


Т.А. Ломинядзе



КЕЛЛОВЕЙСКИЕ  
АММОНИТИДЫ  
КАВКАЗА

„МЕЦНИЕРЕБА“

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია  
АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР  
ლ. დავითაშვილის სახელობის პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი  
ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ ИМ. Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ



თ. ლომინაძე

# კავკასიის კალოვიური აზონიტილები

„მეცნიერება“

თბილისი

1982

Т. А. ЛОМИНАДЗЕ

КЕЛЛОВЕЙСКИЕ АММОНИТИДЫ  
КАВКАЗА

4725

«МЕЦНИЕРЕБА»  
ТБИЛИСИ  
1982



554 (С 4)  
26.323 (24)  
551.7 (47.9)  
Л 746

Работа является обобщающей сводкой по келловейским аммонитидам Кавказа. Исследованы особенности внутреннего и наружного строения раковины. Проведена ревизия систематики и установлены филогенетические связи рассматриваемых групп. Восстановлены экологические условия существования аммонитид в келловейских морях. Приводится описание основных разрезов келловей Кавказа и дана схема зонального расчленения этого яруса для Кавказа.

Книга рассчитана на широкий круг палеобиологов и геологов.

Л  $\frac{21001}{\text{М 607 (06)}-82}$ —82

© Издательство «Мецниереба», 1982

## ВВЕДЕНИЕ

Систематика и филогения аммонитов должны быть основаны на всестороннем изучении онтогенеза и морфо-функциональном анализе как наружных, так и внутренних структур строения раковины. Имеющиеся в литературе сведения о группах, наиболее характерных для келловоя Кавказа (представители надсемейств *Cardioceratoidea*, *Stephanoceratoidea*, *Naploceratoidea*, *Perisphinctoidea*, принадлежащие отряду *Ammonitida*), касаются в основном наружных признаков раковины, хотя и были попытки изучения онтогенеза некоторых отдельных видов (Шиндевольф, Пальфраман, Шевырев и др.). Внутреннее строение келловейских аммонитов изучено очень слабо. Вместе с тем, указанные группы имеют важное значение для биостратиграфического расчленения отложений, широких корреляций, палеогеографии и восстановления биомических условий среды келловейского морского бассейна.

Биостратиграфический метод, как известно, остается основным методом для расчленения и корреляции отложений. Существует тесная взаимосвязь между систематикой и филогенией и использованием быстро эволюирующих групп аммонитов для целей биостратиграфии. Поэтому пересмотр систематики, филогении и решение других вопросов изучения аммонитов на новом, современном уровне стало делом необходимым и неотложным.

В задачи настоящего исследования входят изучение внутреннего строения и установление закономерностей изменения отдельных структур строения раковины в онтогенезе; изучение микроструктуры скелетных образований с помощью сканирующего электронного микроскопа; выявление значения внутренней структуры раковины для изучения систематики и биологии келловейских аммонитид; изучение изменения основных признаков раковины келловейских аммонитид в онтогенезе; разработка принципов систематики на основе комплексного метода и морфо-функционального анализа основных структур раковины; установление филогенетических связей; ревизия и описание таксонов; изучение образа жизни и экологических условий существования; выявление значения изучения прижизненных повреждений и процесса выделения перегородок для правильной интерпретации образа жизни этих животных; изучение опорных разрезов, раз-

работка зональной шкалы и корреляция келловейских отложений Кавказа.

Основным материалом для работы послужили сборы остатков аммонитов, и палеоэкологические наблюдения, произведенные нами в течение 1959 — 1978 гг. на Кавказе.

Большинство изученных образцов хранится в Монографическом музее Института палеобиологии им. Л. Ш. Давиташвили АН Груз. ССР.

Основные положения работы неоднократно обсуждались с академиком АН ГССР Л. Ш. Давиташвили, доктором геолого-минералогических наук, профессором В. В. Друщицем и доктором геолого-минералогических наук, профессором Н. Г. Химшиашвили. Они же взяли на себя труд прочитать рукопись и дали ценные замечания. Ценные советы и практическая помощь были получены также от кандидатов геолого-минералогических наук Л. А. Догужаевой, Р. В. Ратиани, А. С. Сахарова, И. Д. Церетели и М. П. Шаоршадзе.

Считаю своим приятным долгом выразить всем им искреннюю благодарность.

## ГЛАВА I

# МАТЕРИАЛ, ТЕРМИНОЛОГИЯ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

### МАТЕРИАЛ

В распоряжении автора находится более 1000 экземпляров аммонитид из келловейских отложений Кавказа. Основные сборы аммонитов произведены на Северном Кавказе из отложений келловей ущелий рек Аварское Койсу, Казикумухское Койсу, Кара Койсу, Черек Балкарский, Чегем, Лаба, Белая и др. и в Грузии из разрезов сс. Цеси, Кемулта, ущелий рек Адзага, Решава и др.

Сборы фаунистических остатков проводились послонно и сопровождалась палеоэкологическими наблюдениями, а также подсчетами относительного количества отдельных форм в составе этой фауны.

Имеющийся в нашем распоряжении материал мы сравнивали с коллекциями, хранящимися в музеях Москвы, Ленинграда, Киева, Баку и Еревана, а также Штуттгарта, Тюбингена и Людвигсбурга (ФРГ). Кроме того, как сравнительный материал, была использована богатая коллекция келловейских аммонитид, собранная нами на левом берегу р. Оки, у с. Елатьма (Рязанская область), а также коллекции, любезно переданные нам Л. Ш. Давиташвили (из Южной Германии и Польши), Н. Г. Химшиашвили (с Северного Кавказа, Грузии и Крыма), Н. Т. Сазоновым (с Русской платформы), В. П. Николаевой (с Саратовского Поволжья), В. А. Черных (с Новой Земли), Ш. Мангольдом (с Мадагаскара), П. Кулицким (из Польши).

Сохранность аммонитов, собранных из отложений келловей Кавказа, неудовлетворительная. Представлены они, главным образом, ядрами. Формы из глинистых отложений Русской платформы, Новой Земли и Польши имеют гораздо лучшую сохранность. Это раковины с сохранившимся перламутровым слоем, легко поддающиеся разветыванию и шлифованию.

### ТЕРМИНОЛОГИЯ

Для характеристики формы раковины в общих частях работы нами были использованы следующие термины: кадикон, дискокон, платикон, офиюкон и оксикон (В. Е. Руженцев, 1962, в спр. «Основы палеонтологии», I), однако в диагнозах мы предпочли более простые

термины, такие как средней толщины, вздутые, объемлющие, слабо объемлющие и т. д. (Г. Я. Крымголец, 1960).

Для характеристики скульптуры употребляются термины: наружное, промежуточное, внутреннее ребро; наружный, боковой и внутренний бугорок и т. д. (рис. 1).

При описании онтогенетического развития лопастной линии мы пользовались индексами и генетической терминологией, предложенными В. Е. Руженцевым (1946, 1960).

Употребляемые при описании внутреннего строения раковины термины заимствованы (рис. 2-3), главным образом, из работ В. В. Друщица и Н. Хиами (1970), В. В. Друщица и Л. А. Догужаевой (1974), а также В. В. Друщица, Л. А. Догужаевой и Т. А. Ломинадзе (1977).

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

При палеобиологическом изучении аммонитов нами был использован онтогенетический метод, как самый надежный для построения филогенетических связей. Для этой цели производилось последовательное разворачивание раковины от конечных оборотов до протоконха.

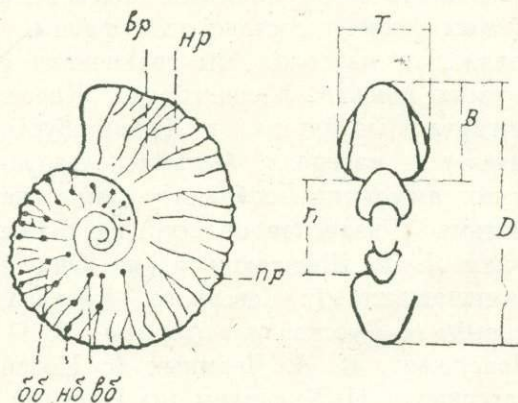


Рис. 1. Схема измерения аммонита и принимаемая терминология элементов скульптуры  
 Д — диаметр; В — высота оборота; Т — толщина оборота; П — диаметр пупка; нр — наружное ребро; вр — внутреннее ребро; пр — промежуточное ребро; вб — внутренний бугорок; бб — боковой бугорок; нб — наружный бугорок.

Перед началом разворачивания образец препарировался и обрабатывался 10—20% соляной кислотой или ЕДТА. Разворачивание наружных оборотов производилось с помощью зубила и молотка, а внутренних — с помощью иглы, при этом образец опускался в сосуд с водой во избежание потери отломившегося оборота.

При этом фиксировались все измерения раковины (рис. 1), скульптура, форма сечения и лопастная линия с помощью бинокулярного микроскопа МБС-2 и рисовального аппарата — РА-4.

Перед зарисовкой лопастной линии образец еще раз обрабатывался кислотой. Зарисовка производилась по частям, а затем отдельные части соединялись и переносились на кальку с помощью пантографа.

При изучении формы раковины уделялось внимание: строению брюшной части, боковых сторон и пупковых стенок, строению пупка,

степени involутности раковины, форме поперечного сечения и длине жилой камеры.

Форма раковины охарактеризована также соотношением двух неравных радиусов ( $r_n^1/r_n^2$ ) спирали (рис. 2). Как известно, у мономорфных аммонитов отношение радиусов, измеренных по ходу роста раковины, остается постоянным (Д. Рауп, С. Стенли, 1974).

При изучении скульптуры уделялось внимание форме сечения ребер, направлению и извилистости ребер, числу внутренних и наружных ребер, числу и форме внутренних, боковых и наружных бугорков, упрощению скульптуры на жилой камере, размаху уплощения брюшной стороны раковины.

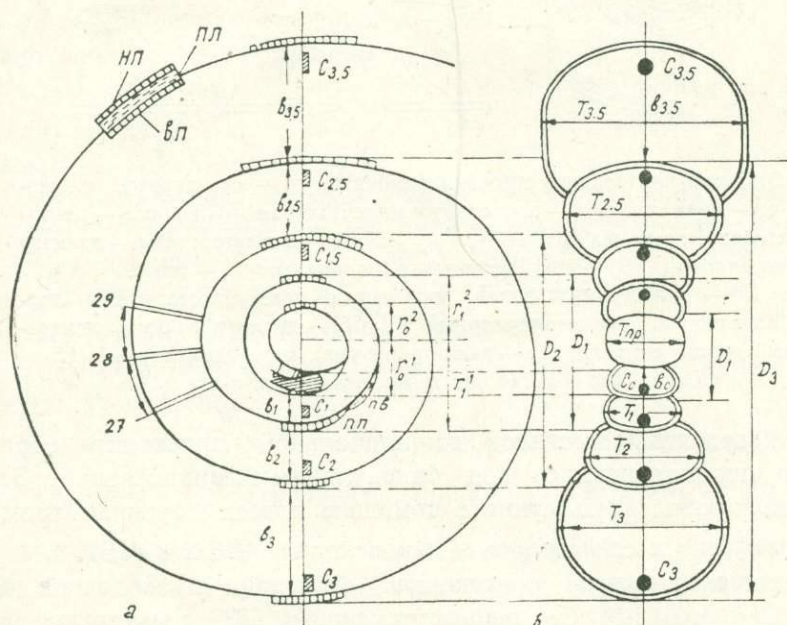


Рис. 2. Схема внутреннего строения аммонита. нп — наружный призматический слой; пл. — перламутровый слой; вп — внутренний призматический слой; пп — первичный пережим; пв — первичный валик;  $D_1, D_2, D_3 \dots$  — диаметры соответствующих оборотов;  $T_{пр}$  — толщина протоконха;  $T_1, T_2, T_3 \dots$  — толщина соответствующих оборотов; 27, 28, 29... — септы;  $C_0, C_1, C_2 \dots$  — диаметры сифона соответствующих оборотов;  $V_1, V_{1.5}, V_2 \dots$  — высота оборотов, измеренная через каждые полоборота;  $r_1, r_2, \dots$  — радиусы спирали соответствующих оборотов.

Степень involутности раковины определялась отношением диаметра пупка к диаметру раковины —  $P/D$ , степень толщины оборота —  $T/D$ , степень высоты оборота —  $V/D$ .

Изучение внутреннего строения аммонитов велось в продольных и поперечных сечениях. Изготовление аншлифов производилось вручную. В зависимости от величины образца шлифование начиналось на

шлифовальном станке, а затем продолжалось на стекле, или, если образец был маленький — прямо на стекле. Шлифование велось с помощью шлифовальных порошков.

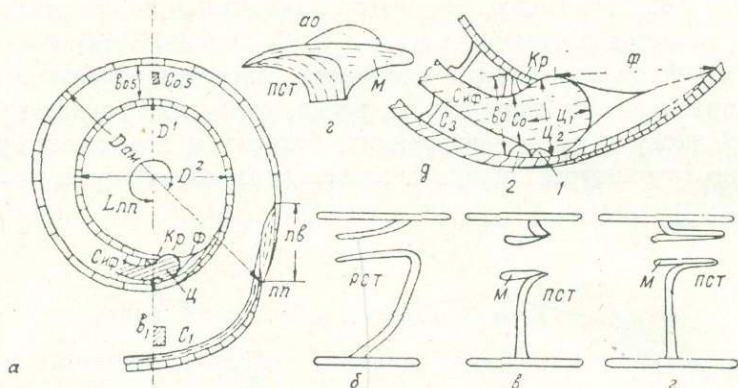


Рис. 3. Схема внутреннего строения аммонита. ао — аннулярные отложения; м — манжета; пст — прохоанитовая септальная трубка; рст — ретроанитовая септальная трубка; кр — кромка; ф — фиксатор; Дам — диаметр аммонителлы,  $\angle$  пп — угол первичного пережима; Ц — цекум; сиф — сифон;  $D^1$  — диаметр протоконха, проведенный через просепту;  $D^2$  — диаметр протоконха, перпендикулярный  $D^1$ ;  $C_1$  — диаметр цекума, измеренный вдоль спирали;  $C_2$  — диаметр цекума, перпендикулярный  $C_1$ .  
Остальные обозначения те же, что и на рисунке 2.

При доведении аммонитов до медиальной плоскости образцы регулярно просматривались под бинокулярным микроскопом. Затем образец полировался на сукне с помощью взвеси двуокиси хрома.

Прошлифовки исследовались в микроскопах МБС-2 и МБИ-6.

Измерялись диаметры протоконха — большой, проходящий через просепту ( $D^1$ ), и малый, ему перпендикулярный ( $D^2$ ); диаметр раковины аммонителлы (Дам); диаметры соответствующих оборотов  $D_1, D_2, D_3, D_4$  и т. д.; диаметр цекума, измеренный вдоль спирали ( $C_1$ ) и второй, измеренный перпендикулярно к первому ( $C_2$ ); длина ленты фиксатора (Ф, ранее «просифон»); число септ на каждый оборот —  $O_1, O_2$  и т. д. и расстояние между ними; высота оборотов спирали, измеренная через каждые пол оборота ( $V_{0,5}, V_1, V_{1,5}, \dots$  и т. д.); диаметр сифона от места перехода цекума в сифон ( $C_0$ ) через каждые  $180^\circ$  —  $C_{0,5}, C_1, C_{1,5}, \dots$ ; отношение диаметра сифона к высоте оборота  $C_0/V_0, C_1/V_1$  и т. д.; отношение высоты каждого последующего оборота к предыдущему (показатель спирали) —  $V_{1,5}/V_{0,5}$  и т. д., вычисленные для соответствующих высот через каждые пол оборота ( $180^\circ$ ). Угол первичного пережима определялся как угол между двумя прямыми, проведенными от центра протоконха к просепте и от центра к первичному пережиму, расположенному впереди первичного валика (рис. 2—3).

Все полученные данные о размерах сведены в соответствующие таблицы (1—12).

Пришлифованная поверхность протравлялась 5%-ной соляной кислотой в течении 20—30 сек, опылялась, просматривалась и фотографировалась в сканирующем электронном микроскопе типа ISM—2.

При исследовании аншлифов особое внимание уделялось строению фиксатора, протоконха, цекума, сифона, септальных трубок, стенки раковины и другим признакам внутреннего строения раковины аммонитид.

Сделана попытка установления таксономического значения признаков внутреннего строения с помощью математической статистики.

Для этой цели с таблиц с размерами элементов внутреннего строения кодировались цифровые данные на перфокарту для электронно-вычислительной машины.

Выяснялись: выборочное среднее —  $\bar{X}$ , выборочная дисперсия —  $S^2$ ; для проверки гипотезы о нормальном распределении вычислялись асимметрия —  $A$  и эксцесс —  $E$ .

Для выявления таксономического значения параметров отдельных элементов внутреннего строения путем их сравнения был применен критерий Стьюдента, а для сравнения совокупностей признаков (многомерных средних) — критерий Готелинга, который является многомерным аналогом критерия Стьюдента.

Детальное рассмотрение этих статистик дано в книге Р. Милера и Дж. Кана (1965).

Для выявления изменчивости признаков, нами во всех возможных случаях определялся коэффициент вариации —  $V\% = \frac{S}{\bar{X}} \cdot 100$ .

Несмотря на то, что в нашем распоряжении был небольшой материал измерений внутренних структур, с помощью математической статистики удалось:

1. Определить степень сходства и различия отдельных признаков внутреннего строения путем их попарного сравнения у некоторых родов келловейских аммонитид (критерий Стьюдента);

2. Определить степень сходства и различия совокупностей признаков внутреннего строения между этими родами (критерий Готелинга);

3. Определить амплитуду морфологической изменчивости отдельных признаков (коэффициент вариации).

В описательной части работы нами принята следующая последовательность: для семейств и подсемейств — наименование, диагноз, сравнения, состав таксона, общие замечания, географическое распространение и геологический возраст; для родов и подродов — наименование, синонимика, тип рода или подрода, сравнения, видовой состав, общие замечания, географическое распространение и геологический возраст.

## ИЗМЕНЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ РАКОВИНЫ КЕЛЛОВЕЙСКИХ АММОНИТИД В ОНТОГЕНЕЗЕ

При палеобиологическом изучении аммонитид в последнее время широко используется онтогенетический метод, для популяризации которого большое значение имели работы Шиндевольфа (O. Schindewolf, 1923, 1957, 1961—1968), В. Е. Руженцева (1939, 1946, 1960, 1962) и В. В. Друщица (1956), а также А. А. Шевырева (1960, 1962), Н. В. Безносова (1960), И. А. Михайловой (1963, 1973, 1978, 1980) и др.

Онтогенез отдельных представителей изучаемых групп рассмотрен в работах Б. И. Бодылевского (1926, род *Cadoceras*), А. Н. Иванова (1960, род *Pseudocadoceras*), А. А. Шевырева (1960, семейство *Kosmoceratidae*, 1962, род *Cadoceras*), Шиндевольфа (O. Schindewolf, 1963, семейство *Oppeliidae*, 1965, семейства *Macrocephalitidae*, *Pachyceratidae*, *Kosmoceratidae*, *Cardioceratidae*), Пальфрамана (D. Palframan, 1969, подсемейство *Necticoce-  
ratinae*), Тиери (J. Thierry, 1975, род *Macrocephalites*). Однако в этих исследованиях основное внимание обращалось на развитие лопастной линии в онтогенезе, другие признаки строения раковины учитывались в меньшей степени.

Сравнительно-онтогенетический метод, как известно, является наиболее надежным для создания естественной систематики и установления филогенетических связей аммоноидей. Кроме того, изучение онтогенеза отдельных структур раковины дает возможность по-новому осветить многие вопросы биологии этой вымершей группы животных.

Большое значение не только для решения вопросов биологии, но и для решения вопросов филогении и систематики, имеет изучение внутреннего строения аммоноидей.

Несмотря на то, что изучение внутреннего строения аммоноидей имеет почти столетидесятилетнюю историю, этот метод получил широкое признание лишь в последнее десятилетие.

Вопросы внутреннего строения келловейских аммонитид рассматриваются лишь в нескольких работах (Н. Erben, С. Flajs, С. Siehl, 1969; Н. Mutvei, 1967; Н. Erben, 1972; С. Kulicki, 1974, 1975, 1979).

В советской литературе по этому вопросу опубликованы лишь две работы (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1976, 1977).

Прежде чем перейти к изложению наших наблюдений, коснемся сначала состояния наших знаний по этому вопросу.

Первые сведения о внутреннем строении аммоноидей можно найти у Буха (L. Buch, 1832). Этот автор описывает два типа септальных трубок: направленных назад (гониатиты) и вперед (аммониты).

Сифональный конус (просифон) и цекум впервые описал Хайэтт (A. Hyatt, 1872). По мнению этого исследователя цекум у аммонитов образуется из первой септы, которая изгибается назад, т. е. после образования последней. Большое значение в своих работах Хайэтт уделял биологической периодизации и стадиям онтогенеза.

Мюнье-Шальма (M. Muniér-Chalmas, 1873) первым ввел термин просифон и считал, что он замещает сифон в эмбриональной стадии и выполняет его функцию\*.

Бранко (W. Branco, 1879—1880) впервые обнаружил первичный валик в конце первого оборота у палеозойских и мезозойских аммонитов. Наиболее интересным он считал тот факт, что первичный пережим имеют и те аммониты, которые в дальнейшем не имеют пережимов. Этот автор впервые доказал переход ретрохоанитовых септальных трубок в проохоанитовые. Он считал, что этот переход осуществляется посредством амфиохоанитовых септальных трубок. Впоследствии было обнаружено (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1974), что амфиохоанитовые септальные трубки не существуют и что ошибка Бранко и многих последующих исследователей была вызвана тем, что за амфиохоанитовую септальную трубку принимались манжеты, известковистые трубки, окружающие сифон и прикрепленные к септальным трубкам. Бранко впервые обнаружил особое строение первой септы и то, что вторая септа часто прикрепляется не к стенке протоконха, а к просепте. Этот исследователь впервые охарактеризовал также положение сифона на первых оборотах.

Он же впервые обнаружил закономерности изменения первой лопастной линии (просутура) в процессе исторического развития. Раннедевонские аммоноидеи имеют аселлатную, т. е. бесседельную просутуру; у палеозойских и части триасовых аммоноидей из аселлатной образовалась латиселлатная, т. е. широкоседельная просутура; из латиселлатной простуры в триасе возникает ангустиселлатная или узкоседельная просутура.

Бранко дает изображение большого числа протоконхов и просутур палеозойских и мезозойских аммоноидей, в том числе и келловейских — *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *lunula*, *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *ornatum*, *Kerplerites* (*Gowerianus*) *toricelli* (W. Branco, 1879—1880, табл. XI, фиг. 3; табл. XII, фиг. 3—4).

Смит (J. Smith, 1897, 1901) исследовал размеры протоконха, цекума, фиксатора, первичного пережима и описал скульптуру протоконха. По

---

\* В. В. Друщиц (1976) термин просифон заменил фиксатором. Новый термин, по нашему мнению, более правильно отражает функциональное значение этой структуры.

Смиту (J. Smith, 1897) протококонх не есть вся эмбриональная камера, так как часть оборота является жилой камерой эмбриона.

Гранжан (F. F. Grandjean, 1910) впервые измерил угол между цекумом и первичным пережимом и этим определил положение первичного валика. Он изучил также химический состав сифона и фиксатора. Так, фиксатор по Гранжану состоит из фосфата извести. Он впервые обнаружил также и органы, сопровождающие сифон: связку из фосфата между сифоном и септой (сифональная мембрана); связку из фосфата между сифоном и брюшной стенкой. Он же впервые изучил форму и положение кромки.

М. И. Шульга-Нестеренко (1926) исследовала внутреннее строение артинских гониатитов. При изучении фиксатора она обнаружила, что это бокал на длинной ножке, охватывающий цекум полностью или частично. По ее мнению фиксатор играл роль сифона в эмбриональной камере. Шульга-Нестеренко описала также цекум, форму и положение сифона. Касаясь вопроса о времени возникновения цекума и просепты, она склонна предполагать, что сначала образовался цекум, а потом просепта. Шульга-Нестеренко ограничивает эмбриональную раковину протококонхом. Первичный валик и пережим отмечают конец личиночной стадии.

Другая точка зрения, состоящая в том, что эмбриональная раковина включает протококонх и часть первого оборота до первичного валика, была предложена Нотлингом (F. Noetling, 1906) и развита Кнаппом (A. Knapp 1908).

В СССР почти все исследователи (за исключением И. С. Барскова, 1973, 1975) придерживаются этой точки зрения (В. В. Друщиц, 1956, В. В. Друщиц, Н. Хиами, 1969, 1970; А. Н. Иванов, 1971 а и др.).

В последние годы для изучения микроструктуры раковины аммонитов был применен сканирующий электронный микроскоп (СЭМ). С использованием этого метода расширились возможности изучения строения раковины на разных этапах ее развития.

Мутвей (H. Mutvei 1964, 1967) изучил строение стенки раковины, строение и онтогенетическое развитие септ и сифональной трубки. Он установил сходство микроструктур перламутрового и призматического слоев наутилусов и аммонитов. По мнению Мутвея, наиболее поразительное различие между наутилусами и аммонитами состоит в том, что у аммонитов верхние части сифональных воронок замещены конхиолиновой оболочкой и возникают после образования соседних перегородок и нижних частей сифональной воронки.

Эрбен, Флаис и Зиль (H. Erben, G. Flajs, C. Siehl, 1969) изучили строение 15 (среди них трех келловейских) родов аммонитов с помощью СЭМ. Они рассматривают строение протококонха, септ, кромки, первичного валика и других структур в строении головоногих моллюсков. В этих работах доказывается высказанное ранее Эрбеном (H. Erben, 1964) мнение

о трех фазах в раннем онтогенезе аммонитов—эмбриональной, личиночной и послеличиночной.

Биркелунд и Хансен (T. Birkefund, 1967; T. Birkefund, H. Hansen, 1968, 1974) изучили внутреннюю структуру лейассовых и меловых аммонитов. Они исследовали в сканирующем электронном микроскопе структуру протоконха, первого оборота, первичного валика, септ, септальных трубок и придерживаются мнения Эрбена о личиночном развитии аммонитов.

Довольно интересные работы по изучению внутренней структуры триасовых, юрских и меловых аммонитов опубликовали Пальфраман (D. Palframan, 1967, стр. 1128—1130), Тозер (E. Tozer, 1972, стр. 638—654), Ховарт (H. Howardt, 1975, стр. 45—67), Кулицки (C. Kulicki, 1975, 1979), Танабе, Фукуда, Обата (K. Tanabe, Y. Fucuda, I. Obata, 1980).

В Советском Союзе применение электронного сканирующего микроскопа для изучения внутреннего строения аммонитов было начато В. В. Друщицем в 1969 г. Им совместно с сотрудниками была проведена большая работа по изучению строения протоконха и стенки последующих оборотов, первичного валика и пережима, септ, септальных трубок, сифона и других структур меловых аммонитов. В. В. Друщиц и его сотрудники, вопреки мнению Эрбена, предполагают у аммонитов прямое развитие, без прохождения личиночной стадии (В. В. Друщиц, 1956; В. В. Друщиц, Н. Хиами, 1969, 1970; В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1974, 1975, 1976, 1982; В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, И. А. Михайлова, 1977).

В последние годы изучением внутренней структуры триасовых аммонитов успешно занимается Ю. Д. Захаров (1971, 1972, 1974, 1978). Им были изучены некоторые особенности развития гидростатического аппарата, строение и последовательность формирования цекума и фиксатора, а также других структур триасовых и меловых аммонитов.

Приведенный нами краткий обзор литературы по изучению внутреннего строения аммонитов позволяет в истории изучения выделить два периода. Первый период охватывает изучение внутреннего строения аммонитов с помощью обычного микроскопа, второй — с помощью электронного.

Внедрение в палеонтологические исследования электронного микроскопа позволило изучить текстуру, микроструктуру и ультраструктуру скелетных образований многих аммонитов. Эти исследования дают возможность более тщательно осветить биологию и уточнить систематику головоногих моллюсков.

## СТРОЕНИЕ ФРАГМОКОНА И МИКРОСТРУКТУРА СКЕЛЕТНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ПО ДАННЫМ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

В данной части работы излагаются, главным образом, новые данные касающиеся келловейских аммонитид, внутреннее строение и структура фрагмокона которых изучены очень слабо.

Материалом для исследования послужили аммониты, собранные нами из келловейских глин на левом берегу р. Оки, у с. Елатьма (Рязанская область). Изучение внутреннего строения велось на пришлифованных в медиальной плоскости раковинах, хорошая сохранность которых позволила изучить не только многие детали внутреннего строения (Е. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1976, 1977), но и степень изменчивости отдельных признаков.

### а) Семейство **CARDIOCERATIDAE** H. DOUVILLE, 1890

#### Подсемейство **CADOCERATINAE** HYATT, 1900

#### Род **Cadoceras** Fischer, 1881

Медиальное сечение протоконха эллипсоидальной формы (рис. 4в). Разница между большим и маленьким диаметрами составляет в среднем 0,12 (табл. I; все измерения даны в миллиметрах).

Стенка протоконха состоит из двух призматических слоев (табл. I, фиг. 6), один из которых около просепты, утолщается, а другой выклинивается (табл. I, фиг. 5; табл. II, фиг. 1). За просептой стенка вновь построена из двух слоев. Из них же построен и первый оборот (табл. II, фиг. 2—3).

На расстоянии 260—290° от просепты расположен первичный валик (табл. I), имеющий линзовидную форму (длина 0,21, максимальная толщина 0,04). Постепенно выклинивающийся призматический слой строит вентральную часть первичного валика. Под ним расположен перламутровый слой, с наибольшей толщиной примерно посредине валика (табл. III, фиг. 2, рис. 4г). За валиком расположен первичный пережим. Недалеко от первичного пережима в перламутровый слой вновь вклинивается призматический, который постепенно утолщается. Перламутровый слой постепенно суживается и за первичным пережимом стенка раковины состоит из наружного призматического и перламутрового слоев (табл. III, фиг. 2). Таким образом, наружный призматический слой начинается с внутренней стороны передней части валика и за валиком образует внешний слой стенки раковины (рис. 4г). Перламутровый слой, который расположен под наружным призматическим слоем, создает внутренний слой раковины конца первого и почти всего второго оборота. В конце второго или начале третьего оборота появляется третий, внутренний призматический слой. Стенка всех последующих оборотов состоит из трех слоев — наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического.

Соотношение этих слоев в конце первого и на втором обороте равно 1:1:1. Затем толщина перламутрового слоя увеличивается и уже в конце третьего оборота соотношение слоев равно 1:3,25:1 (табл. II,

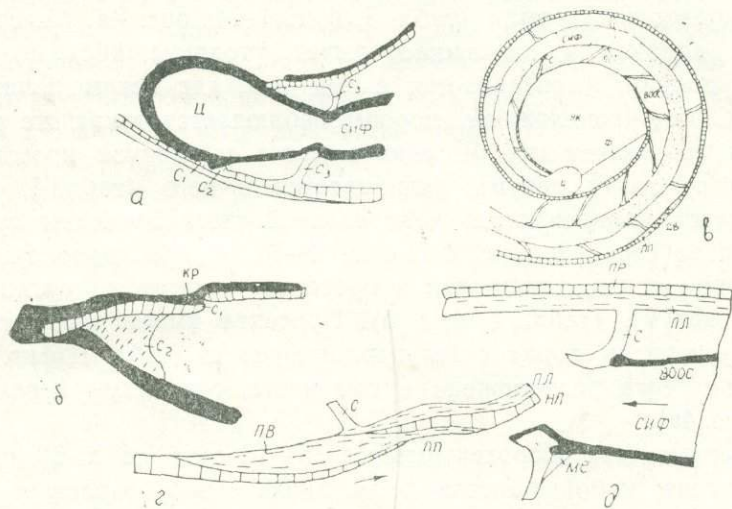


Рис. 4. Схема строения протоконха, первого оборота, первичного валика, септ и сифона (по В. В. Друщицу, Л. А. Догужаевой и Т. А. Ломинадзе, 1977) Род *Cadoceras*. Схематические разрезы:

а — цекум и начало сифона; б — деталь «а», соединение просепты со стенкой протоконха; в — медиальный разрез через протоконх и первый оборот; г — первичный валик и первичный пережим; д — строение септальной трубки на втором обороте.

