а), А. А. Дагис и А. С. Дагис (1975, 1979). Предположение Лемана о том, что аптихи также выполняли функцию челюсти, представляется ошибочным. Челюсти аммонитов, насколько можно судить по описанной выше, выполняли ту же функцию, которую они выполняют у современных дибранхиат.

В жилой камере одного макроконха *Eleganticeras* было обнаружено скопление 50 капсул диаметром от 0,6 до 0,7 мм, которые рассматриваются в качестве яиц аммонитов. А. Мюллер (Müller, 1969) у одного экземпляра *Ceratites evolutus parabolicus* из среднего триаса Гарца (ГДР) нашел «сумку» мешковидной формы, длиной 1,5 см, заполненную темными тельцами диаметром около 0,5 мм, предположительно принадлежавшими яйцам аммонитов.

В аптских отложениях окрестностей г. Ульяновска К. А. Кабанов нашел несколько скоплений мелких эмбриональных раковин. Фотографию одной из них В. Е. Руженцев поместил в «Основах палеонтологии» (1962, табл. 1, фиг. 1). Расшлифовку этих раковин проводил Н. Хиами. Было установлено, что большинство раковин состояло из протоконха и 1-го оборота. У одного экземпляра удалось обнаружить жилую камеру, просепту, цекум, фиксатор и следы валика, указывающие на гибель аммонита на стадии аммонителлы (табл. 42, фиг. 2). У нескольких экземпляров, по-видимому, сохранились остатки мягкого тела в виде темной массы, заполняющей жилую камеру (табл. 42, фиг. 1, 4). Несколько экземпляров погибли, вероятно, на ювенильной стадии, у них сохранилось несколько септ (табл. 42, фиг. 1, 3). У двух экземпляров удалось обнаружить в виде широкого пояса следы устьевого края аммонителлы, которому на раковине соответствовал первичный валик.

Аммониты также обладали парными аптихами, которые выделялись особой железой, расположенной в области верхней пары щупалец. В состоянии покоя тело аммонита втягивалось в полость жилой камеры и закрывалось аптихами. Обычно, после гибели, тело аммонита выпадало из жилой камеры и аптихи рассеивались по дну. Очень редки случаи находок раковин с устьем, закрытым аптихами. Такие формы сохранности известны из Золенгофенского местонахождения (ФРГ), описаны О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1958). Один экземпляр рода *Narloceras* с остатками аптихов был обнаружен В. В. Друщицем в берриасских отложениях около Феодосии. Арагонитовая раковина в процессе фоссилизации была растворена, и от аммонита сохранилось только внутреннее ядро. Жилая камера занимает 0,75 оборота; в глубине, на расстоянии 10 мм от устьевого края, виден один аптих, второй — скрыт в породе. Аммонит погиб в состоянии, когда тело было втянуто внутрь жилой камеры и плотно закрыто крышечкой. Как у современных гастропод, крышечка была втянута в раковину и расположена на некотором расстоянии от устьевого края. Аптих, состоящий из кальцита, в отличие от арагонитовой раковины, в процессе фоссилизации не растворился и сохранился. Насколько известно, находка аммонита, раковина которого закрыта аптихами, является пока у нас единственной (табл. 43, фиг. 5).

Собранные, таким образом, за последние годы данные о строении мягкого тела аммонитов, свидетельствуют о большей близости последних к дибранхиатам, чем к тетрабранхиатам, т. е. наутилондеям.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимушкин И. И. Головоногие моллюски морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963.
- Акимушкин И. И. Класс головоногие (Cephalopoda).— В кн.: Жизнь животных, т. 2. М., «Просвещение», 1968.
- Барсков И. С. Изучение скелета цефалопод при помощи электронного микроскопа.— «Труды Палеонтол. ин-та АН СССР», 1971, т. 130.
- Барсков И. С. Микроструктура слоев скелета белемнитов и их сопоставление со слоями наружной раковины других моллюсков.— «Палеонтол. журн.», 1972, № 4.
- Барсков И. С. Вопросы изучения структуры скелета цефалопод.— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1973, т. 48, вып. 4.
- Безносков Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. М., Гостоптехиздат, 1958.
- Богословская М. Ф. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммонидей.— «Палеонтол. журн.», 1959, № 1.
- Богословский Б. И. Ранний онтогенез и происхождение климений.— «Палеонтол. журн.», 1976, № 2.
- Дагис А. С., Дагис А. А. Морфология и функциональное значение анаптихов.— «Палеонтол. журн.», 1975, № 2.
- Дагис А. А., Дагис А. С. Анаптихи.— Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Новые методы исследования и принципы систематики цефалопод (аммоноидей)». М., 1979.
- Догужаева Л. А. Внутреннее строение раковины рода *Megaphyllites*.— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1973, т. 48, вып. 6.
- Друщиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. М., Изд-во Моск. ун-та, 1956.
- Друщиц В. В. Значение ранних стадий онтогенеза для систематики аммоноидей.— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1976а, т. 51, вып. 5.
- Друщиц В. В. Изучение раковин аммонитов в сканирующем электронном микроскопе.— Тез. докл. двустороннего советско-польского симпозиума «Электронно-микроскопические методы в палеонтологии». М., МГУ, 1976б (ротапринт).
- Друщиц В. В. Строение раковины и стадии онтогенеза аммонитов по данным электронной микроскопии.— Мат-лы симпозиума «Экспериментальная экология морских беспозвоночных» (тез. докл.). Владивосток, 1976в.
- Друщиц В. В., Барсков И. С., Хиами Н. Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеаптских аммонитов (*Zurcherella*, *Salfeldiella*).— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1969, вып. 2.
- Друщиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей.— «Палеонтол. журн.», 1976а, № 1.
- Друщиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Развитие септальных трубок и сифона в филогении аммоноидей.— «ДАН СССР», 1976б, т. 226, № 5.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Состояние изученности внутреннего строения раковины аммоноидей.— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1973, т. 48, вып. 6.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (Ammonoidea).— «Палеонтол. журн.», 1974а, № 1.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Внутреннее строение раковин филлоцератид (Cephalopoda, Ammonoidea, Phylloceratida).— «ДАН СССР», 1974б, т. 214, № 2.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Внутреннее строение раковин литоцератид (Cephalopoda, Ammonoidea, Lytoceratida).— «ДАН СССР», 1974в, т. 217, № 3.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Строение элементов скелета раннемеловых аммонитов в сканирующем микроскопе и их систематическое значение.— В кн.: Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе, сб. 5. Л., «Наука», 1975.

- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Внутреннее строение раковины рода *Ptychoceras* D'Orbigny.— «ДАН СССР», 1976, т. 230, № 5.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Внутреннее строение и микроструктура раковин в связи с проблемой систематики аммонитов.— Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Новые методы исследования и принципы систематики цефалопод (аммоноидей)». М., МГУ, 1979 (ротапринт).
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Ломинадзе Т. А. Строение протоконха и фрагмокона у трех келловейских родов аммонитов (*Pseudocadoceras*, *Cadoceras*, *Kosmoceras*).— «Сообщ. АН ГССР», 1976, т. 81, № 2.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Ломинадзе Т. А. Особенности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов.— «Палеонтол. журн.», 1977, № 3.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов.— «Палеонтол. журн.», 1977, № 2.
- Друщиц В. В., Кнорина М. В. Морфогенез бореальных представителей рода *Phyllorhynchoceras* и общая характеристика филлоцератид (*Ammonitacea*).— «Вестн. Моск. ун-та. Сер. геол.», 1980, № 6.
- Друщиц В. В., Месежников М. С., Алексеев С. Н. Новые данные о строении сифона у аммонитов.— «Палеонтол. журн.», 1981 (в печати).
- Друщиц В. В., Михайлова И. А. О систематическом положении тетрагонитид (*Lytocera* и *Ammonitacea*).— «ДАН СССР», 1973, т. 209, № 4.
- Друщиц В. В., Пергамент М. А. Род *Nipponites* из верхнего мела Камчатки и Сахалина.— «Палеонтол. журн.», 1963, № 2.
- Друщиц В. В., Хиам Н. Некоторые вопросы изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов.— Тез. докл. совещ. по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». М., «Наука», 1969а.
- Друщиц В. В., Хиам Н. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов.— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1969б, вып. 2.
- Друщиц В. В., Хиам Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов.— «Палеонтол. журн.», 1970, № 1.
- Друщиц В. В. и др. Морфогенез симбирскитов.— «Палеонтол. журн.», 1980, № 1.
- Дудкин Г. В., Миненков И. Б. Микрофотографирование зеркальной камерой.— «Сов. фото», 1972, № 5.
- Жуковский С. Р., Миненков И. Б. Практическое руководство по фотографии. М., Изд-во Моск. ун-та, 1971.
- Захаров Ю. Д. Раннетриасовые *Olenekites* и *Keyserlingites* р. Оленёк (результаты исследования цератитов в прозрачных шифах).— В сб.: Триасовые беспозвоночные и растения востока СССР. Владивосток, 1970.
- Захаров Ю. Д. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя.— «Палеонтол. журн.», 1971, № 1.
- Захаров Ю. Д. Формирование цекума и просифона у аммоноидей.— «Палеонтол. журн.», 1972, № 2.
- Захаров Ю. Д. Новая находка челюстного аппарата аммоноидей.— «Палеонтол. журн.», 1974а, № 4.
- Захаров Ю. Д. Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей.— «Палеонтол. журн.», 1974б, № 1.
- Захаров Ю. Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М., «Наука», 1978.
- Зуев Г. В. О способности личинок головоногих к активному движению.— «Зоол. журн.», 1964, т. 43, вып. 10.
- Иванов А. Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов.— «Учен. зап. Ярослав. пед. ин-та», 1971а, вып. 87.
- Иванов А. Н. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих.— «Учен. зап. Ярослав. пед. ин-та», 1971б, вып. 87.
- Каз Ю. И., Попов А. М., Тхоржевский Э. С. Новое в методике изучения внутреннего строения и микроструктуры раковины брахиопод.— «Палеонтол. журн.», 1973, № 4.
- Михайлова И. А. Система и филогения раннемеловых аммонитов.— Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Новые методы исследования и принципы систематики цефалопод (аммоноидей)». М., «Наука», 1979.
- Несис К. Н. Наутилус в аквариуме.— «Природа», 1978, № 7.
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Моллюски — головоногие. М., Изд-во АН СССР, 1 — 1962; 2 — 1958.
- Руженцев В. Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов.— «Труды Палеонтол. ин-та АН СССР», 1940, т. 11, вып. 3.
- Руженцев В. Е. Надотряд *Ammonitacea*. Аммоноидеи. Общая часть.— В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, 1. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Руженцев В. Е., Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала.— «Труды Палеонтол. ин-та АН СССР», 1954, т. 50.

- Шевырев А. А. Триасовые аммоноидеи юга СССР.— «Труды Палеонтол. ин-та АН СССР», 1968, т. 119.
- Шиманский В. Н. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих.— «Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та», 1948, т. 52, вып. 3.
- Шиманский В. Н. Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи. Общая часть.— В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. 1. М., Изд-во АН СССР, 1962а.
- Шиманский В. Н., Журавлева Ф. А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп.— «Труды Палеонтол. ин-та АН СССР», 1961, т. 90.
- Шульга-Нестеренко М. И. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов.— «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1926, т. 4, вып. 1—2 (нов. сер., т. 34).
- Bidder A. M. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly Nautilus.— «Nature», 1962, vol. 196.
- Birkelund T. Submicroscopic shell structures in early growthstages of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites).— «Medd. Dansk. geol. Fören.», 1967, Bd. 17, N 1.
- Birkelund T., Hansen H. J. Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites.— «Medd. Dansk. geol. Fören.», 1968, Bd. 18, N 1.
- Birkelund T., Hansen H. J. Shell ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implications.— «Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.», 1974, Bd. 20, N 6.
- Blind W. Die Ontogenetische Entwicklung von Nautilus pompilius (Linné).— «Palaeontographica», 1976, Abt. A, Bd 153, Lief. 4—6.
- Böhmers J. Ch. A. Bau und Structur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea. Apeldoorn, 1936.
- Branco W. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. T. I, 2.— «Palaeontographica», 1879, Bd 26, Lfg. 1—2; 1880, Bd 27, Lfg. 1.
- Buckman S. S. Yorkshire Type Ammonites, p. 1—72. London, 1909—1930.
- Closs D. Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Itarare-Formation von Uruguay.— «Paläontol. Z.», 1967, Bd 41, N 1/2.
- Dauphin J. La faune albiennaise du Gourdon (Alpes-Maritimes): étude du remplissage et des structures internes des ammonites.— «Trav. Lab. Paleontol.», Paris, 1973.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The distribution of gas and liquid within the cuttlebone.— «J. Mar. Biol. Assoc. U. K.», 1961, vol. 41.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. On the buoyancy of the pearly Nautilus.— «J. Mar. Biol. Assoc. U. K.», 1966, vol. 46.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B., Howarth J. V. On the buoyancy of Spirula spirula.— «J. Mar. Biol. Assoc. U. K.», 1967, vol. 47, N 1.
- Dietl G. Die entrollten Ammoniten des Schwäbischen Juras.— «Stuttgart Beitr. Naturk.», 1975, C, N 4.
- Erben H. K. Über den Prosiphon, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea.— «Paläontol. Z.», 1962, Bd 36, N 1/2.
- Erben H. K. Die Evolution der ältesten Ammonoidea. Lfg. 1.— «N. Jb. Geol. und Paläontol. Abh.», 1964, Bd 120, N 2.
- Erben H. K. Application of the SEM in Paleobiology.— «Proceedings of the fourth Annual Scanning Electron Microscope Symposium IIT Research Institute Chicago», Illinois, 1971.
- Erben H. K., Reid R. E. H. Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite.— «Biom mineralisation», 1971, Bd 3.
- Erben H. K., Flajs G., Siehl A. Ammonoids: early ontogeny of ultramicroscopic shell structure.— «Nature», 1968, vol. 219, N 5152.
- Erben H. K., Flajs G., Siehl A. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden.— «Palaeontographica», 1969, A 132, N 1—3.
- Grandjean F. Le siphon des ammonites et des belemnites.— «Bul. Soc. geol. France», ser. 4, 1910, t. 10.
- Hölder H. Über den Gehäusebau, insbesondere den Hohlkiel jurassischer Ammoniten.— «Palaeontographica», 1952, Abt. A, Bd 102, Lfg. 1—2.
- Hölder H. Über die Siphon-Anheftung bei Ammoniten.— «N. Jb. Geol. und Paläontol. Abh.», 1954, Mh. 8.
- Houša V. Sexual dimorphism and the system of Jurassic and Cretaceous Ammonoidea.— «Cas. Mus. Narodn. (Prague)», 1965, vol. 134, N 1.
- Howarth M. K. The shell structure of the Liassic ammonite family Dactiloceratidae.— «Bul. Brit. Mus.», Geol., 1975, vol. 26(2).
- Hyatt A. Fossil cephalopods of the Museum of Comparative Zoology. Embryology.— «Harvard Coll. Mus. Comp. Zool. Bul.», 1872, vol. 3, N 5.
- Hyatt A. Genesis of the Arietidae.— «Smithsonian contrib. to knowledge», N 673. Washington, 1889.
- Hyatt A. Phylogeny of an acquired characteristic.— «Proc. Amer. philos. Soc.», 1894.

- Hyatt A. Cycle in the life of the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny).—«Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.», 1897, vol. 32, N 10.
- Kaiser P., Lehmann U. Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenter und fossiler Cephalopoden.—«Paläontol. Z.», 1971, Bd 45, N 1—2.
- Kolb A. Die Ammoniten als Dibranchiata Untersuchung einer Schleifmarke aus den Solnhofener Schiefer.—«Geol. Bl. NO-Bayern», 1961, Bd 11, N 1.
- Kulicki C. Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites.—«Acta palaeontol. pol.», 1974, vol. 19, N 2.
- Kulicki C. The ammonite shell: its structure, development and biological significance.—«Palaeontologia pol.», 1979, N 39.
- Lehmann U. Ammoniten mit Tintenbeutel.—«Paläontol. Z.», 1967a, Bd 41, N 3/4.
- Lehmann U. Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben.—«Paläontol. Z.», 1967b, Bd 41, N 1/2.
- Lehmann U. Lias-Anaptychen als Kieferelemente (Ammonoidea).—«Paläontol. Z.», 1970, Bd 44, N 1—2.
- Lehmann U. Jaws, radula and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea).—«Palaeontology», 1971, vol. 14, p. 2.
- Lehmann U. Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten.—«Paläontol. Z.», 1972, Bd 46, N 1—2.
- Lehmann U. Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt. Stuttgart, 1976.
- Miller A. K., Unklesbay A. G. The siphuncle of Late Paleozoic Ammonoids.—«J. Palaeontol.», 1943, vol. 17, N 1.
- Müller A. H. Ammoniten mit «Eierbeutel» und die Frage nach dem Sexualdimorphismus der Ceratiten (Cephalopoda).—«Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin», 1969, Bd 11, N 5—6.
- Munier-Chalmas E. C. P. Sur le développement du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologique des Ammonites aux les Spirulidae.—«Comp. Rend. Acad. Sci. France», 1873, vol. 77.
- Mutvei H. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in noncephalopod molluscs.—«Arkiv Zool.», 1964, Bd 16, N 14.
- Mutvei H. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids.—«N. Jb. Geol. und Paläontol. Abh.», 1967, Bd 129, N 2.
- Mutvei H. On the micro- and ultrastructure of the conchiolin in the nacreous layer of some recent and fossil molluscs.—«Stockholm Contrib. Geol.», 1969, vol. 20.
- Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopod shells. P. I. The septa and siphonal tube in Nautilus.—«Bul. Geol. Inst. Univ. Uppsala», 1972a, vol. 3, N 1—9.
- Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopod shells. P. II. Orthoconic cephalopods from the Pennsylvanian Buckhorn Asphalt.—«Bul. Geol. Inst. Univ. Uppsala», 1972b, vol. 3, N 1—9.
- d'Orbigny A. Paléontologie française. Terrains crétacés. Céphalopodes, vol. 1. Paris, 1840—1842.
- Palframan D. F. B. Variation and ontogeny of some Oxfordian ammonites: *Taramelliceras richiei* (de Loriol) and *Creniceras reuggeri* (Oppel) from Woodham Buckinghamshire.—«Palaeontology», 1966, vol. 9, p. 2.
- Palframan D. F. B. Mode of early shell growth in the ammonite *Promicroceras marstonense* Spath.—«Nature», 1967, vol. 216, N 5120.
- Schindewolf O. H. Über Aptychen (Ammonoidea).—«Palaeontographica», 1958, Abt. A, Bd 111.
- Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten.—«Abh. Akad. Wiss. und Liter., math.-natur.-wiss. Kl.», 1960—1968, Lfg. 1—8.
- Schindewolf O. H. Analyse eines Ammonite-Gehäuses.—«Abh. Akad. Wiss. und Liter., math.-natur.-wiss. Kl.», 1967, N 8.
- Smith J. P. The développement of *Glyphioceras* and the phylogeny of the *Glyphiocerata*.—«Proc. Calif. Acad. Sci.», 3 sér., géol., 1897, vol. 1, N 3.
- Smith J. P. The biogenetic law from the standpoint of paleontology.—«J. Geol.», 1900, vol. 8, N 5.
- Smith J. P. The larval coil of Baculites.—«Amer. Naturalist», 1901, vol. 35, N 409.
- Spath L. F. The evolution of the Cephalopoda.—«Biol. Rev.», 1933, vol. 8.
- Spath L. F. The study of ammonites in thin median sections.—«Geol. Mag.», 1950, vol. 87, N 2.
- Stenzel H. B. Living Nautilus.—In: Treatise on Invertebrate Paleontology, p. K. Mollusca 3. Kansas, 1964.
- Torre-y-Capablanca C. Dos casos de impresiones de las partes blandas de dos Ammonoideos del Oxfordiense de Viñales (Cuba).—«Estudios Geol.», 1953, t. 9, N 19.
- Trueman A. E. The ammonoid siphuncle.—«Geol. Mag.», 1920, vol. 57.
- Van Voorthuysen J. H. Beitrag zur Kenntnis des innern Baus von Schale und Siphon bei Triadischen Ammoniten. Assen, 1940.
- Westermann G. E. G. Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids.—«Life Sci. Contribs Roy. Ontario Mus.», 1971, N 78.

- Wiedmann J. Ammoniten aus der Vascogoniatischen Kreide (Nordspanien). 1. Phylloceratina, Lytoceratina.— «Palaeontographica», 1962, Bd 118.
- Wiedmann J. Evolucion y clasificacion de los amonites del Cretacico.— «Bol. geol. industr. Santander», 1966 (1968), N 24.
- Wright C. W. Mesozoic Ammonoidea.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology, p. L, Mollusca 4, Cephalopoda. Kansas, 1957.
- Zeiss A. Fossile Cephalopoden mit Weichteilen.— «Natur und Museum», 1968, Bd 98 (10).
- Zeiss A. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung.— «Paläontol. Z.», 1969, Bd 43, N 1—2.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ТАБЛИЦАМ

Таблица 1

Фиг. 1. *Euphyllloceras velledae* Michelin; экз. 78/615: 1а—д—стенка протоконха с призматической структурой: 1а—(×2340), 1б—(×4680), 1в—деталь 1а (×14 000), 1г—(×3800), 1д—прикрепление просепты к вентральной стенке (×2800); 1е—первичный валик (×700); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт.

Обозначения: *ав*—аннулярный валик, *вор*—воротник, *вл*—внутренний призматический слой, *вс*—вентральная стенка, *дс*—дорсальная стенка, *жк*—жилая камера, *ио*—известковая оболочка, *к*—кромка, *м*—манжета, *ме*—мембрана, *нп*—наружный призматический слой, *О₁*, *О₂*, ...—1-й, 2-й и последующие обороты, *орг*—органический слой, *пв*—первичный валик, *пер*—периострак, *пл*—пластинчатый слой, *пп*—первичный пережим, *пр*—призматический слой, *рс*—реснички, *с*—септы, *сиф*—сифон, *ст*—септальная трубка, *ф*—фиксатор, *ц*—цекум, I, II, III—1-й, 2-й, 3-й стволы

Таблица 2

Фиг. 1. *Euphyllloceras velledae* Michelin; экз. 78/615, детали табл. 1, фиг. 1е: 1а—начало первичного валика (×2000), 1б—конец первичного валика (×2000), 1в—стенка в конце 1-го оборота (×2800); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 3

Фиг. 1—2. *Euphyllloceras velledae* Michelin; 1—экз. 78/615: 1а—валик на 2-м обороте (×700), 1б—септальная трубка, середина 3-го оборота (×700), 1в—деталь 1б (×2000); 2—экз. 78/614: 2а, б—трехслойная стенка на 4-м обороте: 2а—(×1000), 2б—(×2000); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 3. *Salfeldiella guettardi* Raspail; экз. 78/2693, септальная трубка, 3-й оборот (×300); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 4

Фиг. 1—3. *Salfeldiella guettardi* Raspail; 1—экз. 78/00, стенка протоконха около кромки: 1а—(×1000), 1б—(×3000), 1в—(×10 000); 2—экз. 78/2693, стенка протоконха у цекума: 2а—(×100), 2б—(×3000); 3—экз. 78/32: 3а—стенка протоконха (×3000), 3б, в—первичный валик и первичный пережим: 3б—(×300), 3а—(×1000); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 5

Фиг. 1—3. *Salfeldiella guettardi* Raspail; 1—экз. 78/00, первичный валик и первичный пережим: 1а—(×300), 1б—(×1000); 2—экз. 78/2693: 2а, б—двуслойная стенка раковины в начале 2-го оборота: 2а—(×1000), 2б—(×300); 2в, г—соединение септы со стенкой предыдущего оборота: 2в—(×300), 2г—(×1000); 3—экз. 78/32, стенка раковины (×1000); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 6

Фиг. 1—2. *Phylloparachyceras* sp.; 1—экз. 78/783: 1а—протоконх и начало фрагмента (×180), 1б—цекум и начало сифона (×600), 1в—просепта и примасепта, деталь 1б (×1000), 1г—сифон у первичного валика (×600), 1д—двухслойная

стенка раковины и сифон на 2-м обороте ($\times 200$), 1е — прикрепление септальной трубки к стенке раковины, деталь 1д ($\times 1200$); 2 — экз. 78/850: 2а — стенка протоконха с призматической структурой ($\times 5000$), 2б — стенка раковины 3-го оборота ($\times 1000$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 7

Фиг. 1—3. *Tetragonites duvalianun* d'Orbigny; 1 — экз. 78/120: 1а — цекум и начало сифона ($\times 300$), 1б — кромка и просепта, деталь 1а ($\times 1000$), 1в — стенка протоконха и сложный фиксатор, деталь 1а ($\times 1000$), 1г — структура септы, 3-й оборот ($\times 1000$); 2 — экз. 78/711, септальная трубка ($\times 600$); 3 — экз. 78/712: 3а — цекум и фиксатор ($\times 100$), 3б — деталь 3а ($\times 3000$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 8

Фиг. 1. *Parajaubertella kawakitana* Matsumoto; экз. 78/735: 1а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 100$), 1б — цекум и начало сифона, деталь 1а ($\times 350$), 1в — первичный валик ($\times 350$), 1г — септальная трубка, 2-й оборот ($\times 500$); о. Сахалин, р. Сусуя; верхний мел, сеноман.

Фиг. 2. *Kossmatella agassiziana* Pictet; экз. 78/1557: 2а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 100$), 2б — септальная трубка, 3-й оборот ($\times 200$); Бол. Балхан, пос. Огланлы; нижний мел, средний альб

Таблица 9

Фиг. 1. *Gaudryceras tenuiliratum* Jabe (поперечное сечение); экз. 78/1118: 1а — сочленение 2-го и 3-го оборотов ($\times 300$), 1б — деталь 1а ($\times 1000$), 1в — сифон и мембраны ($\times 500$), 1г — вентральная стенка 2-го оборота и дорсальная 3-го ($\times 1000$), 1д, е — стенка 3-го оборота: 1д — боковая ($\times 1000$), 1е — вентральная ($\times 500$); о. Сахалин, р. Найба; верхний мел, сантон-кампан, быковская свита

Таблица 10

Фиг. 1. *Eogaudryceras dolosum* Egoian; экз. 78/633: 1а, б — стенка раковины и септальная трубка (1а) в конце 2-го оборота: 1а — ($\times 300$), 1б — ($\times 700$); 1в — прикрепление септы к дорсальной стенке, 3-й оборот ($\times 700$), 1г — септальная трубка, 3-й оборот ($\times 230$), 1д — деталь 1 г ($\times 470$), 1е — пластинчатая структура септы, 4-й оборот ($\times 1600$), 1ж — вентральная стенка 4-го оборота и дорсальная 5-го; видны остатки воротника ($\times 700$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 11

Фиг. 1. *Simbirskites elatus* (Trautschold); экз. 78/15: 1а — общий вид сифона с дорсальной стороны, видны две септальные трубки, сифон и сопровождающие его мембраны ($\times 100$), 1б — деталь 1а, видны септальная трубка, мембрана и септа ($\times 170$), 1в — деталь 1б ($\times 300$), 1г — мембрана, соединяющая сифон с септой ($\times 300$), 1д — мембрана, прикрепленная к сифону ($\times 1000$), 1е, ж — строение септы, ограниченной с двух сторон органическими слоями: 1е — ($\times 6000$), 1ж — ($\times 3000$); г. Ульяновск; нижний мел, верхний готерив

Таблица 12

Фиг. 1. *Simbirskites* sp.; экз. 78/17: 1а — первичный валик ($\times 236$), 1б — конец первичного валика, деталь 1а ($\times 600$), 1в, г — строение стенки раковины: 1 в — на 2-м обороте ($\times 2600$), 1г — на 3-м обороте ($\times 1215$); г. Ульяновск; нижний мел, верхний готерив.

Фиг. 2. *Craspedodiscus* sp.; экз. 78/36: 2а — цекум и начало сифона ($\times 205$), 2б — строение валика на 3-м обороте ($\times 810$); г. Ульяновск; нижний мел, верхний готерив

Таблица 13

Фиг. 1—2. *Speetoniceras* sp.; 1 — экз. 78/72: 1а — кромка и просепты ($\times 580$), 1б — кромка и просепта, деталь 1а ($\times 1300$), 1в — сифон и септальная трубка на 2-м обороте ($\times 347$), г, д — детали 1в ($\times 923$), 1е — первичный валик ($\times 259$), 1ж — конец первичного валика ($\times 709$); 2 — экз. 78/3390, стенка раковины на 3-м обороте ($\times 781$); г. Ульяновск; нижний мел, верхний готерив

Таблица 14

Фиг. 1—4. *Acanthohoplites* sp.; 1—экз. 78/651: 1а—цекум и начало сифона ($\times 650$), 1б—стенка протоконха вблизи прикрепления просепты, деталь 1а ($\times 3000$), 1в—стенка протоконха, деталь 1а ($\times 2000$), 1г—стенка раковины у 3-й септы ($\times 2000$); 2—экз. 78/1481: 2а—цекум и начало сифона ($\times 600$), 2б—прикрепление просепты к стенке раковины, деталь 2а ($\times 1800$); 3—экз. 78/1123: 3а—двухслойная стенка раковины 2-го оборота ($\times 2000$), 3б—первичный валик ($\times 300$), 3в—септальная трубка, 2-й оборот ($\times 300$), 3г—деталь 3в ($\times 1000$); 4—экз. 78/975, двуслойная стенка раковины в конце 2-го и дорсальная стенка 3-го оборота ($\times 3000$).

Фиг. 5. *Nolaniceras* sp.; экз. 78/694, септальная трубка 4-го оборота ($\times 1500$); Северный Кавказ: 1,5—р. Хокодзь, 2—4—р. Кубань; нижний мел, верхний апт

Таблица 15

Фиг. 1. *Colombiceras* sp.; экз. 78/361: 1а—протоконх и начало фрагмокона ($\times 200$), 1б—цекум и фиксатор, деталь 1а ($\times 350$), 1в—валик на 2-м обороте ($\times 750$), 1г—септальная трубка, 4-й оборот ($\times 200$), 1д—деталь 1г ($\times 500$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, средний апт

Таблица 16

Фиг. 1. *Diadochoceras* sp.; экз. 78/971: 1а—е—строение стенки раковины: 1а—на 1-м обороте, в 45° от просепты ($\times 3000$), 1б—двухслойная стенка за первичным валиком ($\times 1000$), 1в—двухслойная стенка на 2-м обороте ($\times 1000$), 1г—трехслойная стенка на 2-м обороте ($\times 3000$), 1д—трехслойная стенка на 3-м обороте ($\times 1000$), 1е—пластинчатый слой, деталь 1д ($\times 3000$), 1ж—первичный валик ($\times 300$), 1з—цекум и фиксатор ($\times 360$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 17

Фиг. 1—2. *Melchiorites* sp.; 1—экз. 78/844: 1а—прикрепление просепты и примасепты к стенке протоконха ($\times 3000$), 1б—примасепта с призматической структурой, деталь 1а ($\times 30\,000$); 2—экз. 78/840: 2а—стенка протоконха ($\times 3000$), 2б—деталь 2а ($\times 10\,000$), 2в—первичный валик ($\times 1000$), 2г—стенка раковины за первичным валиком, деталь 2в ($\times 3000$), 2д—начало первичного валика, деталь 2в ($\times 3000$), 2е—септальная трубка, 4-й оборот ($\times 300$), 2ж—прикрепление септы 5-го оборота к дорсальной стенке, деталь 2е ($\times 600$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 18

Фиг. 1. *Melchiorites* sp.; экз. 78/845: 1а—протоконх и 1-й оборот ($\times 184$), 1б—септальная трубка, 4-й оборот ($\times 200$), 1в—трехслойная стенка раковины 3-го оборота и дорсальная 4-го ($\times 750$), 1г—то же ($\times 2000$); 2—экз. 78/844, цекум и просепта (см. табл. 17, фиг. 2а) ($\times 1000$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 19

Фиг. 1—2. *Zurcherella* sp.; 1—экз. 78/33: 1а—цекум и начало фрагмокона ($\times 300$), 1б, в—первичный валик: 1б—($\times 300$), 1в—($\times 1000$), 1г—септальная трубка, 2—3-й оборот ($\times 300$), 1д—деталь 1г ($\times 1000$); Северный Кавказ; нижний мел, средний апт; 2—экз. 78/40, протоконх и первые два оборота ($\times 100$); Северный Кавказ; нижний мел, средний апт (снимок в световом микроскопе)

Таблица 20

Фиг. 1—4. *Megaphyllites prometeus* Shevyrev; 1—экз. 78/6: 1а—прикрепление септы 4-го оборота к трехслойной стенке 3-го оборота ($\times 1000$), 1б—вентральная стенка 4-го и дорсальная 5-го оборотов ($\times 1000$), 1в—деталь 1б ($\times 3000$), 1г—деталь 1б ($\times 3000$), 1д—стенка раковины и часть манжеты, 1е—валик в конце 2-го оборота ($\times 1000$); 2—экз. 78/5: 2а—стенка раковины 4-го оборота ($\times 1500$), 2б—деталь 2а ($\times 4000$), 2в—первичный валик ($\times 200$); 3—экз. 78/4, стенка раковины в конце 5-го оборота ($\times 1000$); Северо-Западный Кавказ, г. Тхач; средний триас

Таблица 21

Фиг. 1—2. *Megaphyllites prometeus* Shevyrev; 1 экз. 78/4: 1а — стенка раковины на 4-м обороте ($\times 1000$), 1б — деталь 1а ($\times 3000$), 1в — прикрепление септы к вентральной стенке 4-го оборота ($\times 1400$), 1г — взаимоотношение прохоанитовой септальной трубки и манжеты на 5-м обороте ($\times 360$), 1д — деталь 1г ($\times 1000$), 1е — деталь 1г ($\times 3000$); 2 — экз. 78/6: 2а — ретроанитовая септальная трубка, начало 2-го оборота ($\times 400$), 2б — переход септы в септальную трубку на 2-м обороте ($\times 1000$), 2в — деталь 2б ($\times 3000$), 2г — септальная трубка на 4-м обороте ($\times 150$), 2д — деталь 2г ($\times 1000$), 2е — септальная трубка, конец 4-го оборота ($\times 300$); Северо-Западный Кавказ, г. Тхач; средний триас

Таблица 22

Фиг. 1. *Virgatites virgatus* (Buch) Michalsky; экз. 78/253: 1а — протоконх, цекум, фиксатор и септы в начале фрагмокона ($\times 100$), 1б — цекум и фиксатор, деталь 1а ($\times 300$), 1в, г — часть сифона с сосудами: 1в — ($\times 160$), 1г — ($\times 300$), 1д, е — сифон на 2-м обороте с остатками сосудов: 1д — ($\times 300$), 1е — ($\times 500$); Москва, Ленинские горы; верхняя юра, волжский ярус

Таблица 23

Фиг. 1. *Virgatites virgatus* (Buch) Michalsky; экз. 75/253: 1а — стенка протоконха и 1—5-я септы ($\times 300$), 1б — прикрепление 2-й септы, деталь 1а ($\times 1000$), 1в — строение 4-й септы, деталь 1а ($\times 1000$), г — септа на 2-м обороте с частично сохранившейся пластинчатой структурой ($\times 300$), д, е — деталь 1г: 1д — ($\times 1000$), 1е — ($\times 3000$); Москва, Ленинские горы; верхняя юра, волжский ярус

Таблица 24

Фиг. 1. *Cadoceras* sp.; экз. 78/1131: 1а — цекум и начало сифона ($\times 400$), 1б — кромка и просепты, деталь 1а ($\times 2000$), 1в — то же ($\times 3000$), 1г — вентральная часть септальной трубки, 2-й оборот ($\times 900$); Рязанская обл., с. Елатьма; верхняя юра, келловей.

Фиг. 2. *Pseudocadoceras* sp.; экз. 78/1147, стенка 3-го оборота и часть септальной трубки ($\times 700$); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3. *Sigaloceras* sp.; экз. 78/1110: 3а — стенка раковины в начале 3-го оборота ($\times 3000$), 3б — конец первичного валика ($\times 1000$); местонахождение и возраст те же

Таблица 25

Фиг. 1—3. *Epivirgatites* sp.; 1 — экз. 78/801: 1а — цекум и фиксатор ($\times 750$), 1б — просепта и кромка ($\times 1500$), 1в — взаимоотношение сифона и септальной трубки ($\times 750$), 1г — первичный пережим ($\times 500$); 2 — экз. 78/802, прикрепление сифона с помощью мембран к вентральной стенке ($\times 35$); 3 — экз. 78/803, взаимоотношение септы и сифона ($\times 35$); г. Рыбинск, р. Волга; верхняя юра, волжский ярус

Таблица 26

Фиг. 1. *Craspedites* sp.; экз. 78/Г—01: 1а — протоконх и первые два оборота ($\times 35$), 1б — протоконх, цекум, фиксатор и начало сифона, деталь 1а ($\times 150$), 1в — то же, деталь 1б; в конце 1-го оборота видны связки, соединяющие сифон и стенку раковины ($\times 200$).

Фиг. 2. Экз. 78/Г—159/1, фиксатор и часть цекума ($\times 500$).

Фиг. 3. Экз. 78/Г—159/2: 3а — протоконх и 1-й оборот ($\times 100$), 3б — прохоанитовая септальная трубка в начале 2-го оборота ($\times 350$).

Фиг. 4. Экз. 78/Г—2: 4а — протоконх и начало сифона ($\times 200$), 4б — цекум и фиксатор, деталь 4а ($\times 350$)

Все экземпляры из готеривского конгломерата, содержащего аммониты разного возраста. Для экземпляров, изображенных на фиг. 2—4, родовое название не определено. Правый берег р. Волги около г. Рыбинска

Таблица 27

Фиг. 1—2. *Partschiceras* sp.; 1 — экз. 78/908: 1а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 140$), 1б — септальная трубка, 4-й оборот ($\times 140$); 2 — экз. 78/907, цекум и начало фрагмокона ($\times 300$); Дагестан; средняя юра, байос.

Фиг. 3—4. *Holophylloceras* sp.; 3 — экз. 78/912: 3а — септальная трубка, 3-й оборот ($\times 140$), 3б — пережим и валик, 3-й оборот ($\times 140$); 4 — экз. 78/00, протоконх и цекум ($\times 200$); Дагестан; средняя юра, байос

Таблица 28

Фиг. 1—3. *Phyllopachyceras* sp.; 1 — экз. 78/799: 1а — протоконх и 1-й оборот ($\times 140$), 1б — цекум, кромка, просепты, 3-я и 4-я септы, деталь 1а ($\times 430$), 1в — септальная трубка, 4-й оборот ($\times 140$), 1г, д — вентральная (вс), дорсальная (дс) стенки и реснички (рс), 4-й оборот: 1г — ($\times 140$), 1д — деталь 1г; 2 — экз. 78/778, начало фрагмокона и конец 1-го оборота ($\times 140$); 3 — экз. 78/711, сифон в жилой камере, 5-й оборот ($\times 15$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 29

Фиг. 1. *Phyllopachyceras* sp.; экз. 78/1: 1а — протоконх и 1-й оборот ($\times 34$), 1б — цекум, фиксатор и просепты, деталь 1а, 1в — просепты и кромка, деталь 1б, 1г — первичный валик и первичный пережим, деталь 1а, 1д — септальные трубки, начало 2-го оборота ($\times 34$), 1е — септальная трубка, деталь 1д, 1ж — последняя септа, 4-й оборот; Таймыр, р. Боярка; нижний мел, берриас

Таблица 30

Фиг. 1—4. *Tetragonites duvalianum* d'Orbigny; 1 — экз. 78/717, валик в конце 2-го оборота ($\times 100$); 2 — экз. 78/723, протоконх и начало фрагмокона (шлиф) ($\times 180$); 3 — экз. 78/00, начало фрагмокона; 4 — экз. 78/645: 4а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 140$), 4б — сифон с остатками внутрисифонного сосуда, 3-й оборот ($\times 150$), 4в — септальная трубка, 5-й оборот ($\times 100$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 5. *Tetragonites inflatus* Egoian; экз. 78/647, валик и септальная трубка, 5-й оборот ($\times 40$); местонахождение и возраст те же

Таблица 31

Фиг. 1. *Gabbioceras latericarinarum* Anthula; экз. 78/636: 1а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 140$), 1б — соотношение септальной трубки и органической оболочки сифона, начало 3-го оборота ($\times 140$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 2. *Gaudryceras striatum*; экз. 78/917: 2а — цекум и начало фрагмокона ($\times 140$), 2б — остатки внутрисифонного сосуда, 4-й оборот ($\times 110$); о. Сахалин; верхний мел, сanton-кампан.

Фиг. 3. *Erigoniceras* sp.; экз. 78/73—6: 3а — протоконх и первые два оборота ($\times 16$), 3б — септальные трубки, 3-й оборот (деталь 3а), 3в — последняя септальная трубка, 4-й оборот ($\times 16$); о. Сахалин; верхний мел, сanton-кампан

Таблица 32

Фиг. 1—4. *Eurystomiceras polychelictum* Böckh; 1 — экз. 78/903, протоконх и 1-й оборот с первичным валиком ($\times 140$); 2 — экз. 78/900, цекум, фиксатор и начало сифона ($\times 200$); 3 — экз. 78/905: 3а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 140$), 3б — взаимоотношение септальной трубки (справа) и органической оболочки сифона (слева), 4-й оборот ($\times 100$), 3в — септальная трубка, 5-й оборот ($\times 140$), 4 — экз. 78/902, строение стенки раковины и воротника; Дагестан; средняя юра, байос

Таблица 33

Фиг. 1—2. *Ptychoceras* sp.; 1 — экз. 78/1038: 1а — 1-й и 2-й стволы; слева — три последние гидростатические камеры, справа — жилая камера ($\times 3$), 1б — деталь 1а ($\times 7$), 1в — септальная трубка, деталь 1а; Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, нижний мел, верхний апт; 2 — экз. 78/1036: 2а — протоконх, 1-й оборот и три ствола; жилая камера с устьевым краем ($\times 8$), 2б — первичный валик ($\times 40$) (снято с ацетатной реплики), 2в — протоконх и начало фрагмокона, деталь 2а ($\times 100$), 2г — устьевой край, деталь 2а; Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха; нижний мел, верхний апт

Таблица 34

Фиг. 1. *Speetoniceris versicolor* (Trautschold); экз. 78/43, протоконх, 1-й и часть 2-го оборота ($\times 60$).

Фиг. 2. *Simbirskites* sp.; экз. 78/17: 2а — протоконх, 1-й и часть 2-го оборота ($\times 60$), 2б — септальная трубка, 5-й оборот ($\times 60$).

Фиг. 3—4. *Craspedodiscus* sp.; 3 — экз. 78/36, протоконх, первичный валик, часть 1-го и 2-го оборотов ($\times 60$), 4 — экз. 78/38, септальная трубка, 5-й оборот ($\times 100$).

Все экземпляры происходят из местонахождения г. Ульяновска; нижний мел, верхний готерив

Таблица 35

Фиг. 1—5. *Deshayesites deshayesi* Leymerie; 1 — протоконх и начало фрагмокона ($\times 80$); 2 — экз. 78/978, септальная трубка, 5-й оборот ($\times 20$), 3 — экз. 78/1027: 3а — септальная трубка с органической мембраной, конец 4-го оборота ($\times 140$), 3б — первичный валик и первичный пережим ($\times 140$), 4 — экз. 78/1026, цекум, фиксатор, кромка и просепта ($\times 430$), 5 — экз. 78/954, протоконх и начало фрагмокона; сифон с остатками органических тканей ($\times 140$); Северный Кавказ; нижний мел, нижний апт.

Фиг. 6. *Deshayesites robustocostatus* I. Michailova; экз. 78/61, септальная трубка, 4-й оборот; Северный Кавказ, р. Черек, нижний мел, нижний апт

Таблица 36

Фиг. 1. *Nolaniceras nolani* Seunes; экз. 78/1020, протоконх, цекум и фиксатор ($\times 150$); Северный Кавказ, р. Кубань; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 2. *Acanthohoplites* aff. *aschiltaensis* Anthula; экз. 78/247, протоконх и начало фрагмокона ($\times 100$); п-ов Мангышлак, колодец Кугусем; нижний мел, средний апт.

Фиг. 3—6. *Acanthohoplites* sp.; 3 — экз. 78/959, цекум, фиксатор и просепты ($\times 350$); 4 — экз. 78/677, септальные трубки, 3-й оборот ($\times 100$); 5 — экз. 78/651, септальная трубка, 4-й оборот ($\times 140$); 6 — экз. 78/654: 6а — септальная трубка, конец 3-го оборота ($\times 120$), 6б — то же, 4-й оборот ($\times 120$); Северный Кавказ: 3 — р. Кума, 4—6 — р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт

Таблица 37

Фиг. 1. *Nuracanthoplites jacobii* Collet; экз. 78/963: 1а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 170$), 1б — септальная трубка, конец 4-го оборота; Северный Кавказ, р. Кубань; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 2—4. *H. tscharlokiensis* Glasunova; 2 — экз. 78/1083, протоконх и начало фрагмокона; сифон с остатками органического образования ($\times 160$); 3 — экз. 78/192, септальная трубка, 2-й оборот ($\times 170$); 4 — экз. 78/1082, септальная трубка, 3-й оборот ($\times 190$); п-ов Мангышлак, колодец Кугусем; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 5. *Colombiceras* sp.; экз. 78/90, сифон на 5-м обороте, видны ребра и перекрывающая их дорсальная стенка 6-го оборота ($\times 100$) (фотография с ацетатной реплики); Северный Кавказ, р. Кума; нижний мел, средний апт

Таблица 38

Фиг. 1—2. *Nodosohoplites* sp.; 1 — экз. 78/669: 1а — протоконх и начало фрагмокона ($\times 120$), 1б — септальные трубки, начало 2-го оборота ($\times 120$); 2 — экз. 78/651: 2а — септальные трубки на 5-м обороте, видны главные и промежуточные ребра ($\times 10$), 2б — септальная трубка, 4-й оборот ($\times 50$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 3—4. *Diadochoceras* sp.; 3 — экз. 78/620, протоконх и 1-й оборот ($\times 130$); 4 — экз. 78/619: 4а, б — септальная трубка, 5-й оборот ($\times 140$); 4а — с вентральной стороны, 4б — с дорсальной, местонахождение и возраст те же

Таблица 39

Фиг. 1—3. *Parahoplites melchioris* Anthula; 1 — экз. 78/822: 1а — протоконх и 1-й оборот ($\times 60$), 1б — септальные трубки, 4-й оборот ($\times 10$); 2 — экз. 78/1084, протоконх и начало фрагмокона ($\times 80$); 3 — экз. 78/14: 3а — септальная трубка, начало 6-го оборота ($\times 30$), 3б — септальная трубка и ребра в конце 6-го оборота; ребра перекрыты дорсальной стенкой 7-го оборота ($\times 30$); Дагестан, с. Акуша; нижний мел, средний апт

Таблица 40

Фиг. 1—4. *Melchiorites* sp.; 1 — экз. 78/845: 1а — начало фрагмокона ($\times 200$), 1б — септальная трубка, 5-й оборот ($\times 140$); 2 — экз. 78/844, септальная трубка, 3-й оборот ($\times 140$); 3 — экз. 78/841: 3а — 1-й и 2-й обороты, септальные трубки и сифон с органическими остатками ($\times 140$), 3б — септальная трубка, 4-й оборот ($\times 140$); 4 — экз. 78/846, протоконх и начало фрагмокона ($\times 140$); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; нижний мел, верхний апт.

Фиг. 5. Протоконх и начало фрагмокона ювенильной раковины филлоцератид, не определенной до рода; видны ретрохоанитовые септальные трубки

Таблица 41

Фиг. 1—5. *Megaphyllites prometeus* Shevyrev; 1—экз. 78/6, первичный валик и первичный пережим ($\times 260$); 2—экз. 78/8, септальная трубка, конец 4-го оборота ($\times 150$); 3—экз. 78/5: 3а, б—две стадии перехода в прохонанитовую септальную трубку, начало 4-го оборота ($\times 150$); 4—экз. 78/7, прохонанитовая септальная трубка и манжета, 5-й оборот ($\times 120$); 5—экз. 78/2: 5а—протоконх и начало фрагмокона ($\times 140$), 5б—септальная трубка, 4-й оборот ($\times 140$); Северо-Западный Кавказ, г. Тхач; триас, анизийский ярус.

Фиг. 1—4 — фотографии сняты с ацетатных реплик

Таблица 42

Фиг. 1—5. *Aconeceras trautscholdi* Sinzow; 1—4 — протоконх и начало фрагмокона: 1—экз. 78/22 ($\times 70$); 2—экз. 78/27 ($\times 75$); 3—экз. 78/28 ($\times 80$); 4—экз. 78/49 ($\times 75$); 5—экз. 78/86, протоконх в глицерине ($\times 360$); г. Ульяновск; нижний мел, нижний апт.