Все рисунки, за исключением 4 в, сделаны по снимкам СЭМ. Обозначения; воос — внешняя органическая оболочка сифона; кр — кромка; ме — мембрана; нк — начальная камера (протоконх).

Остальные обозначения те же, что и на рисунках 2,3.

фиг. 4). На всех изученных экземплярах внутренний призматический слой выстлан тонким конхиолиновым слоем. На четвертом и пятом оборотах хорошо видна дорсальная стенка, толщина которой в 2—3 раза меньше вентральной стенки предыдущего оборота; состоит она из одного внутреннего призматического слоя. Наружный призматический и перламутровый слой выклиниваются у пупкового шва.

Фиксатор, соединяющий цекум с внутренней стенкой протоконха, имеет форму ленты, длина которой от 0,07 до 0,13 (табл. 1). В месте прикрепления фиксатора к цекуму имеется неглубокий конус.

Цекум в медиальном сечении имеет круглое или овальное сечение, вытянутое вдоль спирали; начало суживающейся части цекума охвачено просептой. Вентральная часть цекума лежит на внутренней стороне стенки протоконха. Органическая оболочка цекума и внутренней стенки протоконха сливаются. Большой диаметр ( $\text{Ц}_1$ ) цекума на 0,01—0,04 превышает малый ( $\text{Ц}_2$ ); в одном случае (экз. 1161)  $\text{Ц}_2 > \text{Ц}_1$ , у трех экземпля-



ров сечение круглое с равными ( $\Pi_1 = \Pi_2$ ) диаметрами (табл. 1, фиг. 1; рис. 3а, б, табл. 1).

Просепта прикрепляется к дорсальной стенке протоконха без резко выраженной кромки (табл. 1, фиг. 1—4; рис. 4а, б). Эта часть просепты длинная и напоминает рычаг, утолщающийся по направлению к цекуму, и соединяется с ним там, где цекум начинает сужаться. С противоположной стороны наблюдается такая же картина. Просепта составляет как бы единое целое со стенкой протоконха и, разрывая оболочку цекума, вклинивается в него (табл. I, фиг. 5). Вторая септа прикрепляется к дорсальной части просепты приблизительно на ее середине (табл. I, фиг. 2—3). С противоположной стороны вторая септа, также как и просепта, вдаётся в органическую оболочку цекума (табл. I, фиг. 5). Просепта имеет призматическую микроструктуру, а вторая септа перламутровую (табл. 1, фиг. 2—3).

Третья септа расположена в том месте, где цекум переходит в сифон (рис. 4а).

На первых двух оборотах имеется 15—16 септ (табл. 2), на третьем число септ, у большинства форм, значительно возрастает и доходит до 19—20, на четвертом — 19—21, на пятом — 22 (экз. № 1382). У экземпляра № 1132 на пятом обороте имеется 8 септ и далее расположена жилая камера. У форм с сохранившимся шестым оборотом (№№ 1137, 1139) насчитывается 19 и 16 септ. При онтогенетическом развитии индивида расстояние между септами увеличивается до 38—48 септ. Некоторая задержка наблюдается у 35 и 40 септы (рис. 5а, б).

Все септальные трубки прохоанитовые и короткие (табл. II, фиг. 5—6; табл. III, фиг. 3—4) и имеют перламутровую микроструктуру. Длина их на третьем-четвертом оборотах равна 0,07—0,10, а на пятом—0,31—0,35. Манжеты являющиеся гомологами ретрохоанитовых септальных трубок, выступают сзади и соединяются с органическим слоем сифона. Аннулярные отложения имеют вид небольшой нащепки. Органический слой, покрывающий септы, соединяется спереди и сзади с таковой сифона. Часто образуется органическая мембрана (табл. II, фиг. 5; табл. III, фиг. 4; рис. 4д).

На первом обороте сифон занимает центральное положение (рис. 4в), затем субцентральное и с середины или конца второго оборота становится вентрально-краевым. В ходе онтогенетического развития абсолютный диаметр сифона постепенно возрастает однако относительная его величина ( $C/V$ ) уменьшается. У третьей септы, там где цекум переходит в сифональный тяж, это соотношение равно (берутся средние значения) 0,54, в конце первого оборота — 0,30, на втором — 0,32, в начале третьего — 0,25, в середине третьего — 0,21, на четвертом — 0,13 (табл. 3,5).

Диаметр септальной трубки обычно меньше диаметра сифона.

Диаметр аммонителлы — 0,83—0,87 (табл. 1).

Высота оборота, измеренная через каждые полоборота, изменяется в среднем от 0,13 до 2,56. У *C. modiolae* высота оборота вначале изменяется очень медленно, а с четвертого оборота резко возрастает (табл. 4).

Показатель спирали измерялся через каждые полоборота. Величина его резко уменьшается на втором обороте; с конца второго или начала третьего оборота вновь возрастает и только на пятом-шестом оборотах начинает уменьшаться (табл. 6).

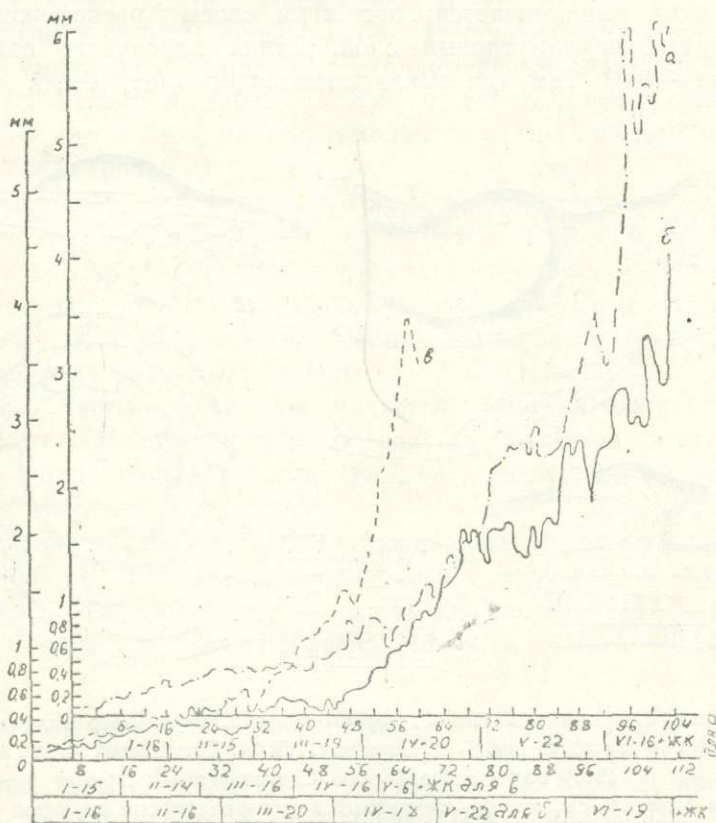


Рис. 5. Кривые расстояний между септами (по В. В. Друщину, Л. А. Догужаевой и Т. А. Ломинадзе, 1977).  
*Cadoceras (Rondiceras) tschekkini* (1139—график а, 1137—график б)  
 и *Pseudocadoceras sinuatum* (1144 — график в).

### Род *Pseudocadoceras* Вискман, 1918

Медиальное сечение протоконха эллипсоидальной формы (рис. 6е). Разница между большим и малым диаметрами в среднем 0,13 (табл. 1).

Стенка протоконха и первого оборота до первичного валика имеет призматическую микроструктуру. До прикрепления фиксатора к внутренней стенке протоконха, стенка имеет три слоя, из которых

один в два раза толще двух других вместе взятых. За местом прикрепления фиксатора стенка протоконха состоит из двух призматических слоев с вертикально расположенными кристаллами (табл. IV, фиг. I, табл. V, фиг. 2; табл. VII, фиг. I). Наружный слой тонкий, постепенно выклинивающийся за местом прикрепления просепты, а внутренний слой более толстый, из него построена стенка первого оборота. У первичного валика (табл. VIII, фиг. 6; табл. IX; рис. 6б), который расположен на расстоянии  $270-280^\circ$  (табл. I), этот призматический слой выклинивается; под этим слоем расположен толстый линзовидный перламутровый слой. Длина первичного валика  $S_{14}$ , толщина — 0,03. Там, где выклиниваются призматический и перламут-

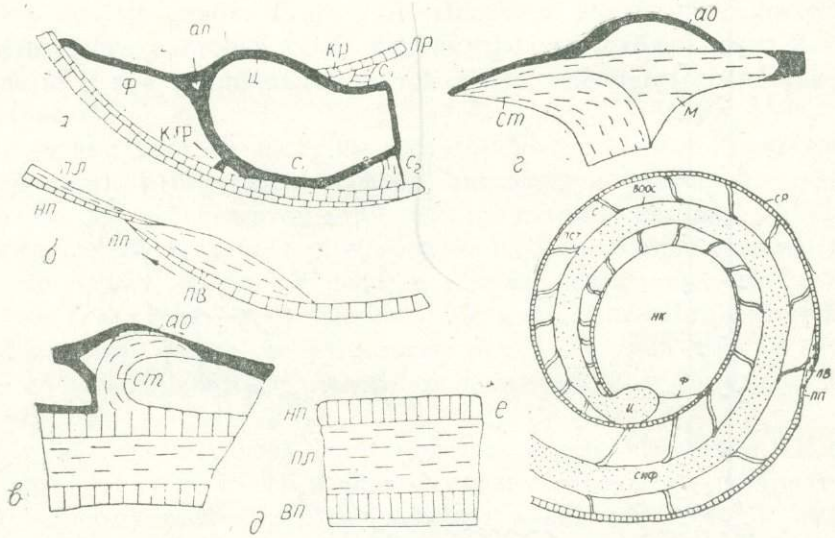


Рис. 6. Схема строения протоконха, первого оборота, первичного валика, септальной трубки и стенки раковины (по В. В. Друщину, Л. А. Догужаевой и Т. А. Ломинадзе, 1977) Род *Pseudocadoceras*. Схематические разрезы:

а — цекум и начало сифона; б — первичный валик и первичный пережим; в — строение части септальной трубки на втором обороте; г — септальная трубка, манжета и ануляные отложения; д — стенка раковины на третьем обороте; е — медиальный разрез через протоконх и первый оборот.

Обозначения: ср — стенка раковины; ст — септальные трубки; ф — длинная лента фиксатора; кф — короткая лента фиксатора, ап — апикальная полость; Остальные обозначения те же, что и на рисунках, 2, 3, 4.

ровый слой, расположен первичный пережим. За первичным пережимом стенка раковины состоит из двух слоев: наружного призматического и внутреннего — перламутрового.

Сразу же после первичного пережима оба слоя подстилаются органическими слоями (табл. IV, фиг. 6; табл. V, фиг. 1—2). Вскоре органический слой, лежащий над наружным призматическим, исчезает (табл. V, фиг. 3).

Наружный призматический слой очень толстый (табл. V, фиг. 5). У экземпляра 1146 в середине второго оборота стенка раковины имеет двухслойное строение, причем перламутровый слой вдвое толще наружного призматического (табл. VII, фиг. 3). У экземпляра 1148 внутренний призматический слой появляется в середине второго оборота (табл. XI, юнг 1—2). Этот слой тоньше двух остальных и в конце второго оборота несколько утолщается (табл. XI, фиг. 3).

На третьем-четвертом оборотах оба призматических слоя становятся почти одинаковой толщины, а перламутровый значительно утолщается (табл. V, фиг. 4; табл. VII, фиг. 4; табл. X, фиг. 5; табл. XI, фиг. 2, 4) и почти в 2—4 раза превышает толщину каждого из призматических слоев (рис. 6 д).

Фиксатор имеет вид ленты, которая прикрепляется к внутренней поверхности протоконха по дуге (табл. IV, фиг. 4). Кроме длинной ленты цекум прикрепляется к стенке протоконха еще и с помощью короткой ленты (табл. IV, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1; табл. X, фиг. 1; рис. 6а). Длина фиксатора у одних экземпляров (табл. X, фиг. 1) равна 0,07, у других (табл. IV, фиг. 1) — 0,13 (табл. 1).

Составной частью фиксатора является короткий конус, охватывающий цекум. Оболочки цекума и конуса сливаются, оставляя на апикальном конце конуса полость (рис. 6а), названную Ю. Д. Захаровым (1972) апикальной полостью.

Цекум имеет яйцевидную форму, суживающуюся по ходу роста раковины (табл. IV, фиг. 1—2). Он полностью помещен в протоконх (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1976, 1977).

Большой диаметр цекума равен 0,13—0,14, малый — 0,11 — 0,13 (табл. 1).

Вентральная часть цекума в одних случаях не соприкасается с внутренней стенкой протоконха (табл. VII, фиг. 1), а в других — лежит на ней (табл. IV, фиг. 1; табл. X, фиг. 1). Во всех изученных случаях он прикрепляется к внутренней стенке протоконха длинной и короткой лентами фиксатора. В одном случае (табл. VII, фиг. 1) связка короткой ленты фиксатора имеет сложное строение и состоит из трех нитей. Центральная нить шире остальных; от ее середины отходит другая, а третья, расположенная с левой стороны, самостоятельная.

Просепта построена из призматического слоя. На вентральной стороне она прикрепляется на довольно большом протяжении к внутренней стенке протоконха (рис. 6а), а на дорсальной стороне прикрепляется к апикальному концу протоконха. Можно констатировать, что явно выраженная кромка у изученных экземпляров отсутствует, так как не имеет свободного конца (табл. X, фиг. 2).

Все септы, начиная от третьей, имеют перламутровую микроструктуру (табл. IV, фиг. 5; табл. X, фиг. 3; табл. XI, фиг. 5—7). Начиная с первого оборота, направление септальных трубок прохоя-

Размеры первичных скелетных образований и угла первичного пережима у кадоцератин

Наименование вида	№№	Д <sup>1</sup> пр	Д <sup>2</sup> пр	Дам	Ц <sub>1</sub>	Ц <sub>2</sub>	Ф	<
<i>Cadoceras tscheffkini</i>	1133	0,53	0,38	0,83	0,14	0,10	0,10	290°
" "	1135	0,52	0,39	0,87	0,13	0,13	0,10	230°
" "	1136	0,48	0,38	0,87	0,13	0,13	0,08	280°
" "	1137	0,49	0,38	0,84	0,14	0,11	0,13	290°
" "	1139	0,50	0,39	0,87	0,11	0,11	0,11	280°
" "	1161	0,52	0,38	0,87	0,10	0,13	—	260°
" "	1382	0,48	0,38	0,84	0,10	0,12	0,09	280°
" "	2001	0,49	0,38	0,85	0,10	0,11	0,10	280°
" "	2002	0,50	0,39	0,86	0,10	0,12	—	270°
<i>Cadoceras modiolare</i>	1132	0,52	0,38	0,84	0,11	0,10	0,07	270°
<i>Cadoceras</i> sp.	1131	0,52	0,35	0,84	0,14	0,11	—	230°
" "	1384	0,52	0,36	0,85	0,14	0,11	0,08	280°
<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	1144	0,52	0,38	0,88	0,14	0,11	0,07	280°
" "	2003	0,52	0,39	0,89	0,14	0,11	0,08	280°
<i>Pseudocadoceras mundum</i>	1352	0,51	0,38	0,87	0,13	0,11	0,09	270°
" "	2004	0,50	0,39	0,86	0,14	0,11	0,09	280°
<i>Pseudocadoceras</i> sp.	1145	0,49	0,38	—	0,14	0,13	0,13	270°
" "	1146	0,55	0,40	—	0,13	0,12	—	270°
" "	1147	0,50	0,39	0,83	0,13	0,11	0,07	270°
" "	1148	0,50	0,38	0,87	0,13	0,11	0,13	270°
" "	1391	0,51	0,38	0,87	0,13	0,11	0,12	280°
" "	1392	0,54	0,39	0,89	0,13	0,10	0,13	280°
" "	2005	0,55	0,40	0,88	0,14	0,11	0,12	270°

## Изменение диаметра спирали в отягчене и число септ в обороте у кадоцератин

Наименование вида	№№	Д <sub>1</sub>	Д <sub>2</sub>	Д <sub>3</sub>	Д <sub>4</sub>	Д <sub>5</sub>	О <sub>1</sub>	О <sub>2</sub>	О <sub>3</sub>	О <sub>4</sub>	О <sub>5</sub>	О <sub>6</sub>
<i>Cadoleras tschefkini</i>	1133	1,05	1,87	3,65	7,88	—	16	16	17	17+жк		
" "	1135	1,07	2,00	4,12	—	—	16	16	15	12 част.		
" "	1136	1,05	2,00	3,75	7,80	—	16	15	20	16	16	
" "	1137	1,00	1,93	3,65	7,60	25,75	16	16	20	18	22	19+жк.
" "	1139	1,16	2,06	4,12	9,25	21,80	16	15	19	20	22	16+обл. жк.
" "	1161	1,05	1,90	3,67	8,05	—	15	16	19	19	21	8 (обл.)
" "	1382	1,05	1,89	3,69	7,80	22,20	15	16	18	20	23	
" "	2001	1,05	2,00	3,90	8,50	—	15	16	20	18	обл.	
" "	2002	1,06	1,88	3,60	7,90	—	15	15	19	19	обл.	
<i>Cadoceras modiolare</i>	1132	1,05	1,88	3,43	6,75	13,57	16	15	14	14	8+обл.	
<i>Cadoceras sp.</i>	1131	1,08	2,10	4,00	—	—	—	15	15	16+жк		
" "	1384	1,09	1,99	3,95	—	—	15	16	15	16 обл.		
<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	1144	1,05	1,96	3,76	8,71	—	15	14	16	15	6+жк	
" "	2003	1,06	2,00	3,90	8,74	14,95	15	13	16	15	8+обл.	
<i>Pseudocadoceras mundum</i>	1352	1,05	2,00	4,00	8,75	14,52	15	15	16	15	20+жк.	
" "	2004	1,10	1,95	4,00	9,00	—	16	15	16	16	ж. к.	
<i>Pseudocadoceras sp.</i>	1145	1,15	2,07	4,0	—	—	15	16	17	обл.		
" "	1146	1,15	1,96	3,83	—	—	15	16	15	обл.		
" "	1147	1,08	2,03	3,91	—	—	17	16	16	обл.		
" "	1148	1,06	1,86	3,57	—	—	—	14	15	обл.		
" "	1391	1,05	1,85	3,90	8,50	—	16	15	15	16 обл.		
" "	1392	1,10	1,90	4,00	9,02	—	17	15	16	17+жк.		
" "	2005	1,08	2,00	4,00	9,00	15,00	16	15	16	16	15+жк.	

Изменение диаметра сифона в онтогенезе у кадоцератин

Наименование вида	№№	C <sub>0</sub>	C <sub>0,5</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>1,5</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>2,5</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>3,5</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>4,5</sub>	C <sub>5</sub>
<i>Cadoceras tschefkini</i>	1133	0,08	0,08	0,08	0,11	0,13	0,14	—	0,15	0,34	—	—
" "	1135	0,08	0,08	0,11	0,13	0,14	0,17	0,25	0,28	—	—	—
" "	1136	0,07	0,08	0,10	0,13	0,14	0,17	0,22	—	0,25	0,45	—
" "	1137	0,06	0,07	0,10	0,11	0,14	0,17	0,21	0,29	0,34	0,36	0,39
" "	1139	0,07	0,07	0,08	0,11	0,14	0,18	0,27	0,28	0,45	—	0,56
" "	1161	0,07	—	0,10	0,11	0,13	0,17	0,20	0,24	0,32	0,35	—
" "	1382	0,07	0,08	0,09	0,12	0,13	0,18	0,20	0,25	0,33	0,36	—
" "	2001	0,07	0,08	0,09	0,12	0,14	0,18	0,22	—	—	—	—
" "	2002	0,07	0,07	0,10	0,11	0,14	0,17	0,23	0,36	0,40	—	—
<i>Cadoceras modiolare</i>	1132	0,06	0,10	—	0,17	0,11	0,14	—	0,21	—	0,35	—
<i>Cadoceras sp.</i>	1131	—	0,08	0,08	—	0,11	—	0,14	0,21	—	—	—
" "	1384	0,07	0,08	0,09	0,17	0,18	0,19	0,20	0,22	0,31	0,38	—
<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	1144	0,04	0,08	0,10	0,13	0,14	0,21	0,28	—	0,42	—	—
" "	2003	0,04	0,07	0,09	0,14	0,14	0,20	0,26	0,29	0,40	0,40	0,52
<i>Pseudocadoceras mundum</i>	1352	0,04	0,07	0,10	0,14	0,14	0,21	0,23	0,30	0,41	—	—
" "	2004	0,04	0,08	0,10	0,14	0,13	0,20	0,27	0,32	—	—	—
<i>Pseudocadoceras sp.</i>	1145	0,05	0,07	0,10	0,12	0,15	0,17	0,20	—	—	—	—
" "	1146	—	0,10	0,10	—	0,13	—	—	—	—	—	—
" "	1147	0,07	—	0,08	—	0,11	—	—	—	—	—	—
" "	1148	—	0,08	0,08	0,08	0,13	0,20	0,24	0,32	—	—	—
" "	1391	0,07	0,07	0,08	0,09	0,12	0,21	0,25	0,25	—	—	—
" "	1392	0,06	0,08	0,08	0,09	0,12	0,20	0,24	0,24	0,40	—	—
" "	2005	0,07	0,08	0,09	0,10	0,14	0,22	0,24	0,24	0,42	0,44	0,40

## Изменение высоты оборота в онтогенезе у кадоцератин

Наименование вида	№№	$B_0$	$B_{0,5}$	$B_1$	$B_{1,5}$	$B_2$	$B_{2,5}$	$B_3$	$B_{3,5}$	$B_4$	$B_{4,5}$	$B_5$
<i>Cadoceras tschefkini</i>	1133	0,11	0,22	0,28	0,37	0,45	0,70	1,02	1,57	2,59	—	—
" "	1135	0,13	0,22	0,29	0,39	0,53	0,58	1,20	2,10	—	—	—
" "	1136	0,14	0,24	0,32	0,36	0,52	0,71	0,99	1,55	2,35	4,00	—
" "	1137	0,13	0,22	0,29	0,38	0,52	0,70	1,00	1,40	2,48	4,05	6,00
" "	1139	0,14	0,24	0,32	0,49	0,57	0,83	1,08	1,86	3,40	5,35	7,25
" "	1161	0,13	0,24	0,29	0,36	0,45	0,70	0,99	1,54	2,59	4,25	—
" "	1182	0,14	0,25	0,32	0,37	0,50	0,70	0,98	1,58	2,62	4,50	—
" "	2001	0,10	0,23	0,30	0,35	0,45	0,75	1,00	2,02	3,10	—	—
" "	2002	0,12	0,24	0,29	0,33	0,40	0,70	0,95	1,90	3,10	—	—
<i>Cadoceras modiolare</i>	1132	0,11	0,24	0,28	0,35	0,46	0,63	0,91	1,34	1,93	3,00	7,00
<i>Cadoceras sp.</i>	1131	0,14	0,21	0,35	0,42	0,56	0,75	1,12	1,75	—	—	—
" "	1384	0,14	0,22	0,36	0,43	0,58	0,80	1,15	1,81	2,30	3,02	—
<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	1144	0,13	0,25	0,28	0,39	0,52	0,75	1,05	1,87	3,08	3,10	—
" "	2003	0,14	0,25	0,30	0,40	0,51	0,76	0,99	2,00	3,05	3,05	7,20
<i>Pseudocadoceras mundum</i>	1352	0,14	0,26	0,29	0,41	0,50	0,78	1,10	1,95	3,20	—	—
" "	2004	0,12	0,26	0,31	0,40	0,54	0,80	1,20	2,00	3,05	—	—
<i>Pseudocadoceras sp.</i>	1145	0,13	0,22	0,30	0,42	0,55	0,83	1,18	—	—	—	—
" "	1146	—	0,23	0,30	0,35	0,45	0,75	1,18	2,32	—	—	—
" "	1147	0,11	0,26	0,29	0,38	0,56	0,78	1,04	—	—	—	—
" "	1148	—	0,22	0,31	0,35	0,45	0,70	1,05	1,71	—	—	—
" "	1391	0,11	0,23	0,30	0,36	0,45	0,75	1,15	1,85	—	—	—
" "	1392	0,10	0,25	0,28	0,33	0,40	0,70	1,10	1,80	3,15	—	—
" "	2005	0,11	0,24	0,29	0,34	0,42	0,73	1,15	1,82	3,20	3,10	7,30

Изменение относительной величины сифона в онтогенезе у кадоцератин

Наименование вида	№№	C/B (0)	C/B (0,5)	C/B (1)	C/B (1,5)	C/B (2)	C/B (2,5)	C/B (3)	C/B (3,5)	C/B (4)	C/B (4,5)	C/B (5)
<i>Cadoceras tschefkini</i>	1133	0,72	0,36	0,28	0,30	0,20	0,20	—	0,09	0,13	—	—
" "	1135	0,54	0,36	0,38	0,33	0,26	0,29	0,21	0,13	—	—	—
" "	1136	0,50	0,33	0,31	0,36	0,27	0,24	0,22	—	0,10	0,11	—
" "	1137	0,46	0,31	0,34	0,28	0,27	0,24	0,22	0,21	0,14	0,08	0,06
" "	1139	0,50	0,29	0,25	0,22	0,24	0,22	0,25	0,15	0,13	—	0,07
" "	1161	0,54	—	0,34	0,30	0,29	0,24	0,20	0,15	0,14	0,08	—
" "	1382	0,50	0,32	0,28	0,32	0,25	0,25	0,20	0,15	0,12	0,08	—
" "	2001	0,70	0,34	0,30	0,34	0,31	0,24	0,22	—	—	—	—
" "	2002	0,58	0,29	0,34	0,33	0,35	0,24	0,24	0,20	0,30	—	—
<i>Cadoceras modiolare</i>	1132	0,54	0,42	—	0,48	0,24	0,30	—	0,16	—	0,12	—
<i>Cadoceras</i> sp.	1131	—	0,38	0,23	—	0,20	—	0,12	0,12	—	—	—
" "	1184	0,50	0,36	0,25	0,39	0,31	0,23	0,17	0,12	0,13	0,12	—
<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	1144	0,31	0,32	0,36	0,33	0,27	0,28	0,26	—	0,14	—	—
" "	2003	0,28	0,28	0,30	0,35	0,27	0,26	0,26	0,14	0,13	0,13	0,07
<i>Pseudocadoceras mundum</i>	1152	0,28	0,26	0,34	0,34	0,28	0,26	0,25	0,15	0,12	—	—
" "	2004	0,33	0,31	0,32	0,35	0,24	0,25	0,22	0,16	—	—	—
<i>Pseudo cadoceras</i> sp.	1145	0,38	0,32	0,33	0,28	0,27	0,20	0,17	—	—	—	—
" "	1146	—	—	0,33	—	0,29	—	—	—	—	—	—
" "	1147	0,63	—	0,28	—	0,20	—	—	—	—	—	—
" "	1148	—	0,36	0,26	0,23	0,29	0,28	0,23	0,19	—	—	—
" "	1391	0,63	0,30	0,26	0,25	0,26	0,28	0,21	0,17	—	—	—
" "	1392	0,60	0,28	0,28	0,30	0,28	0,21	0,17	0,12	—	—	—
" "	2005	0,63	0,33	0,31	0,29	0,33	0,30	0,20	0,19	—	0,14	0,07

Изменение показателя спирали в онтогенезе у кадоцератин

Наименование вида	№№	$\frac{B_1}{B_0}$	$\frac{B_{1,5}}{B_{0,5}}$	$\frac{B_2}{B_1}$	$\frac{B_{2,5}}{B_{1,5}}$	$\frac{B_3}{B_2}$	$\frac{B_{3,5}}{B_{2,5}}$	$\frac{B_4}{B_3}$	$\frac{B_{4,5}}{B_{3,5}}$	$\frac{B_5}{B_4}$	$\frac{B_{5,5}}{B_{4,5}}$
<i>Cadoceras tschefkini</i>	1133	2,55	1,68	1,61	1,89	2,27	2,24	2,54	—	—	—
" "	1135	2,23	1,77	1,83	1,49	2,26	3,62	—	—	—	—
" "	1136	2,29	1,50	1,63	1,97	1,90	2,18	2,40	2,58	—	—
" "	1137	2,23	1,73	1,79	1,84	1,92	2,00	2,48	2,89	2,41	1,85
" "	1139	2,29	2,04	1,78	1,69	1,89	2,24	3,15	2,88	2,13	1,68
" "	1161	2,23	1,50	1,55	1,94	2,20	2,20	2,62	2,76	—	—
" "	1382	2,28	1,48	1,56	1,88	1,96	2,25	2,67	2,84	—	—
" "	2001	3,00	1,52	1,50	2,14	2,22	2,69	3,10	—	—	—
" "	2002	2,41	1,34	1,37	2,12	2,37	2,70	3,26	—	—	—
<i>Cadoceras modiolare</i>	1132	2,55	1,46	1,64	1,80	1,98	2,13	2,12	2,23	3,63	—
<i>Cadoceras</i> sp.	1131	2,50	2,00	1,60	1,83	2,00	2,27	—	—	—	—
" "	1384	2,57	1,95	1,61	1,86	1,98	2,26	2,00	1,66	—	—
<i>Pseudocadoceras cuneatum</i>	1144	2,15	1,56	1,86	1,92	2,02	2,49	2,93	2,66	—	—
" "	2003	2,10	1,60	1,70	1,91	1,94	2,60	3,08	1,52	2,40	—
<i>Pseudocadoceras mundum</i>	1352	2,07	1,57	1,72	1,90	2,20	2,50	2,90	—	—	—
" "	2004	0,25	1,54	1,74	2,00	2,22	0,25	2,54	—	—	—
<i>Pseudocadoceras</i> sp.	1145	2,30	1,91	1,83	1,98	2,15	—	—	—	—	—
" "	1146	—	1,52	1,50	2,14	2,62	3,09	—	—	—	—
" "	1147	2,64	1,46	1,93	2,05	1,95	—	—	—	—	—
" "	1148	—	1,59	2,45	2,00	2,33	2,44	—	—	—	—
" "	1391	2,72	1,56	1,50	1,08	2,55	2,46	—	—	—	—
" "	1392	2,80	1,32	1,42	2,12	2,75	2,57	2,86	—	—	—
" "	2005	2,26	1,41	1,45	2,14	2,73	2,49	2,78	1,70	2,28	—

нитовое. С середины второго оборота (табл. VI, фиг. 1) все септальные трубки короткие. На третьем обороте толщина септ в 2—3 раза меньше толщины стенки раковины (табл. V, фиг. 4; табл. VI, фиг. 1). Длина септальной трубки на третьем обороте составляет 1/10 длины сифона в камере.