Фиг. 6—7. *Zurcherella falcistriata* Anthula; 6—экз. 78/110, протоконх ($\times 180$); 7—экз. 78/111, протоконх и фрагмокон (2,5 оборота) ($\times 90$); Дагестан, с. Акуша; нижний мел, средний апт

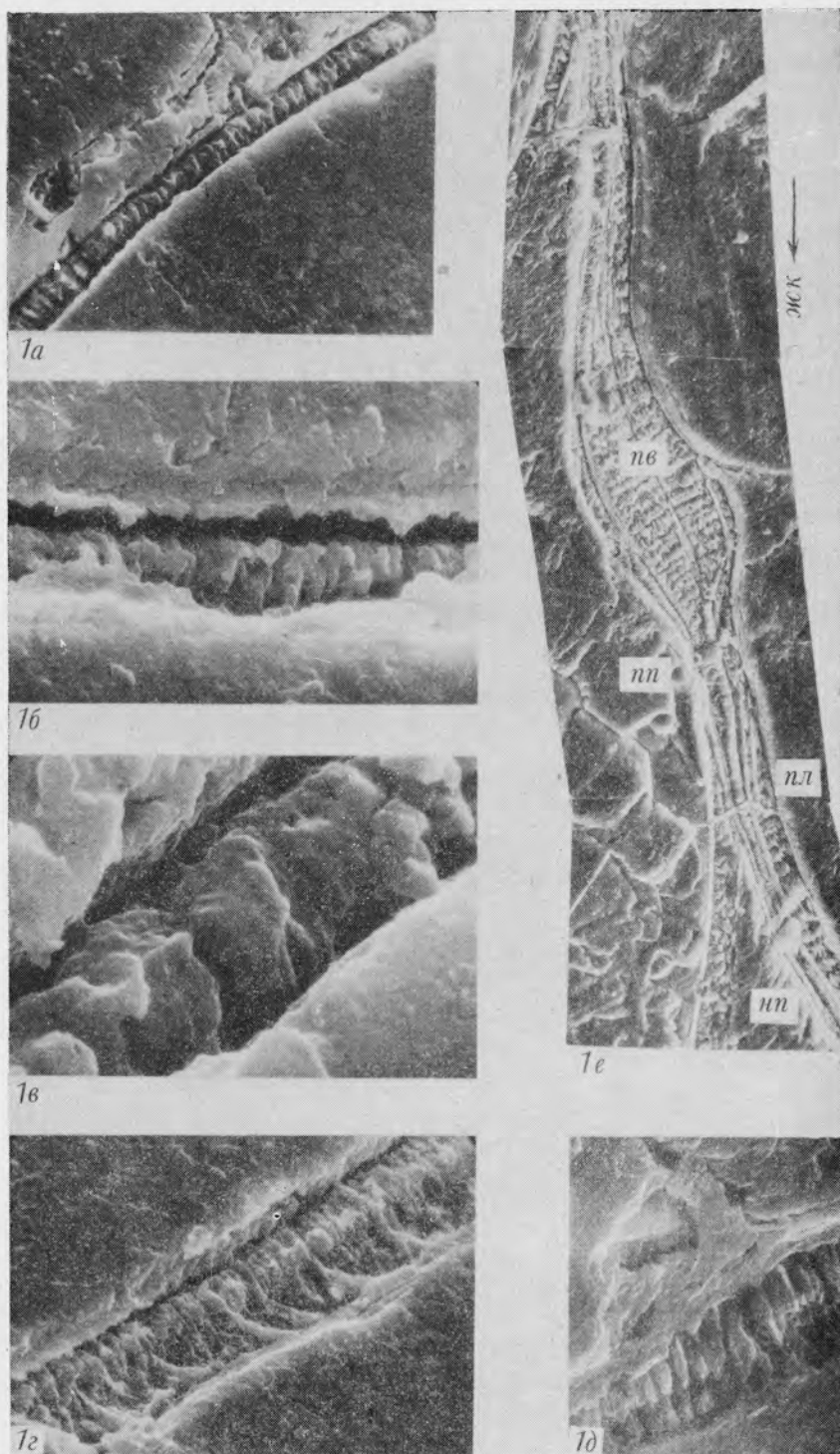
Таблица 43

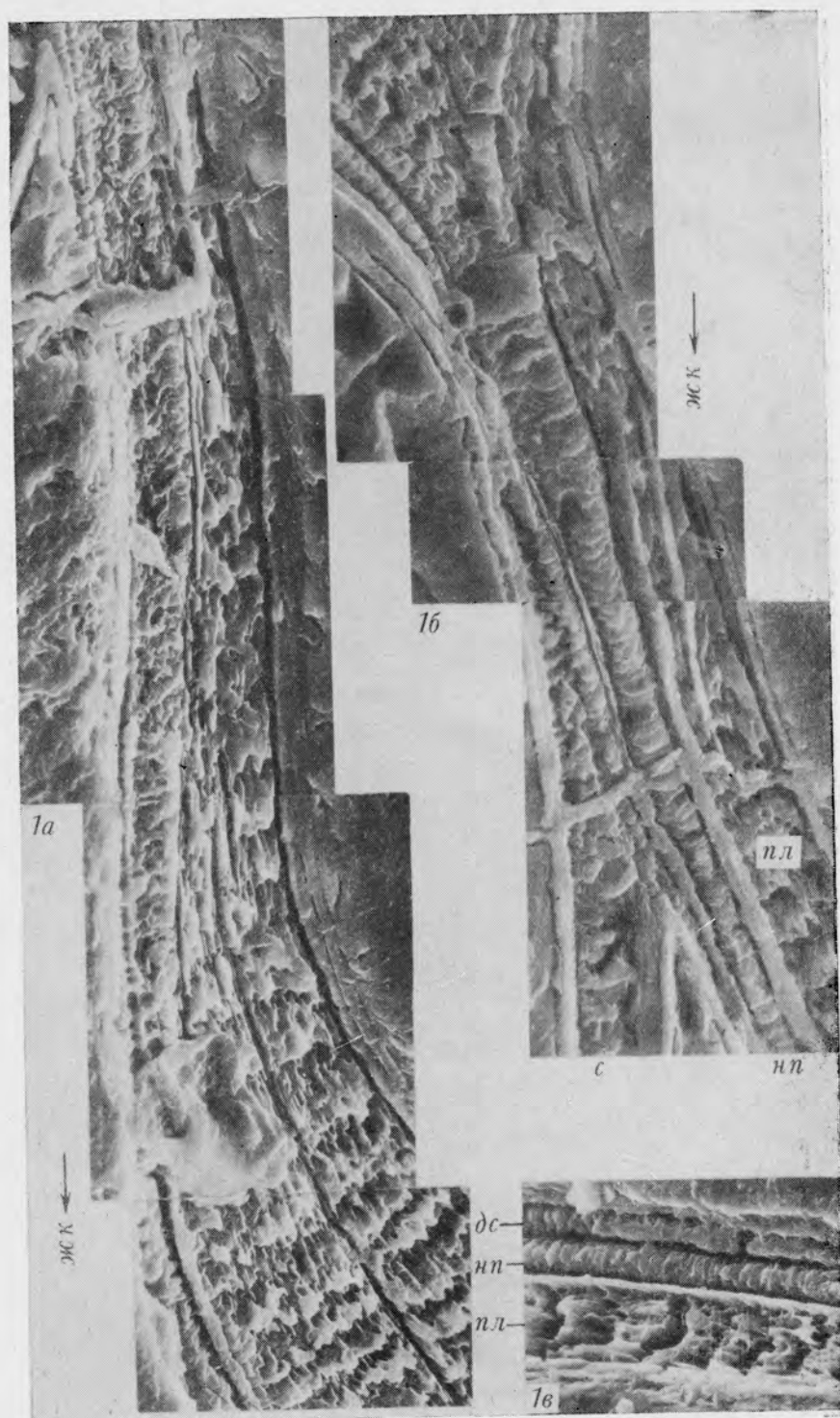
Фиг. 1—4. *Epivirgatites* sp.; 1—2 — мембраны, сопровождающие сифон ($\times 24$), 3—4 — органические чехлики («копытца»), окружающие места прикрепления септы к стенке раковины; 3а—($\times 24$), 3б, в, 4—($\times 48$) (оригинал В. Н. Баранова и Е. С. Муравина); г. Рыбинск, р. Волга; верхняя юра, волжский ярус.

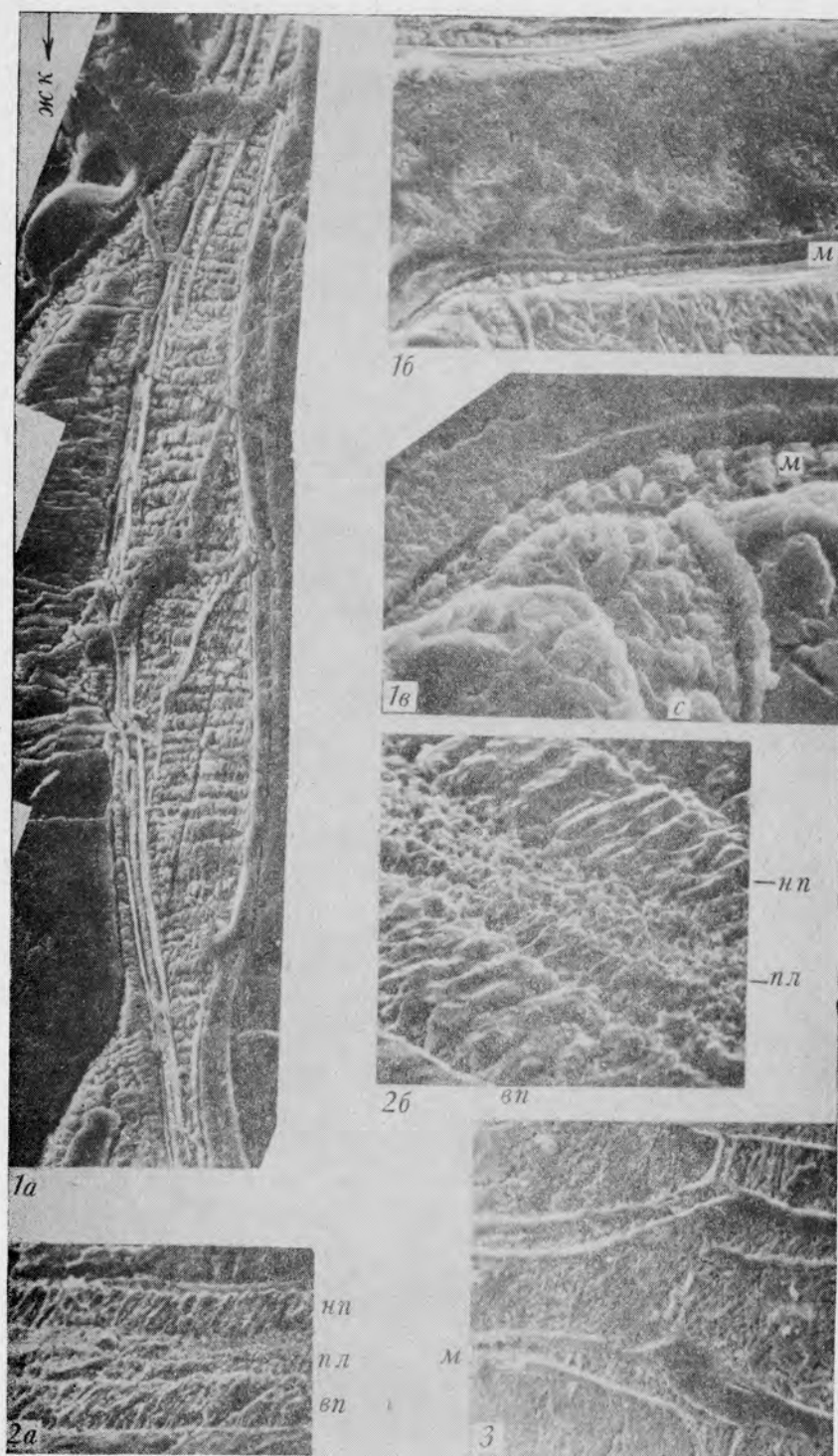
Фиг. 5. *Narloceras* sp.; устье, закрытое аптихом (виден один аптих, раковинный влох не сохранился) (оригинал В. В. Друщица); юго-западный Крым, г. Феодосия; нижний мел, берриас

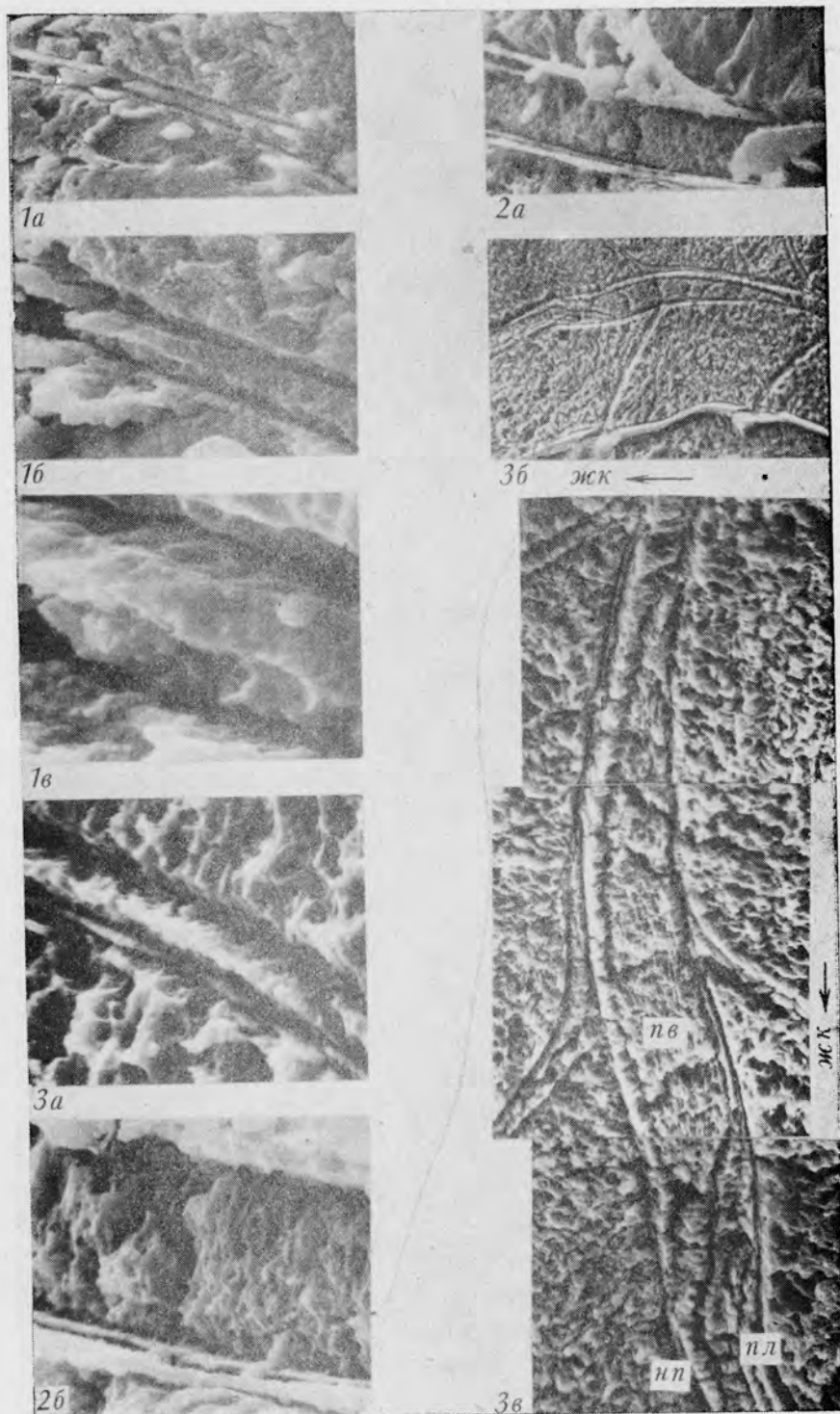
Примечание. На табл. 1—26 смонтированы фотографии, снятые в СЭМ, на табл. 27—43 — снятые через бинокляр.

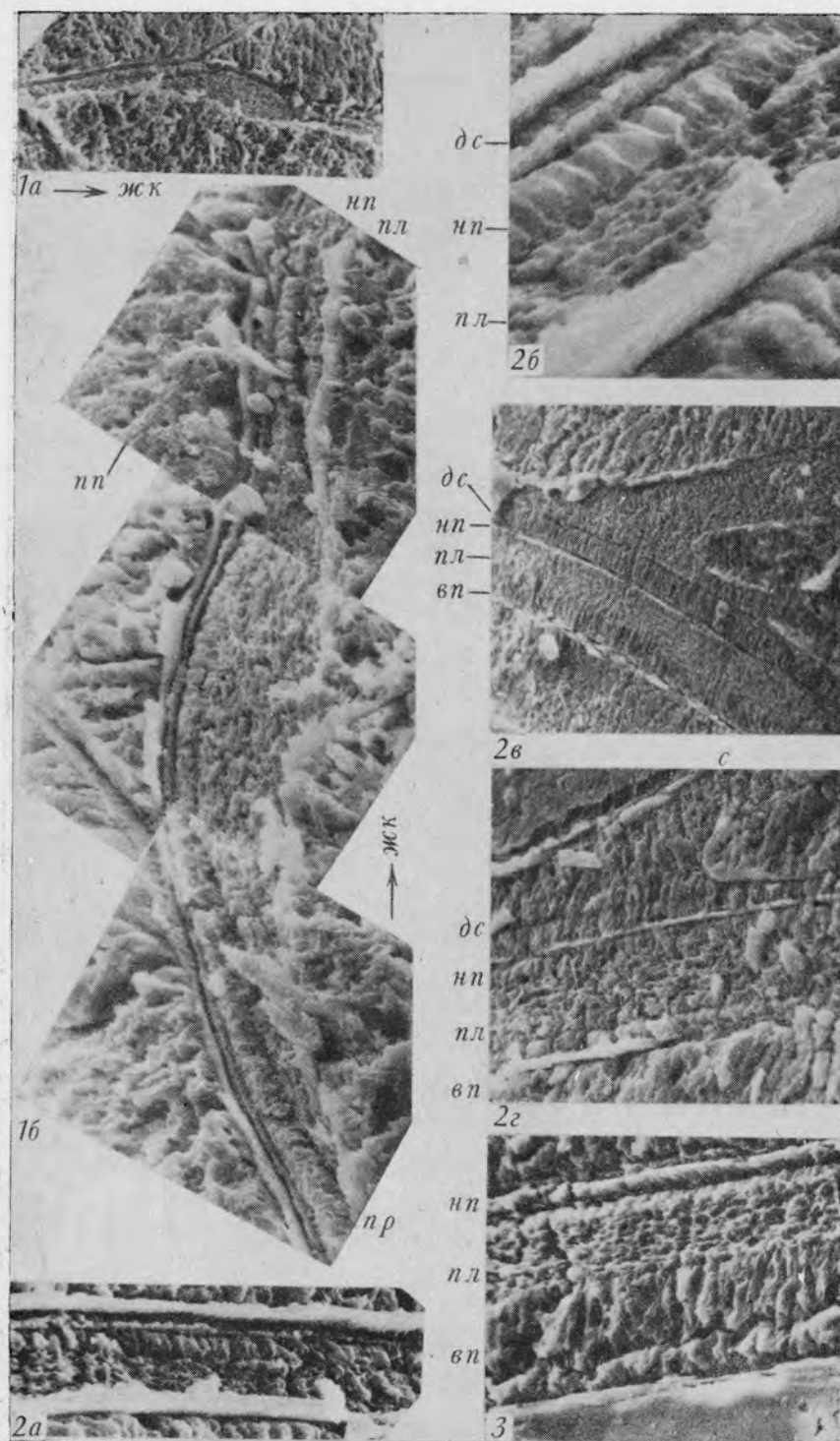
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ
ТАБЛИЦЫ (1—43)



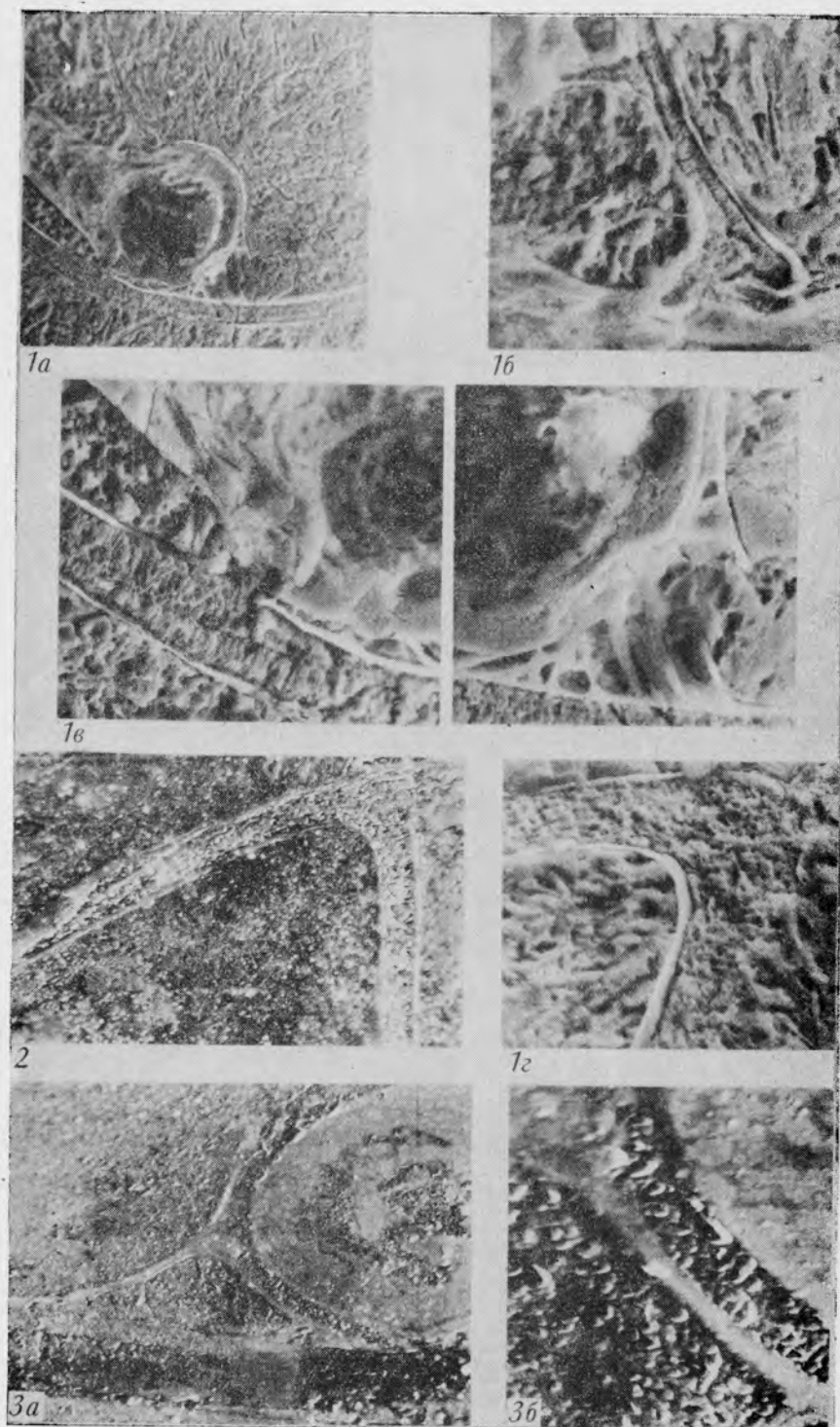


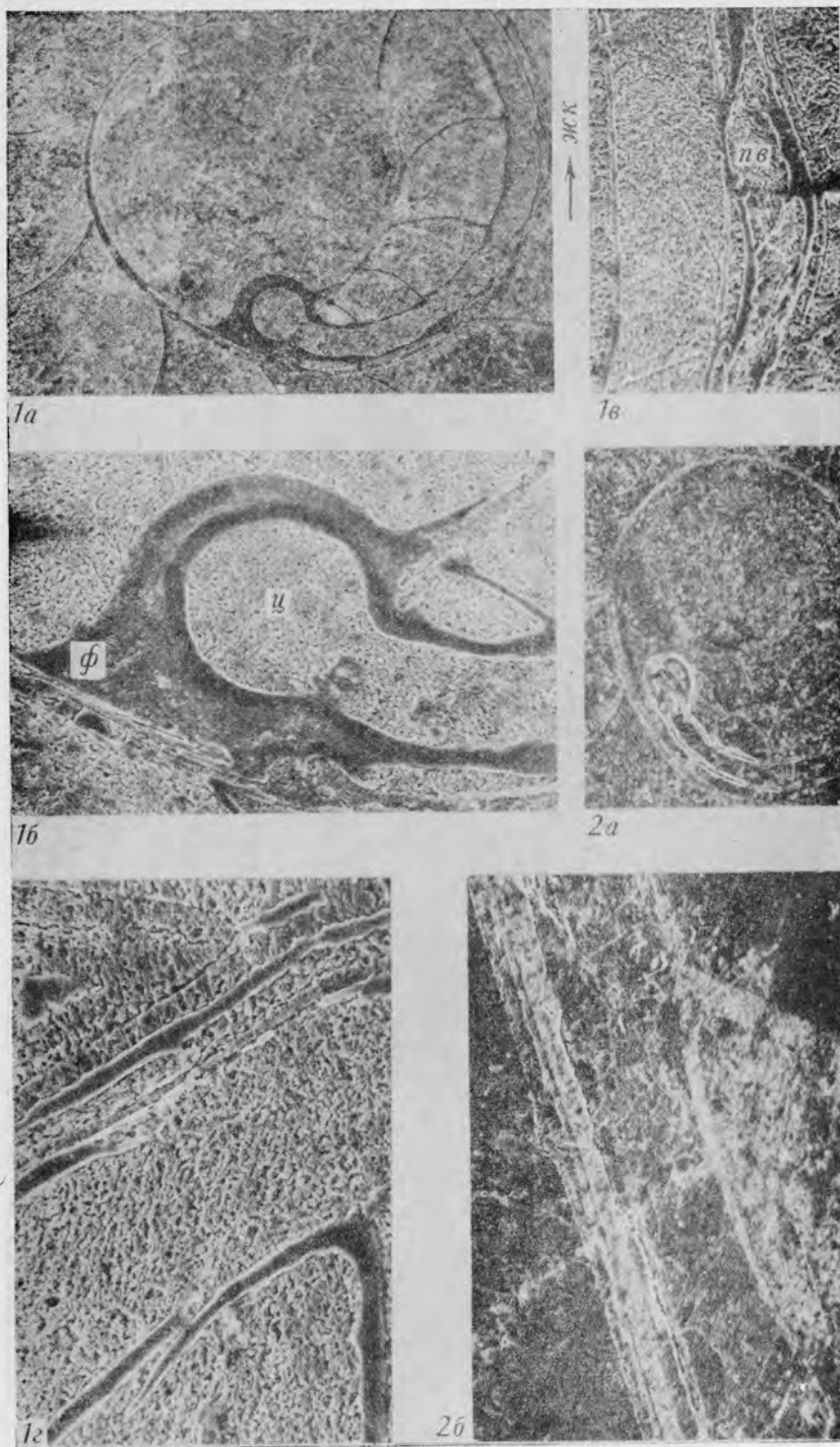


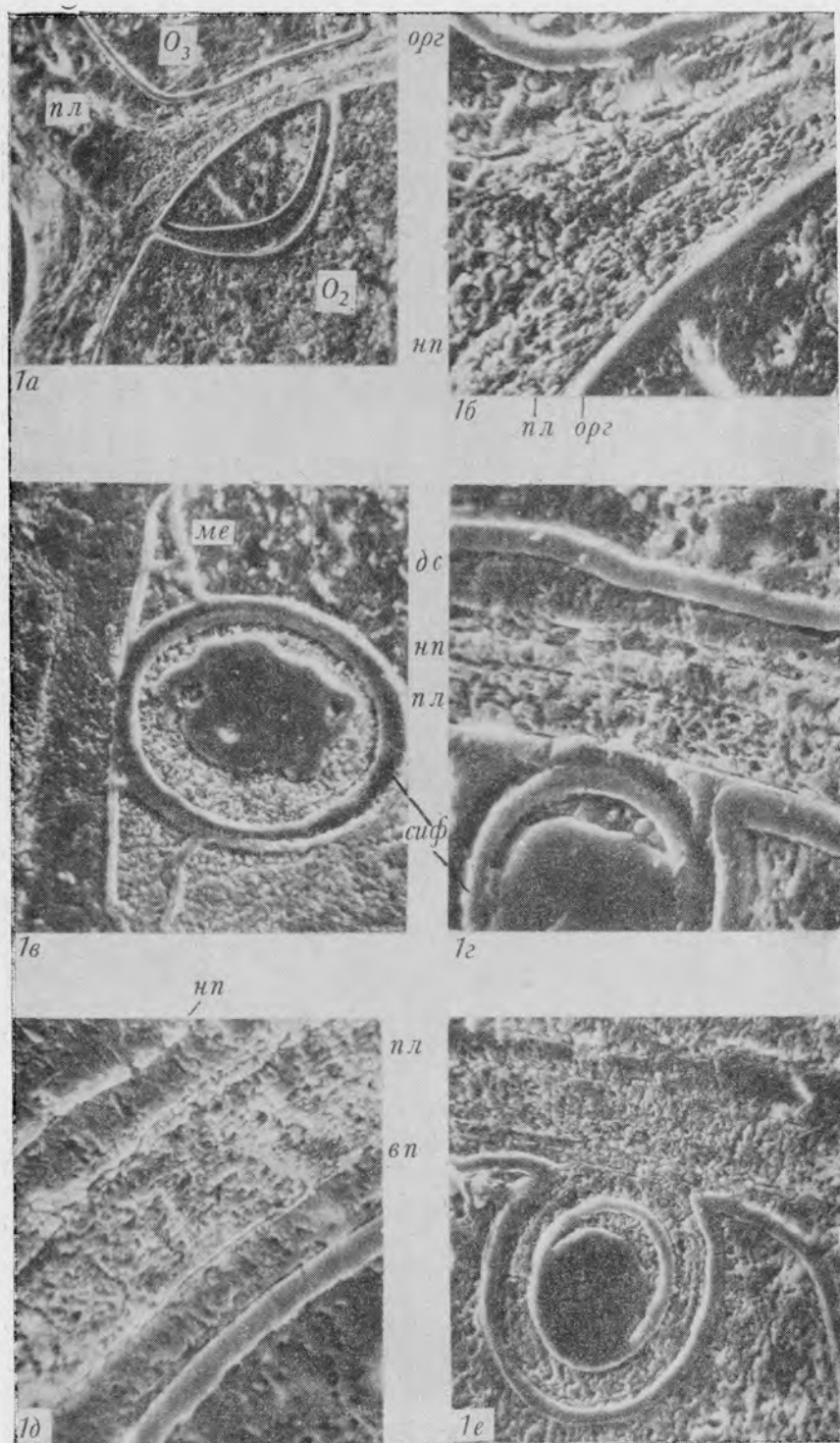


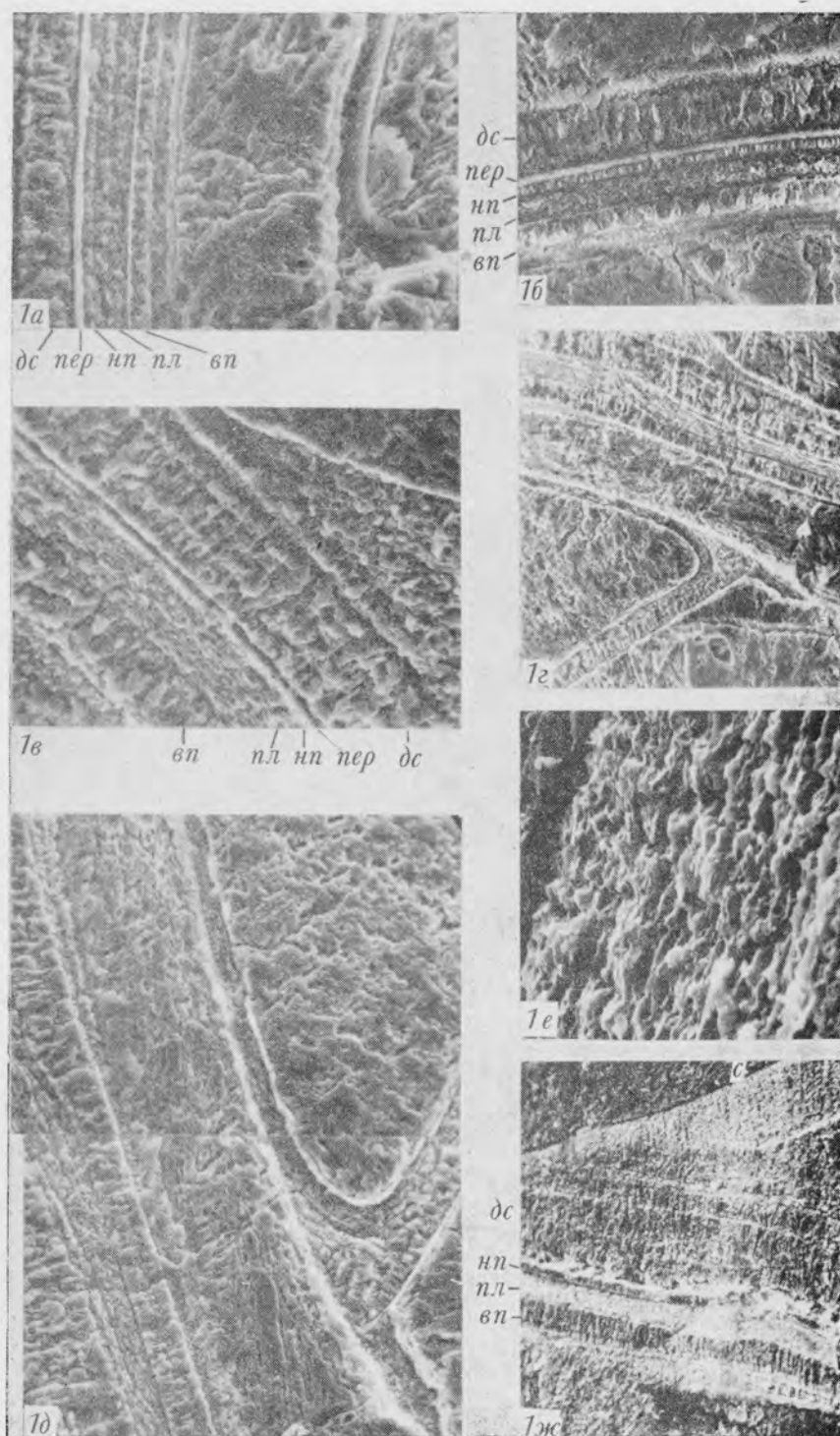


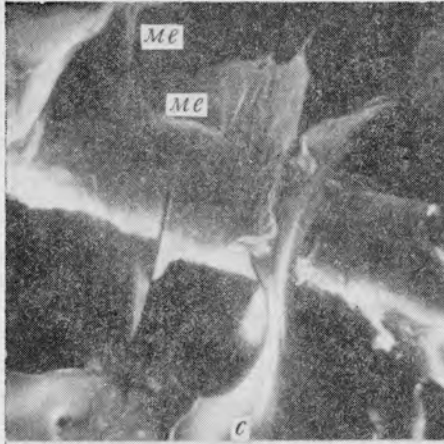








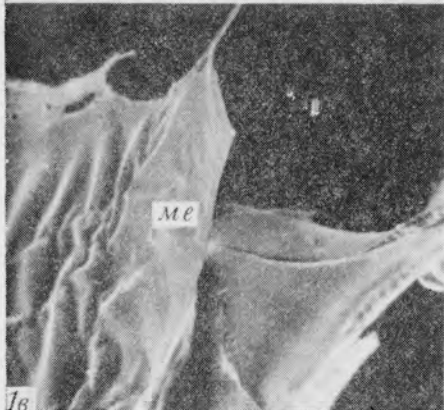




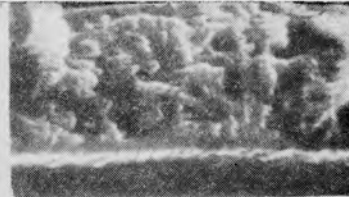
1a



1б



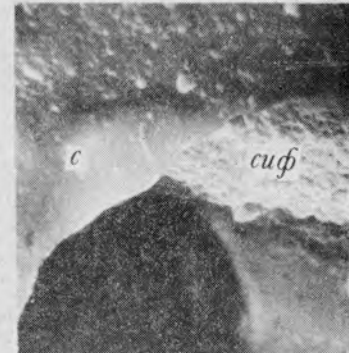
1в



1ж



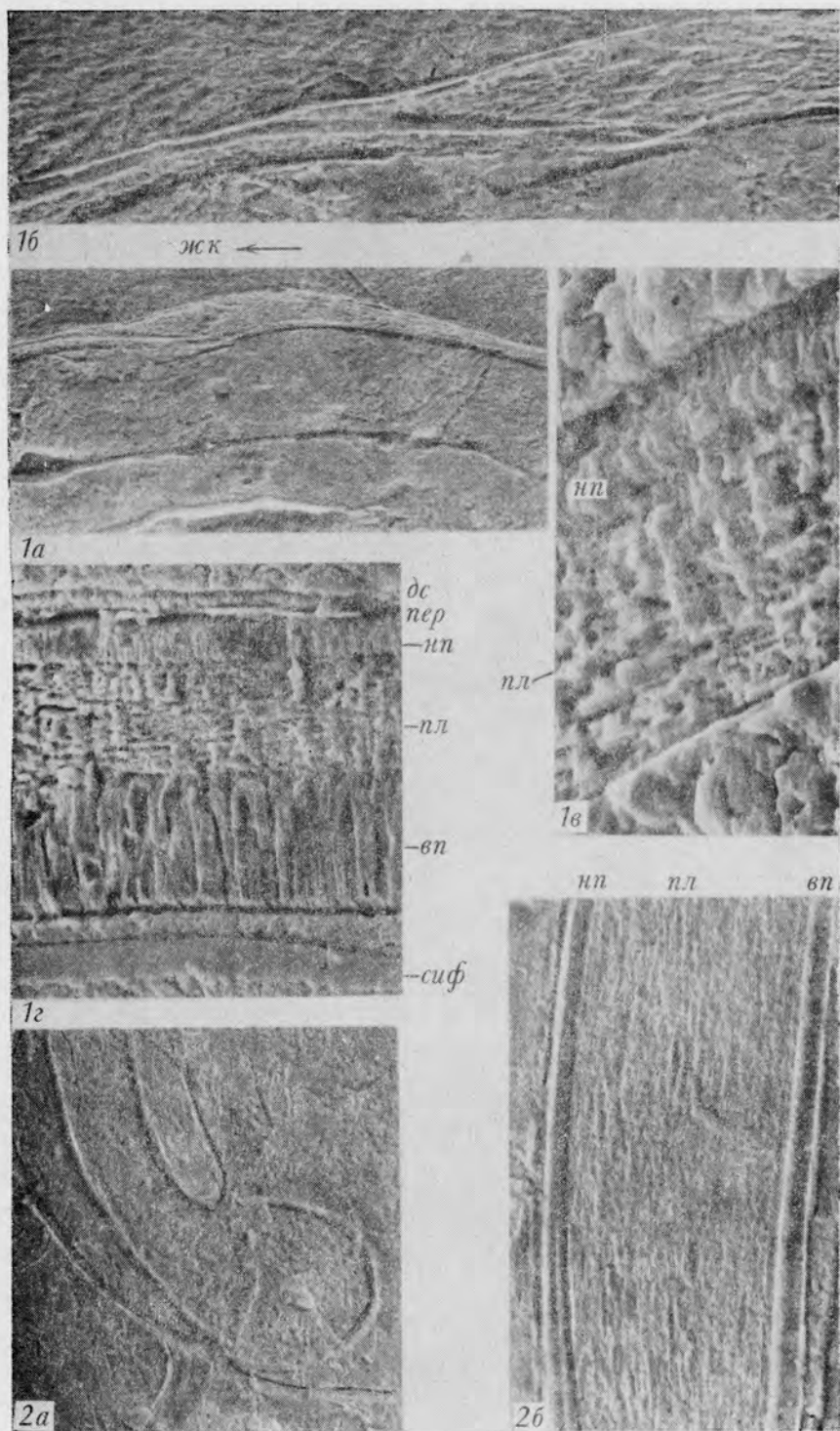