Сзади септальной трубки расположена манжета (табл. VI, фиг. 2—5, табл. VII, фиг. 5—6; табл. VIII, фиг. 1—5; табл. X, фиг. 4; табл. XI, фиг. 5). Длина септальной трубки чаще равна длине манжеты. Конхиолиновая оболочка сифона, прикрепленная сзади к манжете, проходит внутри септальной трубки. Передний конец септальной трубки переходит в конхиолиновую оболочку сифона, образующую органическое соединительное кольцо (рис. 6в). Органическая оболочка сифона переходит на септу, образуя, так называемые, органические мембраны. Манжета, выступающая назад, создает ложное впечатление амфиоханитового строения септальной трубки (рис. 6г). Изнутри септальной трубки на манжете расположены в виде небольшого вздутия аннулярные отложения, имеющие, по-видимому, перламутровую микроструктуру. Органическая оболочка стенки раковины выстилает септу спереди и сзади.

Толщина последней септы обычно больше предыдущих.

На первом обороте насчитывается в среднем 16 септ, на втором — 15, на третьем — 16—17, на четвертом — 15 (табл. 2). Расстояние между септами до середины третьего оборота возрастает крайне медленно — от 0,08 до 0,63, затем между 37 и 38 септами резко уменьшается (до 0,39) и затем быстро возрастает. В конце третьего оборота между 55 и 56 септами наблюдается незначительное уменьшение расстояния (между 54—55=1,15 мм; 55—56=1,30 мм; 57—58=1,45 мм) и затем расстояние между септами сильно возрастает (рис. 5в). Наблюдается характерное финальное сокращение расстояния между последними септами (табл. XXIII, фиг. 2).

Сифон занимает до середины или конца первого оборота почти центральное положение, затем субцентральное, с конца второго середины третьего — вентрально-краевое.

Оболочка цекума и сифон окрашены в желтовато-коричневый цвет, в отличие от светлых образований раковины, имеющих органический состав (табл. IV, фиг. 3).

В септальной трубке сифон несколько сжат. Абсолютный диаметр сифона в ходе онтогенеза неуклонно возрастает, однако его относительный диаметр (С/В) уменьшается. Если в начале оборота сифон занимает 0,3 высоты оборота, то на четвертом обороте лишь 0,14 (табл. 3,5).

Диаметр аммонителлы колеблется между 0,83—0,89 (табл. 1).

Высота оборота в самом начале спирали равна 0,11—0,15, в конце первого оборота—0,28—0,31, в конце второго—0,45—0,56, третьего — 1,04—1,18, четвертого—3,08 (табл. 4).

Показатель спирали резко уменьшается на втором обороте, а

в дальнейшем начинает постепенно увеличиваться до пятого оборота. Однако на пятом обороте его величина меньше, чем на предыдущем (табл. 6).

б) Семейство **KOSMOCERATIDAE** HAUG, 1887

Подсемейство **KEPPLERITINAE** TINTANT, 1963

Род **Sigaloceras** Hyatt, 1900

Медиальное сечение протоконха имеет овальную форму (табл. XVI, фиг. 1; рис. 10е). Разница между большим и малым диаметрами протоконха в среднем—0,05 (табл. 7).

Стенка протоконха и первого оборота имеют призматическую микроструктуру. До цекума в стенке выделяются два микрослоя приблизительно одинаковой толщины с вертикально расположенными призматическими кристаллами (рис. 7в). Двуслойное строение стенки раковины наблюдается до первичного валика (табл. XII, фиг. 2—4; табл. XIII, фиг. 1—4) и лишь в месте прикрепления просепты с вентральной стороны, внутренний призматический слой несколько уменьшается в толщине, а за просептой опять становится одинаковой толщины с наружным (табл. XII, фиг. 5).

Первичный валик имеет линзовидную форму, длина которого равна 0,17, толщина — 0,03 (рис. 7а; табл. XIII, фиг. 6; табл. XIV).

Внешняя часть первичного валика построена из выклинивающегося призматического слоя. Под ним расположен перламутровый слой, который постепенно утолщается, однако затем начинает сужаться и выклинивается почти одновременно с наружным призматическим слоем. До первичного пережима (табл. 7), вновь появляется призматический слой (табл. XV, фиг. 1), под которым расположен перламутровый. Толщина обоих слоев одинаковая; стенка раковины после первичного валика построена из двух слоев: наружного призматического и перламутрового (табл. XV, фиг. 2—4).

Перламутровый слой начинает постепенно утолщаться; на расстоянии  $90^\circ$  от начала второго оборота он вдвое толще призматического (табл. XV, фиг. 5); в середине второго оборота соотношение толщины слоев становится 1:3 (табл. XV, фиг. 6), однако в дальнейшем на расстоянии  $90^\circ$  от середины второго оборота соотношение становится опять 1:2 (табл. XVI, фиг. 1).

В конце второго или в начале третьего оборотов (рис. 7г) появляется внутренний призматический слой (соотношение толщины слоев — 1:3:1) и в дальнейшем стенка раковины построена из трех — наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического слоев (табл. XVI, фиг. 3—4).

Дорсальная стенка (табл. XVI, фиг. 3). раковины состоит из одного внутреннего призматического слоя, толщина которого в три раза меньше внутреннего призматического слоя предыдущего оборота. Перламутровый и наружный призматический слой дорсальной стенки выклиниваются у пупкового шва.

Фиксатор состоит из двух связок. Длинная лента (0,27) соединяет цекум по прямой линии с внутренней стенкой протоконха. Короткая лента (0,012) прикрепляет вентральную часть цекума к внутренней стенке протоконха недалеко от просепты (табл. XII, фиг. 2—3; рис. 7б).

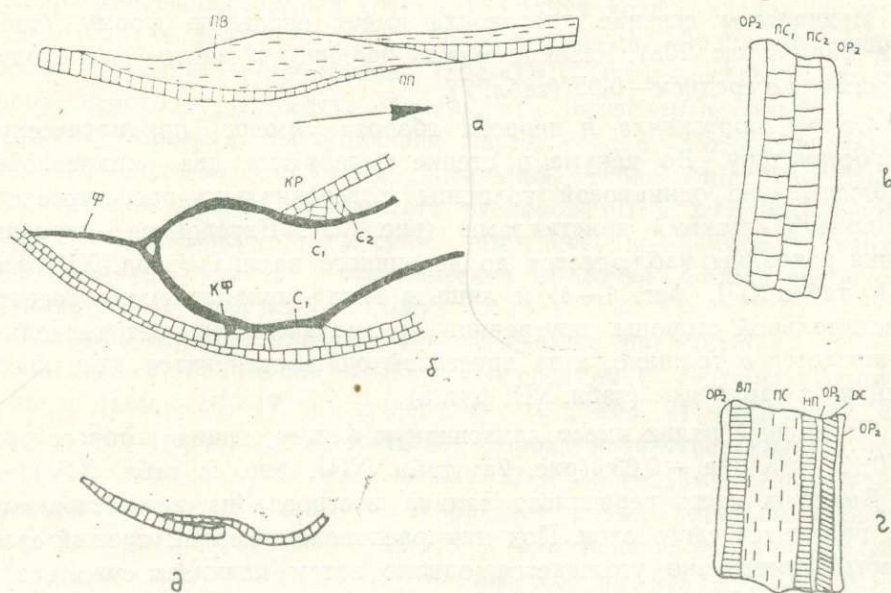


Рис. 7. Схема строения цекума, развития валика и стенки раковины.

Род *Sigaloceras*. Схематические разрезы:

а — первичный пережим и первичный валик; б — цекум и начало сифона; в — стенка протоконха около цекума; г — стенка раковины на третьем обороте; д — прижизненное повреждение. Обозначения: дс — дорсальная стенка, ор — органический слой. Остальные обозначения те же, что и на рисунках 2,3,4,6.

Длинная лента фиксатора у цекума имеет вид неглубокого конуса, частично охватывающего его.

Оболочка цекума, сифон, длинная и короткая ленты фиксатора имеют желтовато-коричневую окраску.

Цекум яйцевидной формы, вытянутой вдоль трубки раковины (табл. 7). Вентральная часть цекума лежит на внутренней стенке протоконха и прикрепляется к ней с передней стороны просепты, а с задней — короткой лентой фиксатора.

Просепта на дорсальной стороне прикрепляется к утолщенному апикальному концу кромки (табл. XII, фиг. 2, 4, 6). Ширина просепты от кромки до цекума одинаковая; цекум окружен органической

оболочкой. С вентральной стороны наблюдается любопытная картина. Как мы уже отмечали, стенка протоконха с вентральной стороны состоит из двух призматических слоев. Внутренний слой у просепты утолщается (табл. XII, фиг. 5); из части утолщенного призматического слоя строится просепта. Таким образом, просепта тесно связана со стенкой протоконха и имеет призматическую микроструктуру.

Вторая септа, которая также как и просепта состоит из призматических микрокристаллов, тоньше просепты и расположена на близком расстоянии от нее. Начиная от третьей, все септы имеют перламутровую микроструктуру.

На первом обороте насчитывается 10—11 септ, на втором — 10, третьем — 11—12, четвертом — 10—11, пятом — 9; у одного экземпляра (№ 1110) на шестом обороте 5 септ и далее расположена жилая камера; у второго (№ 1109) — 7 септ и дальше раковина обломана (табл. 8). Изменение расстояния между септами (экз. № 1110) выражено на графике (рис. 8г). Вначале возрастание расстояния идет сравнительно постепенно, между 32 и 33 септами (середина четвертого оборота) расстояние уменьшается, а затем вновь быстро увеличивается.

Септальные трубки прохоанитовые и короткие. На втором обороте (табл. XVI, фиг. 5—6; рис. 9а). септальные трубки сопровождаются манжетами, которые перекрывают их и выступают сзади. Задняя часть манжеты длиннее самой септальной трубки. Органическая оболочка сифона охватывает манжету спереди и сзади. Септальные трубки и манжеты, как и сами септы, имеют перламутровую микроструктуру. Аннулярные отложения, по-видимому, отсутствуют. Муральная часть септы прикрепляется к стенке раковины с помощью органического слоя, охватывающего септу спереди и сзади (табл. XVI, фиг. 2). Кристаллы перламутрового слоя септы расположены перпендикулярно к кристаллам перламутрового слоя стенки раковины.

На последующих оборотах выступающая сзади часть манжеты постепенно укорачивается, и, начиная с третьего оборота, между манжетой и органической оболочкой сифона по всей длине манжеты наблюдается узкая полоса аннулярных отложений (табл. XVII, фиг. I, 4; рис. 9б).

Структура аннулярных отложений, по всей вероятности, перламутровая (табл. XVII, фиг. 2—3).

На четвертом обороте длина септальных трубок равна 0,14, на пятом — 0,22, составляя  $1/10$ — $1/15$  длины сифона в камере.

Сифон является естественным продолжением цекума (табл. XII, фиг. 4; табл. XIII, фиг. 5). За цекумом он сжат в первые две септы. На первом обороте сифон занимает почти центральное положение, на втором — субцентральное, на третьем — вентрально-краевое, но вплот-

вую к вентральной стенке примыкает примерно с середины третьего оборота. Относительный диаметр сифона в начале спирали равен 0,54—0,60, в конце первого оборота — 0,25, до четвертого оборота его диаметр составляет 0,20, на пятом обороте 0,15 высоты (табл. 9, 11).

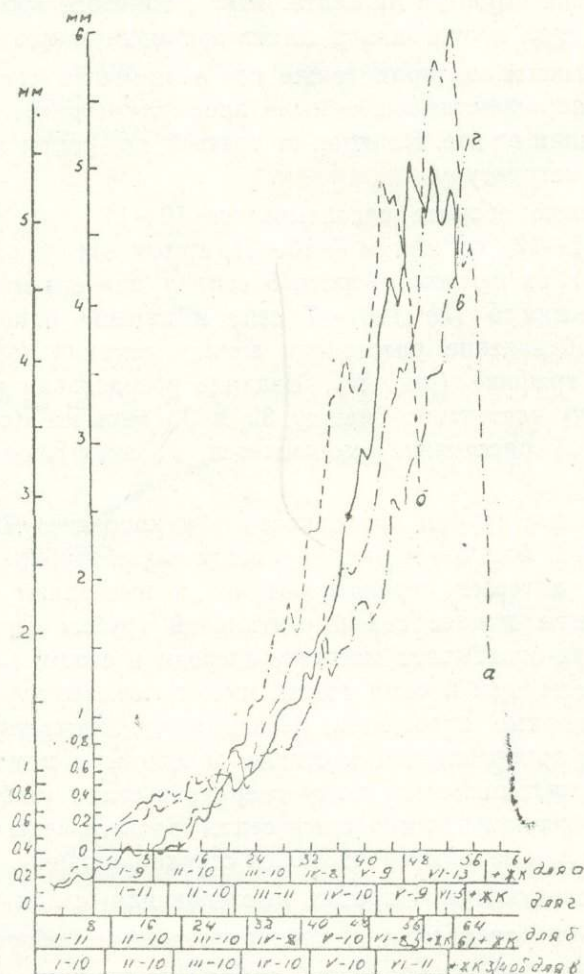


Рис. 8. Кривые расстояния между септами (по В. В. Друшцу, Л. А. Догужаевой и Т. А. Ломинадзе, 1977). *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *jason* (1142—график а, 1140—график б, 1141—график в) и *Sigaloceras enodatum* (1110—график г).

Внутренние обороты представителей рода *Sigaloceras* обладают довольно высокими наружными бугорками. Они образованы за счет изгибов всех слоев стенки раковины: наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического, причем перламутровый слой по толщине в несколько раз превышает каждый из призматических слоев (табл. XVII, фиг. 5—6; табл. XVIII, фиг. 1—5), при этом на вер-

шинах бугорков и между бугорками соотношение слоев постоянное. Дорсальная стенка, сигалоцерасов, в отличие от представителей рода *Kosmoceras*, перекрывает бугорки, следуя их очертанию. Толщина дорсальной стенки в углублениях между бугорками сильно возрастает и превышает толщину наружного призматического слоя почти в восемь раз (рис. 9в).

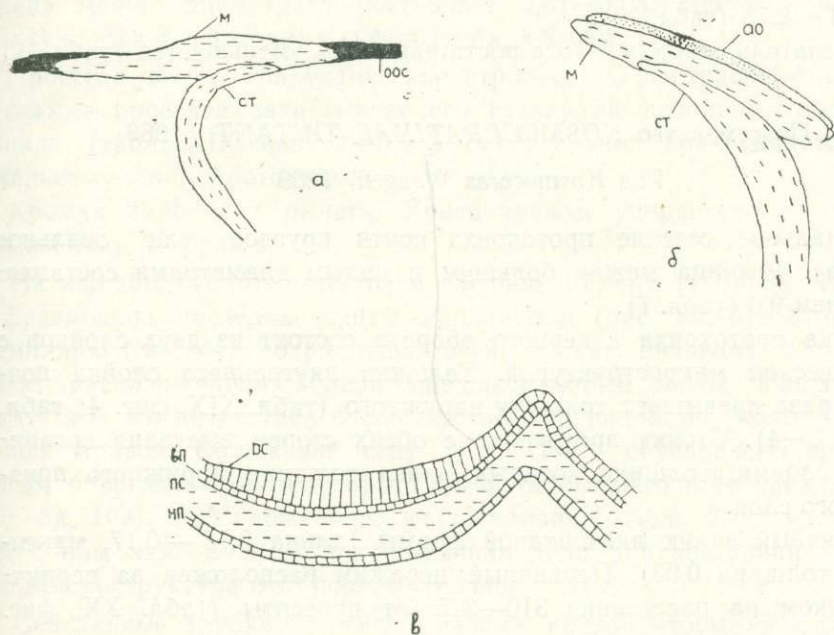


Рис. 9. Схема строения септальных трубок и бугорков. Род *Sigaloceras*.

Схематические разрезы:

а — септальная трубка и манжета на втором обороте; б — септальная трубка, манжета и аннулярные отложения на третьем обороте; в — строение вентрального бугорка. Обозначения: оос — органическая оболочка сифона. Остальные обозначения те же, что и на рисунках 2,3,4,6,7.

Основание полых бугорков, так же как и в случае описанных Эрбеном (Н. Erben, 1972) космоцерасов, часто отделено от остальной части раковины проксимальными частями внутреннего призматического слоя. Дорсальная часть этого слоя следует очертанию бугорков (табл. XVIII, фиг. 1).

Септы прикреплены к стенке раковины между бугорками (табл. XVIII фиг. 5).

На втором экземпляре (№ 1109) в начале четвертого оборота (около 35 септы) и начале пятого (между 41 и 42 септами) при  $D=3,5$ , наблюдается два повреждения раковины, залеченные при жизни, причем на расстоянии по направлению к протоконху  $280^\circ$  наблюдается сближение двух септ. Вновь построенная часть раковины

прикреплялась изнутри на некотором расстоянии к обломанному краю и после сравнительно резкого изгиба шла по кривой, характерной для положения вентральной стенки (рис. 7д).

Диаметр аммонителлы 0,85, первого оборота — 0,96 — 0,97, второго — 1,88 — 1,90, третьего — 3,35 — 3,40, четвертого — 5,90 — 6,00, пятого — 11,0 — 11,50 (табл. 7).

Высота оборота в начале спирали — 0,10 — 0,11, на пятом обороте — 2,70 — 2,75 (табл. 10).

Показатель спирали в ходе роста раковины уменьшается (табл. 12).

## Подсемейство *KOSMOCERATINAE* TINTANT, 1963

### Род *Kosmoceras* Waagen, 1869

Медиальное сечение протоконха почти круглое или овальное (рис. 10а). Разница между большим и малым диаметрами составляет в среднем 0,6 (табл. 7).

Стенка протоконха и первого оборота состоит из двух слоев с призматической микроструктурой. Толщина внутреннего слоя почти в три раза превышает толщину наружного (табл. XIX, фиг. 4; табл. XX, фиг. 3—4). Стенка протоконха с обеих сторон выстлана органическими слоями, толщина которых равна толщине наружного призматического слоя.

Первичный валик линзовидной формы (длина 0,15 — 0,17, максимальная толщина 0,03). Первичный пережим расположен за первичным валиком на расстоянии 310—315° от просепты (табл. XX, фиг. 2; табл. XXII, фиг. 1; табл. 7).

За первичным пережимом стенка раковины построена из двух слоев — наружного призматического и внутреннего — перламутрового. Толщина слоев примерно равная (табл. XX, фиг. 6; табл. XXI, фиг. 1). С середины второго оборота перламутровый слой сильно утолщается (табл. XXI, фиг. 2). В конце второго оборота появляется и третий — внутренний призматический слой (табл. XXI, фиг. 3; рис. 10д).

Толщина перламутрового слоя на третьем и четвертом оборотах почти в 7—8 раз превышает толщину призматических слоев (табл. XXI, фиг. 4—6; табл. XXII, фиг. 2—3).

Наружный призматический слой третьего оборота перекрывается дорсальной стенкой, которая состоит лишь из одного внутреннего призматического слоя. Наружный призматический и перламутровый слои выклиниваются у пупкового шва. Слой дорсальной стенки в два раза толще наружного призматического слоя стенки предыдущего оборота. На предыдущих оборотах дорсальная стенка, по-видимому, отсутствует.

На некоторых образцах наблюдаются прижизненные повреждения внутренней стенки раковины (рис. 10в).

Фиксатор состоит из двух лент — длинной и короткой. Длина длинной ленты довольно изменчива и колеблется от 0,11 до 0,24 (табл. 7). Фиксатор соединяет по прямой линии цекум с внутренней стенкой протоконха (табл. XIX, фиг. 1). Короткая лента прикрепляет вентральную часть цекума к стенке протоконха.

Цекум имеет эллипсоидальную форму. Размеры цекума изменяются в следующих пределах:  $C_1=0,11-0,14$ ,  $C_2=0,08-0,10$  (табл. 7). Разница между диаметрами составляет 0,01—0,05. Цекум у первой септы сужается и переходит в сифон (табл. XX, фиг. 1).

Просепта имеет призматическое строение. С вентральной стороны цекума просепта захватывает его стенку на довольно большой площади (табл. XIX, фиг. 2—3), а с дорсальной прикрепляется к апикальному концу протоконха.

Кромка имеет вид рычага. Конец кромки упирается в стенку цекума (табл. XX, фиг. 5).

На каждом обороте имеется в среднем 10 септ (табл. 8). В конце фрагмента последние септы сближаются (рис. 8а, б). У одного экземпляра (№ 1144) сохранилась очень тонкая половина последней септы, расположенная вблизи предшествующей септы. Расстояние между септами возрастает очень быстро, что видно по резко возрастающей кривой. Сближение септ (экз. 1142) обусловлено прижизненным повреждением раковины в области бывшего в то время устья (рис. 8а, 10в), расположенного на расстоянии около  $270^\circ$ , и связанным с ним замедленным подтягиванием тела для постройки новых септ. Микроструктура септ перламутровая.

Септальные трубки с самого начала прохонитовые и короткие (табл. XIX, фиг. 5—6), однако их абсолютная длина в процессе роста возрастает. На третьем обороте длина септальной трубки равна 0,10, на четвертом — 0,14, на пятом — у вентральной стенки 0,43, на внутренней стороне — 0,32. Выступающая сзади септальных трубок часть манжеты очень короткая. Аннулярные отложения расположены почти на всем протяжении септальных трубок и имеют по-видимому, перламутровую микроструктуру.

Передняя часть септальной трубки переходит в конхиолиновую оболочку сифона. Органическая оболочка сифона переходит на септу.

Сифон занимает центральное положение на первом обороте, субцентральное на втором, вентральное на третьем и только с четвертого оборота — вентрально-краевое. В связи с тем, что расстояние между септами довольно большое в начале спирали, сифон расположен в камерах по хорде, а не по дуге (рис. 10б), как у большинства других аммонитов (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1977).

Как и у других аммонитов, в процессе роста диаметр сифона у космоцерасов увеличивается, однако его относительная величина ( $C/V$ ) уменьшается (табл. 9, 11).

Раковины космоцерасов имеют довольно крупные наружные бугорки. Каждый бугорок (рис. 10г) полый и построен из двух слоев; внутренний призматический слой выстилает основание бугорка, отделяя его полость от жилой камеры. Дорсальная стенка следующего оборота образует между двумя бугорками слегка провисающий мостик, который опирается на их вершины и не следует изгибам бугорков.

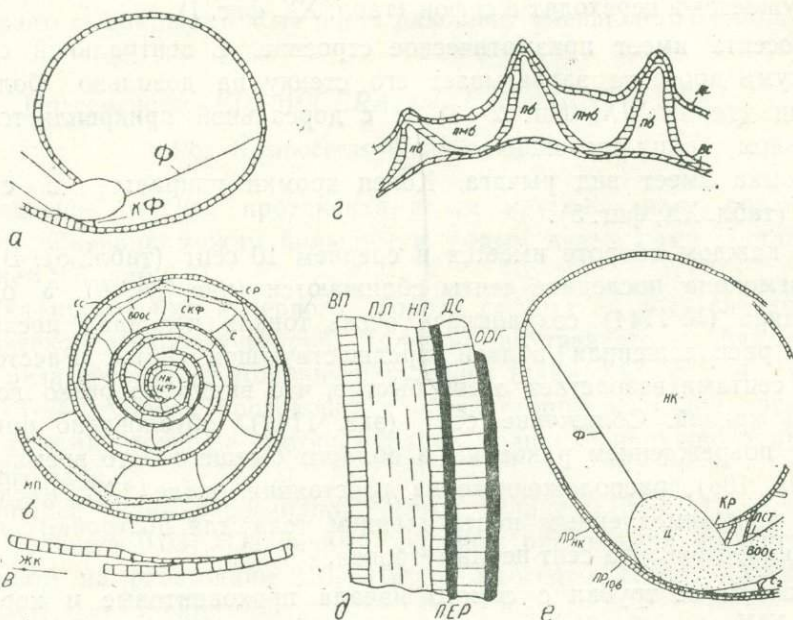


Рис. 10. Схема строения протоконха, стенки раковины и бугорков (по В. В. Друщизу, Л. А. Догужаевой и Т. А. Ломинадзе, 1977)

Род *Kosmoceras*. Схематические разрезы:

- а — протоконх; б — медиальный разрез; в — прижизненное повреждение; г — строение вентральных бугорков; д — строение стенки раковины на третьем обороте.

Род *Sigaloceras*. Схематический разрез:

- е — протоконх и начало спирали. Обозначения: пр-призматический слой; мп — место повреждений, орг — органический слой; пб — полость бугорка; пмб — полость между бугорками; пер — периострак. Остальные обозначения те же, что и на рисунках 2,3,4,6,7,9.

По Эрбену (Н. Erben, 1972) у *K. (Kosmoceras) spinosum* (Sow.) бугорки, как и стенка раковины построены из трех слоев, однако все три слоя следуют очертаниям бугорков.

По-видимому, способ образования бугорков неодинаковый для всех космоцерасов.

Размеры первичных скелетных образований и угла первичного пережима у космоцератид

Таблица 7

Наименование вида	№№	Д <sup>1</sup> <sub>пр</sub>	Д <sup>2</sup> <sub>пр</sub>	Д <sub>ам</sub>	Ц <sub>1</sub>	Ц <sub>2</sub>	Ф	<
<i>Kosmoceras jason</i>	1140	0,39	0,34	0,80	—	—	0,12	315°
" "	1141	0,42	0,38	0,85	0,11	0,10	0,11	315°
" "	1142	0,46	0,40	0,85	0,11	0,10	0,13	315°
" "	1106	0,43	0,39	0,84	0,10	0,08	0,21	315°
" "	1152	0,45	0,40	0,85	0,11	0,10	0,14	315°
" "	2101	0,45	0,39	0,84	0,10	0,10	0,14	315°
<i>Kosmoceras sp.</i>	1101	0,42	0,39	0,80	0,13	0,08	0,24	315°
" "	1102	0,45	0,39	0,81	0,14	0,10	—	315°
" "	1103	0,40	0,35	0,76	—	—	—	315°
" "	1104	0,49	0,39	0,80	—	—	—	315°
" "	1105	0,49	0,39	0,83	0,13	0,08	0,14	315°
" "	2102	0,47	0,39	0,81	0,12	0,08	0,15	315°
<i>Sigaloceras enodatum</i>	1153	0,48	0,38	0,83	0,12	0,08	0,15	315°
" "	1110	0,46	0,41	0,85	0,10	0,08	0,27	315°
" "	2103	0,45	0,40	0,85	0,10	0,09	—	315°
<i>Sigaloceras sp.</i>	1154	0,47	0,42	0,85	0,10	0,08	0,26	315°
" "	1155	0,45	0,40	0,86	0,10	0,09	0,27	315°
" "	1156	0,46	0,41	0,85	0,10	0,08	0,27	315°
" "	2104	0,45	0,41	0,87	0,10	0,08	0,26	315°
" "	2105	0,47	0,42	0,86	0,10	0,09	0,27	315°

Таблица 8

Изменение диаметра спирали в онтогенезе и число сегт в обороте у космоцератид

	№№	Д <sub>1</sub>	Д <sub>2</sub>	Д <sub>3</sub>	Д <sub>4</sub>	Д <sub>5</sub>	О <sub>1</sub>	О <sub>2</sub>	О <sub>3</sub>	О <sub>4</sub>	О <sub>5</sub>	О <sub>6</sub>
<i>Kosmoceras jason</i>	1140	1,00	1,80	3,88	7,25	15,10	11	10	10	8	10	8,5
"    "	1141	0,90	1,75	3,20	6,00	12,90	10	11	10	10	11	11
"    "	1142	0,98	1,85	3,40	6,00	10,00	9	10	10	9	9	13+жк
"    "	1106	0,92	1,77	3,25	6,00	—	12	11	10	10	6+жк	
"    "	1152	0,98	1,84	3,40	6,60	14,50	12	11	10	9	10+жк	
"    "	2101	0,93	1,80	3,45	6,50	—	10	11	10	10	обл.	
<i>Kosmoceras sp.</i>	1101	0,91	1,75	3,25	6,32	—	12	11	10	9	8+обл.	
"    "	1102	0,90	1,70	3,00	5,50	—	11	12	11	10	10 обл.	
"    "	1103	0,86	1,60	2,86	5,10	9,25	9	10	13	12	10	4 обл.
"    "	1104	0,98	1,83	3,55	6,05	—	10	11	11	9	9 жк	
"    "	1105	0,95	1,90	3,50	6,50	—	11	9	10	9	4	
"    "	2102	0,90	1,90	3,40	6,15	12,0	11	10	10	10	9+жк	
<i>Sigaloceras enodatum</i>	1153	0,96	1,90	3,45	6,55	—	11	10	11	10	обл.	
"    "	1110	0,96	1,85	3,35	5,90	11,0	11	10	11	10	9	5+жк
"    "	2103	0,95	1,95	3,40	5,85	11,0	10	11	11	11	—	
<i>Sigaloceras sp.</i>	1154	0,97	1,90	3,40	6,00	11,50	11	11	10	11	9+жк	
"    "	1155	0,96	1,89	3,35	5,90	11,0	11	10	11	10	10+жк	
"    "	1156	0,97	1,88	3,40	5,95	—	11	11	11	11	обл.	
"    "	2104	1,00	1,90	3,40	6,00	—	11	11	11	11	обл.	
"    "	2105	0,95	1,86	3,40	5,95	—	11	11	11	11	обл.	