1е

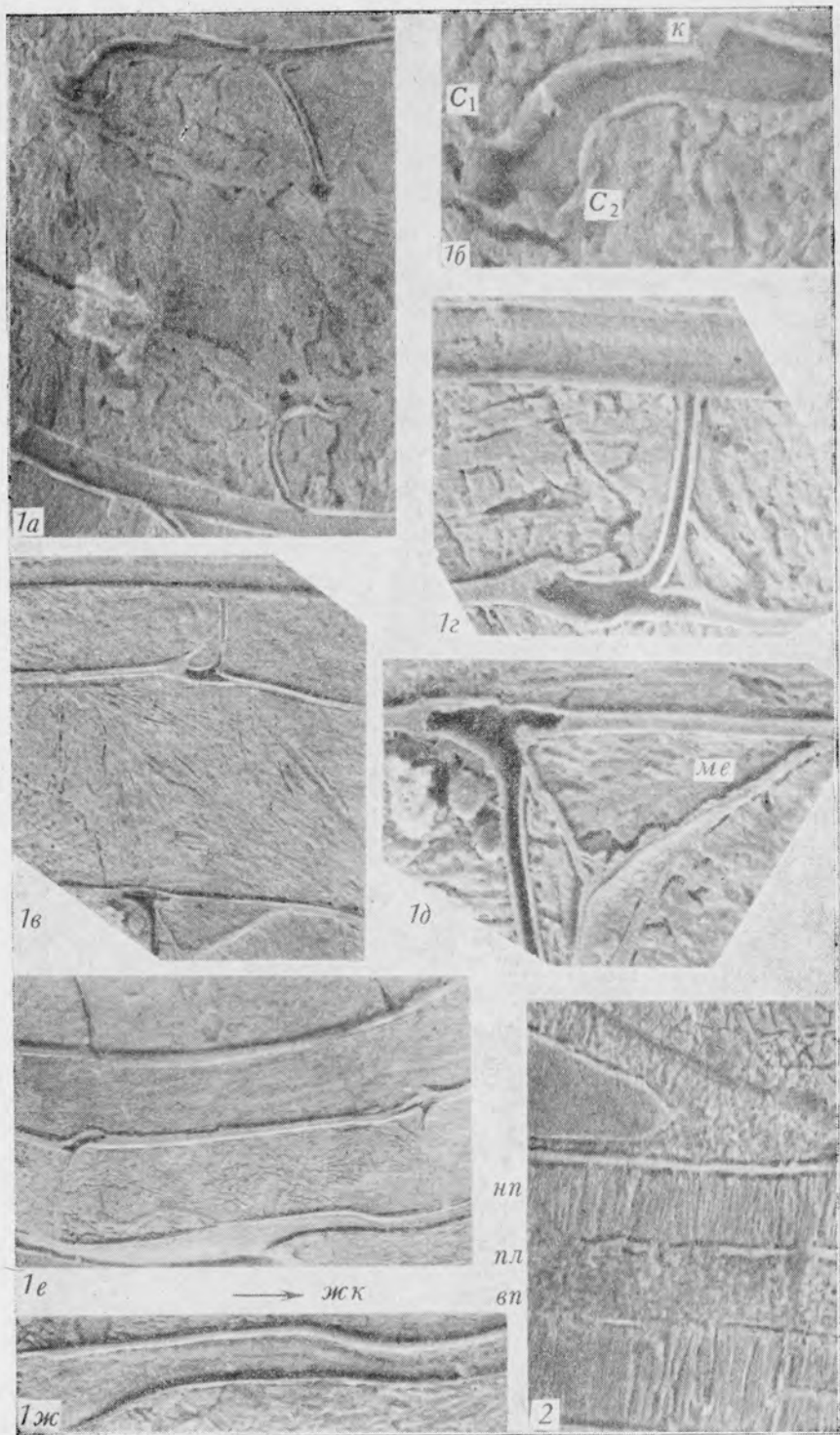


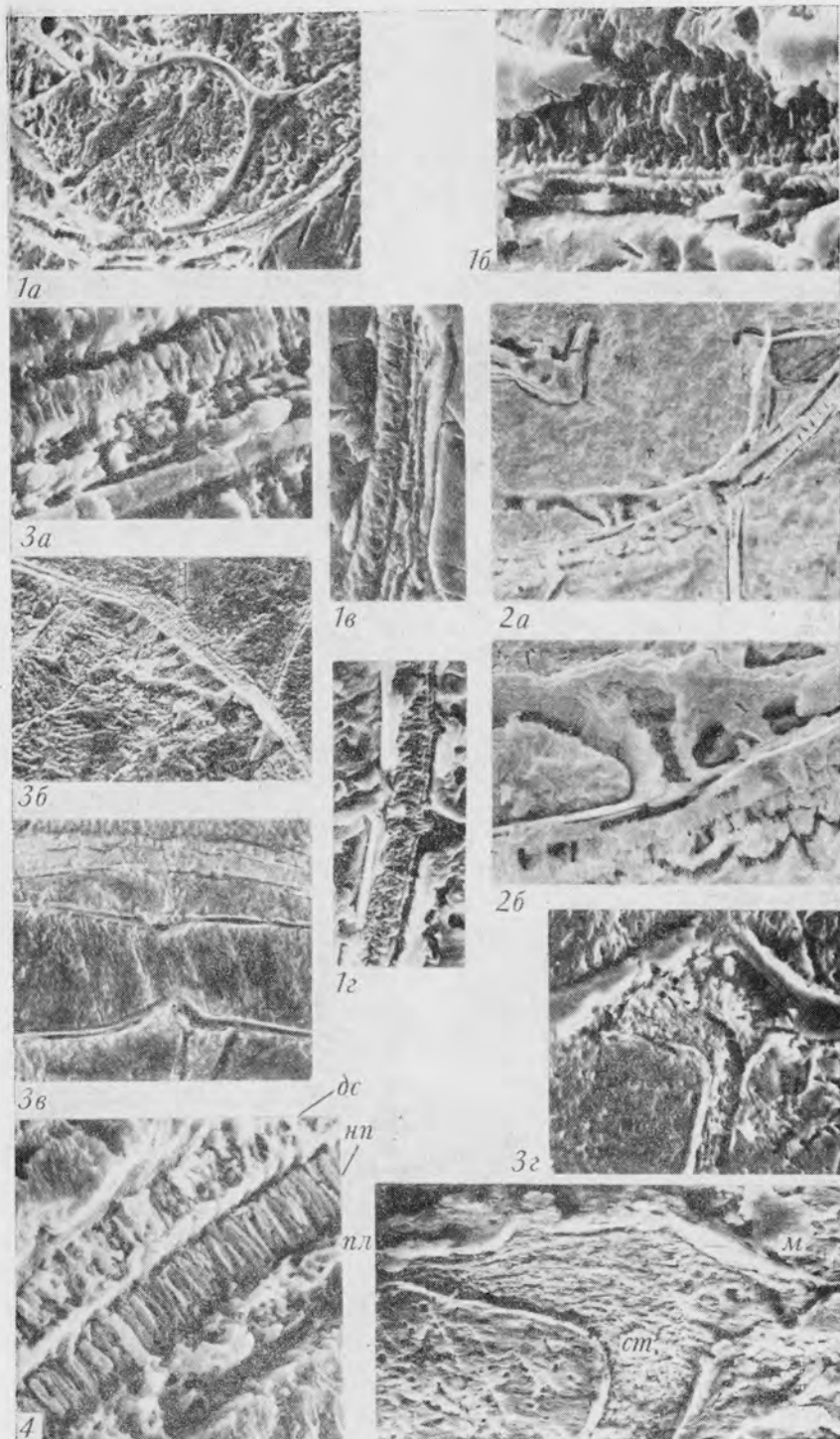
1д



1г





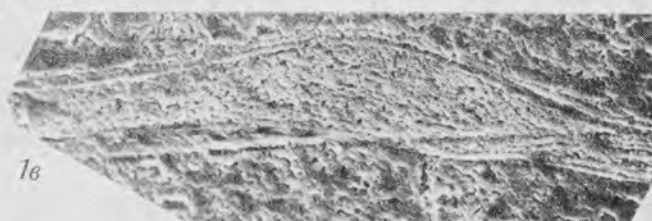




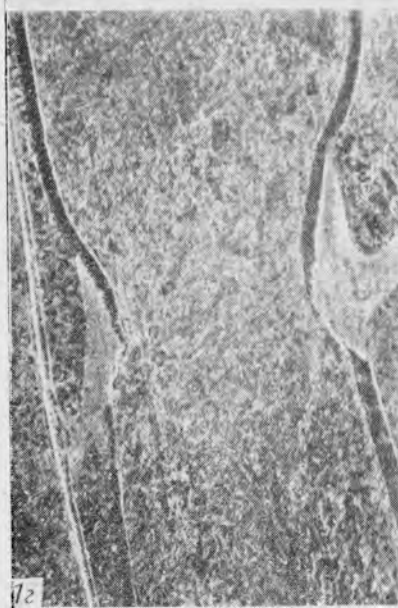
1a



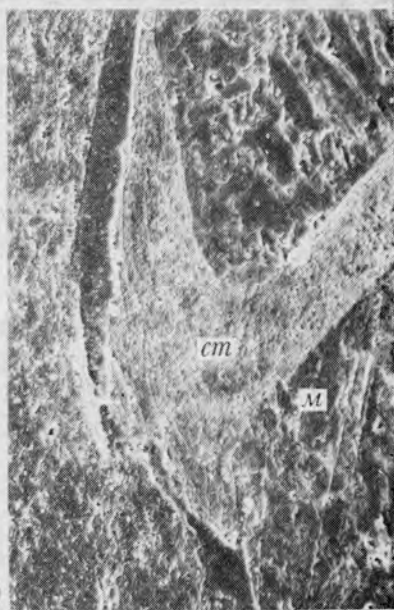
1б



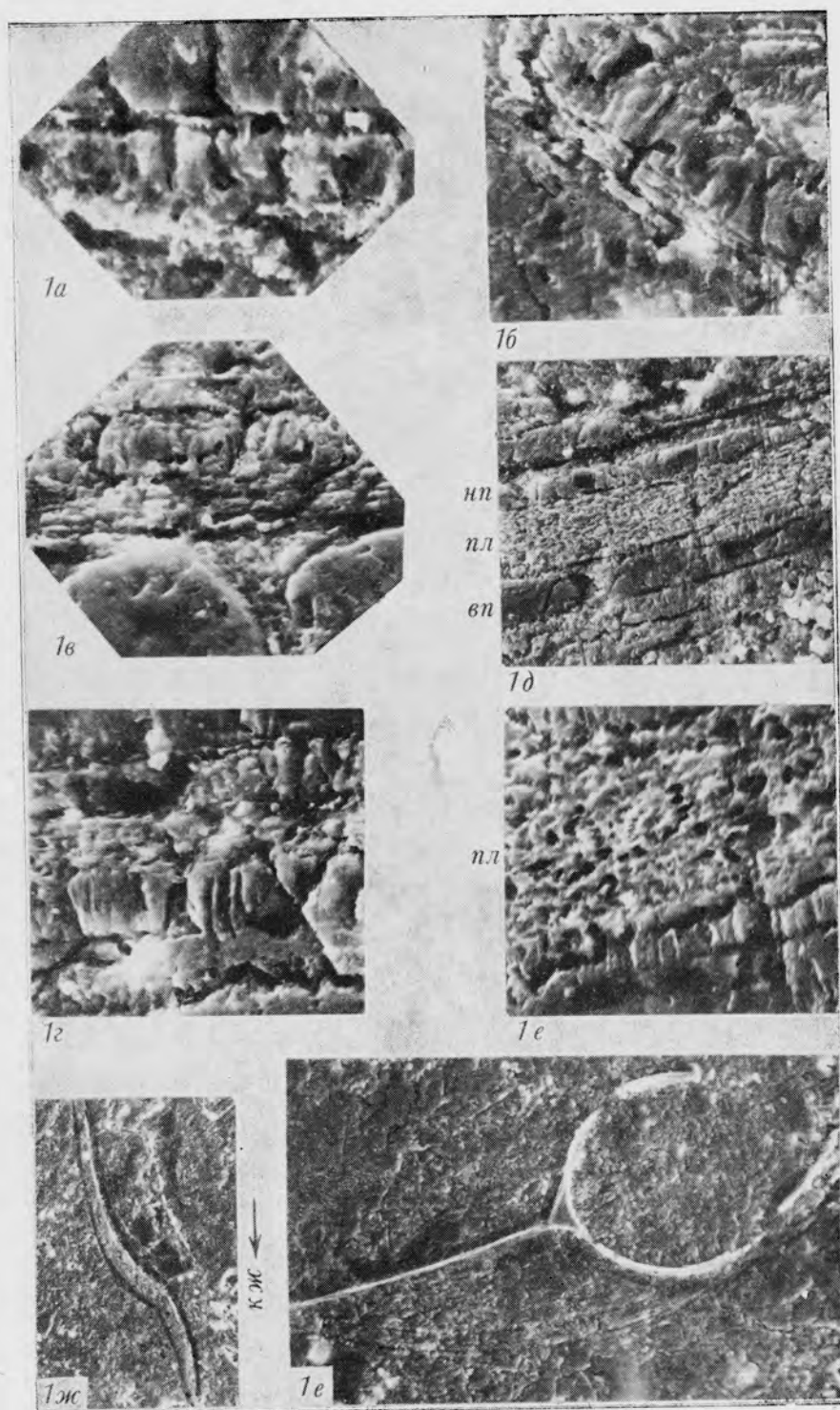
1в

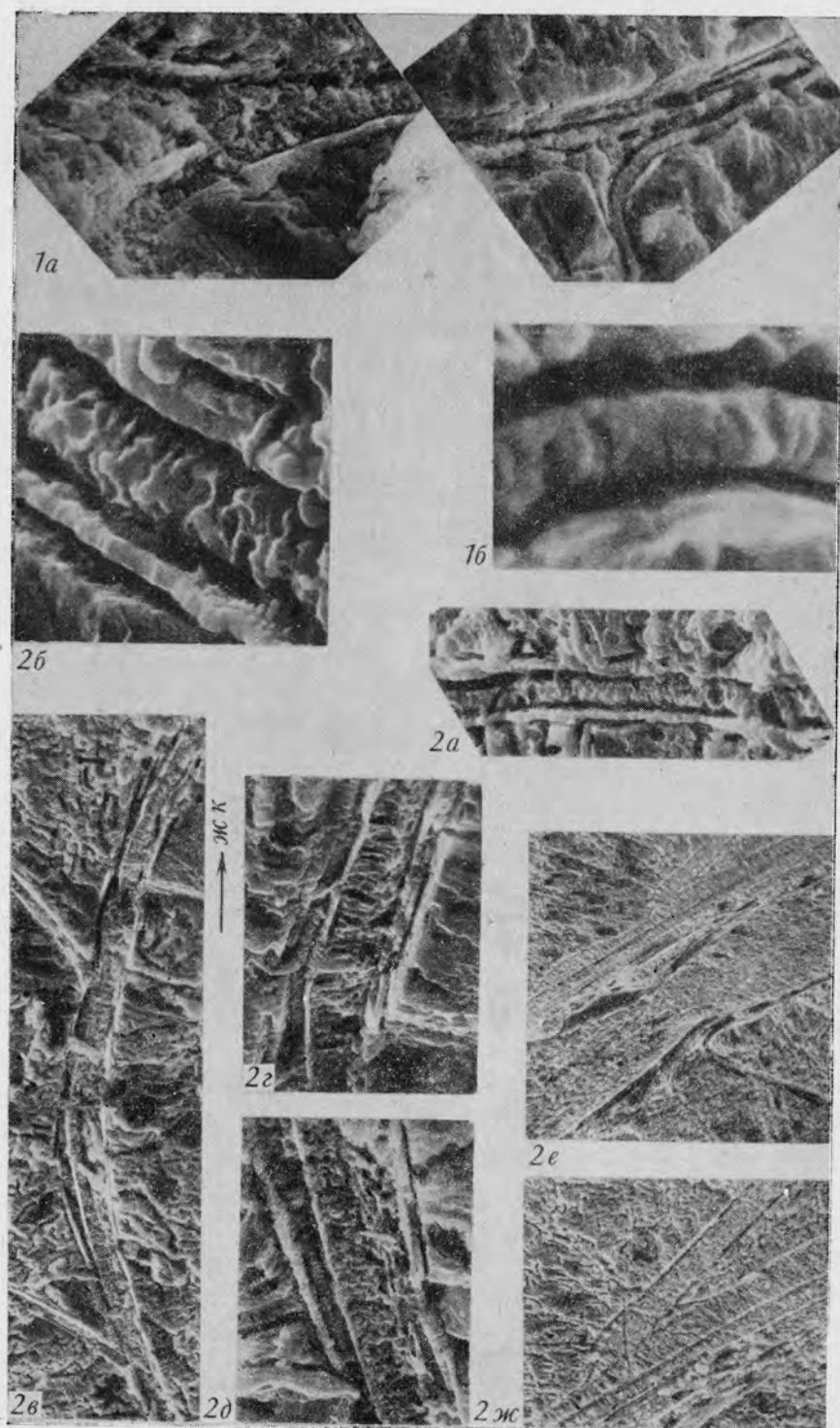


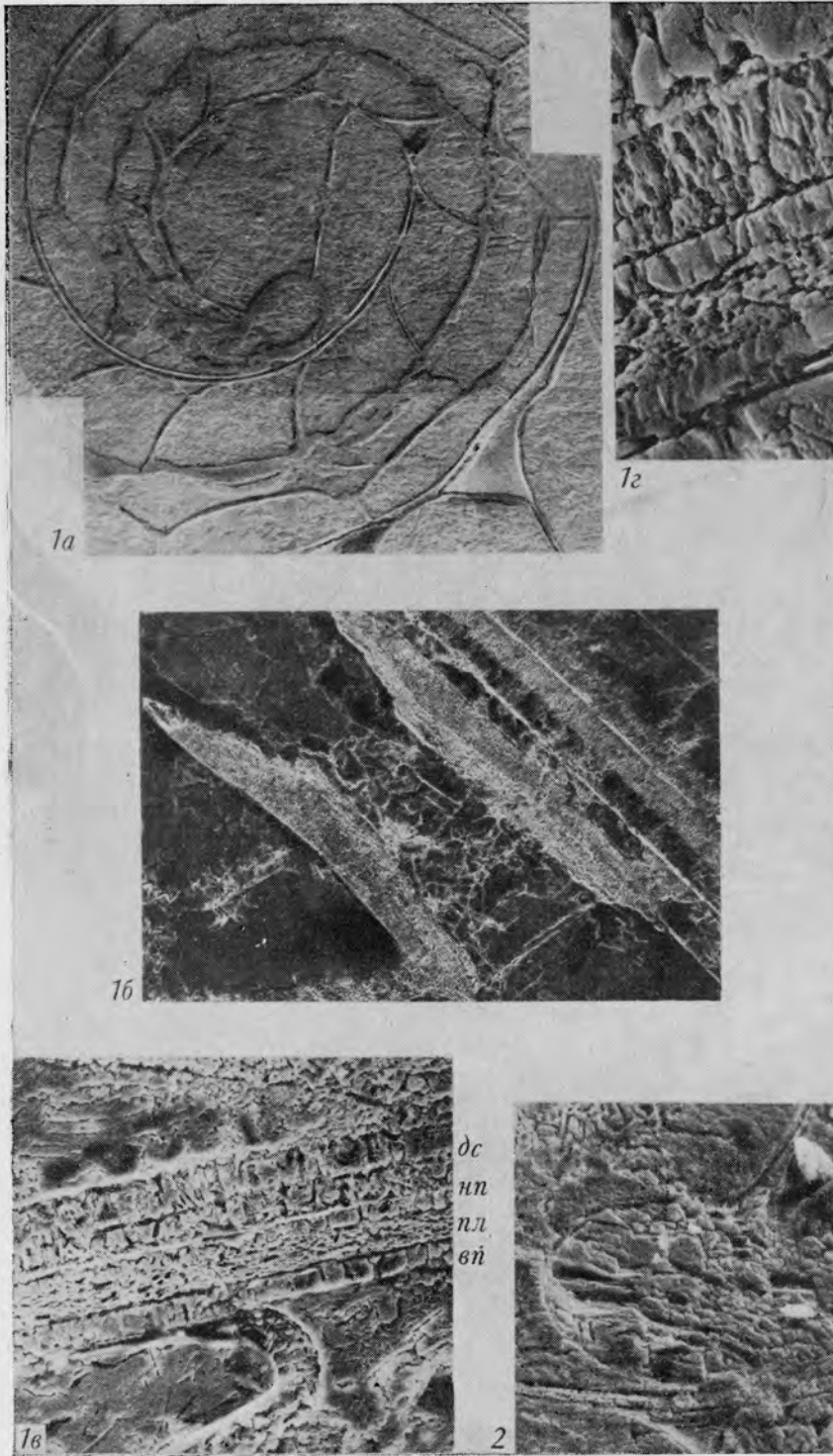
1г

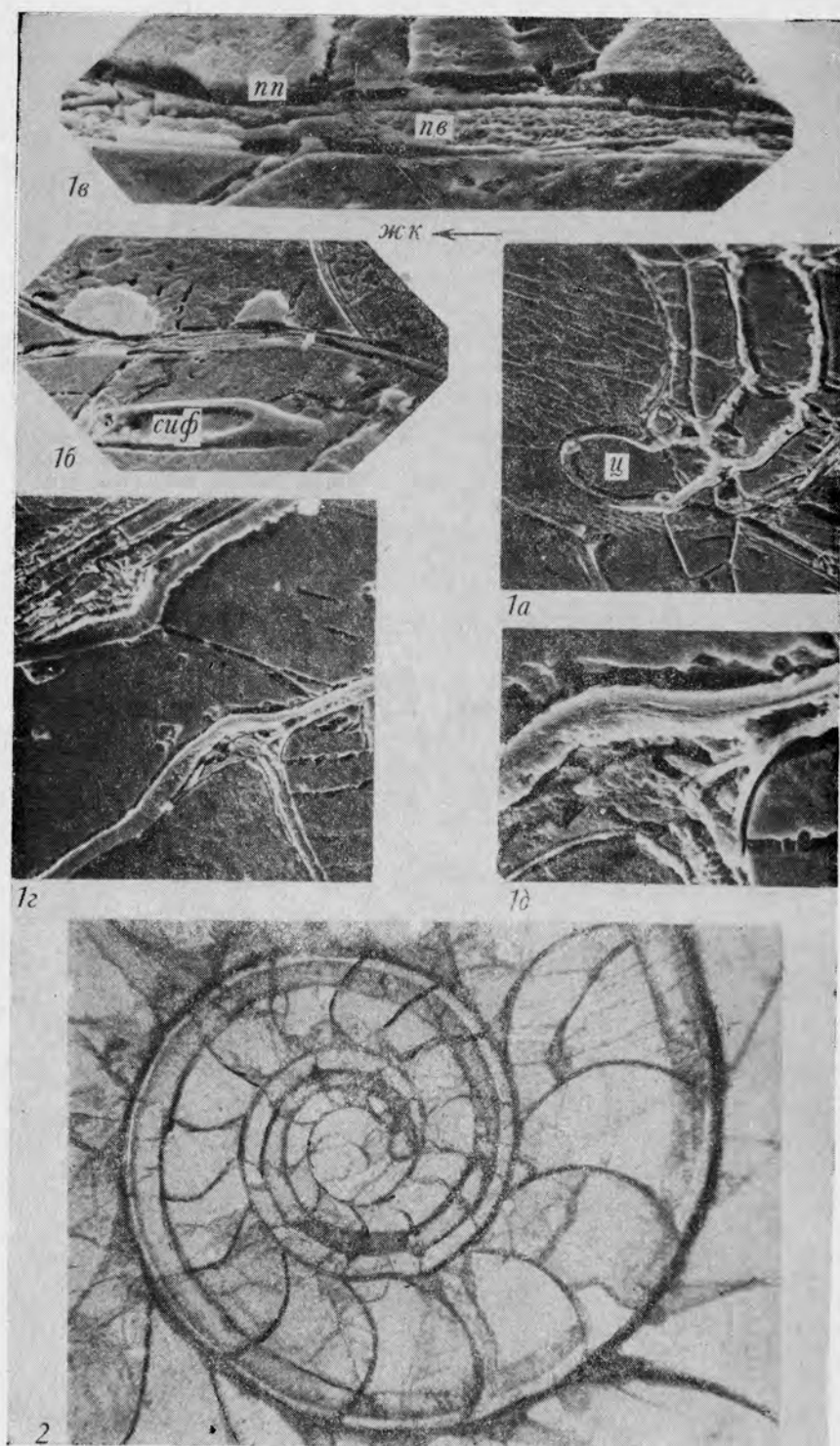


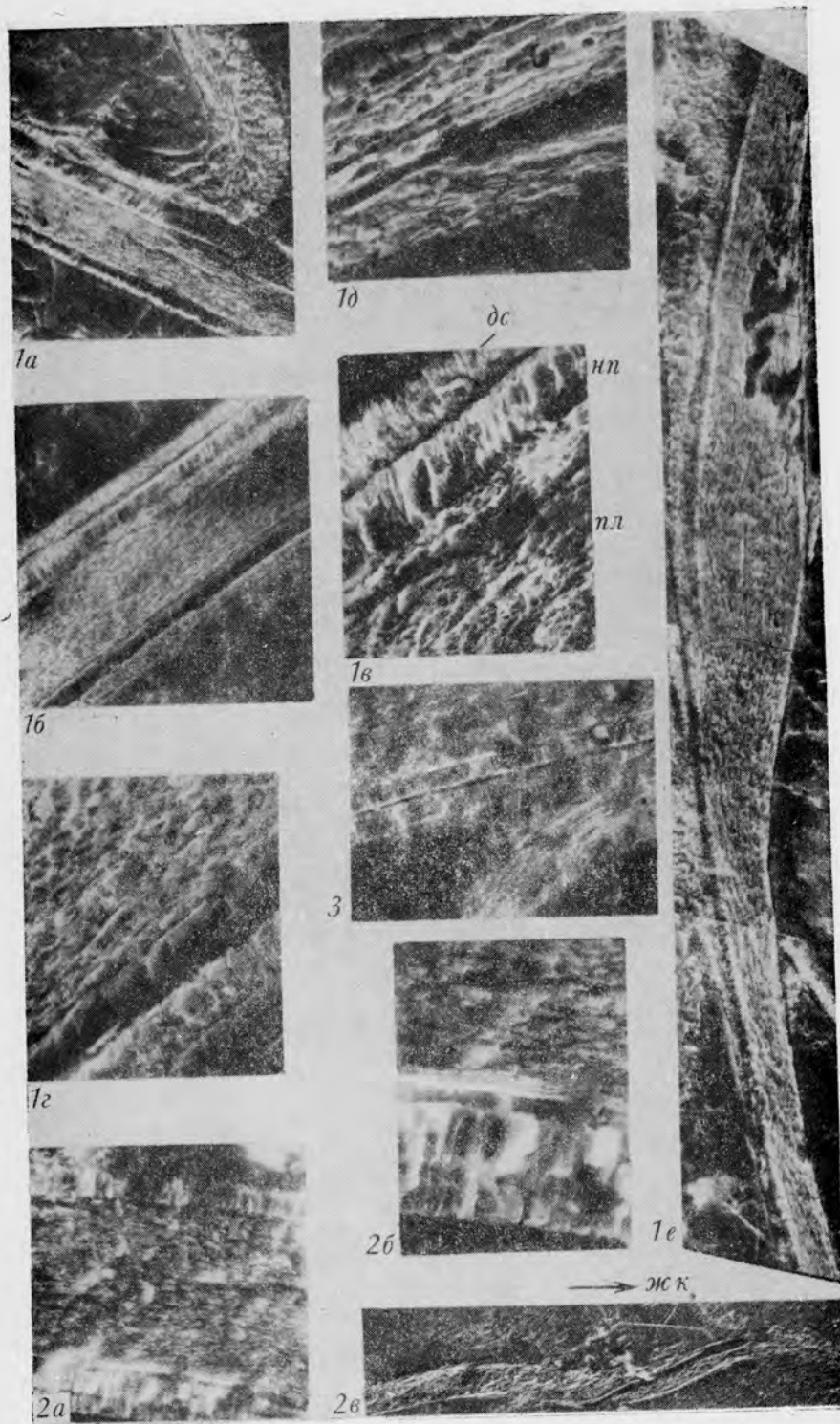
1д

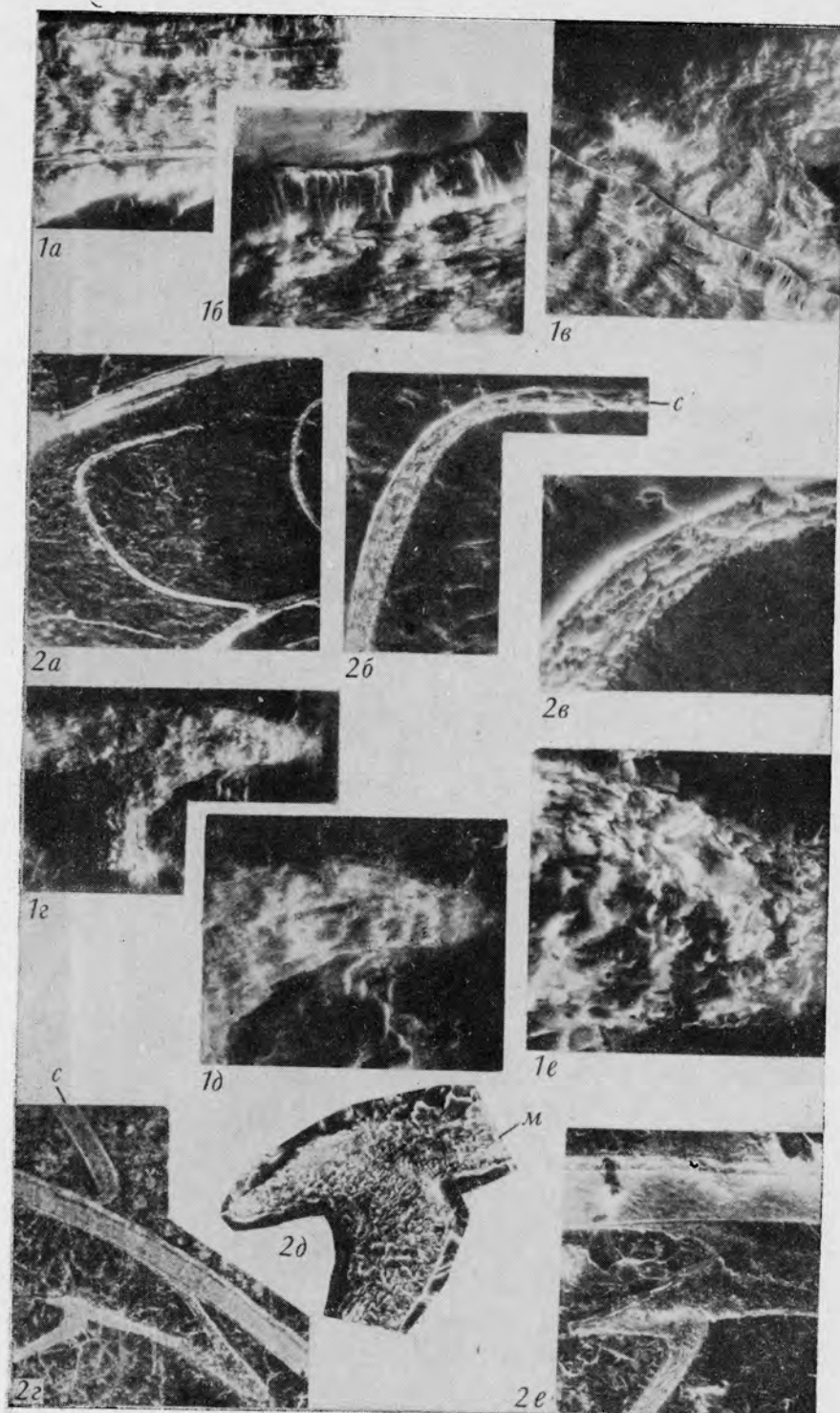










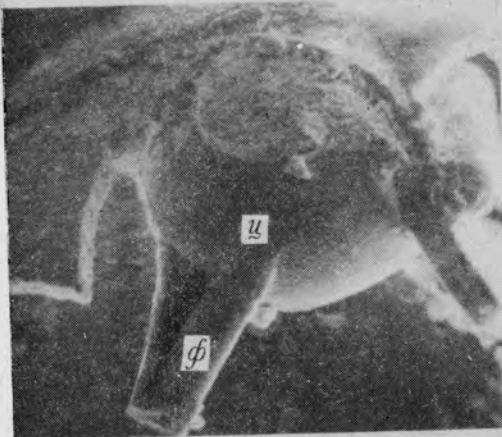




1a



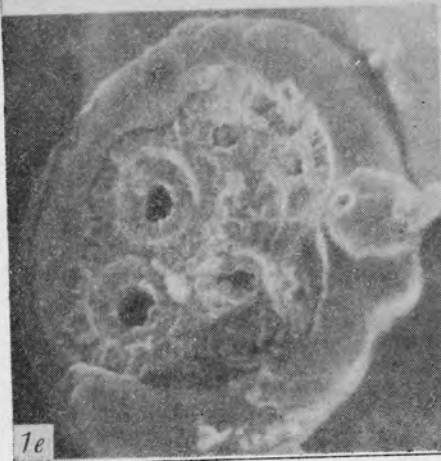
1z



1b



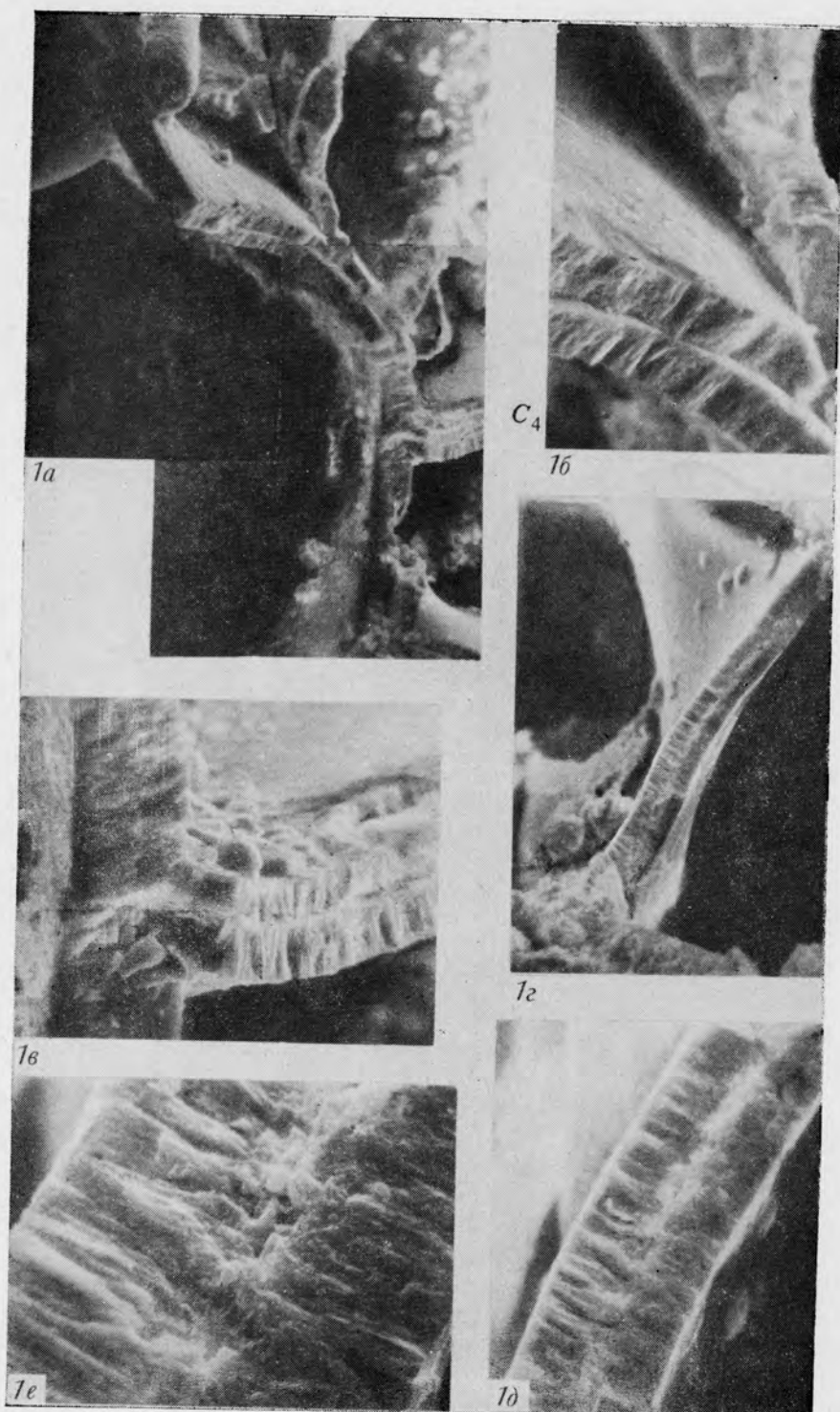
1в

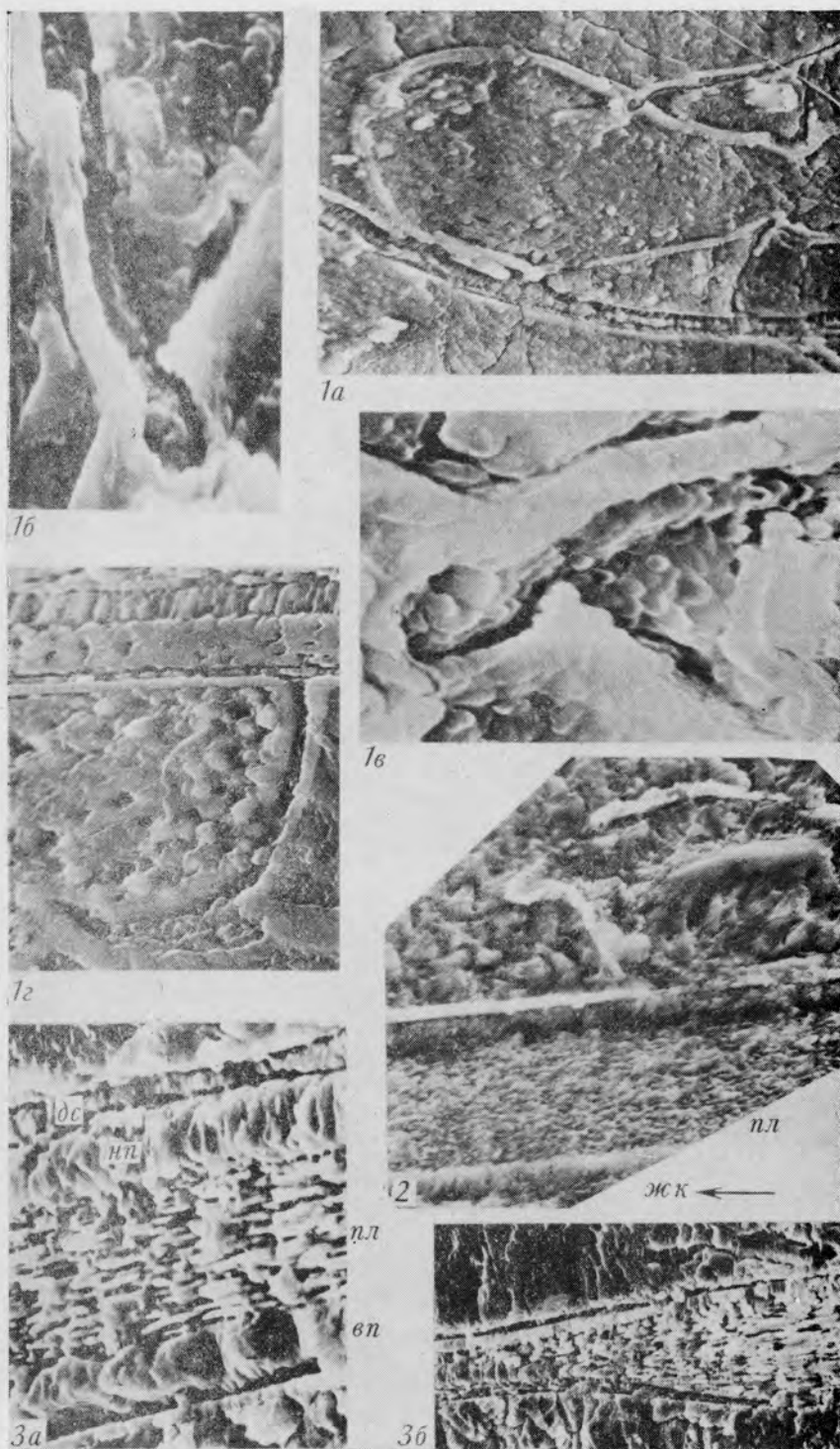


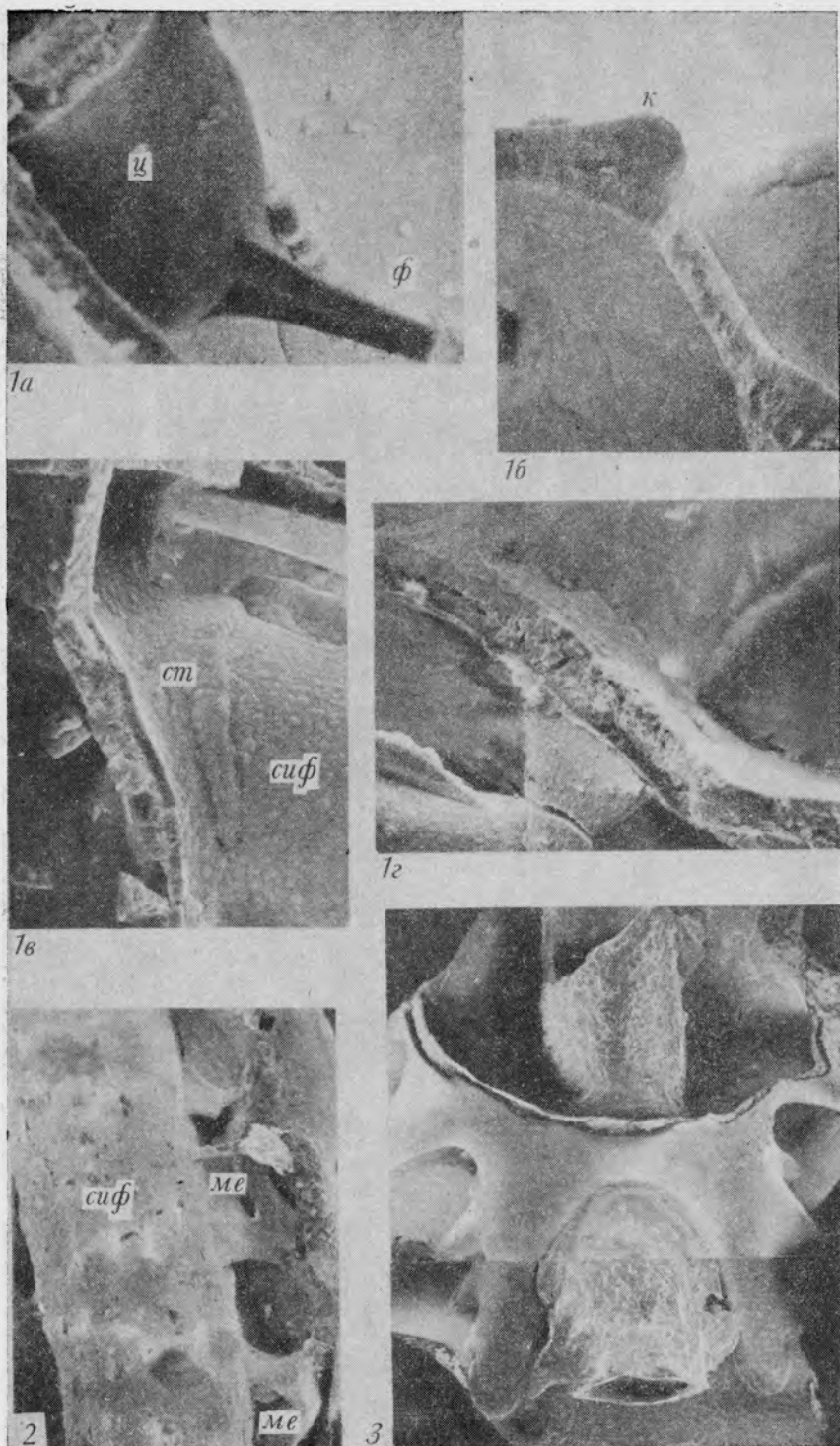
1e



1d









1a'