Изменение диаметра сифона в онтогенезе у космоцератид

Таблица 9

Наименование вида	№№	C <sub>0</sub>	C <sub>0,5</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>1,5</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>2,5</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>3,5</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>4,5</sub>	C <sub>5</sub>
<i>Kosmoceras jaso</i>	1140	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
" "	1141	0,03	0,04	0,04	0,04	0,04	0,07	0,08	0,10	0,10	0,17	0,25
" "	1142	0,07	0,06	0,06	0,08	—	0,15	0,10	0,26	0,28	0,41	0,56
" "	1106	0,06	0,06	0,07	0,08	—	—	0,11	0,17	0,20	0,31	—
" "	1152	0,07	0,07	0,08	0,09	0,10	0,15	0,15	0,17	0,22	—	—
" "	2101	0,06	0,07	0,07	0,08	0,10	0,10	0,12	0,15	0,20	—	—
<i>Kosmoceras sp.</i>	1101	0,04	0,07	—	0,11	0,13	0,15	0,18	0,22	0,32	0,46	—
" "	1102	0,07	0,07	0,07	0,10	0,10	0,14	—	0,20	0,21	0,25	—
" "	1103	—	—	—	—	—	0,07	—	0,08	0,44	0,18	0,21
" "	1104	—	—	—	—	—	—	0,05	—	0,25	—	0,47
" "	1105	—	—	—	—	0,14	0,18	0,21	0,24	0,25	—	—
" "	2102	0,07	0,07	0,08	0,11	0,15	0,16	0,20	0,24	0,24	0,25	—
<i>Sigaloceras enodatum</i>	1153	0,06	0,06	0,07	0,11	0,15	0,18	0,21	0,25	0,27	0,30	—
" "	1110	0,06	0,07	0,07	0,10	0,11	0,15	0,18	0,21	0,24	0,27	0,30
" "	2103	—	—	—	—	0,11	0,12	0,20	0,21	—	—	—
<i>Sigalocera sp.</i>	1154	0,06	0,07	0,07	0,01	0,12	0,14	0,19	0,21	0,25	0,27	0,43
" "	1155	0,06	0,06	0,06	0,10	0,12	0,14	—	—	—	—	—
" "	1156	0,06	0,07	0,08	0,11	0,12	0,14	0,18	0,22	0,25	—	—
" "	2104	0,6	0,6	0,7	0,11	0,13	0,15	0,18	—	—	—	—
" "	2105	0,6	0,6	0,8	0,11	0,12	0,14	0,19	0,22	—	—	—

Таблица 10

Изменение высоты оборота в онтогенезе у космоцератид

Наименование вида	№№	$B_0$	$B_{0,5}$	$B_1$	$B_{1,5}$	$B_2$	$B_{2,5}$	$B_3$	$B_{3,5}$	$B_4$	$B_{4,5}$	$B_5$
<i>Kosmoceras jason</i>	1140	0,13	0,20	0,27	0,40	0,50	0,75	1,25	1,45	2,05	3,13	4,60
" "	1141	0,10	0,20	0,30	0,34	0,47	0,65	0,90	1,22	1,70	2,75	4,42
" "	1142	0,10	0,26	0,30	0,37	0,50	0,67	0,87	1,22	1,50	2,05	3,00
" "	1106	0,10	0,21	0,28	0,36	0,48	0,65	0,83	1,13	1,54	2,14	—
" "	1152	0,11	0,23	0,29	0,39	0,50	0,66	0,93	1,20	1,55	—	—
" "	2101	0,11	0,25	0,30	0,38	0,50	0,71	0,98	1,22	1,60	—	—
<i>Kosmoceras sp.</i>	1101	0,10	0,21	0,27	0,35	0,43	0,63	0,87	1,23	1,76	2,62	—
" "	1102	0,10	0,20	0,28	0,35	0,43	0,59	0,77	1,06	1,37	1,95	—
" "	1103	0,11	0,19	0,26	0,35	0,49	0,57	0,79	1,04	1,37	1,68	2,59
" "	1104	0,11	0,21	0,28	0,38	0,48	0,66	0,84	1,20	1,47	2,00	—
" "	1105	0,10	0,21	0,28	0,36	0,52	0,70	0,87	1,23	1,68	—	—
" "	2102	0,11	0,20	0,27	0,37	0,53	0,68	0,90	1,25	1,70	2,15	—
<i>Sigaloceras enodatum</i>	1153	0,11	0,21	0,29	0,40	0,55	0,72	0,89	1,25	1,75	2,20	—
" "	1110	0,11	0,21	0,28	0,36	0,48	0,62	0,80	1,06	1,47	1,98	2,70
" "	2103	0,10	0,21	0,30	0,33	0,50	0,65	0,80	1,10	1,52	2,15	—
<i>Sigaloceras sp.</i>	1154	0,11	0,20	0,30	0,38	0,50	0,65	0,85	1,10	1,50	2,00	2,75
" "	1155	0,10	0,21	0,28	0,38	0,48	0,65	—	—	—	—	—
" "	1156	0,11	0,20	0,31	0,37	0,47	0,65	0,80	1,15	1,55	—	—
" "	2104	0,11	0,20	0,30	0,39	0,49	0,66	0,82	—	—	—	—
" "	2105	0,11	0,20	0,32	0,36	0,46	0,67	0,81	1,15	—	—	—

Таблица 11

Изменение относительной величины сифона в онтогенезе у космоцератид

Наименование вида	№№	C/B (0)	C/B (0,5)	C/B (1)	C/B (1,5)	C/B (2)	C/B (2,5)	C/B (3)	C/B (3,5)	C/B (4)	C/B (4,5)	C/B (5)
<i>Kosmoceras jason</i>	1140	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
" "	1141	0,30	0,20	0,13	0,12	0,14	0,12	0,08	0,08	0,05	0,06	0,05
" "	1142	0,70	0,25	0,20	0,22	—	0,22	0,23	0,21	0,19	0,20	0,19
" "	1106	0,60	0,29	0,25	0,22	—	—	0,13	0,15	0,13	0,14	—
" "	1152	0,63	0,30	0,27	0,23	0,20	0,22	0,16	0,14	0,14	—	—
" "	2101	0,54	0,28	0,23	0,21	0,20	0,14	0,12	0,12	0,12	—	—
<i>Kosmoceras sp.</i>	1101	0,40	0,33	—	0,31	0,30	0,24	0,21	0,18	0,18	0,18	—
" "	1102	0,70	0,35	0,25	0,29	0,23	0,23	—	0,19	0,15	0,15	—
" "	1103	—	—	—	—	—	0,12	—	0,07	0,10	0,10	0,08
" "	1104	—	—	—	—	—	—	0,17	—	0,17	—	—
" "	1105	—	—	—	—	0,27	0,25	0,24	0,15	0,15	—	—
" "	2102	0,64	0,35	0,30	0,30	0,28	0,24	0,22	0,19	0,13	0,15	—
<i>Sigaloceras enodatum</i>	1153	0,54	0,28	0,24	0,27	0,27	0,25	0,23	0,20	0,15	0,15	—
" "	1110	0,55	0,33	0,23	0,27	0,23	0,21	0,23	0,20	0,20	0,15	0,15
" "	2103	—	—	—	—	0,22	0,18	0,25	0,19	—	—	—
<i>Sigaloceras sp.</i>	1154	0,54	0,35	0,23	0,28	0,24	0,22	0,22	0,19	0,16	0,15	0,15
" "	1155	0,60	0,28	0,21	0,26	0,25	0,21	—	—	—	—	—
" "	1156	0,54	0,35	0,25	0,29	0,25	0,21	0,22	0,19	0,16	—	—
" "	2104	0,54	0,30	0,23	0,28	0,27	0,23	0,22	—	—	—	—
" "	2105	0,54	0,30	0,25	0,31	0,26	0,21	0,23	0,19	—	—	—

Изменение показателя спирали в онтогенезе у космоцератид

Таблица 12

Наименование вида	№№	$\frac{B_1}{B_0}$	$\frac{B_{1,5}}{B_{0,5}}$	$\frac{B_2}{B_1}$	$\frac{B_{2,5}}{B_{1,5}}$	$\frac{B_3}{B_2}$	$\frac{B_{3,5}}{B_{2,5}}$	$\frac{B_4}{B_3}$	$\frac{B_{4,5}}{B_{3,5}}$	$\frac{B_5}{B_4}$	$\frac{B_{5,5}}{B_{4,5}}$
<i>Kosmoceras jason</i>	1140	2,20	1,62	1,80	1,87	2,05	1,95	2,00	2,15	2,24	2,16
” ”	1141	3,00	1,70	1,56	—	1,91	1,88	1,89	2,25	2,54	2,45
” ”	1142	3,00	1,42	1,67	1,81	1,74	1,82	1,72	1,68	2,00	2,21
” ”	1106	2,80	1,71	1,71	1,75	1,75	1,79	1,86	1,89	—	—
” ”	1152	2,63	1,69	1,72	1,69	1,86	1,81	1,65	—	—	—
” ”	2101	2,73	1,52	1,66	1,87	1,96	1,71	1,73	—	—	—
<i>Kosmoceras</i> sp.	1101	2,70	1,66	1,59	1,80	2,02	1,95	2,02	2,13	—	—
” ”	1102	2,80	1,75	1,54	1,65	1,79	1,80	1,78	—	—	—
” ”	1103	2,36	1,84	1,88	1,63	1,54	1,83	1,85	1,62	1,89	—
” ”	1104	2,55	1,81	1,81	1,74	1,75	1,82	1,75	1,75	—	—
” ”	1105	2,70	1,71	1,93	1,94	1,67	1,75	1,95	—	—	—
” ”	2102	2,50	2,00	1,80	1,70	1,80	1,90	1,90	—	—	—
<i>Sigaloceras enodatum</i>	1153	2,65	1,90	1,89	1,80	1,69	1,75	1,95	1,76	—	—
” ”	1110	2,55	1,71	1,71	1,72	1,67	1,71	1,84	1,87	1,84	2,27
” ”	2103	3,00	1,57	1,66	1,97	1,60	1,69	1,90	1,95	—	—
<i>Sigaloceras</i> sp.	1154	2,72	1,90	1,66	1,71	1,70	1,85	1,76	1,81	1,83	—
” ”	1155	2,80	1,80	1,71	1,71	—	—	—	—	—	—
” ”	1156	2,81	1,85	1,51	1,75	1,70	1,88	1,93	—	—	—
” ”	2104	2,73	1,95	1,63	1,69	1,67	—	—	—	—	—
” ”	2105	2,90	1,80	1,44	1,86	1,76	1,72	—	—	—	—

Высота оборотов в начале спирали ( $B_0$ ) составляет 0,10—1,18, в конце первого оборота ( $B_1$ ) равна 0,27—0,30, в конце второго ( $B_2$ ) — 0,43 — 0,52, в конце третьего — 0,74 — 1,03, в конце четвертого — 1,37—2,05 (табл. 10).

Показатель спирали изменяется в среднем от 0,28 до 1,87 (табл. 12).

Диаметр аммонителлы равен в среднем 0,83, первого оборота — 0,93, второго — 1,77, третьего — 3,30, четвертого — 6,0 (табл. 7,8).

### ЛОПАСТНАЯ ЛИНИЯ

Форма септ отображает форму заднего конца тела аммонита. Эволюция же лопастных линий определяется развитием прикрепительной мускулатуры (Ю. Н. Попов, 1959), что было необходимым, по-видимому, при повышении способности реактивной локомоции в процессе роста животного. Кроме того, усложнение лопастной линии в процессе онтогенеза усиливает и прочность стенки раковины против изменений гидростатического давления в связи со способностью аммонита перемещаться на все большие вертикальные расстояния.

Таким образом, развитие лопастных линий указывает на развитие самого животного и поэтому является наиболее надежным признаком для таксономии и построения филогенетических связей.

#### а) Семейство **CARDIOCERATIDAE** H. DOUVILLÉ, 1890

##### Подсемейство **CADOCERATINAE** HYATT, 1900

Род *Cadoceras* Fisch. На рисунке 11 изображен ход онтогенетического развития лопастной линии *Cadoceras* (*Rondiceras*) *tschefkini* (d'Orb.). При толщине оборота 0,65 мм линия имеет пять лопастей: V (которая в свою очередь уже разделена на две симметричные лопасти  $V_1V_1$ ), пупковую (U), первую пупковую ( $U^1$ ), внутреннюю боковую (I) и спинную (D). Формула лопастной линии при этой толщине имеет такой вид ( $V_1V_1$ )UU<sup>1</sup>:ID (обр. 1108).

При  $T=0,72$  мм в вершине внутреннего седла (I/D) появляется неглубокая лопасть  $I^1$ , а все остальные лопасти начинают углубляться.

При  $T=0,95$  мм в вершине седла ( $U^1/I$ ) появляется умбиликальная лопасть  $U^2$ , которая имеет прищовное положение. Формула лопастной линии: ( $V_1V_1$ ) UU<sup>1</sup> $\dot{U}^2$ II<sup>1</sup>D.

При  $T=1,1$  мм лопасть  $U^2$  смещается на наружную сторону, а  $I^1$  становится довольно глубокой. Новые элементы в строении лопастной линии не появляются. Формула: ( $V_1V_1$ ) UU<sup>1</sup> $U^2$ :II<sup>1</sup>D.

При  $T=2$  мм на внешней стороне оборота в вершине седла ( $U^2/I$ ) появляется лопасть  $U^3$ . Появляются добавочные лопасти и в вершине седла  $U^1/U^2$ . Формула: ( $V_1V_1$ ) UU<sup>1</sup> $U^2\dot{U}^3$ II<sup>1</sup>D.

При  $T=2,8$  мм лопасть  $U^3$  делится на две симметричные лопасти ( $U^3_1U^3_1$ ), одна из которых смещается на наружную, а другая на внутреннюю сторону раковины. Лопасть  $U$  принимает неясно треугольное очертание. Формула:  $(V_1V_1) UU^2U^3_1:U^3_1I^1D$ .

В дальнейшем все лопасти и седла начинают усложняться добавочными элементами, а лопасть  $I^1$  становится одинаковой длины с лопастью  $I$ .

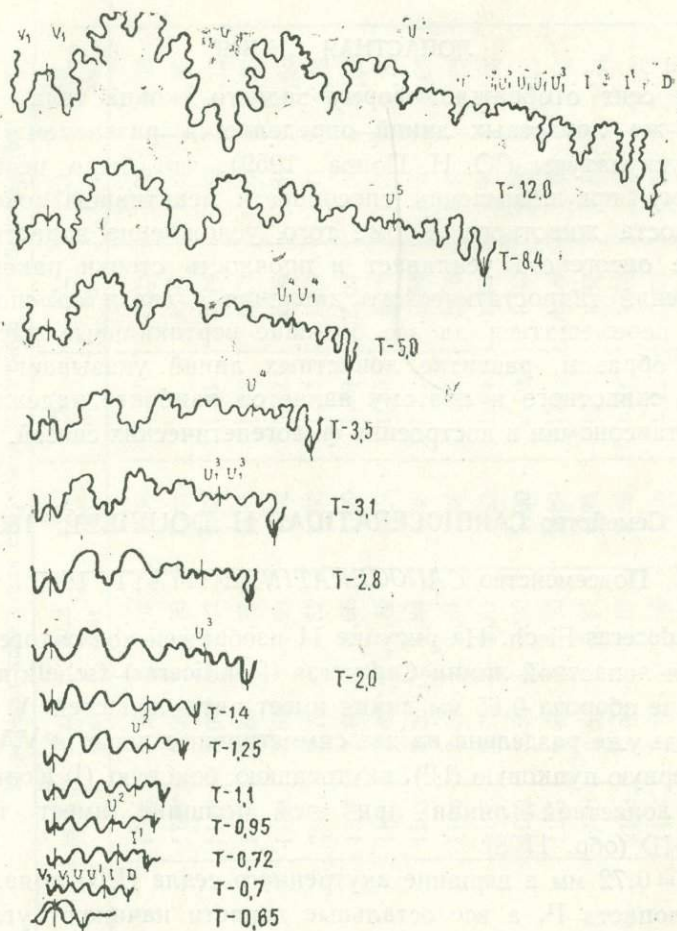


Рис. 11. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Cadoceras (Rondiceras) tschefkini* (d'Orb.), обр. 1108, р. Ока, у с. Елатъма, средний келловей (увелич. от 20 до 2)

При  $T=3,5$  мм в вершине седла ( $U^3_1/U^3_1$ ) появляется лопасть  $U^4$ , которая при данной толщине оборота имеет пришовное положение. Лопасть  $U$  имеет отчетливо трехраздельную форму. Характерная особенность кадоцератин — широкое и двураздельное седло  $U^1/U^2$  при этой толщине

оборота уже довольно хорошо выражено. Формула лопастной линии  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3_1\dot{U}^4U^3_1\Pi^1D$  является характерной для всего подсемейства кадоцератин. В дальнейшем для отдельных родов развитие лопастной линии в онтогенезе идет по-разному.

При толщине оборота  $T=5$  мм лопасть  $U^4$  разделяется на две симметричные лопасти  $(U_1^4U_1^4)$ , одна из них находится на внешней стороне раковины, а другая на внутренней. Седло  $I/I^1$  становится двураздельным. Формула:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3_1U^4_1:U^4_1U^3_1\Pi^1D$ .

При  $T=6,3$  мм наблюдается усложнение отдельных элементов лопастной линии, однако, новые лопасти не возникают.

При  $T=8,4$  мм в вершине седла  $U_1^4/U_1^4$  возникает лопасть  $U^5$ , которая имеет пришовное положение.

Формула:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3_1U^4_1\dot{U}^5U^4_1U^3_1\Pi^1D$ .

И, наконец, при  $T=12$  мм лопасть  $U^5$  разделяется на две симметричные лопасти  $U_1^5:U_1^5$  и в вершине седла  $U^1/U^2$  возникает еще одна добавочная лопасть. Конечная формула лопастной линии *Cadoceras* (*Rondiceras*) *tschefkini* (d'Orb.) имеет вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3_1U^4_1U_1^5:U^5_1U^4_1U^3_1\Pi^1D$ .

На рисунке 12 дана картина онтогенетического развития лопастной линии вида *C. (Cadoceras) modiolare* (d'Orb.) (обр. 1064). В отличие от вышеописанного вида, возникшая на шве в вершине седла  $U^3_1/U^3_1$  лопасть  $U^4$  (здесь лопастная линия имеет формулу, характерную для всего подсемейства), смещается на наружную сторону и после этого разделяется на две симметричные, не вполне обособленные лопасти  $(U^4_1U^4_1)$ , а  $U^3_1$ , которая в начале расположена на внутренней стороне раковины, занимает пришовное положение. Формула:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3_1(U^4_1U^4_1)\dot{U}^3_1\Pi^1D$ .

У вида *C. (C.) elatmae* (Nick.) (рис. 13, 14) усложнение лопастной линии заканчивается в момент возникновения  $(U^4_1U^4_1)$  и формула имеет вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3_1U^4_1:U^4_1\dot{U}^3_1\Pi^1D$ .

Другой представитель данного подсемейства *Longaeviceras* (рис. 16) развивается по типу *C. (C.) elatmae* (Nik.), однако, в отличие от него в вершине седла  $U^1/U^2$ ; возникает лишь одна добавочная лопасть. Формула:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3_1U^4_1:U^4_1U^3_1\Pi^1D$ .

Род *Pseudocadoceras* Buck. Развернут *P. cuneatum* (Sas.) (обр. 1107). Не вдаваясь в подробное описание развития лопастной линии в онтогенезе, отметим, что при  $T=5$  мм, т. е. в конце раковины, формула лопастной линии имеет вид формулы рода *Longaeviceras* при  $T=5,5$  мм за исключением того, что у *Longaeviceras* (рис. 16) при этой толщине оборота в вершине седла  $U^1/U^2$  добавочная лопасть отсутствует. Формула конечной линии вида *P. cuneatum* (Sas.):  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3_1\dot{U}^4U^3_1\Pi^1D$  (рис. 17).

Род *Vertumniceras* Buck. Развернуты *V. vertumnum* (Leck.) (обр. 33); *V. mariae* (d'Orb.) (обр. 30).

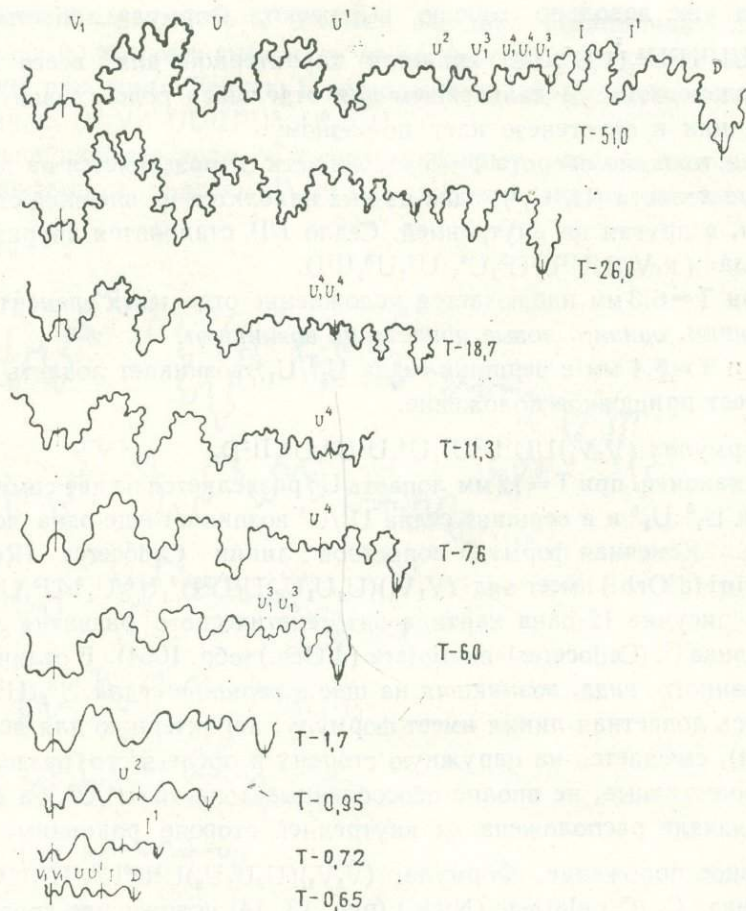


Рис. 12. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Cadoceras (Cadoceras) modiolare* (d'Orb.), обр. 1064, р. Ока, у с. Елатьма, нижний келловей (увелич. от 20 до 2).

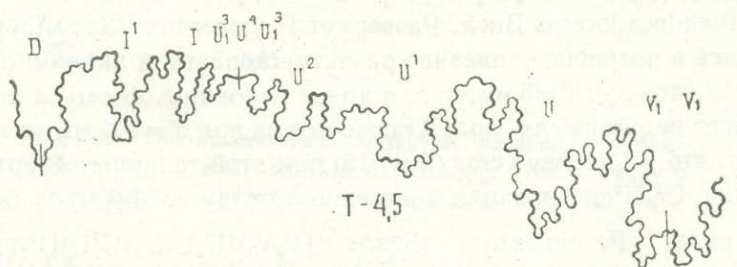


Рис. 13. Лопастная линия *Cadoceras (Cadoceras) elatmae* (Nik.), обр. 1045, р. Черек Балкарский, нижний келловей (увелич. 6).

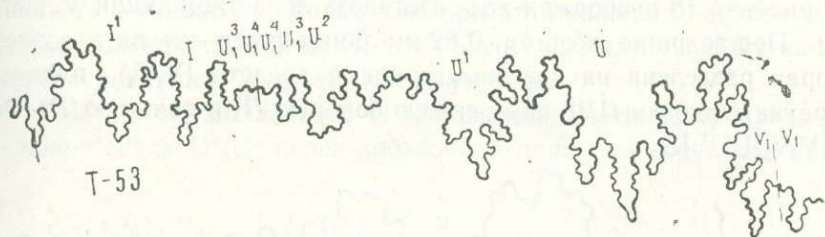


Рис. 14. Лопастная линия *Cadoceras (Cadoceras) elatmae* (Nik.), обр. 1070, р. Ока, у с. Елатьма, нижний келловей (увелич. 2).

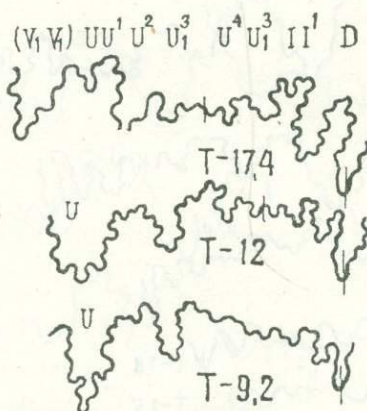


Рис. 15. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Cadoceras (Cadoceras) frearsi* (d'Orb.), обр. 1084, р. Ока, у с. Елатьма, нижний келловей (увелич. от 20 до 11).

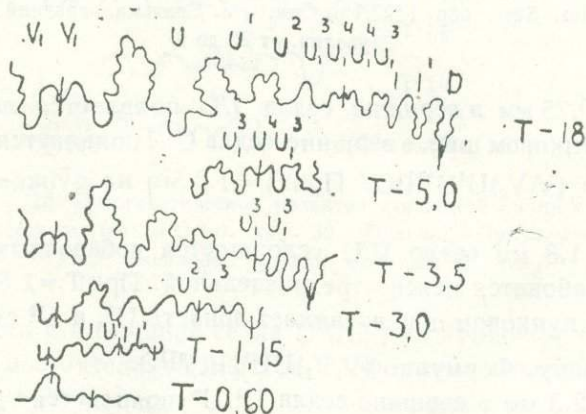


Рис. 16. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Longaeviceras* sp., обр. T/805, Новая Земля, верхний келловей.

На рисунке 18 изображен ход онтогенеза лопастной линии *V. taigae* (d'Orb.). При толщине оборота 0,62 мм линия имеет уже пять лопастей V (которая разделена на две симметричные лопасти ( $V_1V_1$ ), пупковую (U), первую пупковую ( $U^1$ ), внутреннюю боковую (I) и спинную (D). Формула:  $(V_1V_1)UU^1:ID$ .

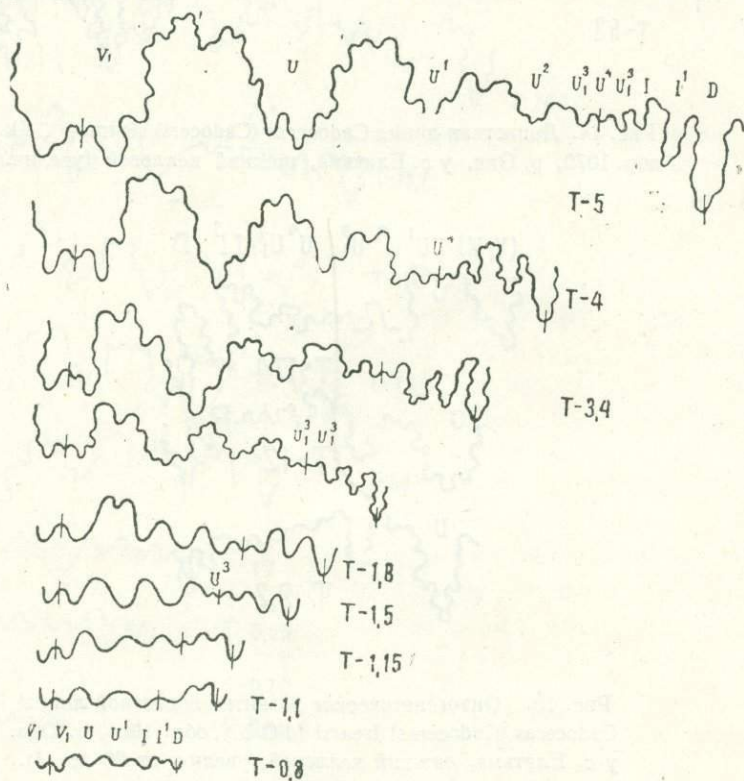


Рис. 17. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Pseudocadoceras cuneatum*. Sas., обр. 1107, р. Ока, у с. Елатьма, средний келловей (увелич. от 20 до 2)

При  $T=0,75$  мм в вершине седла  $I/D$  появляется лопасть  $I^1$ . При  $T=1$  мм на пупковом шве, в вершине седла  $U^1/I$  появляется новая лопасть  $U^2$ . Формула:  $(V_1V_1)U^1U^2I^1D$ . При  $T=1,3$  мм на пупковом шве появляется  $U^3$ .

При  $T=1,8$  мм седло  $V/U$  усложняется добавочными лопастями, а лопасть  $U$  становится неясно трехраздельной. При  $T=1,85$  мм в вершине седла  $U^2/I$  на пупковом шве возникает лопасть  $U^3$ , а  $U^2$  смещается на наружную сторону. Формула:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3I^1D$ .

При  $T=2,3$  мм в вершине седла  $U^1/U^3$  появляется добавочная лопасть, характерная для всех кадоцератин.

При  $T=3$  мм, в вершине седла  $I/I^1$  также появляется добавочная лопасть.

До  $T=3,3$  мм новые самостоятельные элементы в строении лопастной линии не возникают; однако уже при этой толщине лопасть  $U^3$  делится на две симметричные лопасти  $U^3_1, U^3_2$  одна из них находится на наружной стороне раковины, а другая на внутренней.

При  $T=4,5$  мм лопасть  $U$  становится отчетливо трехраздельной. В вершине седла  $U^1/U^2$  перед добавочной лопастью возникает новая доба-

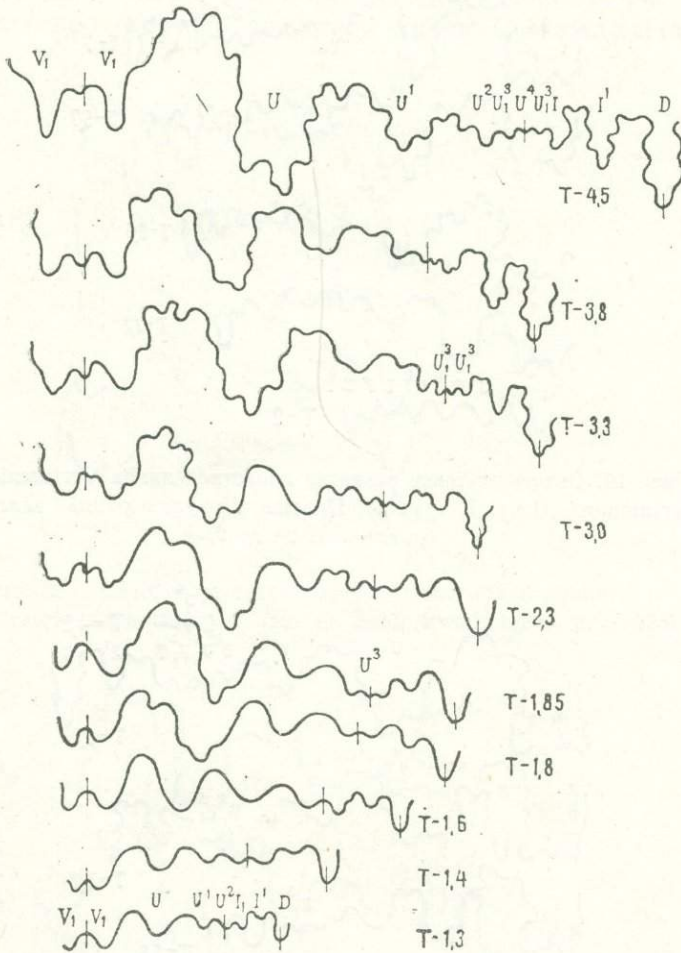


Рис. 18. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Vertumnisceras magiae* (d'Orb.), обр. 30, Польша, Лукув, верхний келловей (увелич. от 20 до 2).

вочная лопасть и в вершине седла  $U^3_1/U^3_2$  на пупковом шве закладывается новая самостоятельная лопасть  $U^4$ . Формула конечной линии вида:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3_1U^4U^3_1I^1D$ .

На рисунке 19 изображен онтогенез лопастной линии у *V. vertumnisc* (Lesc.). У этого вида конечная формула имеет такой же вид, что и

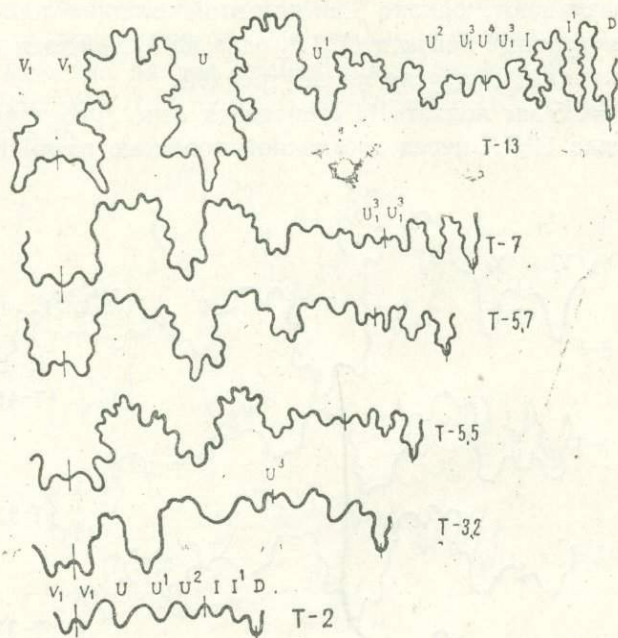


Рис. 19. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Vertumnigeras vertumnus* (Le sk.), сср. 33, Польша, Лукув, верхний келловей (увелич. от 20 до 2).