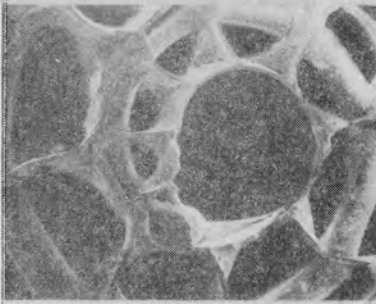
1b



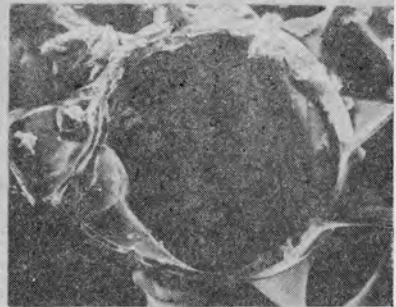
2



1b



3a



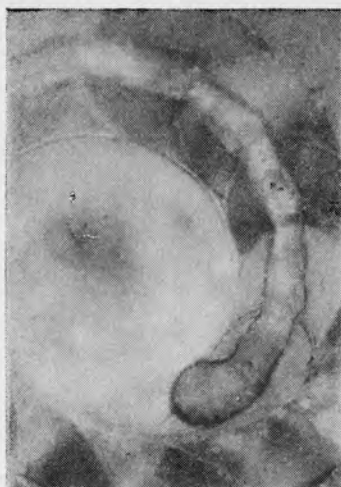
4a



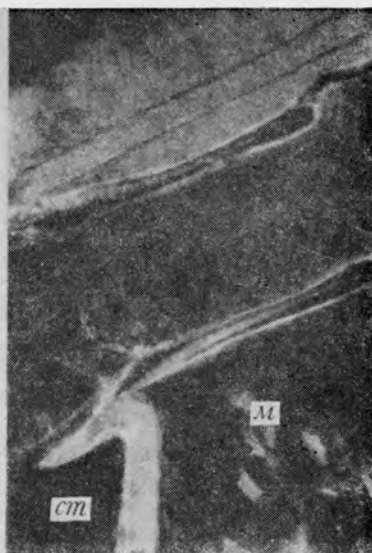
3b



4b



1a



16



3a



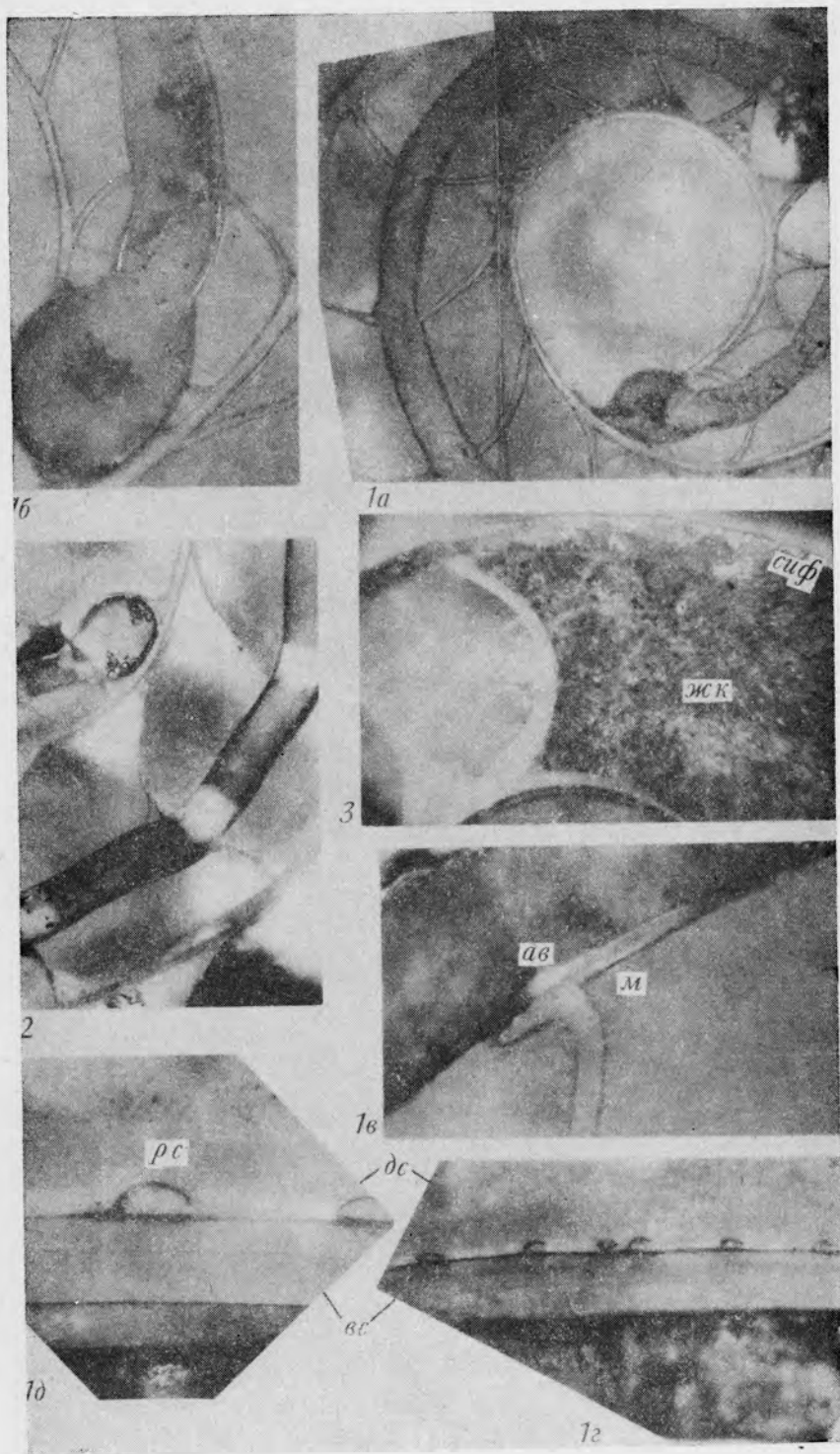
2

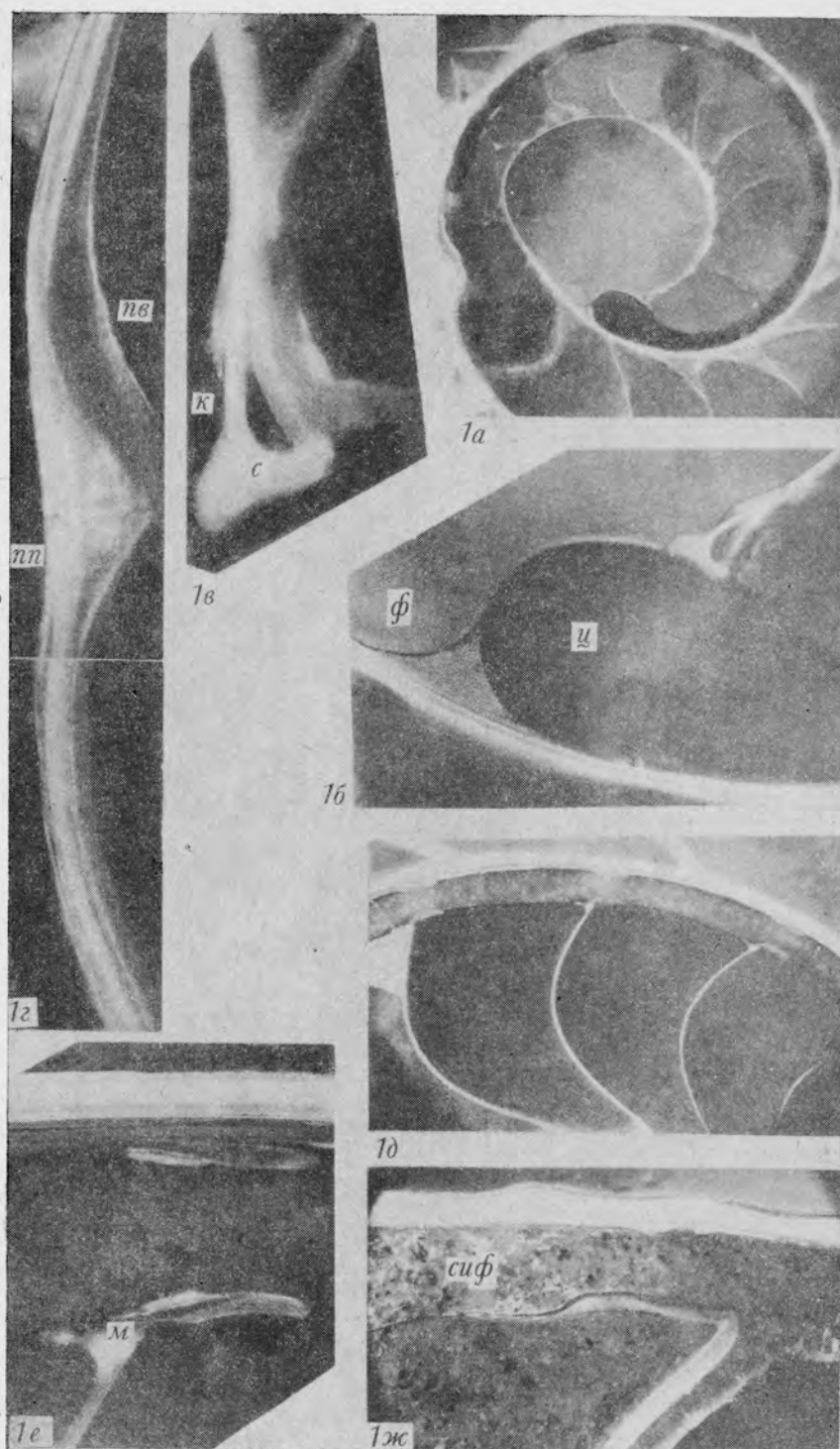


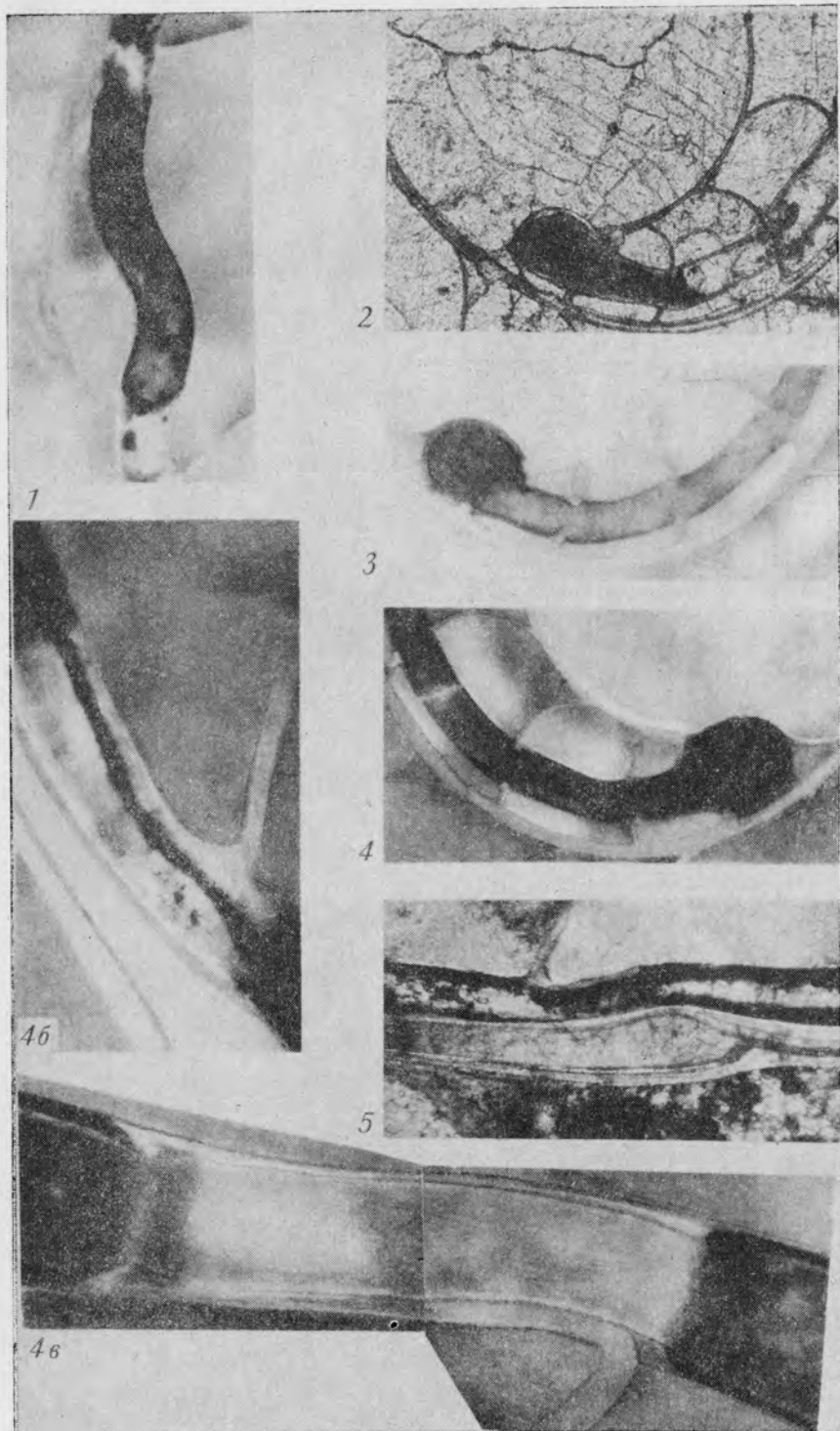
4

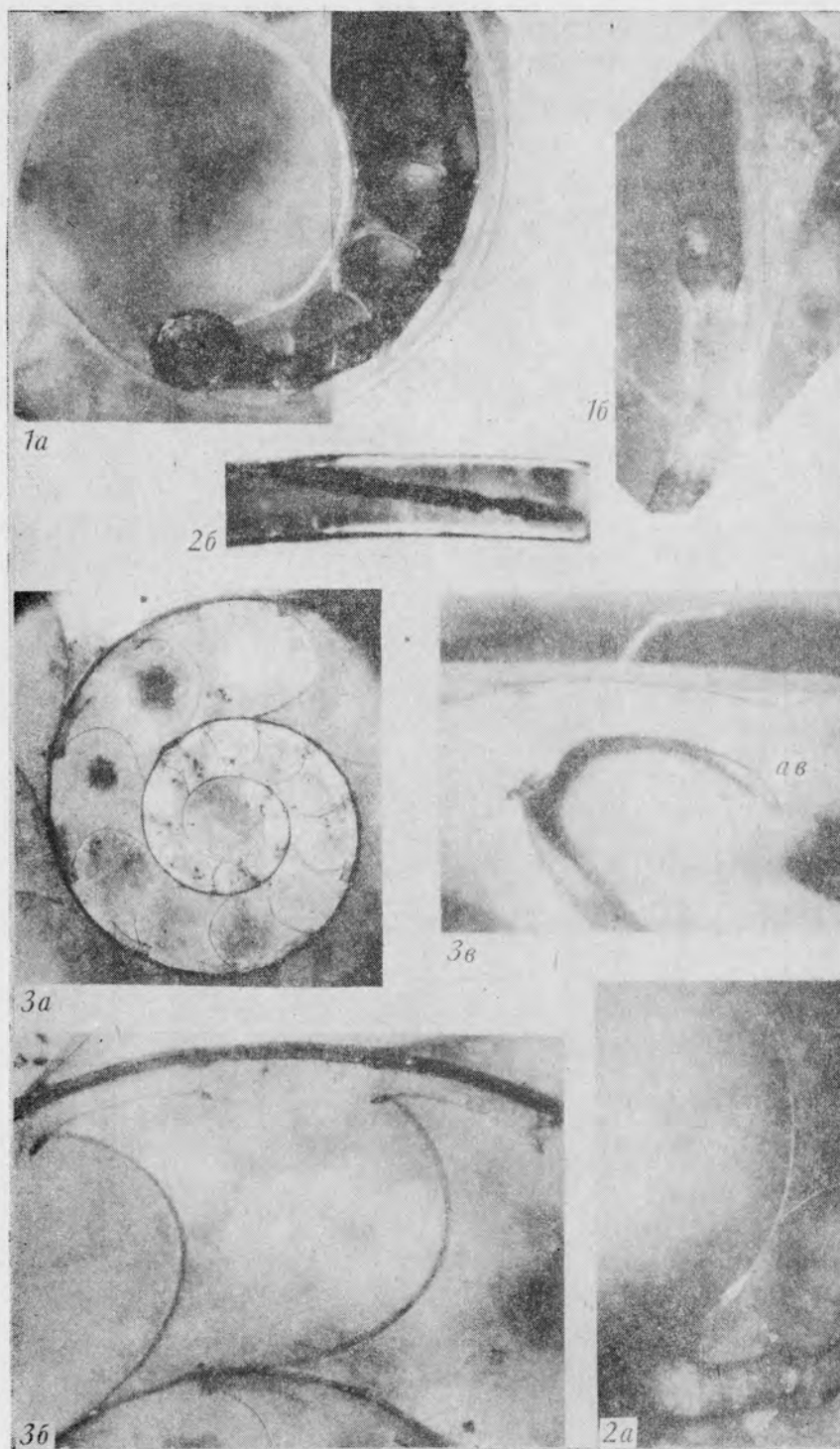


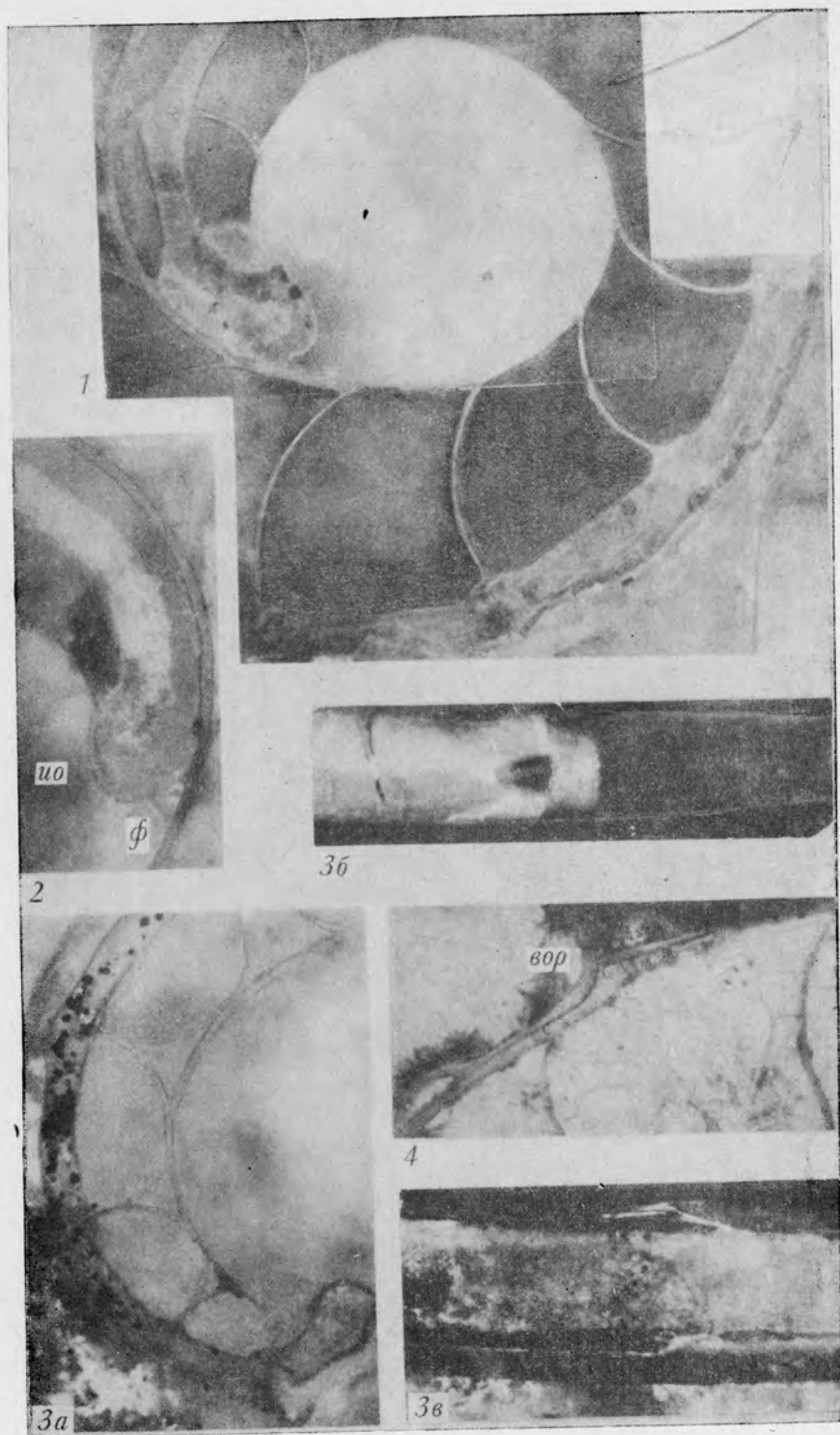
3b

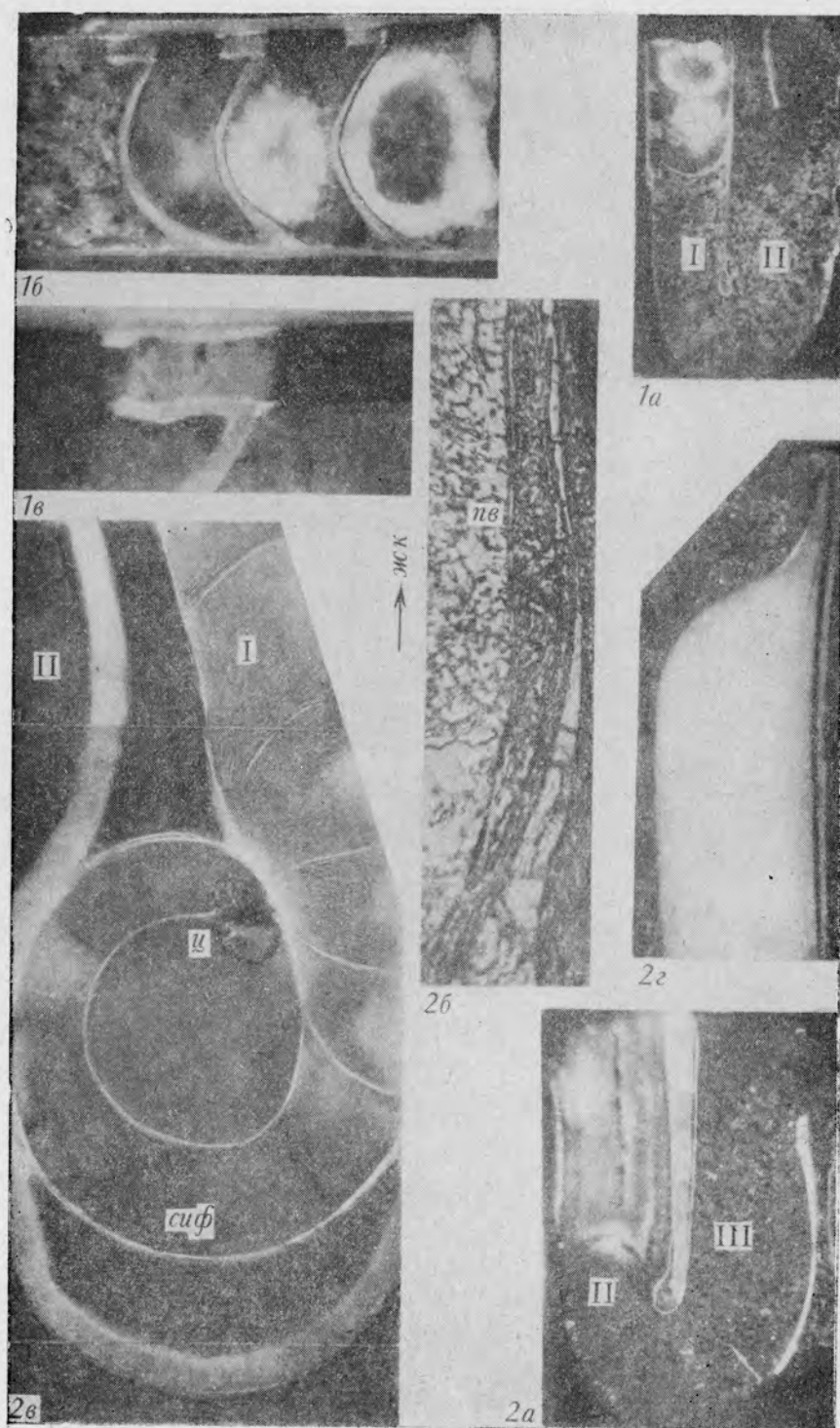


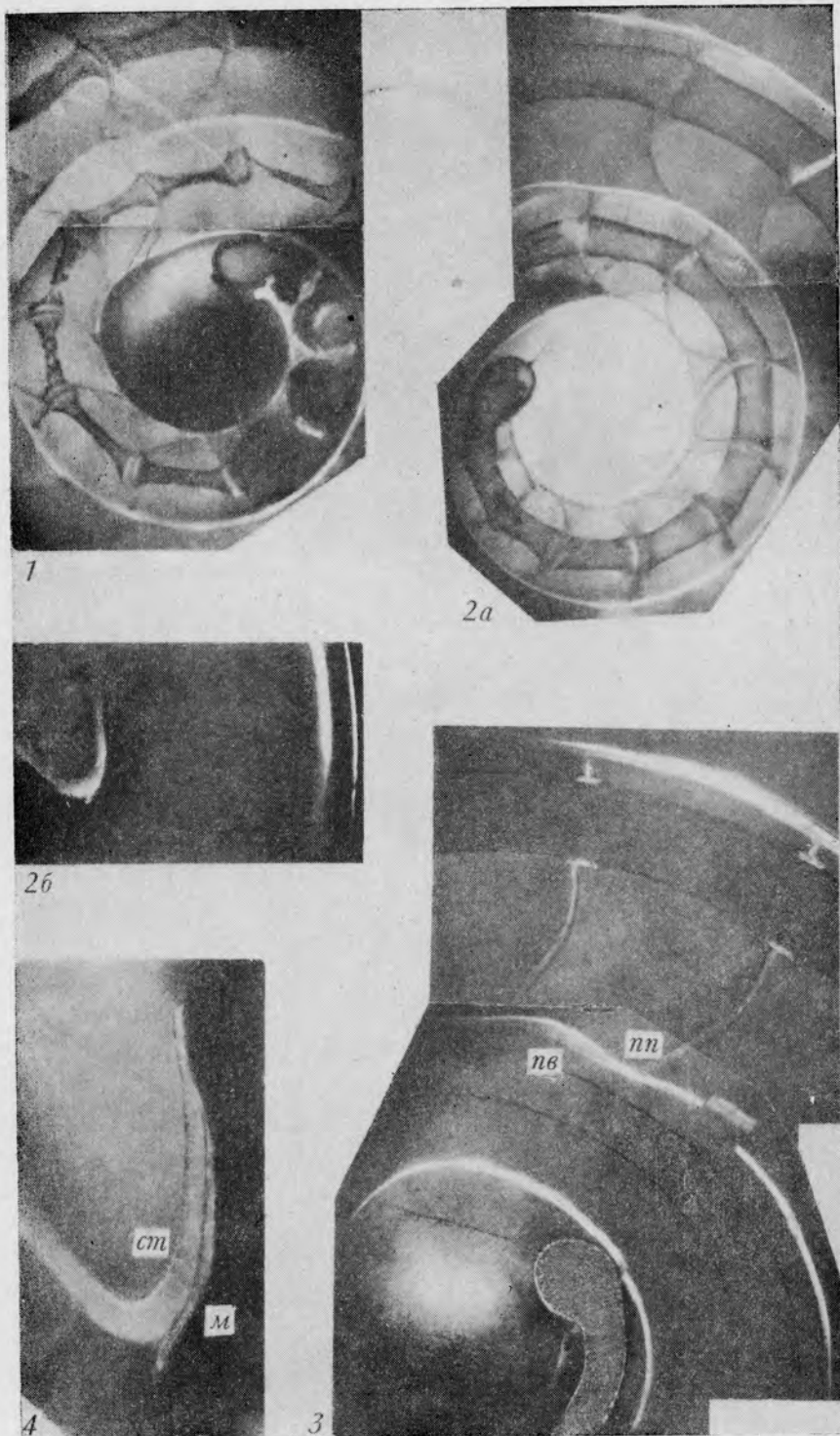


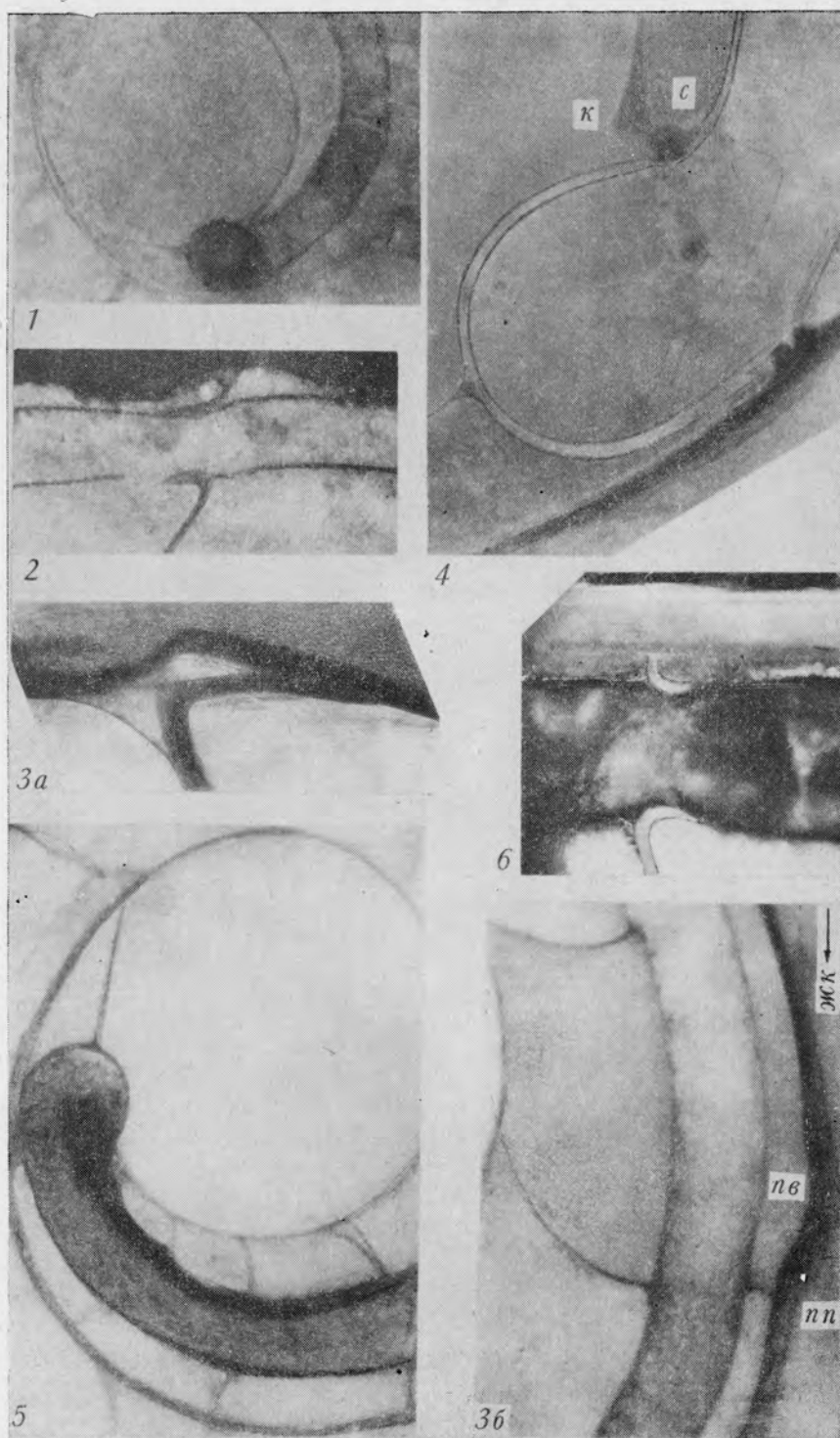


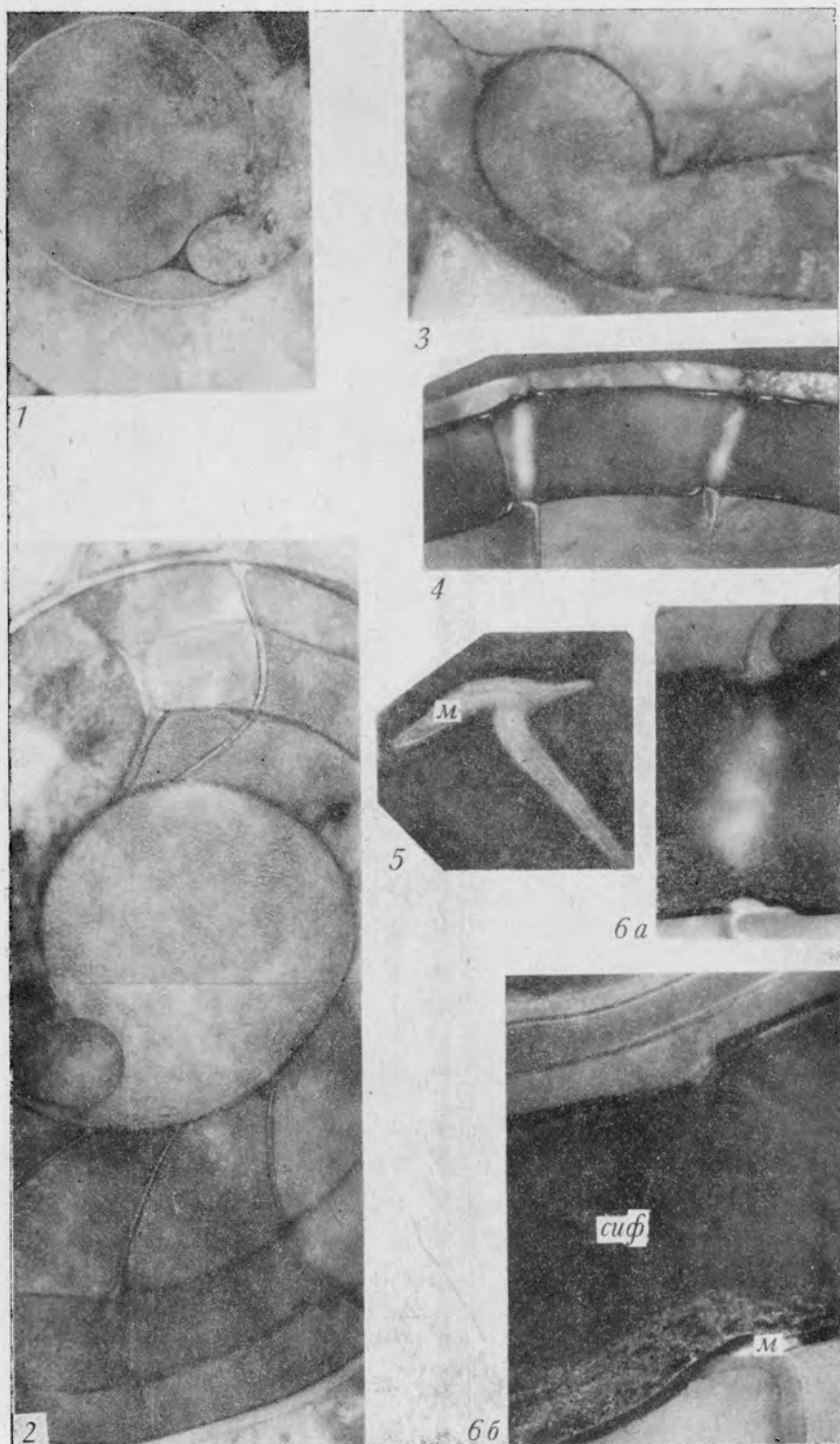














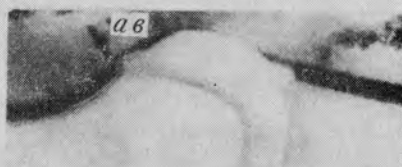
1a



2



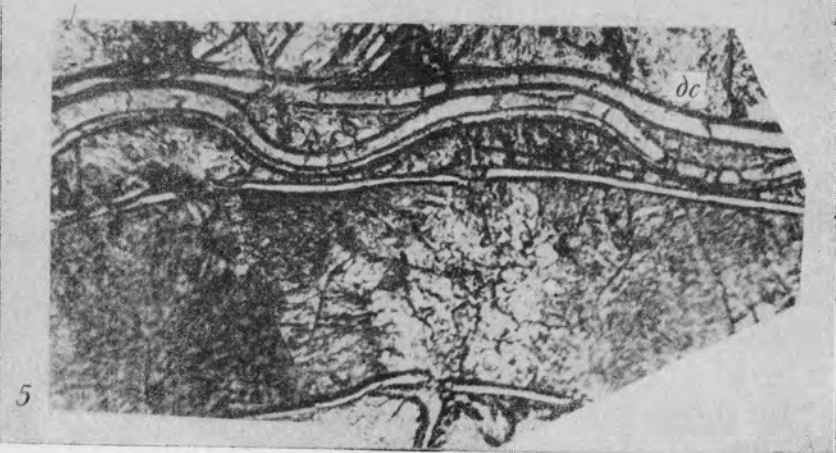
3



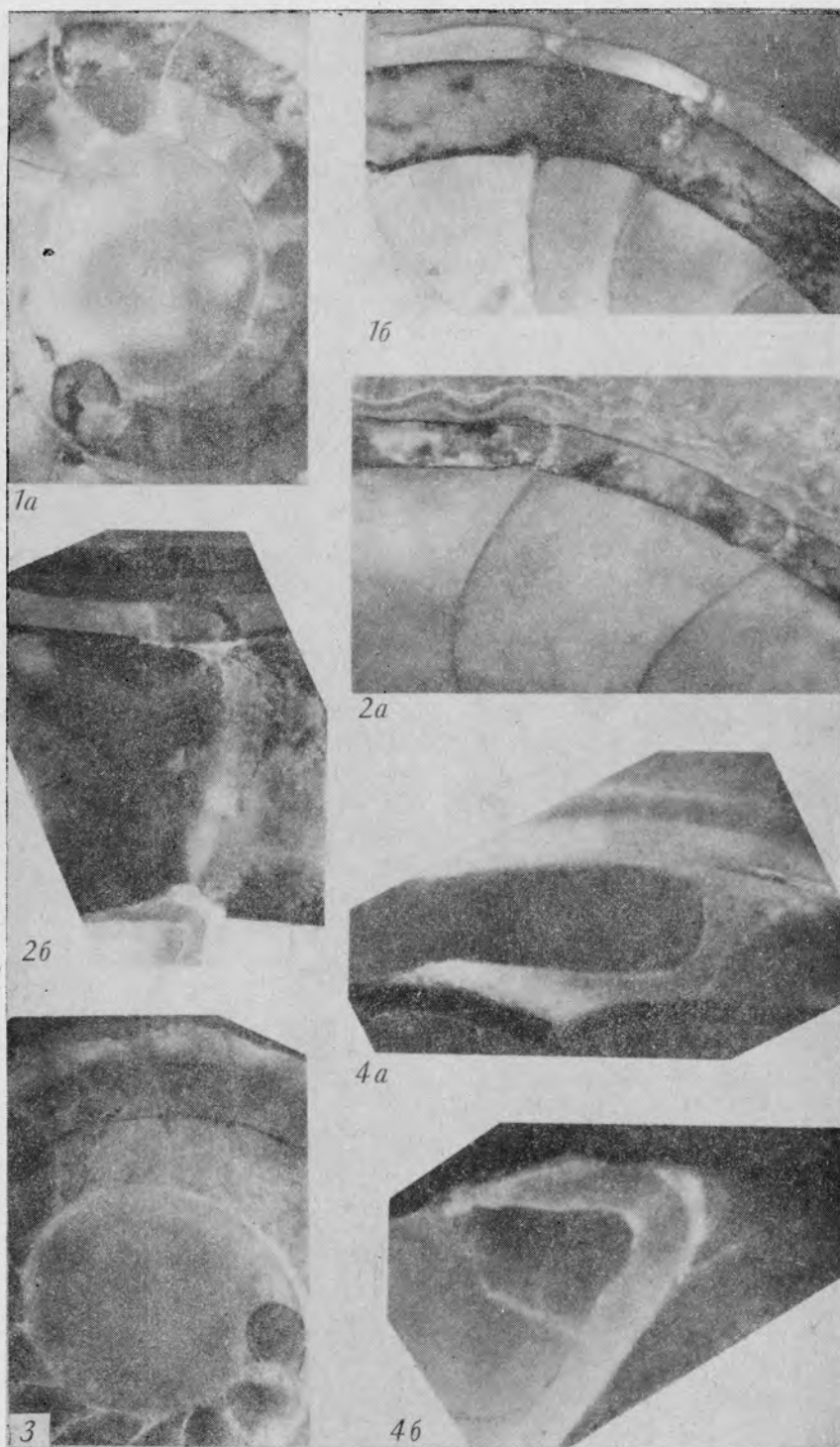
4

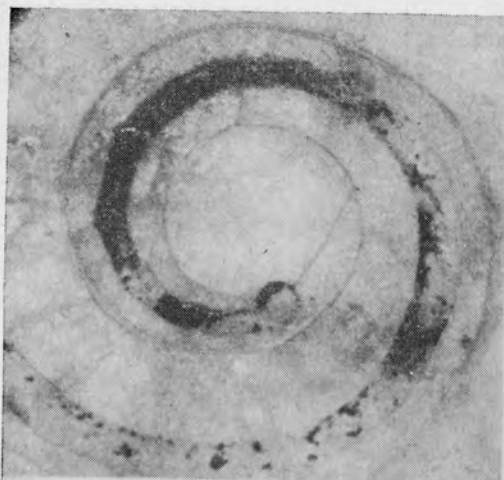


1b



5





1a



2



1b



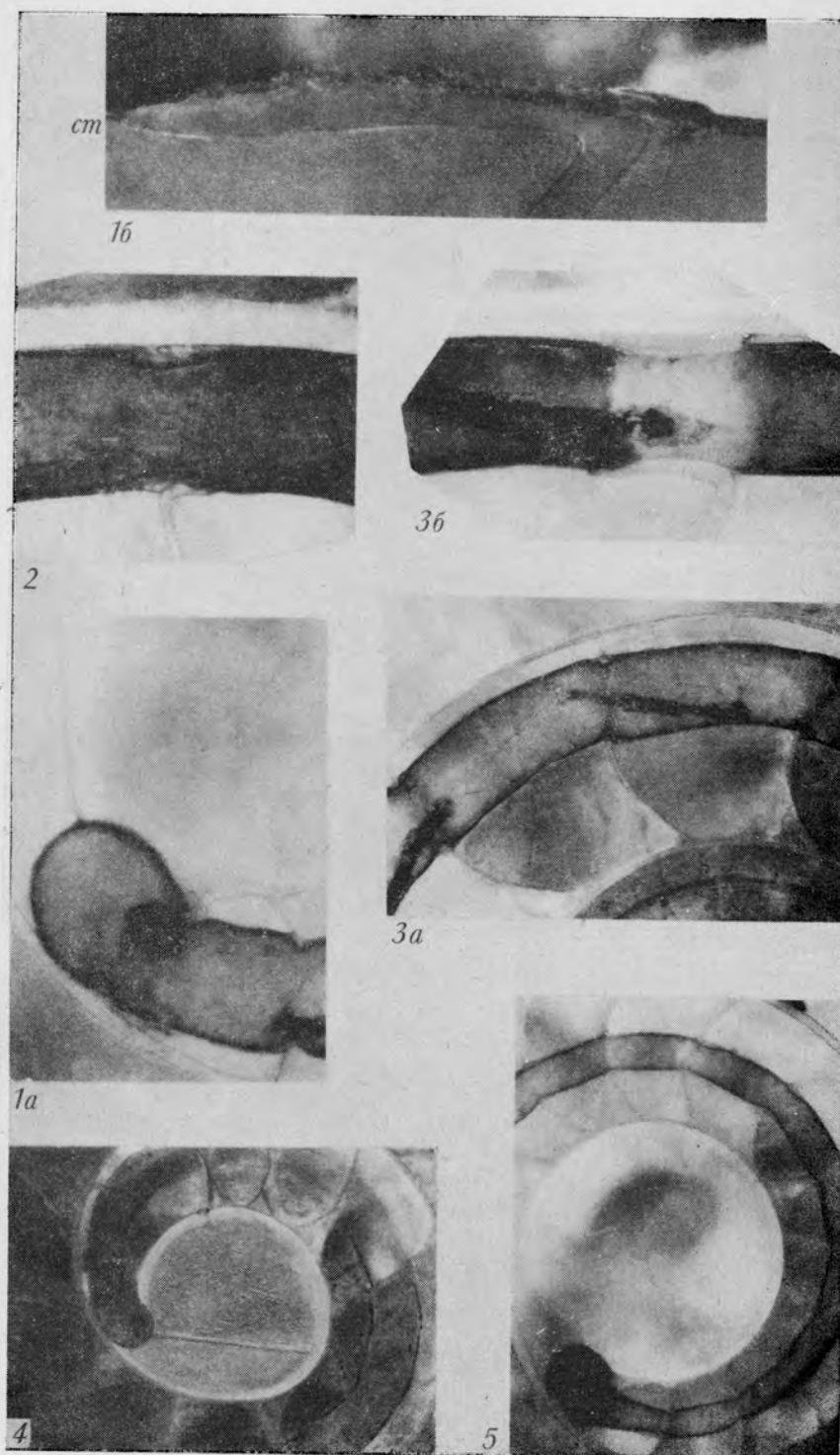
3a

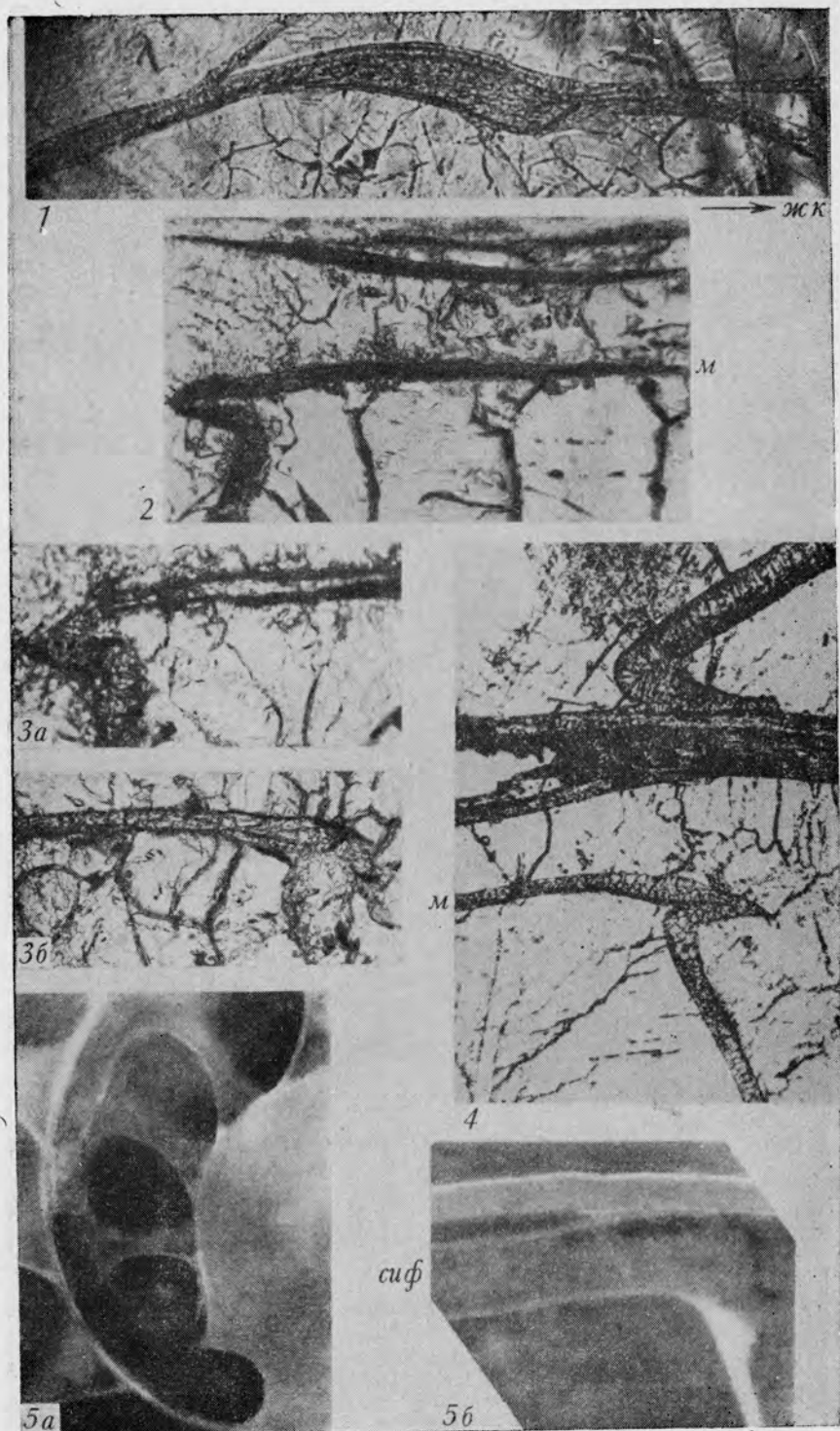


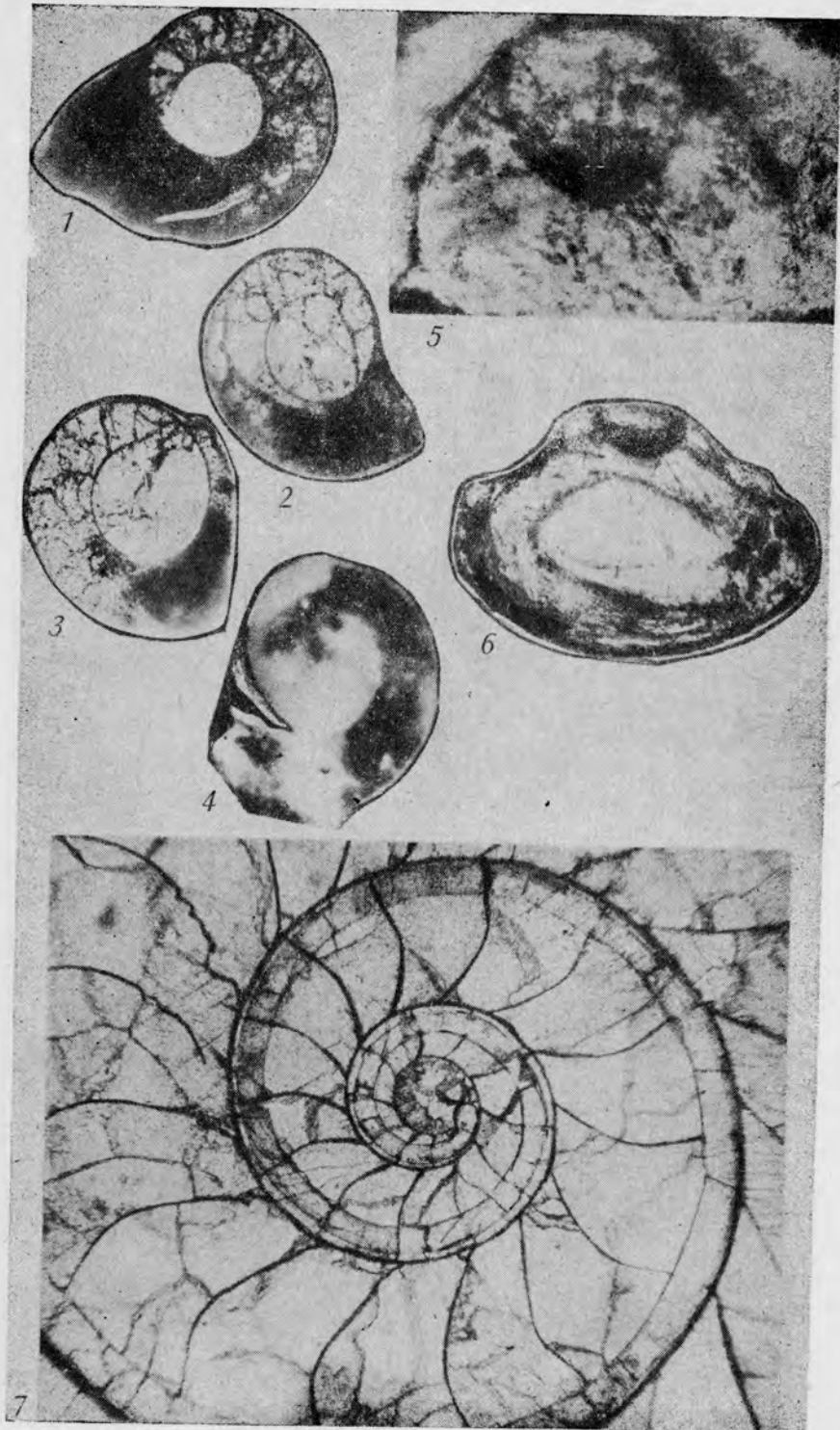
δс

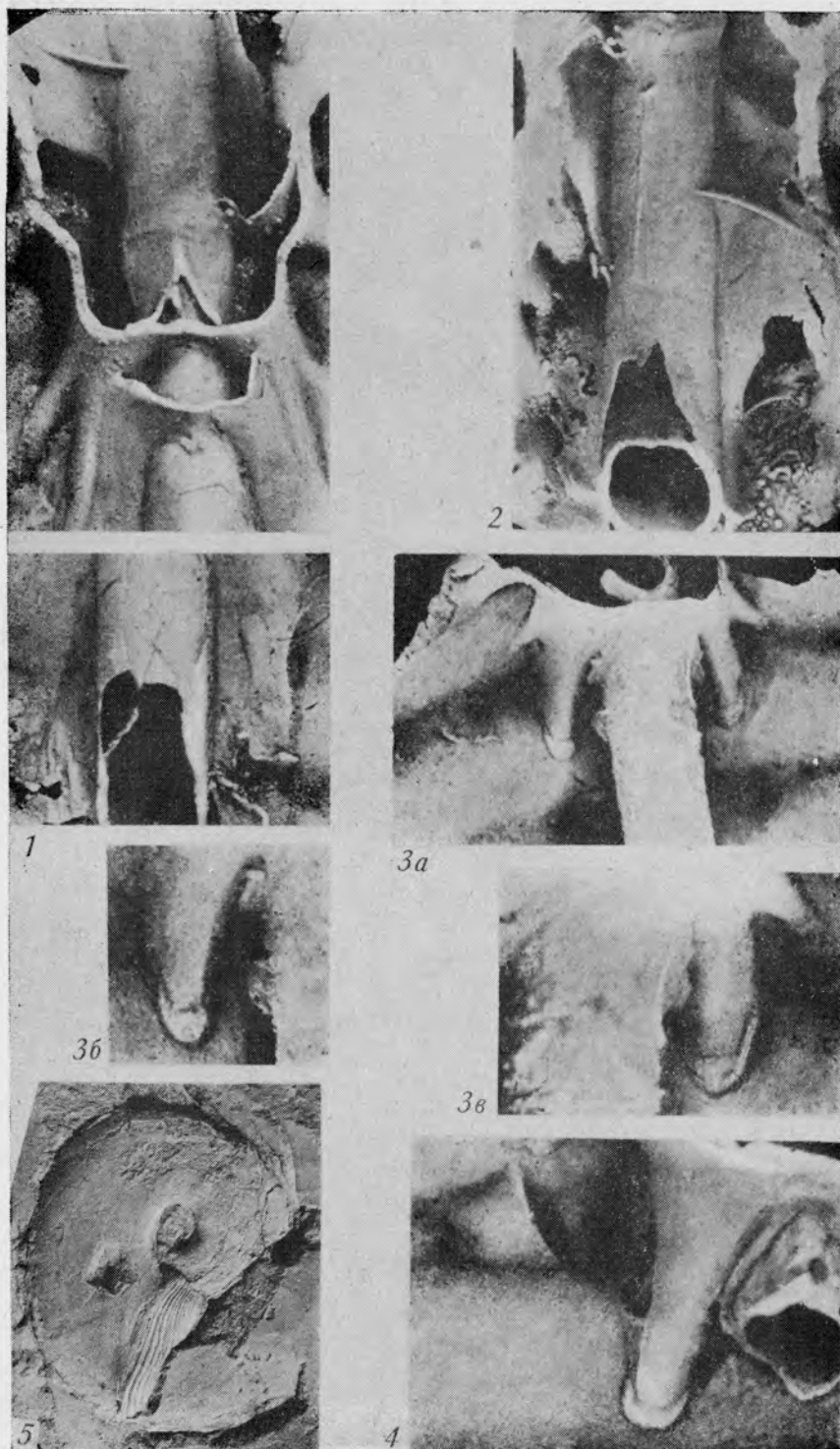
вс

3б









ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Материал, методы исследования, терминология и измерения	6
1.1. Материал	6
1.2. Методы исследования	7
1.3. Терминология	8
1.4. Измерения	10
Глава 2. Строение и морфофункциональный анализ отдельных элементов раковины	13
2.1. Протоконх	13
2.2. Стенка 1-го оборота до первичного валика	17
2.3. Первичный валик	18
2.4. Раковина аммонителлы	19
2.5. Строение стенки раковины после первичного валика	20
2.6. Цекум, фиксатор и сифон	22
2.7. Септы, септальные трубки, манжеты и аннулярные валики	37
2.8. Особенности строения фрагмокона	44
Глава 3. Морфогенез раковины некоторых представителей отряда филлоцератид	46
3.1. Род <i>Euphyllloceras</i> Druschits, 1953	46
3.2. Род <i>Ptychophylloceras</i> Spath, 1927	50
3.3. Род <i>Hypophylloceras</i> Salfeld, 1924	51
3.4. Род <i>Phyllopachyceras</i> Spath, 1927 (южные формы)	54
3.5. Род <i>Phyllopachyceras</i> Spath, 1927 (бореальные формы)	56
3.6. Род <i>Partschiceras</i> Fucini, 1923	60
3.7. Род <i>Holcophylloceras</i> Spath, 1927	61
3.8. Род <i>Salfeldiella</i> Spath, 1927	64
Глава 4. Морфогенез раковины некоторых представителей отряда литоцератид	66
4.1. Род <i>Tetragonites</i> Kossmat, 1895	66
4.2. Род <i>Gabbioceras</i> Hyatt (1900)	69
4.3. Род <i>Parajaubertella</i> Matsumoto, 1943	71
4.4. Род <i>Epigonicerias</i> Spath, 1925	74
4.5. Род <i>Kossmatella</i> Jacob, 1907	76
4.6. Род <i>Gaudryceras</i> Grossouvre, 1894	79
4.7. Род <i>Anagaudryceras</i> Shimizu, 1934	80
4.8. Род <i>Eurystomiceras</i> Besnosov, 1958	83
4.9. Род <i>Ptychoceras</i> d'Orbigny, 1840	85
Глава 5. Морфогенез раковины некоторых представителей отряда аммонитид	89
5.1. Семейство <i>Simbirskitidae</i> Spath, 1924	89
5.1.1. Род <i>Simbirskites</i> Pavlow, 1892	89
5.1.2. Род <i>Speetonicerias</i> Spath, 1924	93
5.1.3. Род <i>Craspedodiscus</i> Spath, 1924	97
5.2. Семейство <i>Desmoceratidae</i> Zittel, 1895	100
5.2.1. Род <i>Melchiorites</i> Spath, 1923	100
5.2.2. Род <i>Zurcherella</i> Casey, 1954	103
5.2.3. Род <i>Desmoceras</i> Zittel, 1884	105