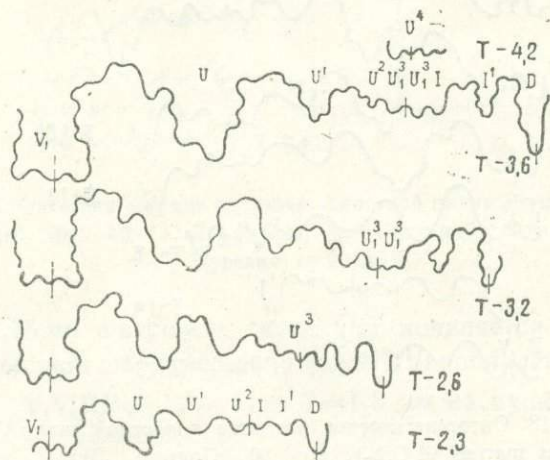


Рис. 20. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), обр. 31, Польша, Лукув, верхний келловей (увелич. от 20 до 2).

у *V. mariae* (d'Orb.), однако необходимо отметить, что закладка новых лопастей в этом случае происходит при гораздо большей толщине оборотов, чем у других изученных форм.

Род *Quenstedtoceras* Hyatt. Развернут *Q. lamberti* (Sow.). Началь-

ные стадии развития полностью повторяют ступени, пройденные представителями рода *Vertumniceras*. На рис. 20 (обр. 31) изображен ход онтогенетического развития лопастной линии до появления  $U^3_1U^3_1$ . В дальнейшем при  $D=4,2$  мм на пупковом шве появляется лопасть  $U^4$  и конечная формула линии имеет вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3_1U^4U^3_1\Pi D$ .

Сходная картина онтогенетического развития лопастной линии наблюдается и у вида *Quenstedtoceras henrici* Douv. (обр. 45, рис. 22).

Онтогенетическое развитие лопастной линии *Quenstedtoceras* было

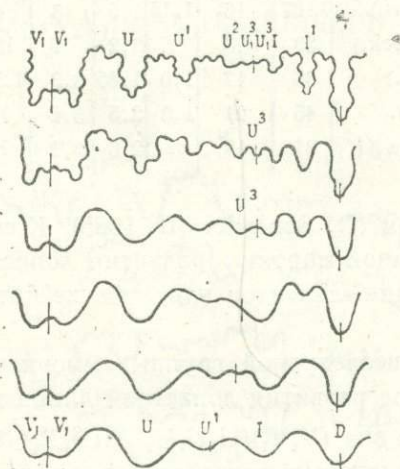


Рис. 21. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.) (по О. Schindewolf, 1965, рис. 275).

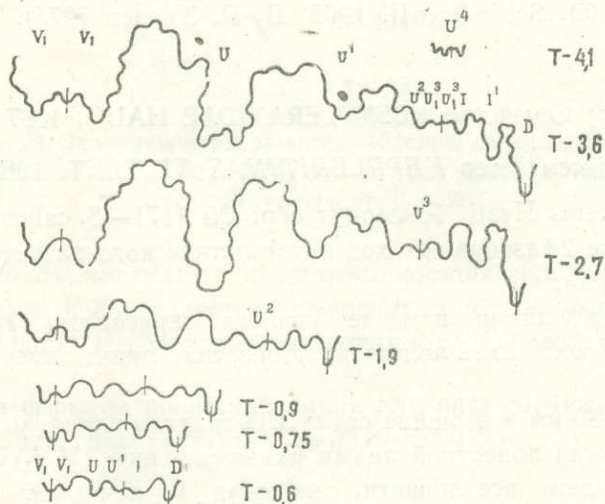


Рис. 22. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Quenstedtoceras henrici* Douv., обр. 45, Польша, Лукув, верхний келловей (увелич. от 20 до 2).

Таблица 13

Толщина оборотов, при которой закладываются новые лопасти (в мм)

В и д ы	№№ обр.	№№ рис.	Л о п а с т и							
			U <sup>2</sup>	U <sup>3</sup>	U <sup>3</sup> U <sup>3</sup> <sub>1</sub>	U <sup>4</sup>	U <sup>4</sup> U <sup>4</sup> <sub>1</sub>	U <sup>5</sup>	U <sup>5</sup> U <sup>5</sup> <sub>1</sub>	I <sup>1</sup>
<i>Longaeviceras</i> sp.		15	1,8	2,7	3,5	5,5	8	—	—	1,12
<i>Cadoceras</i> ( <i>Rondiceras</i> ) <i>tschefkini</i> (d'Orb.)	1108	10	0,95	2,0	2,8	3,5	5	8,4	12	0,72
<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>modiolare</i> (Luid.)	1064	11	1,5	1,7	6	7,6	26	—	—	0,85
<i>Pseudocadoceras</i> <i>cuneatum</i> (Sas.)	1107	16	1,15	1,5	3	4	—	—	—	0,80
<i>Vertumniceras</i> <i>vertumnum</i> (Leck.)	33	18	?	3,2	7	13	—	—	—	?
<i>Vertumniceras</i> <i>mariae</i> (d'Orb.)	30	17	1,0	1,85	3,3	4,5	—	—	—	?
<i>Quenstedtoceras</i> <i>henrici</i> Douv.	45	21	1,0	2,5	3,6	?	—	—	—	0,75
<i>Quenstedtoceras</i> <i>lamberti</i> (Sow.)	31	19	?	2,6	3,2	?	—	—	—	?

изучено и Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1965). К сожалению, этот исследователь не дает полной картины развития лопастной линии, но все же видно, что усложнение элементов идет тем же путем, что и в наших случаях (рис. 21).

Таким образом, у исследуемой группы аммонитов наблюдается совершенно идентичный ход развития лопастной линии в онтогенезе до стадии, когда линия имеет вид  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3U^4U^3U^1I^1D$ .

В дальнейшем у некоторых родов лопастная линия незначительно изменяется.

У представителей подсемейства *Cardioceratinae* усложнение лопастной линии на ранних стадиях развития идет аналогичным с кадоцератинами путем (O. Schindewolf, 1965, В. Г. Князев, 1975).

#### б) Семейство *KOSMOCERATIDAE* HAUG, 1887

##### Подсемейство *KEPPLERITINAE* TINTANT, 1963

Род *Sigaloceras* Hyatt. Развернут обр. № 1171—*S. calloviense* (Sow.).

На рисунке 23 изображен ход онтогенетического развития лопастной линии этого вида.

Первые две линии нам не удалось зарисовать. Третья линия ( $T=0,65$  мм) имеет пять лопастей. Лопастная линия имеет такой вид:  $(V_1V_1)UU^1ID$ .

При  $T=0,80$  мм в вершине седла  $I/D$  закладывается маленькая лопасть  $I^1$ . Формула лопастной линии принимает вид:  $(V_1V_1)UU^1I^1D$ .

В дальнейшем все лопасти, включая  $I^1$ , начинают углубляться, внутренняя боковая лопасть  $I$  смещается к шовной линии. Формула линии:  $(V_1V_1)UU^1I^1D$ .

При  $T=2,25$  мм расположенная на пупковом шве лопасть  $I$  делится

на две симметричные лопасти  $I_1I_1$ ; одна из них смещается на наружную сторону оборота, а другая на внутреннюю. Лопасть  $U$  принимает трехконечную форму. Формула лопастной линии при данной толщине имеет такой вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1:I_1I^1D$ .

При  $T=4,8$  мм седла  $U/U^1$  и особенно  $U^1/I_1$  сильно расширяются и в вершине седла  $U^1/I_1$  образуется характерная для кепплеритин добавочная лопасть, разделяющая данное седло на две части. На наружной стороне оборота, в вершине седла  $I_1/I_1$  образуется новая лопасть  $I^2$ . Формула принимает вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1I^2:I_1I^1D$ .

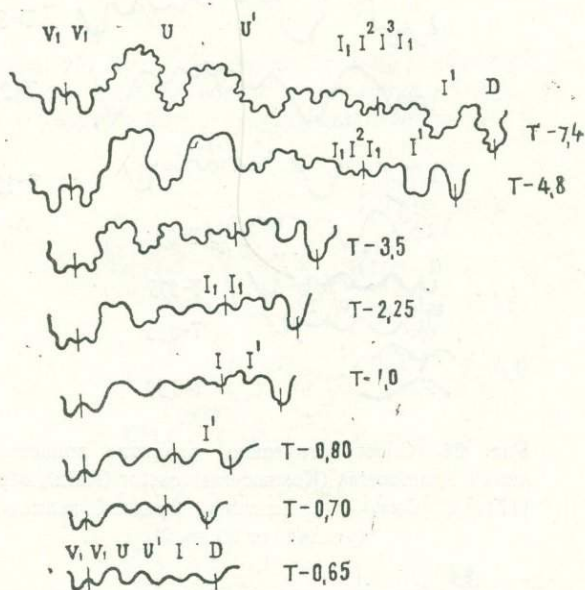


Рис. 23. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Sigaloceras calloviense* (Sow.), обр. 1171, р. Ока, у с. Елатьма, нижний келловей (увелич. от 20 до 2).

В дальнейшем все седла и лопасти становятся сильно зазубренными. В вершине седла  $I^1/D$  образуется уплощение, а у пупкового шва появляется новая лопасть  $I^3$ . Лопасть  $U$  становится одинаковой длины с лопастью  $V$ .

Конечная формула лопастной линии для вида *Sigaloceras calloviense* (Sow.) имеет такой вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1I^2I^3:I_1I^1D$ .

#### Подсемейство *KOSMOCERATINAE* HAUG, 1887

Род *Kosmoceras* Waagen. Развернуты: обр. 1174—*Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *caster* (Rein.); обр. № 1173—*K.* (*Gulielmiceras*) *medea* Call.; обр. № 1172—*K.* (*G.*) *gulielmii* (Sow.).

У вида *K. (K.) castor* (Rein.) первые две линии сливаются у пупкового шва (рис. 24). Третья линия ( $T=0,65$  мм) состоит из пяти лопастей. Формула лопастной линии при данной толщине оборота имеет такой вид:  $(V_1V_1) UU^1I^2D$ .

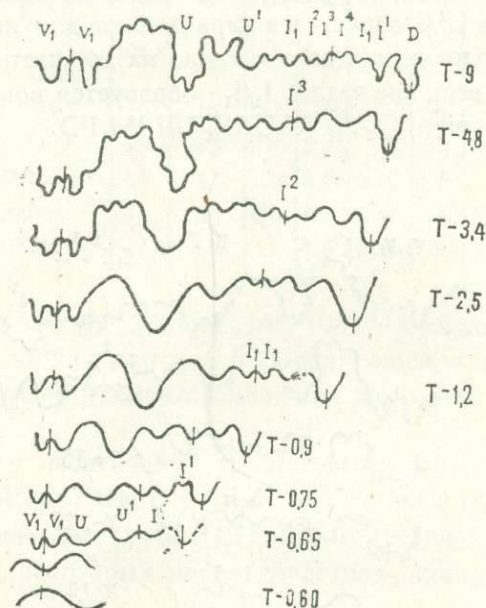


Рис. 24. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Kosmoceras (Kosmoceras) castor* (Rein), обр. 1174, р. Ока, у с. Елатьма, средний келловей (увелич. от 20 до 2).

При  $T=0,75$  мм в вершине седла  $I/D$  появляется лопасть  $I^1$ . В дальнейшем все лопасти начинают постепенно углубляться. При  $T=0,9$  мм внутренняя боковая лопасть  $I$  смещается в сторону пупкового шва. Формула:  $(V_1V_1) UU^1I^1D$ .

При  $T=1,2$  мм лопасть  $I$  делится на две симметричные лопасти  $I_1:I_1$ .

До  $T=3,4$  мм существенных изменений в строении лопастной линии не происходит. При  $T=3,4$  мм лопасти и седла начинают усложняться добавочными элементами. Умбиликальная лопасть  $U$  становится трехночной; в вершине седел  $U/U^1$  и  $U^1/I_1$  появляются добавочные маленькие лопасти, разделяющие эти седла на две части. У пупкового шва, на внешней стороне оборота, появляется новая лопасть  $I^2$ . Формула лопастной линии принимает такой вид:  $(V_1V_1) (U_2U_1U_2) U^1I_1I^2:I_1I^1D$ .

При  $T=4,8$  мм в вершине седла  $I^2/I_1$ , на пупковом шве появляется еще одна лопасть  $I^3$ . Формула лопастной линии принимает вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2) U^1I_1I^2I^3:I_1I^1D$ . В дальнейшем лопасть  $I^3$  смещается к наружной стороне оборота, а с внутренней стороны появляется новая лопасть

$I^4$ . Конечная формула вида имеет такой вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1I^2I^3:I^4I_1I^1D$  (см. также рис. 25).

Аналогичным путем идет развитие лопастной линии (рис. 26, 27) у видов *K. (G.) medea* Call. и *K. (G.) gulielmii* (Sow.). Во всех этих случаях конечная формула имеет такой же вид, что и в случае *Kosmoceras (Kosmoceras) castor* (Rein.).

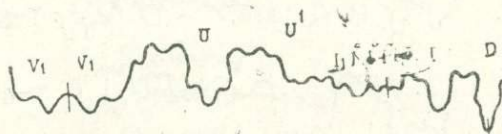


Рис. 25. Лопастная линия *Kosmoceras (Kosmoceras) castor* (Rein.), обр. 174, Северный Кавказ, р. Аварское Койсу, средний келловей (увелич. 4)

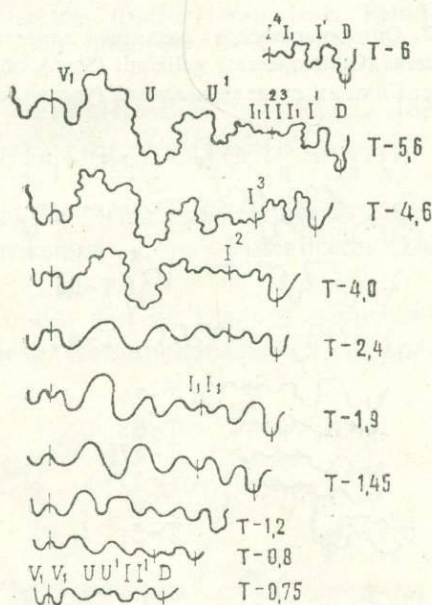


Рис. 26. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Kosmoceras (Gulielmiceras) medea* Call., обр. 1170, р. Ока, у с. Елатьма, средний келловей (увелич. от 20 до 2).

Онтогенез лопастной линии космоцератид на примере *Sigaloceras epodatum* (Nik.) был изучен Бринкманном (R. Brinkmann, 1929б, рис. 1) и на примерах *Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.) и *K. (K.) cf. aculeatum* (Eiclw.) Шиндевеольфом (O. Scindewolf, 1965, рис. 271—273). Этими авторами охарактеризованы только начальные стадии развития лопастной линии.

Наиболее детально онтогенез лопастной линии видов *Sigaloceras enodatum* (Nik.) и *K. (G.) jason* (Rein.) был охарактеризован А. А. Шевыревым (1960, рис. 2—3). Наши наблюдения полностью подтверждают выводы этого исследователя (рис. 28, 29).

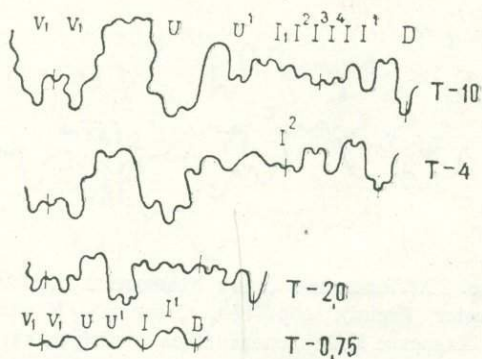


Рис. 27. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Kosmoceras (Guliemiceras) guliemiceras* (Sow.), обр. 1172, р. Ока, у с. Елатьма, средний келловей (увелич. от 20 до 2).

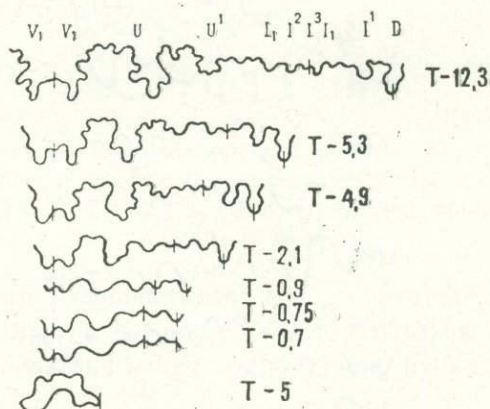


Рис. 28. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Sigaloceras enodatum* (Nik.), (по А. А. Шевыреву, 1960, рис. 2).

Сравнивая картину онтогенетического развития лопастной линии представителей Кеплеритинае и Космоцератинае мы видим, что у кеплеритин конечная лопастная линия имеет на одну лопасть ( $I^4$ ) меньше. Кроме того умбиликальная лопасть, короче или одинаковой длины с вентральной лопастью и в процессе исторического развития удлиняется (см. рис. 23, 28); закладка новых лопастей у кеплеритин происходит при большой толщине оборота; седла лопастной линии кеплеритин гораздо шире седел космоцератин.

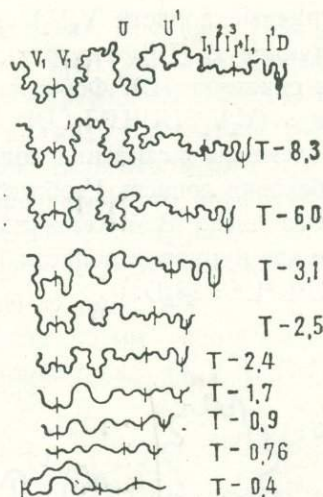


Рис. 29. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *jason* (Rein.), (по А. А. Шевыреву, 1960, рис. 3).

в) Семейство **OPPELIIDAE** BONARELLI, 1894

Подсемейство *HECTICOCERATINAE* SPATH, 1925

Род *Putealicerias* Buckman. Подрод *Zietenicerias* Zeiss Развернут обр. 1168 (рис. 30), принадлежащий к виду *Putealicerias* (*Zietenicerias*) *zietenii* (Tsytt.)

Первые лопастные линии нам не удалось зарисовать. При толщине оборота 2,6 мм линия имеет уже семь лопастей: V (которая в свою очередь

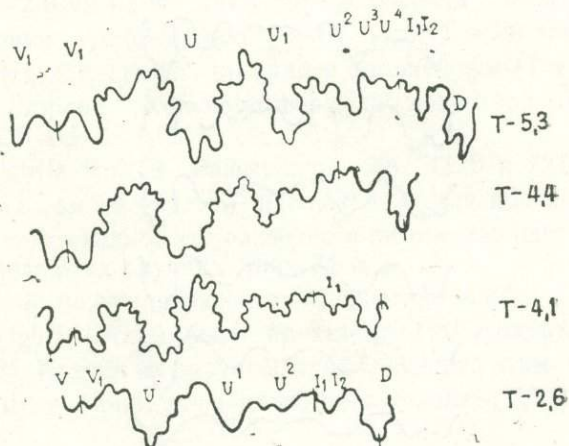


Рис. 30. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Putealicerias* (*Zietenicerias*) *zietenii* (Tsytt.), обр. 1168, р. Черек Балкарский, средний келловей (увелич. от 20 до 2).

разделена на две симметричные лопасти  $V_1V_1$ ), пупковую (U), первую пупковую ( $U^1$ ), вторую пупковую ( $U^2$ ), внутреннюю боковую, разделенную на две лопасти  $I_1I_2$  и спинную (D). Формула лопастной линии при данной толщине имеет вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2:I_1I_2D$ .

До  $T=4,1$  мм новые элементы в строении лопастной линии не возникают. Лишь внутренняя боковая лопасть  $I^1$  обособляется и располагается почти у самого пупкового шва. В промежутке между  $T=4,4$  мм и  $T=5,3$  мм возникают еще две пупковые лопасти  $U^3$  и  $U^4$ . Конечная формула линии:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4 : I_1I_2D$ .

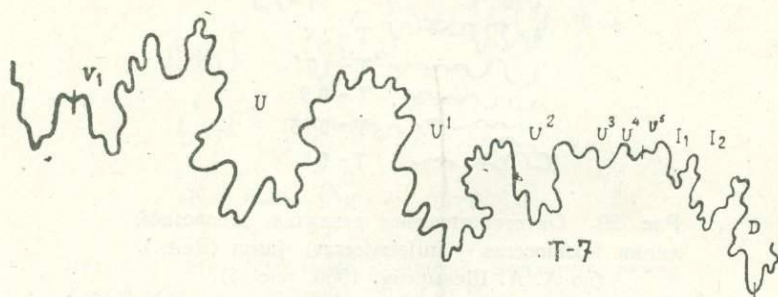


Рис. 31. Лопастная линия *Putealicerias* (*Putealicerias*) sp., обр. 543, г. Мессина, средний келловей (увелич. 4).

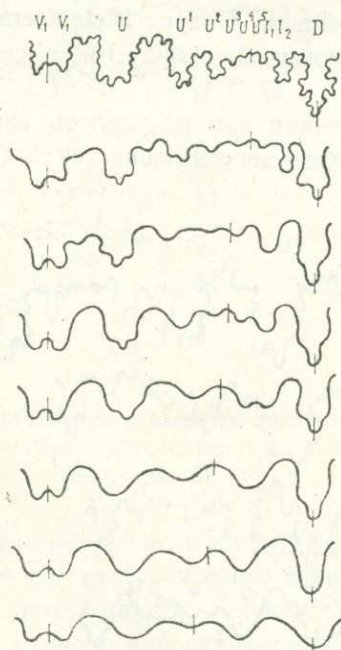


Рис. 32. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Putealicerias* (*Putealicerias*) *punctatum* (Stahl), (по O. Schindewolf, 1963, рис. 222).

Подрод *Putealiceras* s. str. Buckman. Нам удалось зарисовать последнюю лопастную линию у обр. 543 — *P. (Putealiceras)* sp. (рис. 31). Формула имеет такой вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4 : U^5I_1I_2D$ .

У вида *P. (P.) punctatum* (Stehl.) онтогенез лопастной линии довольно детально был изучен Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1963, рис. 222). Исходя из рисунка, предложенного этим исследователем (рис. 32) линия имеет вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4 : U^5I_1I_2D$ .

Род *Lunuloceras* Bonarelli. Изучены последние лопастные линии у обр. 1169 — *L. (Lunuloceras)* sp. (рис. 33).

При толщине оборота 2,2 мм линия имеет семь лопастей и формула лопастной линии принимает вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2 : I_1I_2D$ .

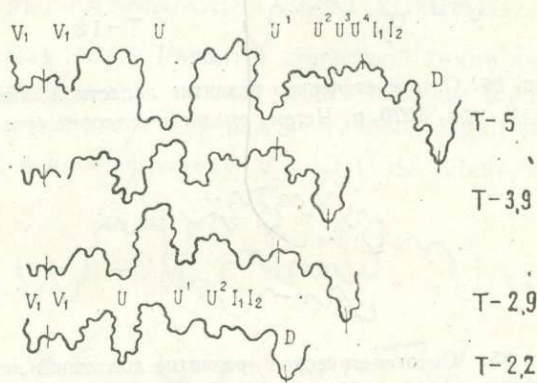


Рис. 33. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) sp., обр. 1169, р. Ардон, средний келловей (увелич. 12).

При  $T=2,9$  мм на внешней стороне оборота в вершине седла  $U^2/I_1$  появляется новая пупковая лопасть  $U^3$ . При  $T=3,9$  мм на пупковом шве закладывается лопасть  $U^4$ , которая в дальнейшем ( $T=5$  мм) смещается к наружной стороне. Конечная формула лопастной линии имеет вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4 : I_1I_2D$ .

Род *Brightia* Rollier. Развернуты обр. 1270 и 1271 — *Brightia* sp. В этих случаях нам не удалось наблюдать самые последние линии, однако все же отчетливо видно, что развитие в онтогенезе идет тем же путем, что и в вышеописанных случаях (рис. 34 и 35).

Детальное изучение развития лопастной линии в онтогенезе у вида *Brightia brighti* (Pratt) было проведено Пальфраманом (D. Palframan, 1969, рис. 8). Исходя из рисунка, предложенного этим исследователем, конечная формула линии для данного вида такова:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4 : U^5I_1I_2D$  (рис. 36).

Таким образом, для всех представителей подсемейства *Necticoseratiinae* наблюдается совершенно одинаковый ход развития лопастной линии в онтогенезе. Развитие идет путем вычленения умбиликальных лопастей (U) и двучленного деления внутренней боковой лопасти I ( $I_1I_2$ ).

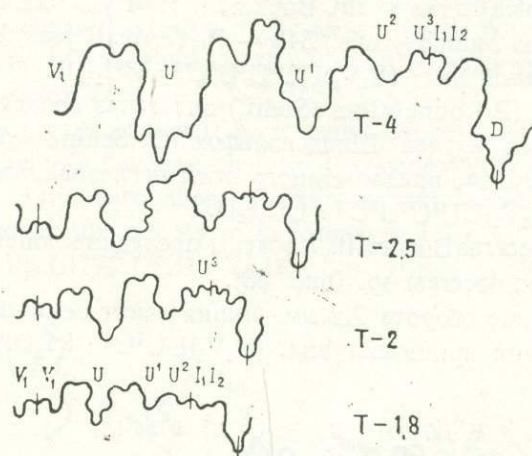


Рис. 34. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Brightia* sp., обр. 1270, р. Чегем, средний келловой (увелич. 12).

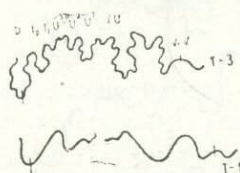


Рис. 35. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Brightia* sp., обр. 1271, р. Черек Балкарский, средний келловой (увелич. 10).

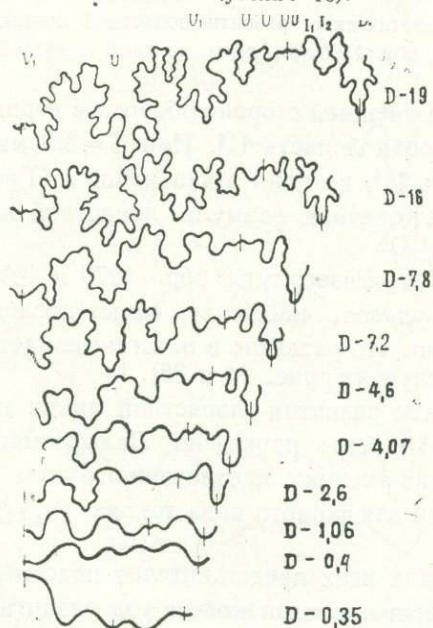


Рис. 36. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Brightia brighti* (Prat), (по D. Palframan, 1969, рис. 8).

Для большинства гектикоцератин характерна формула лопастной линии  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4I_1I_2D$ . У некоторых видов рода *Brightia* и подрода *Putealicerax* s. str. на внутренней стенке оборота возникает еще лопасть  $U^5$  и формула принимает вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4 : U^5I_1I_2D$ .

Необходимо отметить, что для гектикоцератин характерной чертой является короткая двураздельная лопасть  $(V_1V_1)$ . Эта лопасть всегда значительно короче пупковой лопасти  $U$ .

На ранних стадиях онтогенеза аналогичным путем идет развитие лопастной линии и у представителей других подсемейств *Oppeliidae* (O. Schindewolf, 1963).

г) Семейство **PACHYCERATIDAE** BUCKMAN, 1918

Подсемейство *ERYMNOCERATINAE* LOMINADZE, 1978

Род *Erymnoceras* Hyatt. Развитие лопастной линии на примере *E. doliforme* (Rom.) представляется следующим образом (обр. 1162, рис. 37) Третья линия (первые две линии нам не удалось зарисовать) пятилопастная ( $T=0,75$  мм) и имеет формулу  $(V_1V_1) UU^1ID$ . Лопасть  $U^1$  сидит на

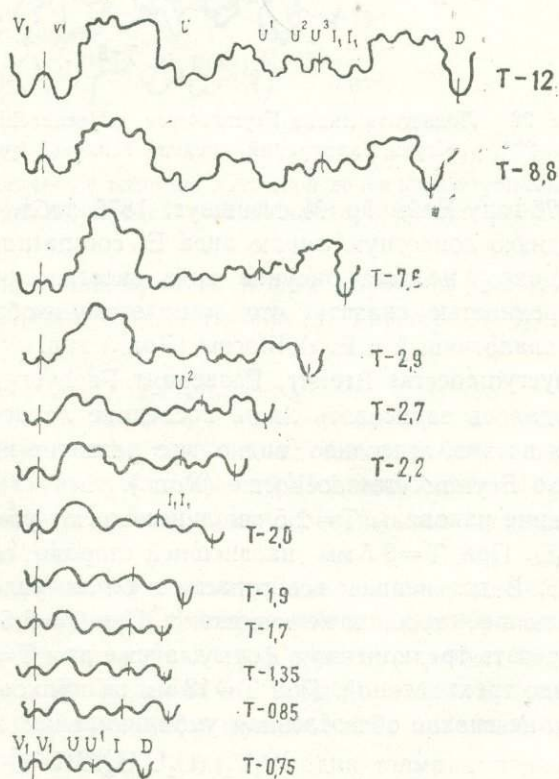


Рис. 37. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Erymnoceras doliforme* (Rom.) обр. 1162, р. Черек Балкарский, средний келловей (увелич. от 20 до 2).

шве. В дальнейшем лопасть  $U^1$  смещается к наружной стороне. При толщине раковины  $T=2$  мм лопасть  $I$  делится на две части  $I_1I_1$  и седла  $V/U$  и  $I_1/D$  начинают усложняться добавочными элементами. Формула имеет вид  $(V_1V_1)UU^1:I_1I_1D$ . При толщине  $T=2,7$  мм на наружной стороне раковины появляется лопасть  $U^2$  и формула линии приобретает вид  $(V_1V_1)UU_1U^2:I_1I_1D$ . В дальнейшем до  $T=12$  мм самостоятельные элементы в строении лопастной линии данного вида не образуются, однако, отдельные седла и лопасти сильно усложняются. Так, например, седла  $V/U$  и  $I/D$  становятся очень широкими и изрезанными, а лопасть  $U$ —трехконечной. Формула лопастной линии имеет вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2:I_1I_1D$ .

При  $T=12$  мм на пупковом шве появляется не вполне обособленная лопасть ( $U^3$ ). Конечная формула вида:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2(\dot{U}^3)I_1I_1D$ .

У вида *E. schloenbachi* (Rom.) мы зарисовали последнюю лопастную линию (рис. 38), очертания которой (обр. 234) полностью совпадают с таковой *E. doliforme* (Rom.).

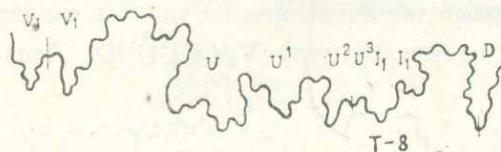


Рис. 38. Лопастная линия *Egmnoceras schloenbachi* (Rom.), обр. 234, р. Черек Балкарский, средний келловей (увелич. 3).

Еще в 1876 году Неймайр (M. Neumaug, 1876, табл. XXV, рис. 4) изобразил последнюю лопастную линию вида *E. согнатум* (d'Orb.). Несмотря на то, что автор не дает рисунка хода онтогенетического развития, можно с уверенностью сказать, что и по этому изображению формула линии имеет аналогичный с *E. doliforme* (Rom.) вид.

Род *Pachyegmnoceras* Breistr. Развернут *Pachyegmnoceras* sp. (обр. 1163). Нам удалось зарисовать лишь последние лопастные линии (рис. 39). Несмотря на это, отчетливо видно, что развитие идет тем же путем, что и в случае *Egmnoceras doliforme* (Rom.).

При толщине раковины  $T=2,5$  мм линии имеют уже шесть лопастей  $(V_1V_1)UU^1:I_1I_1D$ . При  $T=3,5$  мм на внешней стороне оборота появляется лопасть  $U^2$ . В дальнейшем все лопасти и седла усложняются, однако новые элементы в ее строении не возникают. При  $T=6,5$  мм лопасть  $U$  начинает приобретать трехконечную форму, а уже при  $T=10$  мм она становится отчетливо трехконечной. При  $T=13$  мм на пупковом шве появляется маленькая, не вполне обособленная умбиликальная лопасть ( $U^3$ ) и конечная формула принимает вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2(\dot{U}^3)I_1I_1D$ .

Таким образом, развитие лопастной линии у исследуемой группы аммонитов происходит по формуле:  $(V_1V_1)UU^1U^2(\dot{U}^3)I_1I_1D$ . Конечная линия во всех случаях имеет восемь основных лопастей.

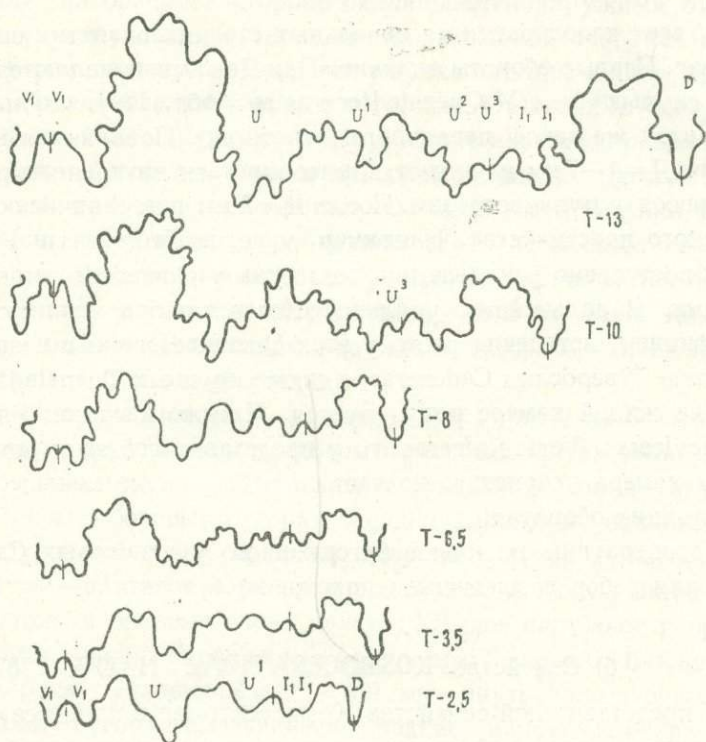


Рис. 39. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Pachyergatinae* sp., обр. 1163, р. Черек Балкарский, верхний келловей (увелич. от 20 до 2).

Такая же картина наблюдается и при изучении онтогенетического развития лопастной линии *Pachyergatinae* (J. Thuery, 1975).

#### СКУЛЬПТУРА

Повторяющаяся эволюция одинаковых типов ребристости в различных родословных указывает, что эти образования имели определенное функциональное значение и были приспособлены для специфических целей (G. Westermann, 1971).

Первостепенной функцией скульптуры является усиление прочности раковины. Кроме того, бугорки, которые часто бывают полые могут служить в качестве элементов равновесия. Скульптура может играть и роль камфуляжа (R. Cowen, R. Gertman, G. Wiggert, 1976). В последнее время обнаружена и гидродинамическая функция этих образований (J. Chamberlain, G. Westermann, 1976).

Разнообразие скульптурных образований определяется разнообразием жизненных форм этих животных. В то же время скульптура амmonoидей имеет высокую таксономическую ценность.

а) Подсемейство *CADOCERATINAE* BUCKMAN, 1918

У всех кадоцератин на начальных стадиях развития скульптура одинаковая. Первые обороты гладкие. При  $D=3$  мм появляются первые признаки скульптуры. (У *Quenstedtoceras* sp., обр. 1211, скульптура появляется сразу же после первичного пережима). Появляются наружные ребра. При  $D=4-7$  мм начинают вырисовываться внутренние ребра, которые начинаются у пупкового шва. После  $D=7$  мм разграничиваются роды описываемого подсемейства. Например, у родов *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* ребра постепенно усиливаются, тогда как у *Quenstedtoceras* они остаются тонкими. В дальнейшем у *Quenstedtoceras* ребра начинают изгибаться. Коэффициент ветвления ребер у всех *Quenstedtoceras* с возрастом увеличивается. У взрослых *Cadoceras*, а также крупных *Quenstedtoceras* скульптура на жилой камере редуцируется. Что же касается *Pseudocadoceras*, *Longaeviceras*, *Vertumniceras*, то у представителей этих родов «конечная» жилая камера ребристая, но частота ребер всегда меньше, чем на предшествующих оборотах.

Кадоцератины не имеют бугорков, но у некоторых *Cadoceras* места ветвления ребер возвышены и похожи на бугорки.

б) Семейство *KOSMOCERATIDAE* HAUG, 1887

У представителей семейства *Kosmoceratidae* в процессе онтогенетического и исторического развития скульптура становится все более многоветвистой и бугорчатой. Интересно, что в отличие от среднекембрийских форм космоцерасов, у которых каждому наружному ребру соответствует один наружный бугорок, у верхнекембрийских форм наблюдается пучкообразное соединение ребер в один наружный бугорок.

Здесь мы приведем описание онтогенетического развития скульптуры некоторых видов космоцератид.

У вида *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *jason* (Rein.) при  $D=1,8$  мм раковина совершенно гладкая. При  $D=2$  мм появляются отчетливые боковые бугорки, которые в дальнейшем ( $D=2,3$  мм) становятся крупными. При  $D=3$  мм боковые бугорки начинают удлиняться. Брюшной край гладкий. При  $D=3,8$  мм боковые бугорки удлиняются и от них отходят слабые, плохо заметные наружные ребра. Они переходят на брюшной край не прерываясь. Уплотнения не видно.  $D=4,5$  мм—появляются внутренние ребра, боковые бугорки хорошо выражены. Наружные ребра, которые отходят от боковых бугорков, мало отчетливы. Появляются наружные бугорки. Брюшной край становится слабо уплощенным. При  $D=5$  мм внутренние ребра становятся более отчетливыми. Боковые бугорки хорошо выражены. От каждого из них отходят два наружных ребра, оканчивающиеся наружным бугорком. Полоса между наружными бугорками на брюшной стороне гладкая.  $D=6,5$  мм—боковые бугорки становятся довольно выдающимися. От каждого из них отходят по 2—3 наружных

ребра, которые на брюшной стороне оканчиваются наружным бугорком. Полоса между наружными бугорками на брюшной стороне гладкая.  $D=8$  мм—внутренние ребра начинаются у пупкового шва и ниже трети боковой высоты оканчиваются боковым бугорком. От каждого бокового бугорка отходят по 2—3 наружных ребра. Каждое наружное ребро оканчивается наружным бугорком. Полоса между наружными бугорками гладкая.  $D=12$  мм—раковина приобретает все основные признаки вида. У пупкового края внутренние ребра начинаются с невысоких внутренних бугорков и чуть ниже половины боковой высоты оканчиваются боковыми бугорками. От них отходят преимущественно по 2—3 ветви. Каждое наружное ребро оканчивается одним наружным бугорком. Брюшной край между наружными бугорками гладкий.

У *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.) при  $D=1,5$  мм раковина почти гладкая, на округленном пупковом перегибе видны вздутия.  $D=1,8$  мм—начинают появляться мелкие боковые бугорки и тонкие внутренние ребра.  $D=3,8$  мм—боковые бугорки хорошо выражены, начинают появляться и наружные бугорки, брюшная сторона гладкая и слабо уплощенная.  $D=6,1$  мм—внутренние ребра хорошо заметны; внутренние бугорки не наблюдаются, а боковые очень мелкие. Каждое наружное ребро оканчивается одним хорошо выраженным наружным бугорком. Брюшной край гладкий и хорошо уплощенный.  $D=8,9$  мм—внутренние ребра слабо заметные, боковые бугорки выдающиеся и редкие, наружные ребра и бугорки хорошо выражены. Брюшная сторона уплощенная.  $D=14,6$  мм раковина приобретает все основные признаки данного вида.

У *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *groniae* Teiss. при  $D=3$  мм отчетливо наблюдаются боковые бугорки, брюшная сторона раковины гладкая и округленная.  $D=4,9$  мм—боковые бугорки начинают удлиняться, в конце оборота заметны внутренние ребра и наружные бугорки, пупковый край округленный, брюшная сторона начинает уплощаться.  $D=7$  мм—каждому боковому бугорку отчетливо соответствует внутреннее ребро. Начинают вырисовываться наружные ребра, которые оканчиваются наружными бугорками. Брюшной край уплощенный.  $D=8,4$  мм—сохраняются те же признаки, что и при диаметре 7 мм, однако боковые и внутренние бугорки несколько редуцируются.  $D=11,5$  мм—внутренние и боковые бугорки исчезают, внутренние ребра отчетливые и начинаются чуть выше пупкового шва. Ниже трети высоты оборота они делятся преимущественно на две ветви. На брюшной стороне каждый наружный бугорок соединяет два наружных ребра. Уплощенная часть брюшного края гладкая.  $D=17$  мм—раковина приобретает все основные признаки вида.

К сожалению, нам не удалось детально изучить внутренние обороты представителей кепплеритин; как указывает А. Н. Иванов (1945) скульптура внутренних оборотов представителей этого подсемейства почти тождественная с таковой представителей космоцератин.

Однако, на последних оборотах у рода *Kepplerites* исчезают бугорки;

у представителей рода *Sigaloceras* внутренние бугорки отсутствуют, а боковые и наружные или отсутствуют или слабо выражены.

У представителей рода *Kosmoceras* бугорки большей частью присутствуют, однако в некоторых случаях один, два или даже все ряды бугорков могут отсутствовать. У более ранних, как уже сказано, форм, наружные ребра оканчиваются одним наружным бугорком, тогда как у позднекелловейских форм, три или большее количество наружных ребер сливаются в один наружный бугорок.

#### в) Подсемейство *HECTICOCERATINAE* SPATH, 1925

У представителей гектикоцератин скульптура довольно разнообразна. Так, например, роды *Eohecticoceras*, *Prohecticoceras*, *Hecticoceras* имеют наружные бугорки; боковые бугорки наблюдаются у *Hecticoceras*, *Brightia*, *Putealicerias*. В некоторых случаях наружные ребра к брюшной стороне сильно расширяются (подроды *Putealicerias* s. str., *Bonarellites*) и похожи на наружные бугорки.

Боковые бугорки появляются при  $D=5$  мм, наружные же гораздо позже, вследствие расширения наружных ребер.

У многих представителей гектикоцератин скульптура нижней части оборота в зрелой стадии раковины редуцируется (роды *Lunuloceras*, *Jeanneticeras*).

До  $D=10$  мм у всех гектикоцератин ребра отсутствуют. У представителей родов *Eohecticoceras*, *Prohecticoceras*, *Hecticoceras*, *Putealicerias* вначале ребра изогнутые, а в дальнейшем более или менее выпрямляются, а у родов *Brightia* и *Lunuloceras* с самого начала зарождения ребра изогнутые. У всех представителей гектикоцератин по ходу роста раковины скульптура прогрессивно усиливается и лишь на жилой камере она несколько отличается от таковой на фрагмоконе.

Киль, который наблюдается у всех гектикоцератин, прогрессивно усиливается от батских форм к келловейским. Он всегда присутствует на фрагмоконе, однако, жилая камера у некоторых форм округляется и киль становится относительно низким (роды *Hecticoceras*, *Prohecticoceras*, *Putealicerias*).

У некоторых видов рода *Brightia*, а также подрода *Chapasia*, имеется оковая срезлка, которая присутствует между боковыми бугорками и наружными ребрами.

Часто у многих видов гектикоцератин со средних оборотов наблюдается приумбональная и боковая тениола.

#### г) Подсемейство *ERYMNOCERATINAE* LOMINADZE, 1978

Изучение онтогенетического развития скульптуры представителей *Erymnoceras doliforme* (Rom.), *E. schloenbachi* (Rom.), *Rollierites minuendum* (Rol.), *Pacherymnoceras* sp. показало, что ход развития скульптуры на ранних стадиях раковины почти одинаковый.

Первый оборот гладкий, ребра и бугорки совершенно отсутствуют, ширина оборотов почти в 3 раза превышает высоту. На втором обороте уже появляются струйки нарастания. На третьем обороте струйки нарастания принимают вид ребер, которые в конце третьего оборота становятся уже совершенно отчетливыми и делятся на две ветви. В местах ветвления ребер появляются возвышения, которые на четвертом обороте принимают вид грубых и выдающихся бугорков. Толщина оборота на этой стадии развития превышает высоту уже в 1,5 раза.

На пятом обороте раковина имеет уже полное украшение рода *Egumposegas*, а с последующих оборотов в скульптуре можно заметить и видовые различия.

У зрелых индивидов *E. согонатум* (d'Orb.) последний оборот сужается с боков, брюшная сторона несколько уплощена, а бугорки заменяются сильными внутренними ребрами.

Скульптура раковины в ходе онтогенетического развития претерпевает заметные изменения. В начале ребра густостоящие и тонкие, а в дальнейшем они редееют и становятся грубыми. У представителей рода *Egumposegas* в зрелой стадии ребра грубые и наклонены к устьевому краю. На жилой камере скульптура сглаживается.

У представителей рода *Rollierites* жилая камера всегда ребристая. Более или менее значительный наклон ребер на брюшной стороне раковины — характерная черта эримноцерасов и пахиэримноцерасов. У роллиеритесов этот признак четко не проявляется.

Характерно, что эримноцерасы и пахиэримноцерасы часто имеют выдающиеся бугорки, тогда как у роллиеритесов вместо бугорков имеются грубые внутренние ребра.

Раковины окончивших рост животных не имеют бугорков.

#### ФОРМА РАКОВИНЫ И ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ ОБОРОТОВ

Изучение онтогенетического развития формы раковины и поперечного сечения оборотов, кроме высокой таксономической ценности, имеет большое значение и для восстановления образа жизни — способности плаванья аммоноидей на разных стадиях развития (В. Kummel, R. Lloyd, 1955; Т. А. Ломинадзе, 1967).

##### а) Подсемейство *CADOCERATINAE* BUCKMAN, 1918

Начальная камера (протоконх) у кадоцератин веретенообразной формы (рис. 40, табл. 14).

Характерными формами для кадоцератин являются — платиконы, пахиконы, сфероконы, дискоконы и оксиконы. Род *Pseudocadoceras* и *Longaeviceras* имеют платиконические и пахиконические формы раковины, *Cadoceras* — пахиконические и дискоконические, а *Quenstedtoceras* — пахиконические, дискоконические и оксиконические.

Соотношение  $r_n^1/r_n^2$  равно 1,5.

При изучении онтогенеза поперечного сечения кадоцератин наблюдается интересная картина изменения соотношения Т/В. У вида *C. (C.) elatmae* (Nik.) на начальных стадиях развития соотношение Т/В идет в сторону уплощения, однако после выравнивания  $T=B$  — в сторону утолщения. У вида *C. (C.) modiolare* (d'Orb.) после  $D=6.8$  мм, соотношение Т/В увеличивается не прерываясь. У вида *C. (C.) frearsi* (d'Orb.) происходит то же самое. У *Pseudocadoceras cuneatum* (Sas.) после  $D=12$  мм Т/В увеличивается, однако, незначительно. Что же касается *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), то у этого вида в процессе онтогенеза соотношение Т/В, не прерываясь, уменьшается.

В таблице 15 показан ход изменения соотношения Т/В для некоторых видов кадоцератин.

#### б) Семейство **KOSMOCERATIDAE** HAUG, 1887

Начальная камера (протоконх) у космоцератид веретенообразной формы (рис. 40, табл. 14).

Для кепплеритин характерными формами раковины являются кадиноны, пахиконы и дискоконы, а для космоцератин — дискоконы и платиноны. Однако только этим признаком нельзя охарактеризовать форму раковины, поэтому берутся еще такие признаки, как выпуклость боковых сторон, величина пупка, объемлемость оборотов и т. д.

Соотношение  $r_n^1/r_n^2$  равно 1,4.

Изучение онтогенетического развития формы поперечного сечения оборотов показывает, что у всех представителей космоцератид сечение начальных оборотов поперечно-овальной формы, толщина превышает высоту почти в 1,5-2 раза. При росте раковины обороты постепенно уплощаются. У представителей родов *Kepplerites* и *Kosmoceras* уплощение оборотов наблюдается до определенного диаметра (у разных видов по-разному), а в дальнейшем соотношение Т/В начинает увеличиваться. Так, например, у вида *Sigaloceras enodatum* (Nik.) уплощение заметно до  $D=40$  мм, в дальнейшем же Т/В увеличивается, но незначительно. У вида *Sigaloceras calloviense* (Sow.) обороты уплощаются до  $D=80$  мм, однако, после этого Т/В начинает заметно увеличиваться (Н. Tintant, 1963, рис. 37, 43).

Для рода *Kosmoceras* характерно уплощение оборотов до конца жилой камеры. Во всех изученных случаях в онтогенезе заметно значительное уплощение поперечного сечения. На начальных оборотах толщина в несколько раз превышает их высоту, а по ходу роста раковины обороты становятся уплощенными и все более и более высокими. Однако необходимо отметить, что увеличение высоты у разных видов данного семейства происходит по-разному. Так, например, увеличение соотношения высоты оборота к диаметру раковины у *K. (K.) spinosum* (Sow.) происходит медленнее, чем у *K. (K.)*

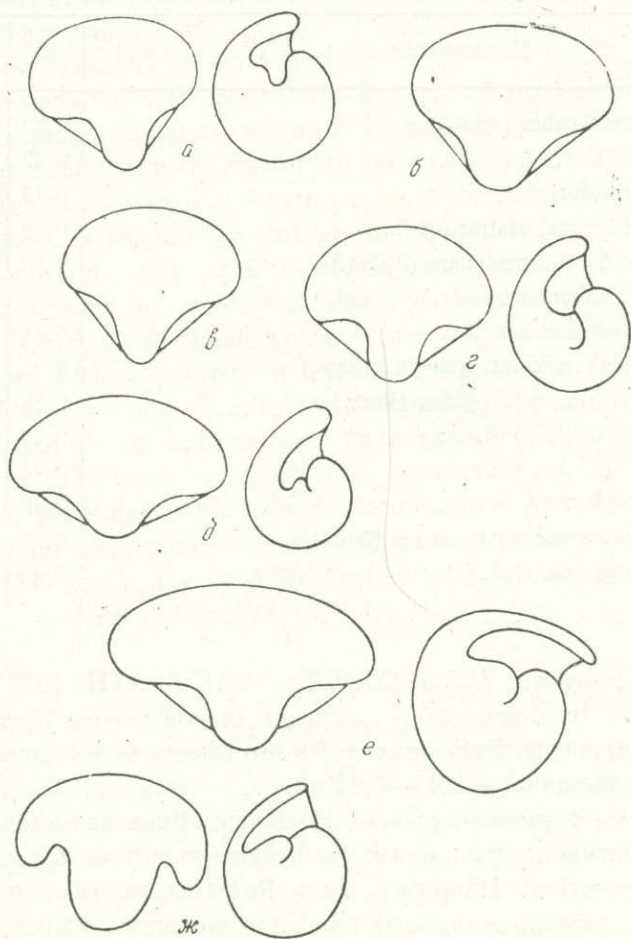


Рис. 40. Начальные камеры келловейских аммонитид.  
 а — *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.); б — *Pseudocadoceras cuneatum* Sas.; в — *Cadoceras* (*Rondiceras*) *tschefkini* (d'Orb.); г — *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.); д — *Sigaloceras enodatatum* (Nik.); е — *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *jason* (Rein.); ж — *Brightia brighti* (Pratt).

*roniae* Teiss. В связи с этим, по-разному<sup>4</sup> меняется и форма поперечного сечения оборотов.

Форма поперечного сечения у раковин космоцератид бывает поперечно-овальной, округлой, формы овала, вытянутого в высоту, высоко многоугольной.

Таблица 14

Размеры протоконха у некоторых келловейских аммонитид (в мм)

Наименование вида	В	Т
<i>Quenstedtoceras lamberti</i> (Sow.)	0,40	0,61
"      "	0,42	0,65
<i>Quenstedtoceras</i> sp.	0,45	0,62
<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>elatmae</i> (Nik.)	0,48	0,67
"      " <i>modiolare</i> (d'Orb.)	0,50	0,62
<i>Cadoceras</i> ( <i>Rondiceras</i> ) <i>tschefkini</i> (d'Orb.)	0,49	0,65
<i>Pseudocadoceras cuneatum</i> Sas.	0,48	0,65
<i>Kosmoceras</i> ( <i>Gulielmiceras</i> ) <i>gulielmii</i> (Sow.)	0,40	0,60
"      " <i>jason</i> (Rein.)	0,39	0,60
"      "      "	0,40	0,65
"      "      "	0,42	0,60
"      "      "	0,40	0,60
<i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) <i>spinosum</i> (Sow.)	0,45	0,65
<i>Sigaloceras enodatum</i> (Nik.)	0,46	0,67

b) Подсемейство *HECTICOCERATINAE* SPATH, 1925

Протоконах у гектикоцератин эллипсоидальной формы (рис. 40). По данным Пальфрамана (D. Palfrahan, 1969) его высота меняется в пределах 0,30—0,36 мм, а толщина — 0,41—0,50 мм.

Характерными формами для всех *Hecticoceratinae* является дискоконны. Раковина гектикоцератин может быть как эволютной или полуэволютной, так и инволютной. Например, роды *Putealicerias*, *Hecticoceras*, *Lunulocera*, *Brightia* имеют эволютные или полуэволютные обороты, а роды *Prohecticoceras*, *Eohecticoceras*, *Jeanneticeras* — инволютные.

Соотношение  $g_n^1/g_n^2$  у всех гектикоцератин равно 1,4.

При изучении онтогенетического развития формы поперечного сечения ясно наблюдается, что соотношение толщины оборота с его высотой уменьшается. Это является характерной чертой для всех гектикоцератин. Независимо от конечной формы поперечного сечения, начальные обороты имеют очень низкое сечение и в процессе онтогенетического развития постепенно уплощаются, хотя темпы уплощения оборотов для отдельных родов являются различными (см. таблицу 15).

Сама же форма поперечного сечения изменяется от округлой до формы овала, вытянутого в высоту и несколько уплощенного с внешней стороны.

Часто поперечное сечение последних оборотов гектикоцератин изображают в форме многоугольника, однако, это получается вследствие того, что поперечный разрез сделан через бугорки.

г) Подсемейство *ERYMNOCERATINAE* LOMINADZE, 1978

Характерными формами для эримноцератин являются пахиконы, кадиконы и офиоконы.

Соотношение  $r_n^1/r_n^2$  равно 1,3.

Для изученных нами родов (*Egymnoceras* Hyatt, *Rollierites* Jeannel) характерна раковина почти всегда с эволютным завиванием.

При изучении онтогенетического развития формы поперечного сечения оборотов видно, что на начальных стадиях толщина превышает высоту в 2-2,5 раза. У видов рода *Rollierites* и большинства видов рода *Egymnoceras* обороты по ходу роста раковины относительно уплощаются. Лишь у вида *E. doliforme* (Rom.) мы наблюдали любопытную картину изменения соотношения Т/В. На начальных стадиях обороты уплощаются: при  $D=6,5$  мм соотношение Т/В возрастает и становится большим, чем на начальных стадиях. В дальнейшем обороты вновь начинают уплощаться, однако Т/В остается большим, по сравнению с начальными оборотами, при  $D=8$  мм соотношение толщины с высотой опять возрастает до  $T/B=2,75$ , однако в дальнейшем раковина данного вида беспрерывно уплощается (табл. 15).

У *Egymnoceras* форма сечения оборотов меняется от поперечно-овальной до овальной, а у рода *Rollierites* сечение чаще бывает овальным.

Таблица 15  
Соотношение толщины оборота с высотой у разных родов  
келловейских аммонитид

Наименование вида	Д в мм	Т/В %	Наименование вида	Д в мм	Т/В %
<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>modiolare</i> (d'Orb.) обр. 1064	6,8	120	<i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>frearsi</i> (d'Orb.) обр. 1085	12,5	98
	8,1	125		14,5	92
	10	130		18	100
	13	138		23,5	95
	16,5	143		27,5	100
	18,0	146		32	106
	20,5	162		35	120
	28	170			
	44	200			
<i>Pseudocadoceras</i> <i>cuneatum</i> Sas. обр. 1107	56	310	<i>Quenstedtoceras</i> <i>lamberti</i> (Sow.) обр. 31	1,5	193
				2	180
	12	75		3,5	173
	14,5	78		4,5	140
	17,5	80		6	140
	20,5	81		7	100
26,4	81	8	83		

Наименование вида	Д в мм	Т/В %	Наименование вида	Д в мм	Т/В %
Kosmoceras (Gulielmi- ceras) jason (Rein.) обр. 1176	2	177	Kosmoceras (Gulielmi- ceras) medea Call. обр. 1177	1,7	171
	2,8	172		2,3	150
	3	175		2,5	150
	3,8	173		3,5	146
	4,5	175		4,7	147
	5	175		5,5	133
	6,5	160		9	118
	8	153		13	90
	12	125		17	78
Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.) обр. 1178	32	73	23	65	
	1,5	160	27	61	
	1,8	128	31	66	
	3,8	126	Kosmoceras (Kosmoceras) proniae Teiss. обр. 1179	1,7	433
	6,1	120		3,0	257
	8,9	113		3,9	210
14,5	107	4,9		192	
23,0	90	7,0		140	
Putealicerias (Puteali- ceras) sp. ind. обр. 1/106	3	120	8,4	133	
	6	100	Erymnoceras doliforme (Rom.) обр. 1162	1,87	230
	10	66		2,2	226
	15	66		2,5	211
22	56	3,5		223	
Putealicerias (Zietenicerias) pseudocra coviense (Tsyт.) обр. 529	4	133	6,5	250	
	6	100	8,0	253	
	9	100	9,0	275	
	13	77	10,2	275	
	21	76	12	266	
Lunuloceras (Lunuloceras) submatheyi (Leé) обр. 850	34	75	13,3	266	
	5,3	78	16	266	
	9	69	Erymnoceras schloenbachi (Rom.) обр. 234	8	216
	19,1	64		10,6	193
	26	62		12,5	163
30	61	15,5		152	
		17,5		162	
Brightia khimschiasch- villii Lom. обр. 555	7	80	21	144	
	11	72	25	127	
	15,3	66	Rollierites dimidiatum (Roll.) обр. 240	8	170
	25	55		14,8	166
		18,2		145	
		2,2		133	
			27	124	
			32	123	
			38	110	
			41	106	

Относительная величина пупка в онтогенезе изменяется незначительно.

Эримноцерасы характеризуются широким пупком с отвесными пупковыми стенками. У представителей роллиеритесов пупковая стенка округленная.

Таким образом, в данной главе были рассмотрены вопросы онтогенетической изменчивости отдельных структур внутреннего и наружного строения раковины представителей изучаемых семейств. Установление закономерностей этих изменений дало возможность уточнить систематику этих животных, наметить пути их развития и установить филогенетические связи.

Здесь мы не будем останавливаться на основных выводах, полученных нами в результате исследований онтогенеза основных признаков раковины келловейских аммонитид, так как анализ разобранных в этой главе примеров, а также данных, известных в литературе, будет дан в последующих частях работы.

### ГЛАВА III

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ПРИЗНАКОВ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ КЕЛЛОВЕЙСКИХ АММОНИТИД И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

### ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ПРИЗНАКОВ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ

В процессе развития заметные изменения претерпели внутренние скелетные образования аммонитид. Изменения коснулись всех стадий развития, начиная с эмбриональной и кончая «конечной» жилой камерой.

У келловейских аммонитид эти структуры изучены очень слабо. В этом разделе приведены результаты исследования в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) внутренних структур келловейских аммонитид в процессе индивидуального развития.

Как было показано в разделе, посвященном описанию внутреннего строения раковины, исследованию были подвергнуты представители двух семейств—*Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae*.

#### а) Стенка раковины

Для эмбриогенеза современных моллюсков характерна ранняя закладка некоторых органов, функционирующих у взрослых животных. Одним из таких органов является раковинная железа, выделяющая эмбриональную раковину. Она имеет вид неглубокой вдавленности на спинной стороне эмбриона. Затем она выворачивается наружу, образуя мантию, выделяющую раковину (Н. А. Иофф, 1962).

У рода *Cadoceras* в стенке протоконха выделяется два призматических микрослойка, один из которых у просепты выклинивается, а второй утолщается. Такая же картина наблюдается у родов *Kosmoceras* и *Pseudocadoceras*, хотя у *Pseudocadoceras* до прикрепления фиксатора стенка протоконха состоит из трех слоев.

Наибольший интерес представляет род *Sigaloceras*, у которого стенка протоконха и первого оборота до первичного валика построена из двух призматических слоев.

Апикальный конец дорсальной стенки протоконха получил название кромки. Кромка обычно бывает шире, чем стенка протоконха, в одних случаях она касается цекума (род *Pseudocadoceras*), а в других — находится на некотором расстоянии от него (род *Cadoceras*). Кромка, как и стенка протоконха, имеет призматическую микроструктуру.

Одинаковые структуры, образовавшие протоконх и первый оборот, свидетельствуют об их секреции тканями, которые еще не дифференцированы. В этом периоде секреция происходит скорее всего раковинной железой (И. С. Барсков, 1975а).

По данным Биркелунд и Хансена (Т. Birkelund, Н. Hansen 1968, 1974) стенка протоконха у изучаемых ими мезозойских аммонитов состоит из двух слоев. Внутренняя часть состоит из перпендикулярно расположенных кристаллов, наружная из беспорядочно расположенных кристаллов.

По Эрбену, Флайсу и Зилу (Н. Erben, G. Flajs, A. Siehl, 1969) протоконх у юрских аммонитов состоит из первичного призматического слоя и вторичного, который замещает первичный приблизительно посередине протоконха. Вторичный слой состоит из двух-четырех слоев с призматической микроструктурой.

У меловых аммонитов стенка протоконха состоит из призматических слоев, окруженных органической матрицей. Расположение кристаллов подобно кирпичной кладке дает достаточную прочность стенке протоконха (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1974).

Стенка первого оборота имеет призматическую микроструктуру. По Биркелунд (Т. Birkelund, 1967) эта стенка возникает на внутренней поверхности протоконха и по ходу роста раковины утолщается.

Эрбен и др. (Н. Erben, G. Flajs, A. Siehl, 1969) считают, что стенка первого оборота появляется у просепты, где замещает слой стенки протоконха.

В конце первого оборота у всех аммонитов наблюдается первичный валик, который заканчивается первичным пережимом. Именно в этот период роста раковины в строении первичного валика впервые появляется перламутровый слой.

Для изученных аммонитов характерны первичные валики, главным образом, линзовидной формы, внешняя часть которых построена из постепенно выклинивающегося призматического слоя, под кото-

рым расположен перламутровый слой с максимальной толщиной примерно посредине валика. До первичного пережима в перламутровый слой вновь вклинивается призматический, который постепенно утолщается, а внешняя часть перламутрового слоя постепенно выклинивается.

Как мы уже отмечали, в конце первичного валика имеется первичный пережим. На ядре от первичного валика возникает пережим, который ранее (В. В. Друщиц, Н. Хиами, 1970) принимался за первичный пережим.