5.2.4. Род <i>Beudanticeras</i> Hitzel, 1905	108
5.3. Семейство <i>Aconeceratidae</i> Spath, 1923	109
5.3.1. Род <i>Aconeceras</i> Hyatt, 1903	109

5.3.2. Род <i>Sanmartinoceras</i> Bonarelli, 1921	112
5.4. Семейство <i>Deshayesitidae</i> Stoyanow, 1949	113
5.4.1. Род <i>Deshayesites</i> Kasansky, 1914	113
5.5. Семейство <i>Acanthohoplitidae</i> Stoyanow, 1949	116
5.5.1. Род <i>Acanthohoplitites</i> Sinzow, 1907	116
5.5.2. Род <i>Colombiceras</i> Spath, 1923	119
5.5.3. Род <i>Nolaniceras</i> Casey, 1961	122
5.5.4. Род <i>Hypacanthoplitites</i> Spath, 1923	124
5.5.5. Род <i>Diadochoceras</i> Hyatt, 1900	126
5.5.6. Род <i>Nodosohoplitites</i> Egoian, 1965	129
5.6. Семейство <i>Parahoplitidae</i> Spath, 1922	132
5.6.1. Род <i>Parahoplitites</i> Anthula, 1899	132
Глава 6. Морфогенез раковины рода <i>Megaphyllites</i> (отряд <i>Ceratitida</i>)	134
6.1. Род <i>Megaphyllites</i> Mojsisovics, 1879	134
Глава 7. Общая характеристика отрядов филлоцератид, литоцератид и шести семейств отряда аммонитид	137
7.1. Отряд <i>Phylloceratida</i> . Филлоцератиды	137
7.2. Отряд <i>Lytoceratida</i> . Литоцератиды	144
7.3. Отряд <i>Ammonitida</i> . Аммонитиды	151
7.3.1. Семейство <i>Simbirskitidae</i> . Симбирскитиды	151
7.3.2. Семейство <i>Desmoceratidae</i> . Десмоцератиды	157
7.3.3. Семейство <i>Aconeceratidae</i> . Аконцератиды	159
7.3.4. Семейство <i>Deshayesitidae</i> . Дегезитиды	160
7.3.5. Семейство <i>Acanthohoplitidae</i> . Акантогоплитиды	164
7.3.6. Семейство <i>Parahoplitidae</i> . Парагоплитиды	167
Глава 8. Эмбриональное и постэмбриональное развитие аммонитов	168
8.1. Особенности онтогенеза	168
8.2. Остатки некоторых частей тела аммонитов	178
Литература	182
Объяснения к палеонтологическим таблицам	186
Палеонтологические таблицы (1—43)	193

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 г. С ил., 240 с.

В монографии впервые в отечественной и зарубежной научной литературе описано внутреннее строение раковин юрских и меловых аммонитов, принадлежащих к отрядам филлоцератид, литоцератид и аммонитид; рассмотрены изменения в онтогенезе отдельных элементов раковины и значение их для систематики. Проанализировано эмбриональное и постэмбриональное развитие аммонитов, особенности их филогении.

**Владимир Васильевич Друщиц,
Лариса Асламбековна Догужаева**

**АММОНИТЫ
ПОД ЭЛЕКТРОННЫМ
МИКРОСКОПОМ**

(внутреннее строение раковины
и систематика мезозойских филлоцератид,
литоцератид и 6 семейств
раннемеловых аммонитид)

Заведующая редакцией *И. И. Шехура*
Редактор *Н. В. Барина*
Художественный редактор *Л. В. Мухина*
Переплет художника *И. С. Клейнарда*
Технический редактор *К. С. Чистякова*
Корректоры *Л. А. Айдарбекова,
С. Ф. Будаева*

Тематический план 1981 г. № 171
ИБ № 1098

Сдано в набор 22.05.81.
Подписано к печати 23.07.81.
Л-97189 Формат 70×108/16
Бумага тип. № 1
Гарнитура литературная.
Высокая печать.
Усл. печ. л. 21,0. Уч.-изд. л. 19,49
Тираж 830. Заказ 126
Цена 3 р. 50 к. Изд. № 1478

Издательство
Московского университета
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.
Типография Изд-ва МГУ.
Москва, Ленинские горы