За первичным пережимом стенка раковины по В. В. Друщицу и Н. Хиами (1970) состоит из трех слоев — наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического. По данным этих исследователей внутренний призматический слой секретировался вместе с наружным призматическим и перламутровым слоями в передней части валика. Такого же мнения придерживаются Биркелунд и Хансен (Т. Birkelund, Н. Hansen, 1975). Однако Эрбен, Флайс и Зиль (Н. Erben, G. Flajs, A. Siehl, 1969) отмечают случаи, когда внутренний призматический слой появляется в конце второго оборота.

Исследуя келловейские аммониты, нам не всегда удавалось точно засекаать время появления внутреннего призматического слоя, однако, совершенно очевидно, что он не появляется сразу после первичного пережима и секретировается где-то в середине — конце второго или даже начале третьего оборота.

Стенка всех последующих оборотов состоит из трех слоев — наружного призматического, перекрывающегося довольно толстым периостраком, перламутрового и внутреннего призматического высланного тонким органическим слоем.

У келловейских аммонитов полная дифференциация мантии происходит, по-видимому, в середине — конце второго или начале третьего оборота.

У наутилоидей (Н. Mutvei, 1967, 1972), также как и у аммоноидей в строении стенки раковины принимают участие три карбонатных слоя: сферулито-призматический (или наружный призматический), перламутровый и полупризматический (или внутренний призматический).

На первом обороте раковины, по нашим наблюдениям, дорсальная стенка отсутствует. Начиная со второго или с начала третьего оборота, у всех аммонитов дорсальная стенка состоит из единственного внутреннего призматического слоя, который в начале тоньше наружного призматического слоя вентральной стенки, а по ходу роста раковины превышает его. Наружный призматический и перламутровый слои вентральной стенки раковины келловейских аммонитов у пупкового шва выклиниваются. Мнение Пальфрамана (D. Palfraiman, 1967) относительно того, что секреция стенки раковины у аммонитов происходила за счет брюшной и боковой поверхностей тела ввиду отсутствия дорсальной стенки у *Promicoceras tarstonense*, требует, мы считаем, уточнения.

В постамбриональный период жизни аммонитов вентральная стенка раковины становится трехслойной и строится за счет вполне дифференцированных отделов вентральных и боковых частей мантии. Спинная же — недифференцированная часть тела была способна выделять только призматический слой.

И. С. Барсков (1973), однослойное строение дорсальной стенки аммоноидей объясняет тем, что эти животные утеряли два слоя скорее всего потому, что «карбонатный фонд» расходовался у них на построение сложных изогнутых перегородок. Однако, как показали онтогенетические изменения стенки раковины аммонитов, они не теряли два остальных слоя в дорсальной стенке, аммониты их просто никогда не имели.

Таким образом, вентральная стенка аммонитид состоит из следующих слоев: внутреннего призматического, перламутрового, наружного призматического вентральной стенки и внутреннего призматического дорсальной стенки последующего оборота.

У наутилоидей дорсальная стенка состоит из перламутрового и внутреннего призматического слоев, т. е. и у наутилоидей один слой имеющийся в нормальном наборе слоев вентральной стенки, в дорсальной стенке отсутствует (Н. Eggen, G. Flajs, A. Siehl, 1969).

Почему же все-таки плоскоспиральные аммонитиды не строили дорсальную стенку из полного набора слоев? Как известно, стенка раковины служила для защиты мягкого тела, а дорсальная часть раковинной трубки была защищена плотно прилегающими оборотами — с дорсальной стороны вентральной стенкой предыдущего оборота, а с боковых сторон боковыми частями трехслойной раковинной трубки того же оборота.

Не нуждаясь в защите дорсальной стороны мягкого тела, аммониты с мономорфной раковиной, по-видимому, для экономии «карбонатного фонда» строили однослойную дорсальную стенку.

Если наше предположение соответствует действительности, то у гетероморфных аммонитов, имеющих несоприкасающиеся обороты, дорсальная стенка, построенная из единственного внутреннего призматического слоя, не могла бы служить надежной защитой для мягкого тела и строение дорсальной стенки у них должно быть иным.

Недавно В. В. Друщиц и Л. А. Догужаева (1976) обнаружили, что меловые гетероморфы имеют двуслойное строение дорсальной стенки.

Кроме того, дорсальная стенка сглаживала поверхность вентральной и боковой частей предыдущего оборота для свободного подтягивания вперед мягкого тела аммонитов с мономорфной ракови-

ной. Подтверждением такого предположения может служить то обстоятельство, что у келловейских аммонитид дорсальная стенка образуется на той стадии, где начинают появляться первые «грубые» элементы скульптуры.

У современных головоногих мантия на брюшной стороне значительно более толстая, чем на дорсальной (И. И. Ақимушкин, 1963). По-видимому, степень дифференциации мантии находится в прямой зависимости от ее толщины.

Установлено, что секреция раковинного вещества осуществляется клетками эпителия мантии и каждый слой раковины выделяется определенным ее участком и в процессе роста функция клеток выделяющих соответствующие слои раковины, изменяется. Клетки эпителия выделяют как органический слой (матрицу), так и известковистые элементы. Каждый известковистый элемент окружен органической матрицей (W. Biedermann, 1914).

Эластичность выделяемых эпителием мантии слоев стенки раковины, достигалась, по-видимому, посредством органической матрицы, окружающей каждый известковистый элемент.

### б) Фиксатор

Термин фиксатор, взамен просифона, предложен В. В. Друщицем (1956) и позднее был использован в статье В. В. Друщица, Л. А. Догужаевой и Т. А. Ломинадзе (1977). Новый термин, по-нашему мнению, более правильно отражает функциональное значение этой структуры, как крепежного органа. Ранее считалось, что он играет роль сифона и эмбриональной камере (M. Munier-Chalmas, 1873; М. И. Ш, льга-Нестеренко, 1926).

По нашим наблюдениям, фиксатор это органическое образование и состоит из двух лент: длинная лента фиксатора соединяет апикальный конец цекума, короткая — вентральную часть цекума с внутренней стенкой протоконха.

По соотношению длины длинной ленты фиксатора (Ф) и диаметра цекума (Ц) можно различить три типа фиксаторов: короткий, «Ф» < «Ц»; средний, «Ф» немногим больше или одинаковой длины с «Ц»; длинный, «Ф» значительно больше «Ц». Однако фиксаторы с длинными и короткими «Ф» встречаются во всех группах изученных нами аммонитов. Длина «Ф» у представителей рода *Cadoceras* колеблется от 0,07 до 0,13 у *Pseudocadoceras* — 0,07-0,13, у *Kosmoceras* от 0,11 до 0,24, у *Sigaloceras* — 0,26-0,27 (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1976).

По данным Ю. Д. Захарова (1972, стр. 65) фиксатор в наиболее сложном виде состоит из конуса, охватывающего цекум, и связки, соединяющей конус с внутренней стенкой протоконха, а также кожуха, окружающего конус, обнаруженного Захаровым у поздне мелового аммонита *Desmophyllites*.

По нашим наблюдениям у келловейских аммонитов, конусы неглубокие, лишь у *Sigaloceras* он относительно глубокий и охватывает 1/4 часть цекума. У рода *Pseudocadoceras* в апикальной части конуса имеется полость. Кожух, окружающий конус, нами не обнаружен.

Короткая лента фиксатора наблюдается почти у всех изученных нами форм. Обнаружена она Захаровым (1972) и у раннемелового *Zelandites* sp. Короткая связка хорошо наблюдается и у других раннемеловых аммонитов (В. В. Друщиц, Н. Хиами, 1970; В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1974). По-видимому, короткая лента фиксатора характерна для мезозойских аммонитид.

### в) Цекум

Цвет оболочки цекума, как по исследованиям Ю. Д. Захарова (1972), так и по нашим наблюдениям, совпадает с цветом оболочки сифона. Цекум является началом сифона.

У изученных нами форм цекум не всегда полностью расположен в пределах протоконха и его форма подвержена довольно сильной изменчивости. Так, у представителей рода *Cadoceras* форма цекума в медиальном сечении изменяется от округлой до овальной формы. У *Pseudocadoceras* цекум имеет яйцевидную форму, у *Kosmoceras* и *Sigaloceras* эллипсоидальную и овальную.

Представление об изменении формы цекума у отдельных экземпляров дают цифровые данные, приведенные в таблицах 1 и 7.

Во всех изученных нами случаях цекум имеет органическую оболочку.

### г) Просепта и последовательность формирования первичных элементов скелета

Первая септа названа Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1954) просептой. Она имеет призматическую микроструктуру. На вентральной стороне просепта прикрепляется к внутренней стенке протоконха, а на дорсальной — к кромке.

Прикрепление просепты к кромке удалось наблюдать Биркелунд и Хансену (T. Birkelund, N. Hansen, 1968), Эрбену и др. (N. Erben, G. Flajs, A. Siehl, 1969), В. В. Друщицу и Н. Хиами (1970), В. В. Друщицу и Л. А. Догужаевой (1974), Кулицкому (S. Kulicki, 1975, 1979).

Эрбен, Флайс, Зиль (N. Erben, G. Flajs, A. Siehl, 1969) и Кулицки (S. Kulicki, 1975) считают, что кромка и просепта являются производными стенки протоконха. Дорсальная часть просепты является продолжением внутренней стенки протоконха, вентральная же часть просепты строилась вентральной и латеральной частями эпителия. От выделенных призматических кристаллов строилась стенка раковины и эта часть просепты. Кромка по Эрбену, Флайсу и Зилью (N. Erben, G. Flajs, A. Siehl, 1969) образуется одновременно или же позже просепты.

Ю. Д. Захаров (1972) соглашается со Смитом (J. Smith, 1901) и М. И. Шульгой-Не теренко (1926) и считает, что первичные элементы скелета у аммоноидей формировались в следующей последовательности: протоконх, оболочка цекума, оболочка и связка фиксатора, просепта.

По В. В. Друщицу первая септа строилась тем же способом, что и остальные септы. После того как аммонителла освобождала протоконх, а задняя ее часть прикреплялась с помощью фиксатора к внутренней стенке протоконха, начинала строиться первая перегородка. В просепте оставалось отверстие для прохождения сифона. Затем образовалась известковистая оболочка цекума, служившая для герметизации полости протоконха (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1974).

Кулицки (С. Kulicki, 1975) предполагал, что просепта образовалась одновременно с внутренним призматическим слоем протоконха и первого оборота. Фиксатор и цекум возникли позже просепты.

У изученного нами экземпляра *Sadoloceras* sp. (№ 1131) стенка протоконха до вентральной части просепты состоит из двух призматических слоев, один из которых выклинивается, а другой утолщается. Эта часть просепты построена из третьего слоя, который накладывается на утолщенный слой с внутренней стороны протоконха (табл. I, фиг. 5). В начале первого оборота стенка раковины вновь состоит из двух призматических слоев (табл. II, фиг. 1—2).

В другом случае (*Sigaloceras* sp. экз. 1110) стенка протоконха состоит из двух призматических слоев. Внутренний слой внезапно утолщается и создает вентральную часть просепты (табл. XII, фиг. 2, 3, 5). За просептой стенка первого оборота вновь состоит из двух слоев.

Таким образом, вентральная часть просепты является, по-видимому, производной одного из призматических слоев стенки протоконха.

Дорсальная часть просепты (табл. I, фиг. 1—3) имеет форму рычага и прикрепляется к наружной части кромки, являясь как бы ее продолжением. В другом случае просепта прикрепляется (табл. X, фиг. 2) к кромке с наружной стороны на некотором расстоянии от ее конца.

Получается картина одновременного образования вентральной и дорсальной частей просепты.

Наши наблюдения подтверждают мнение Ц. Кулицкого (С. Kulicki, 1975, рис. 3), что во время образования просепты тело животного с дорсальной стороны имело глубокую складку, окружающую кромку. В этой складке секретировалась спинная часть просепты (рис. 41).

Таким образом и дорсальная часть просепты является одновременным с внутренним призматическим слоем стенки протоконха образованием.

Ю. Д. Захаров (1972, табл. XI, фиг. 1—2) у *Neoglyphioceras abra-*

тові Роров обнаружил двуслойное деление кромки, причем по его мнению «наружный слой составляет, как бы единое целое с просептой».

Этот «наружный слой», который является одновременным с внутренним призматическим слоем стенки протоконха образованием, фактически является внутренним слоем, а не наружным.

На основании изучения внутреннего строения келловейских аммонитов в эмбриональной стадии развития последовательность формирования первичных скелетных образований нам представляется следующим образом. Вначале секретировался наружный микрослойек протоконха, затем внутренний микрослойек и просепта. При продвижении тела в адоральном направлении в задней его части начал формироваться эмбриональный сифон, цекум, вокруг которого образуются

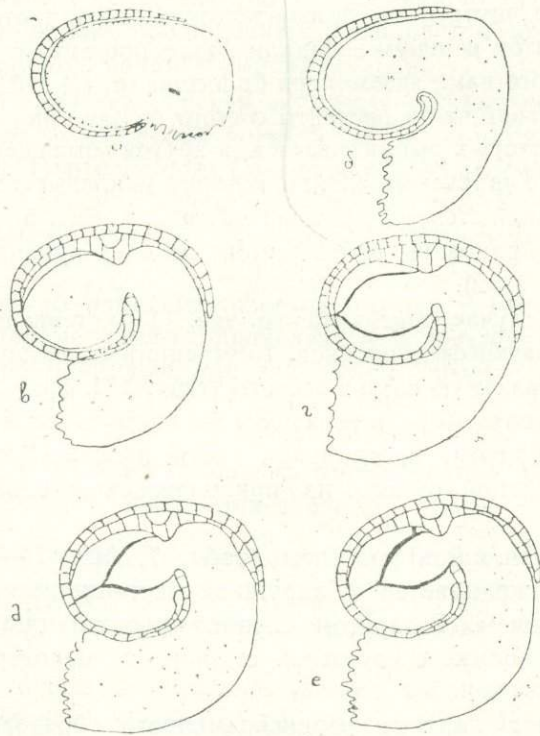


Рис. 41. Последовательность образования первичных скелетных элементов.

валась «жесткая» оболочка. При дальнейшем продвижении животного вперед появляется длинная лента фиксатора, а цекум начинает подтягиваться к просепте. Однако, если мягкое тело могло легко проскользнуть через узкий проход просепты из-за своей эластичности, то цекум, окруженный «жесткой» оболочкой, был частично или полностью приостановлен просептой. К тому же и размеры цекума

были довольно большими, немногим уступающими высоте животного уже в первом обороте. Когда животное полностью покинуло протоконх, длинная лента фиксатора приняла окончательную форму. Самым последним элементом является, по-видимому, короткая лента фиксатора, фиксирующая конечное положение цекума.

Следовательно, первичные скелетные элементы у аммонитид формировались в следующей последовательности: 1) наружный микрослой протоконха; 2) внутренний микрослой протоконха и просепта; 3) цекум; 4) «жесткая» оболочка цекума; 5) длинная лента фиксатора; 6) короткая лента фиксатора (Т. А. Ломинадзе, 1980б).

После того, как были образованы все первичные элементы скелета, эпителием задней части тела была секретирована вторая септа. Она обычно прикрепляется непосредственно к просепте или же к стенке протоконха.

Просепта всегда имеет призматическую микроструктуру. Вторая септа также часто построена из призматических микрокристаллов, однако может быть и перламутровой (род *Sadoceras*). Это, по нашему мнению, свидетельствует о том, что вторая септа могла секретироваться как в эмбриональный период жизни аммонита, так и в постэмбриональный.

#### д) Септы, сифон, септальные трубки

Третья и все последующие септы имеют перламутровую микроструктуру. Толщина септ в процессе онтогенеза постепенно увеличивается; у двух последних септ толщина резко возрастает. Для изученных нами аммонитов характерно также финальное сближение последних двух-трех септ. Этим отмечается окончание роста аммонитов (табл. XXIII).

Эпителий задней части мягкого тела после продвижения животного в адоральном направлении образует конхиолиновый слой, затем выделяется перламутровой слой и строительство септ завершается созданием второго конхиолинового слоя. В. В. Друщиц и Н. Хиами (1970) считали, что в какой-то момент жизни аммонита септальный эпителий формирует сифон.

Однако в дальнейшем сифон длиной в две гидростатические камеры был обнаружен в жилой камере *Phyllorachyceras* sp. (В. В. Друщиц и Л. А. Догужаева, 1974) и *Holcophylloceras zignodianum* d'Orb. (С. Kulicki, 1979).

Образование такого длинного сифона в теле животного про запас связано с созданием сосудов для артериальной и венозной крови. После того, как животное продвигалось вперед, в задней части тела оставался сифон на один переход. Для того, чтобы в задней части тела могла формироваться первичная оболочка сифона, надо предположить глубокую складку в задней части тела (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1974).

После продвижения животного вперед эпителием сифона секретировалась вторичная конхилиновая оболочка сифона (В. В. Друщиц и Л. А. Догужаева, 1974).

Мы склонны разделить мнение В. В. Друщица и Л. А. Догужаевой (1974) о возможном формировании сифона внутри тела животного, однако интересно, почему все-таки ни у одного из аммонитид не обнаружен сифон в жилой камере?

Толщина стенки сифонной трубки у аммонитид по сравнению с другими группами сильно уменьшается в последних камерах (G. Westermann, 1971). По подсчетам Дентона и Джилпин-Брауна (E. Denton, J. Gilpin-Brown, 1966) толщина стенки сифона для наутилусов равна 12% радиуса трубки. Лишь у филлоцератид и литоцератид эта величина приближается или больше, чем у наутилусов (от 10 до 19 %). У аммонитид же соотношение толщины стенки сифонной трубки к ее диаметру колеблется от 3 до 6,5%.

Кроме того, хотя абсолютная величина диаметра сифона в онтогенезе у аммонитид возрастает, соотношение его к высоте оборотов постепенно уменьшается (табл. 3, 5, 9, 11).

Так, например, у кадоцератин диаметр сифона на первых четырех оборотах возрастает от 0,064 до 0,353 (берутся средние значения), однако соотношение диаметра сифона к высоте оборота уменьшается от 0,512 до 0,13. Такая же картина наблюдается и у космоцератин — 0,51 — 0,142.

Надо предполагать, что толщина стенки сифона и соотношение его диаметра с высотой, в жилой камере аммонитид были очень маленькими, вследствие чего во время разложения трупа или выпадения его из раковины сифон легко разрушался.

Сифон у келловейских аммонитов на первом обороте занимает центральное положение, затем субцентральное и с середины или конца второго оборота — вентрально-краевое (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1977).

Такое же изменение положения сифона наблюдается у ранне-меловых аммоноидей (В. В. Друщиц, Н. Хиами, 1970; В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1974).

Интересно отметить, что у юрских и меловых представителей филлоцератид сифон занимает центральное положение на первом обороте, субцентральное на втором и третьем, а затем вентральное. У литоцератид центральное положение сифона наблюдается только в первых двух-трех камерах. В последствии он быстро смещается к вентральной стенке, вплотную прилегая к ней (В. В. Друщиц, М. Ф. Бого-словская, Л. А. Догужаева, 1976).

Септальные трубки с самого начала направлены вперед (прохоанитовые). Первичная конхилиновая оболочка сифона в местах прикрепления к ней септальных трубок обызвествляется, образуя аннулярные отложения. Гомологом ретрохоанитовых септальных трубок являются манжеты, обызвествленная часть сифона и прикреплен-

ная к септальной трубке сзади. По мнению В. В. Друщица и Л. А. Догужаевой (1974) манжеты служили для жесткого прикрепления сифона к септальным трубкам.

Передняя часть манжеты прикрепляется к септальной трубке, а задняя переходит в органическую оболочку сифона.

Манжеты имеют перламутровую микроструктуру и могут быть короче (род *Cadoceras*), приблизительно одинаковой длины (род *Pseudocadoceras*) и длиннее септальных трубок (род *Sigaloceras*)

У келловейских аммонитов с самого начала септальные трубки прохоанитовые. Манжеты же, как было сказано, являются гомологом ретрехоанитовых септальных трубок.

Короткие прохоанитовые септальные трубки на всех стадиях развития наблюдаются уже у раннеюрских аммонитов (В. В. Друщиц, М. Ф. Богословская, Л. А. Догужаева, 1976). Прохоанитовые септальные трубки имеются также у изученных нами келловейских (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1976, 1977), позднеюрских *Craspedites*, *Elatmites*, *Rasenia* и др., а также поздне меловых аммонитов (Т. Birkelund, 1967; Т. Birkelund, Н. Handzen, 1968).

Таким образом, в юре и мелу почти все аммонитиды на всех стадиях развития имеют короткие прохоанитовые септальные трубки.

Исходя из этого, вряд ли можно согласиться с предположением И. С. Барскова (1973), что септы, имеющие прохоанитовые септальные трубки, должны обладать «лопастной линией, уже несущей все родовые (и видовые?) черты».

Септальные трубки, как и септы, имеют перламутровую микроструктуру. У изученных нами групп келловейских аммонитов они в начале короткие и в ходе онтогенетического развития удлиняются. Так, например, у рода *Cadoceras* на третьем-четвертом оборотах длина септальных трубок равна 0,07—0,10 а на пятом — 0,31—0,35. У *Kosmoceras* септальные трубки на всех оборотах короткие, но их абсолютная длина в ходе онтогенеза увеличивается: третий оборот — 0,10, четвертый — 0,14, пятый — 0,34.

Органическая оболочка, покрывающая септы спереди и сзади, соединяется с таковой сифона и часто образует органическую мембрану, усиливающую прикрепление перегородки с сифоном.

Аннулярные отложения, как было уже отмечено, образуются за счет обызвествления конхиолиновой оболочки сифона в местах прикрепления к нему септальных трубок. Аннулярные отложения иногда имеют вид небольшой нащепки, расположенной под манжетой (род *Pseudocadoceras*), а иногда протягиваются на всем протяжении манжеты (род *Sigaloceras*).

Структура аннулярных отложений не совсем ясна. По нашим наблюдениям она, по-видимому, перламутровая, однако, по текстуре отличается от таковой септ и септальных трубок. И. С. Барсков (1973) описывает призматическую микроструктуру этих образований у рода *Kosmoceras*.

### е) Лопастная линия

Первая лопастная линия — просутура, развивалась в эмбриогенезе, т. е. в яйцевой капсуле. Все келловейские аммонитиды имеют ангустиселлатную просутуру. Вторая лопастная линия — примасутура, могла развиваться как в эмбриогенезе, так и постэмбриональном периоде, в зависимости от того, когда была построена вторая септа.

У палеозойских аммоноидей вторая лопастная линия — примасутура имеет три основные лопасти VUD; у триасовых — четыре VUID; у юрских — пять  $(V_1V_1)UU^1ID$ . У меловых аммонитов, по данным И. А. Михайловой (1978), примасутура может быть четырех различных типов: 1) пятилопастной  $(V_1V_1)UU^1ID$ ; 2) пятилопастной с последующей редукцией лопасти  $U^1$ ; 3) четырехлопастной  $(V_1V_1)UID$  (Turrilitoidea) и 4) шестилопастной  $(V_1V_1)UU^1U^2ID$  (Tetragonitoidea, Gaudriceras).

Примасутура келловейских аммонитид во всех случаях имеет пять основных лопастей  $(V_1V_1)UU^1ID$ , причем лопасть  $U^1$  всегда находится на шве. В примасутуре вентральная лопасть уже разделена на две части  $(V_1V_1)$

Проследим, как усложняется лопастная линия в процессе развития (рис. 42—45).

1)  $(V_1V_1)U\dot{U}^1ID$  (юрские аммонитиды) —  $(V_1V_1)UU^1\dot{I}^1ID$  (Stephanoceratoidea) —  $(V_1V_1)UU^1\dot{I}_1^2I_1^1ID$  (Kosmoceratidae) —  $(V_1V_1)UU^1\dot{I}_1^2I_1^3:I_1^1ID$  (Keppleritinae) —  $(V_1V_1)UU^1\dot{I}_1^2I_1^3:I_1^4I_1^1ID$  (Kosmoceratinae).

2)  $(V_1V_1)U\dot{U}^1ID$  (юрские аммонитиды) —  $(V_1V_1)UU^1\dot{U}^2II^1D$  (Cardioceratoidea) —  $(V_1V_1)UU^1U^2\dot{U}^3II^1D$  (Cardioceratidae) —  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3\dot{U}^4U^3I_1^1ID$  (Cadoceratinae).

3)  $(V_1V_1)U\dot{U}^1ID$  (юрские аммонитиды) —  $(V_1V_1)UU^1:I_1I_2D$  (Haploceratoidea) —  $(V_1V_1)UU^1U^2:I_1I_2D$  (Oppeliidae) —  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4:I_1I_2D$  (Hecticoceratinae).

4)  $(V_1V_1)U\dot{U}^1ID$  (юрские аммонитиды) —  $(V_1V_1)UU^1:I_1I_1D$  (келловейские Perisphinctoidea) —  $(V_1V_1)UU^1U^2(\dot{U}^3)I_1I_1D$  (Pachyceratidae) —  $(V_1V_1)UU^1U^2(\dot{U}^3)I_1I_1D$  (Eugynoceratinae). У пахицератин седло  $U^3/I_1$  гораздо уже, чем у эримноцератин.

Следовательно, способ усложнения лопастной линии на ранних стадиях онтогенеза для келловейских аммонитид может быть четырех типов: 1) стефанокератоидный — характеризуется очень ранним возникновением лопасти  $I^2$  в вершине седла  $I/D$  и усложнением лопастной линии за счет внутренних боковых лопастей; 2) кардиокератоидный — характеризуется очень ранним возникновением лопасти  $I^1$  и усложнением лопастной линии за счет пупковых лопастей; 3) гаплокератоидный — характеризуется очень ранним делением лопасти  $I$  на две несимметричные лопасти  $I_1I_2$  и усложнением лопастной линии за счет пупковых лопастей и 4) перисфинктоидный — характеризуется очень ранним делением лопасти  $I$  на две симметричные лопасти  $I_1I_1$  и усложнением лопастной линии за счет пупковых лопастей (Т. А. Ломинадзе. 1979).

Дорсальная лопасть у келловейских аммонитид одноконечная.

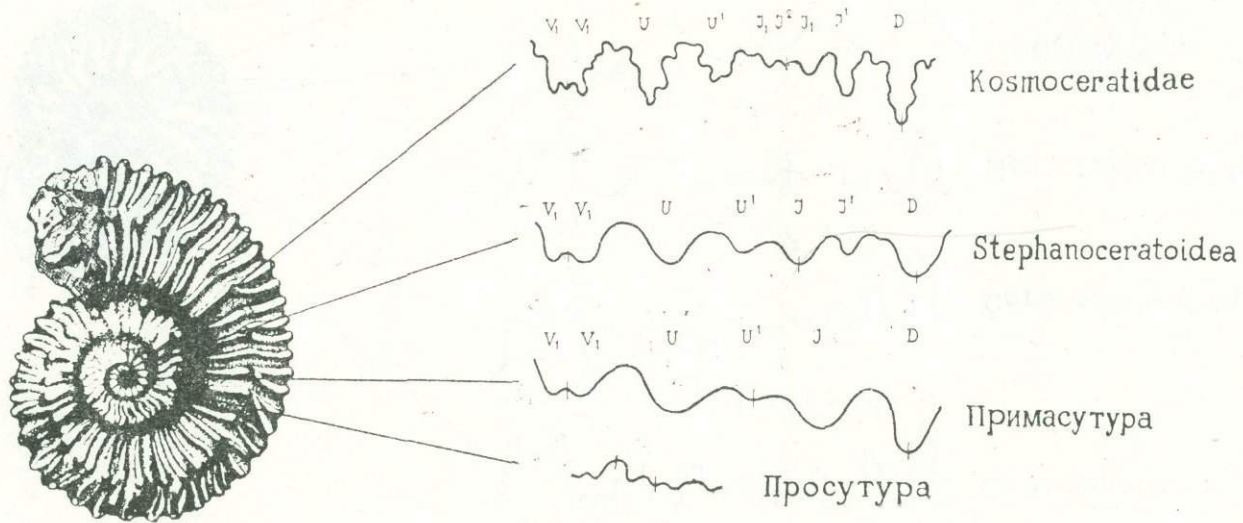


Рис. 42. Стефаноцератонидный тип усложнения лопастной линии

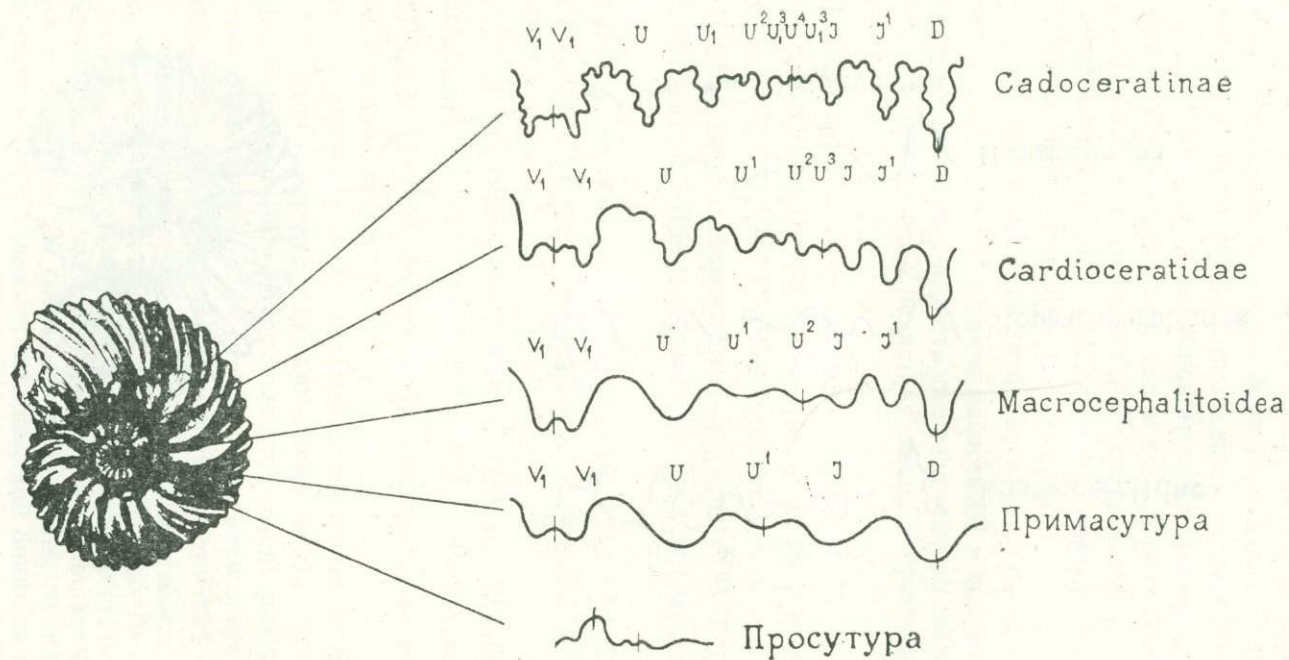


Рис. 43. Кардиоцератоидный тип усложнения лопастной линии

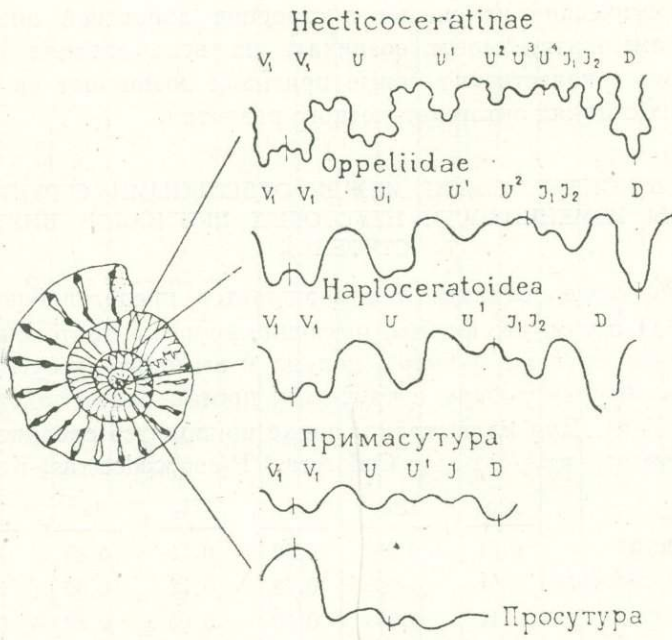


Рис. 44. Гаплоцератоидный тип усложнения лопастной линии

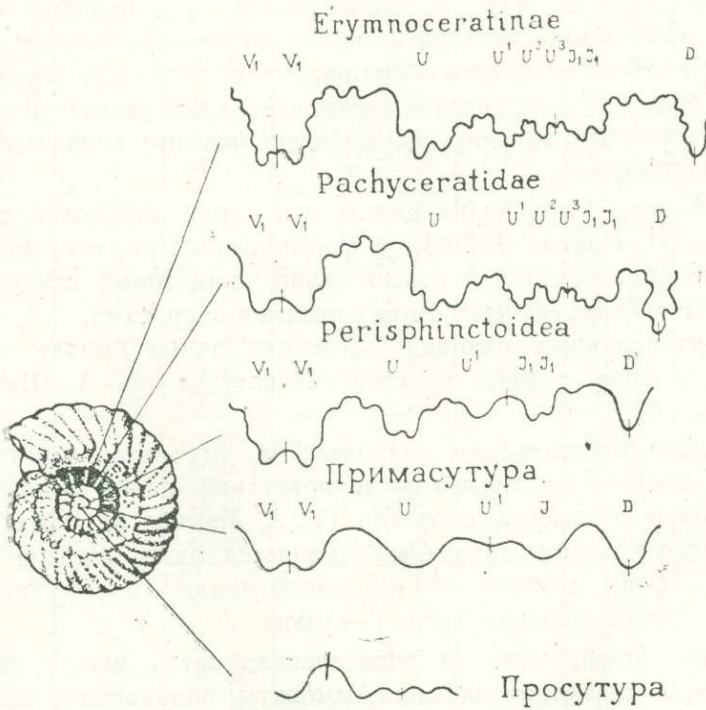


Рис. 45. Перисфинктоидный тип усложнения лопастной линии

Морфологические изменения в строении лопастной линии у келловейских аммонитид могут возникать на всех стадиях онтогенеза, однако первые, качественно новые признаки возникают на более или менее ранних стадиях онтогенетического развития.

#### КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ СВЯЗИ МЕЖДУ ОТДЕЛЬНЫМИ СТРУКТУРАМИ И ПРЕДЕЛЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ

Нашими исследованиями подтверждается представление Ю. Д. Захарова (1971) о том, что формы, имеющие крупные протоконхи, имеют соответственно крупные размеры цекума и аммонителлы. Диаметр последующего оборота у форм с крупными протоконхами так же больше (табл. 1, 2, 7, 8). Для иллюстрации ниже приводятся средние данные о размерах этих структур у родов *Cadoceras*, *Pseudocadoceras*, *Kosmoceras*.

	$D_{пр}^1$	$D_{пр}^2$	$C_1$	$C_2$	Дам	$D_1$
<i>Cadoceras</i>	0,51	0,38	0,12	0,11	0,85	1,06
<i>Pseudocadoceras</i>	0,51	0,39	0,13	0,12	0,86	1,10
<i>Kosmoceras</i>	0,44	0,38	0,10	0,08	0,82	0,93

Ю. Д. Захаров (1971) предполагает, что обычно минимальное количество камер свойственно аммонитам, обладающим низкими оборотами. Нашими исследованиями это не подтверждается. У рода *Kosmoceras*, представители которого обладают более уплощенными оборотами, по сравнению с *Cadoceras*, число камер меньше. По-видимому число камер зависит не только от формы оборотов, но и от сложности скульптуры раковины. У более скульптурированного *Kosmoceras* для увеличения прочности гидростатического аппарата понадобилось меньшее количество септ, по сравнению с *Cadoceras*.

Следовательно, если предположить, что септы строились в лунном ритме (А. Н. Иванов, 1971б), то формирование первых, по крайней мере, четырех оборотов у относительно уплощенных скульптурированных форм шло быстрее, чем у форм с низкими оборотами.

У скульптурированных раковин лопастная линия бывает более простой, чем у форм с более простой скульптурой (А. А. Шевырев, 1968).

В результате исследования келловейских аммонитов нами установлено, что количество элементов в лопастной линии в пределах родов не зависит от высоты оборотов (Т. А. Ломинадзе 1967). При увеличении инволютности раковины изменяется лишь ширина седел и лопастей. У форм с узким пупком линии имеют более широкие элементы, а у форм с широким пупком — узкие.

Существует, по-видимому, и определенная связь между величиной животного и диаметром сифона. Аммониты, обладающие широкими оборотами, имеют более широкий сифон, по сравнению с формами, имеющими уплощенные обороты.

Таблица 16

## Коэффициент вариации

Р о д	B <sub>0</sub>	B <sub>0,5</sub>	B <sub>1</sub>	B <sub>1,5</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>2,5</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>3,5</sub>	B <sub>4</sub>	$\frac{B_1}{B_0}$	$\frac{B_{1,5}}{B_{0,5}}$	$\frac{B_2}{B_1}$	$\frac{B_{2,5}}{B_{1,5}}$	$\frac{B_3}{B_2}$	$\frac{B_{3,5}}{B_{2,5}}$	$\frac{B_4}{B_3}$
Kosmoceras	9,60	9,52	12,23	5,12	6,42	8,28	9,45	2,33	13,59	10,08	7,36	8,26	5,54	9,54	3,58	5,62
Cadoceras	9,68	5,53	8,24	11,79	9,51	10,64	8,78	15,34	18,66	6,25	13,0	6,24	8,55	7,97	21,86	13,28
Р о д	C <sub>0</sub>	C <sub>0,5</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>1,5</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>2,5</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>3,5</sub>	C <sub>4</sub>							
Kosmoceras	33,63	36,66	23,57	32,72	28,73	66,09	50,0	38,03	37,38							
Cadoceras	10,06	12,50	13,50	17,90	10,07	9,86	20,96	21,47	21,06							
Р о д	$\frac{C_0}{B_0}$	$\frac{C_{0,5}}{B_{0,5}}$	$\frac{C_1}{B_1}$	$\frac{C_{1,5}}{B_{1,5}}$	$\frac{C_2}{B_2}$	$\frac{C_{2,5}}{B_{2,5}}$	$\frac{C_3}{B_3}$	$\frac{C_{3,5}}{B_{3,5}}$	$\frac{C_4}{B_4}$							
Kosmoceras	36,52	22,86	28,37	32,16	27,87	30,0	35,39	36,73	34,95							
Cadoceras	15,40	12,54	17,68	25,04	11,70	14,53	21,53	25,88	12,84							
Р о д	D <sup>1</sup> пр	D <sup>2</sup> пр	Дам	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	D <sub>4</sub>	Ц <sub>1</sub>	Ц <sub>2</sub>	Ф	∠	$\frac{D^1_{пр}}{D^2_{пр}}$	$\frac{Ц_1}{Ц_2}$			
Kosmoceras	8,25	5,42	6,45	4,99	4,98	8,88	9,93	12,09	10,87	33,70	0,53	5,59	17,66			
Cadoceras	3,47	3,29	2,07	4,26	4,35	6,64	8,65	12,82	11,38	22,40	3,55	5,34	18,62			

Для установления пределов изменчивости измеряемых признаков внутреннего строения келловейских аммонитов был использован коэффициент вариации, который является количественным выражением морфологической амплитуды этих признаков.

Для характеристики пределов изменчивости признаков внутреннего строения родов *Cadoceras* и *Kosmoceras*, кроме известных значений выборочного среднего и среднего квадратичного отклонения, были высчитаны  $\bar{X}$  и  $S$  для других измеренных структур.

К признакам с широкой морфологической амплитудой относятся те, у которых  $V \geq 15\%$ , и с узкой когда  $V < 15\%$  (И. Г. Кармишина, 1975).

Сравнения этих коэффициентов дают возможность проследить, как меняется вариабильность отдельных признаков внутреннего строения в процессе развития у этих родов (см. табл. 16).

Сравнивая исследуемые роды, можно заметить, что у *Kosmoceras* по сравнению с *Cadoceras* наиболее широкой морфологической амплитудой характеризуется диаметр сифона ( $C$ ) и соотношение его с высотой оборота ( $C/V$ ).

Высота оборота ( $B$ ) и показатель спирали у *Kosmoceras* на 1, 5 и 3,5 оборотах резко уменьшается;  $V$  — диаметра сифона ( $C$ ) наибольшего значения достигает на 2,5 обороте. У *Cadoceras* наблюдается совершенно противоположная картина,  $V$  высоты оборота и показателя спирали именно на этих уровнях возрастают, а  $V$  диаметра сифона на 2,5 обороте имеет наименьшее значение.

Коэффициент вариации диаметра раковины в процессе развития у обоих родов возрастает, но имеет узкую морфологическую амплитуду ( $V < 15\%$ ).

Коэффициент вариации для  $D^1_{пр}/D^2_{пр}$  и  $C_1/C_2$  у обоих родов имеет одинаковое значение, но размеры цекума, как у *Kosmoceras*, так и у *Cadoceras*, имеют широкую морфологическую амплитуду, а диаметр аммонителлы и угол первичного пережима — узкую.

Таким образом, пределы морфологических амплитуд по  $D^1_{пр}/D^2_{пр}$ ,  $C_1/C_2$  у *Kosmoceras* и *Cadoceras* почти одинаковые. Довольно значительные различия видны при сравнении коэффициентов вариации диаметра сифона и его соотношения с высотой оборота. Однако наибольшее расхождение в пределах морфологических амплитуд наблюдается по  $B$  и  $B_n/B_{n-1}$  (на тех уровнях, где  $V$  у космоцерасов уменьшается, у кадоцерасов возрастает) и по  $C$  и  $C/V$  (у космоцерасов возрастает, у кадоцерасов же уменьшается).

Таким образом, род *Kosmoceras* имеющий более уплощенные обороты и скульптурованную раковину, по сравнению с *Cadoceras*, характеризуется большей индивидуальной изменчивостью признаков внутреннего строения.

#### ВОЗРАСТНЫЕ СТАДИИ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ АММОНИТИД

Установленные закономерности развития отдельных структур внутреннего и наружного строения келловейских аммонитид позво-

ляют сделать некоторые выводы предварительного характера. Как известно, после выклева моллюсков из яичевой оболочки замечается некоторая задержка в росте раковины. У аммоноидей эта задержка характеризуется появлением первичного валика. Одинаковые структуры образовавшие протоконх, просепту и часть первого оборота до первичного валика, свидетельствуют о том, что эти структуры возникли в эмбриональной стадии развития.

Таким образом, из яйца выходила аммонителла (название предложено В. В. Друщицем и Н. Хиами, 1969), с эмбриональной раковинной, состоящей из протоконха, просепты и части первого оборота, ограниченного спереди первичным валиком. Вторая септа могла образоваться как в эмбриональный период роста (роды *Kepplerites*, *Kosmoceras*, *Pseudococeras* имеют вторую септу, построенную из призматических микрокристаллов), так и постэмбриональный (род *Cadoceras* имеет вторую септу из перламутровых микрокристаллов). Аммонителлы отличались от взрослого животного только по размерам. Следовательно, в яичевой оболочке формировался и примитивно устроенный гидростатический аппарат.

Аммонителлы келловейских аммонитид характеризуются эллипсоидальной и округленной формой протоконхов, совершенно гладкой раковинной, центральным положением сифона и отсутствием дорсальной стенки. Толщина первого оборота в несколько раз превышает его высоту.

О длине эмбриональной жилой камеры можно судить по положению первичного пережима. По данным Гранжана (F. Grandjean, 1910), М. И. Шульга-Нестеренко (1926), М. Ф. Богословской (1959) и Б. И. Богословского (1969) палеозойские формы по длине эмбриональной жилой камеры превосходят соответствующие камеры всех мезозойских форм. В мезозое длина этих камер постепенно увеличивается. Так, например, у триасовых форм (Ю. Д. Захаров, 1971) угол первичного пережима колеблется от 240 до 295°, у юрских его максимальное значение достигает 315°, а у меловых—340° (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, 1975).

Аммонителлы подобно всем современным *Cephalopoda* (И. И. Акимушкин, 1963) вели, по-видимому, планктонный образ жизни (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, И. А. Михайлова, 1977), так как локомоторный аппарат (косвенное указание на наличие локомоторного аппарата можно найти в конфигурации септ, усложнении лопастной линии, инволютности раковины и т. д.) еще не был развит.

Продолжительность стадии аммонителлы (или детской по А. И. Иванову, 1971а) некоторыми исследователями ограничивается постройкой первичного валика (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, И. А. Михайлова, 1977), а по мнению других (А. Н. Иванов, 1971а) охватывает и второй оборот с характерным для него превышением ширины над высотой.

Стадия аммонителлы, по-видимому, заканчивается постройкой первичного пережима. Однако, по нашему мнению, стадия аммонител-

лы соответствует не детской, а является самостоятельной младенческой возрастной стадией постэмбрионального развития, в течение которой аммонителла вела планктонный образ жизни.

Следующая детская стадия начинается с постройки второй или третьей септы (в зависимости от того, какая из них построена в постэмбриональном периоде) и новой части раковинной трубки. Характерными признаками детской возрастной стадии являются усложнение конфигураций септ и лопастной линии. Лопастная линия характеризуется возникновением лопастей, характерных для надсемейства, вырисовываются основные пути ее развития. Так, например, для семейства *Cardioceratidae* усложнение лопастной линии уже на этой стадии происходит за счет умбиликальных лопастей, а *Kosmoceratidae* — за счет внутренних боковых. Сифон занимает субцентральное положение.

Дорсальная стенка отсутствует. Вентральная состоит из двух слоев — наружного призматического и перламутрового. Скульптура чаще отсутствует, однако редко может появляться сразу после первичного пережима. Характерным для этой возрастной стадии является замедленный рост раковины (торпидальный период по Ю. Д. Захарову, 1978).

Продолжительность этой стадии у разных групп аммонитов не одинакова. Оканчивается эта стадия в середине-конце второго или начале третьего оборота раковины; на графиках роста отмечено первой резко выраженной редукцией (рис. 5, 8).

Третья возрастная стадия — юношеская — начинается с появления трехслойного строения вентральной стенки раковины. Появляется и дорсальная стенка, состоящая из единственного внутреннего призматического слоя. Первые грубые элементы скульптуры наблюдаются с начала этой стадии. В течение этой стадии происходит дальнейшее усложнение конфигурации септ. Заканчивается образование всех основных лопастей и седел. Скульптура принимает характерный для семейства вид. Сифон занимает вентрально-краевое положение.

На графиках роста раковины (рис. 5, 8) этой возрастной стадии соответствует участок с интенсивным ростом раковины (фреквентальный период по Ю. Д. Захарову, 1978) и охватывает 3—4 оборота.

Следующей возрастной стадией является зрелая стадия, подразделяющаяся на две подстадии — собственно зрелую и поздnezрелую — «конечной» жилой камеры (А. Н. Иванов, 1971а). На графиках роста (рис. 5, 8). Этой стадии соответствует участок с неравномерным ростом раковины (иррегулярный период по Ю. Д. Захарову, 1978).

В собственно зрелой подстадии аммонит достигает полного своего развития. Лопастная линия усложняется до максимума. Скульптура принимает характерный для данной формы вид.

Продолжительность данной подстадии по А. Н. Иванову (1971а) и по нашим наблюдениям у разных индивидов неодинакова. У микро-

конхов она может отсутствовать, а у макроконхов может охватывать от одного до трех оборотов.

Так, например, на графике роста (рис. 5а) отчетливо видно, что взрослой подстадии вида *Cadoceras (Rondiceras) tschefkini (d'Orb.)* соответствуют два последних оборота (обр. 1137), а у *Pseudocadoceras cuneatum (Sas.)* эта подстадия вообще отсутствует (рис. 5в).

Подстадия конечной жилой камеры начинается со строительства этой части раковинной трубки и продолжается до конца жизни аммонита. Для этой подстадии характерно замедление, а затем и полное прекращение роста раковины, что выражено на фрагмоконе в сближении нескольких последних септ (таблица XXIII). Последние септы часто упрощаются, что связано, по-видимому, с понижением способности животного перемещаться на большие глубины (Т. А. Ломинадзе, 1967). Однако необходимо отметить, что все эти признаки особенно четко выражены у микро- и макроконхов. Для мегаконхов, как справедливо указывает А. Н. Иванов (1975), это не характерно.

У келловейских аммонитид на этой подстадии сильно изменяется скульптура раковины. У *Sigaloceras epodatum (Nik.)* внутренние ребра становятся грубыми, а наружные сглаживаются; у *K. (Kosmoceras) pollucinum Teiss.* как внутренние, так и наружные ребра учащаются; у *Putealicerias (Putealicerias) svevum (Bonar.)* скульптура на конечной жилой камере сглаживается, а у *Putealicerias (Zietenicerias) tsytovitchae (Zeiss)* и *Macrocephalites madagascariensis Lem.* полностью исчезает (табл. XXIV, фиг. 1—4).

Для подстадии «конечной» жилой камеры характерно также раскручивание и понижение сечения последнего оборота, что связано, по-видимому, с изменением формы мягкого тела. Среди изученных келловейских аммонитид эта особенность хорошо выражена у эримноцерасов, роллеритесов, кадоцерасов псевдокадоцерасов и кепплеритов (табл. XXIV, фиг. 5; табл. XXV, фиг. 1—2).

И, наконец, характерным для келловейских аммонитид является изменение конечного устья раковины, что выражено в появлении ушек, вентральных выступов, утолщений или пережимов и лишь у представителей семейства *Macrocephalitidae* конечное устье остается неизменным (Т. А. Ломинадзе, 1967).

Таким образом, аммонитиды в постэмбриональном периоде проходили, по-видимому, четыре возрастные стадии: младенческую, детскую, юношескую и зрелую.

#### ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ

Роды *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* относятся к семейству *Cardiocerataidae*, а роды *Kosmoceras* и *Sigaloceras* к семейству *Kosmoceratidae*. Эти роды и семейства давно привлекают внимание исследователей. Внешние при-

знаки описывались с достаточной подробностью, изучалось изменение лопастной линии в онтогенезе (В. И. Бодылевский, 1926; А. А. Шевырев, 1960; O. Schindewolf, 1965; Т. А. Ломинадзе, 1977). Несмотря на это, и по сей день спорным остается вопрос о систематическом положении семейств, объединяющих рассматриваемые роды. Аркелл (W. Arkell, 1957) относит семейства *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae* к надсемейству *Stephanoceratoidea*. В «Основах палеонтологии» (1958) они были помещены в разные надсемейства: Семейство *Kosmoceratidae* (совместно с семействами *Parkinsoniidae*, *Reineckeidae*, *Morphoceratidae*, ничего общего не имеющими с *Kosmoceratidae* и относимыми ныне к надсемейству *Perisphinctoidea*), в одноименное надсемейство, а *Cardioceratidae* в соответствии с предложением Аркелла — в надсемейство *Stephanoceratoidea*.

А. А. Шевырев (1960), исходя из убеждения, что научная классификация аммонитов должна быть филогенетической, опирающейся на онтогенетические исследования, доказывает таксономическое значение лопастной линии на разных систематических уровнях. По данным Шевырева, а также по нашим наблюдениям, при онтогенетическом развитии лопастной линии у представителей надсемейства *Stephanoceratoidea* (включая семейство *Kosmoceratidae*) наблюдается очень раннее возникновение второй внутренней боковой лопасти  $I^1$  и усложнение линии происходит за счет внутренних боковых лопастей. Так, например, у рода *Sigaloceras* конечная формула линии такова:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1I^2I^3:I_1I_1I^1D$ , а у *Kosmoceras* на внутренней стороне раковины возникает еще одна лопасть  $I^4$ . Формула:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1I^2I^3:I^4I_1I^1D$  (А. А. Шевырев, 1960; Т. А. Ломинадзе, 1975б).

Для представителей семейства *Cardioceratidae*, также как и для *Kosmoceratidae*, характерно очень раннее возникновение второй внутренней боковой лопасти  $I^1$ , однако в отличие от большинства стефаноцератоидей усложнение лопастной линии у представителей этого семейства происходит за счет пупковых лопастей.

Изучая лопастную линию в онтогенезе у родов семейства *Cardioceratidae* (подсемейство *Cadoceratinae*, роды *Cadoceras*, *Pseudocadoceras*, *Quenstedtoceras*, *Vertumniceras*, *Longaeviceras*) мы наблюдали полную идентичность в развитии линии до стадии, соответствующей формуле:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2U^3U^4U^3I^1D$ . Различия между родами наступают только в конечных стадиях (Т. А. Ломинадзе, 1977).

Усложнение лопастной линии за счет пупковых лопастей наблюдается и у представителей семейства *Macrocephalitidae* (O. Schindewolf, 1965; Т. А. Ломинадзе, 1967). На этом основании А. А. Шевырев (1960) совершенно справедливо объединяет семейства *Macrocephalitidae* и *Cardioceratidae* в новое надсемейство (А. А. Шевырев именуется новое надсемейство *Macrocephalitoidea*, однако в силу приоритета оно должно называться *Cardioceratoidea*)

Мы придерживаемся этой же точки зрения (Т. А. Ломинадзе, 1977).

Иного мнения придерживается Шиндевольф (O. Schindewolf, 1965). По его мнению, ни макроцефалитид, ни кардиоцератид нельзя выводить

из надсемейства *Stephanoceratoidea* и нет необходимости объединить их в новое надсемейство, как предлагает А. А. Шевырев. По Шиндевольфу космоцератиды, макроцефалитиды и кардиоцератиды имеют однотипный характер развития лопастной линии.

Учитывая различия во мнениях о систематическом положении рассматриваемых родов и семейств, основанные на изучении, главным образом, онтогенеза лопастной линии, нам было интересно выяснить может ли изучение внутреннего строения раковины внести ясность в решение этого спорного вопроса (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1977).

Для многих групп моллюсков характерным является сочетание слоев определенной микроструктуры. У двустворок и гастропод насчитывается до десяти типов таких структур (И. С. Барсков, 1975б; С. В. Попов, 1977). В то же время у цефалопод на протяжении всей истории в строении скелета участвовали слои лишь двух типов микроструктуры — перламутровый и призматический.

Исследуя микроструктуру стенки протоконха, первого и последующих оборотов, строение первичного валика, а также изменение положения сифона в онтогенезе и направление септальных трубок, мы пришли к выводу, что эти структуры не имеют таксономического значения даже на надсемейственном уровне.

Сравнивая внутреннее строение представителей семейства *Cardiocerataidae* и *Kosmocerataidae*, мы нашли много общих черт в строении этих структур. Так, например:

1) призматическая микроструктура стенки протоконха и первого оборота до первичного пережима, строение первичного валика, развитого за счет перламутрового слоя, стенка раковины после первичного пережима — в начале двуслойная, затем, трехслойная при хорошо развитом перламутровом слое;

2) изменение положения сифона в онтогенезе, от центрального на гервом обороте до вентрально-краевого в конце второго — начале третьего и уменьшение его относительного диаметра;

3) короткие прохоанитовые септальные трубки, сопровождаемые небольшими манжетами и аннулярными отложениями.

Таким образом, микроструктура протоконха и последующих оборотов, строение первичного валика, изменение положения сифона в онтогенезе и его относительный диаметр, а также строение септальных трубок аммоноидей имеют таксономическое значение лишь на уровне отрядов, реже надсемейств и не могут быть использованы для установления более низких таксономических единиц.

Для выявления таксономического значения параметров отдельных структур внутреннего строения аммонитов путем их сравнения нами был применен один из методов математической статистики — критерий Стьюдента (Р. Миллер, Дж. Кан, 1965).

Были вычислены: выборочное среднее —  $\bar{X}$ , выборочная дисперсия

$S^2$ , среднее квадратичное отклонение  $S$ . Для проверки гипотезы о нормальном распределении случайных выборок были вычислены асимметрия —  $A$ , и эксцесс —  $E$ .

В нашем случае получилось, что можно принять гипотезу о нормальном распределении (гипотезу проверяли методом моментов). Предварительно попарно были сравнены дисперсии с помощью критерия Фишера. Оказалось, что можно принять и гипотезу о равенстве генеральных дисперсий. В таком случае для сравнения средних можно применять точный критерий Стьюдента.

Сравнение проводилось попарно. Размеры одних структур внутреннего строения рода *Kosmoceras* (3) сравнивались с размерами тех же структур рода *Cadoceras* (1), затем рода *Pseudocadoceras* (2) и затем (4) подсемейства *Cadoceratinae* (*Cadoceras*+*Pseudocadoceras*); были; сравнены между собой также *Cadoceras* и *Pseudocadoceras*.

Как видно из приведенной таблицы 17, вычисленное значение  $t$  путем попарного сравнения отдельных структур внутреннего строения *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* во всех случаях оказалось меньше табличного значения  $t$ . Следовательно, во всех случаях должна быть принята гипотеза о равенстве генеральных средних на 5%-ном уровне значимости, т. е. сравниваемые величины не отличаются друг от друга. Исходя из этого можно заключить, что по отдельно взятым признакам внутреннего строения эти два рода неотличимы.

В то же время при попарном сравнении характеристик отдельных структур у *Kosmoceras* и *Cadoceras*; *Kosmoceras* и *Pseudocadoceras*; *Kosmoceras* и *Cadoceratinae* за исключением параметров  $D_{ам}$ ,  $D^2_{пр}$  и  $\Phi$  (не отличаются также  $\Pi_1$  у 1—3) все вычисленные значения  $t$  превышают табличное значение  $t$  на 5%-ном уровне значимости.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что роды одного семейства не отличаются по численным значениям признаков внутреннего строения (*Cadoceras* и *Pseudocadoceras*), роды же разных семейств, а следовательно и эти семейства отличаются по большинству отдельно взятых параметров.

Таким образом, каждая из отдельно взятых характеристик внутреннего строения раковины аммонитов может быть использована при диагностике таксонов не ниже семейственного ранга.

После этого для выявления таксономического значения совокупностей измеренных признаков внутреннего строения раковины исследуемых аммонитид мы провели статистические расчеты с помощью критерия Готелинга.

Сравнение проводилось попарно (1—2; 1—3; 1—4; 2—3), что позволило провести анализ сходства и различия родов и подсемейств по сумме изученных признаков.

Как известно, величина  $F$  если превышает допустимый 5% уровень значимости и при  $r$  и  $n+1-r$  (где  $n$  — число измерений и  $r$  — число признаков) степенями свободы, то нулевая гипотеза должна быть отвергнута.

Таблица 17

Вычисленное и табличное значение критерия Стьюдента  $t$

Табличное значен. $t$	2,2	2,18	2,086	2,18
Вычисленное значение $t$	1—2*)	1—3*)	3—4*)	2—3*)
$D^1_{пр}$	0,17425	5,04042	6,06394 *	4,02625
$D^2_{пр}$	1,12224	0,14303	0,23443	0,61164
$D^1_{пр}/D^2_{пр}$	0,54000	7,27000	7,09000	13,24500
Дам	0,60393	1,36897	1,67240	1,33148
$D_1$	1,29314	5,83419	6,99773	6,24589
$D_2$	0,17616	4,62001	5,48273	4,26711
$D_3$	0,20735	3,74297	4,66771	3,60692
$D_4$	2,02764	5,80434	7,63468	9,55027
$C_1$	1,18517	1,86670	2,78114	2,52829
$C_2$	0,13519	4,97732	6,12928	4,89503
$C_1/C_2$	Различия**) незначительны			
$\Phi$	0,09132	1,30935	1,57659	0,95812
<	0,97247	10,67802	12,90358	21,06030

\*) 1—Cadoceras; 2—Pseudocadoceras; 3—Kosmoceras; 4—Cadoceratinae.

\*\*) В данном случае генеральные дисперсии отличаются, поэтому для сравнения средних применяется приближенный критерий.

Таблица 18

Вычисленное и табличное значение  $F$

Табл. зн. $F$	6,68 (для 1—2)*	4,026 (для 1—3)	5,52 (для 2—3)	3,209 (для 4—3)
для 1—2	350,4073			
для 1—3		300,8269		
для 2—3			1563,5180	
для 4—3				327,0685

\* 1—Cadoceras; 2—Pseudocadoceras; 3—Kosmoceras; 4—Cadoceratinae.

Как видно из приведенной таблицы 18, попарное сравнение Kosmoceras с Cadoceras, Kosmoceras с Pseudocadoceras, Kosmoceras с Cadoceratinae и Cadoceras с Pseudocadoceras показывает, что вычисленное значение  $F$  значительно превышает не только 5%, но даже 1% уровень значимости.

Следовательно, по комплексу признаков внутреннего строения изученные роды, вмещающие их подсемейства и семейства, сильно отличаются друг от друга.

С помощью критерия Готелинга мы установили факт различия

между совокупностями признаков внутреннего строения у исследуемых систематических единиц посредством их попарного сравнения. По-видимому, совокупность параметров признаков внутреннего строения может быть использован для разграничения систематических единиц на всех таксономических уровнях, однако для окончательного решения вопроса о таксономическом ранге этих различий необходимо учитывать также морфологические и стратиграфические сведения.

Так, например, Вестерманн (G. Westermann, 1956) *Pseudocadoceras* считает подродом *Cadoceras*. В то же время по комплексу признаков внутреннего строения первых четырех оборотов они сильно отличаются друг от друга (см. табл. 18). Принимая во внимание морфологические различия на последующих оборотах, мы считаем правильным определять *Pseudocadoceras* как самостоятельный род, как это впервые предложил Бакмен (S. Buckman, 1918).

Таким образом, сравнение представителей семейства *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae*, помимо общих черт в микроструктуре, направлении сифона в онтогенезе, строении первичного валика и септальных трубок, показало и существенные различия: в параметрах отдельно взятых структур, совокупностях этих признаков, а также в среднем числе септ, приходящихся на каждый из первых четырех оборотов (у *Cardioceratidae* в среднем на каждый оборот приходится 16,9, у *Kosmoceratidae*—10,2). Учитывая при этом различия в морфологическом строении раковины и планах развития лопастной линии в онтогенезе (А. А. Шевырев; 1960; Т. А. Ломинадзе 1975б, 1977), мы склонны остаться при своем прежнем мнении (Т. А. Ломинадзе, 1977) и считаем, что эти семейства должны быть включены в разные надсемейства (*Kosmoceratidae* в *Stephanoceratoidea*; *Cardioceratidae*, а также *Macrocephalitidae* в *Cardioceratoidea*), как это предложил Шевырев (1960).

Суммируя вышеизложенное, необходимо отметить, что из-за отсутствия необходимого материала мы не смогли провести более детальные сравнения на разных таксономических уровнях и поэтому выводы о таксономическом значении признаков внутреннего строения, которые сформулированы ниже, носят приблизительный характер:

1. Микроструктура признаков внутреннего строения, строение первичного валика, направление сифона в онтогенезе, строение септальных трубок не дают возможности различить эти семейства.

2. Среднее число септ на каждом из первых четырех оборотов может быть использовано как диагностический признак таксонов выше родового ранга.

3. Параметры отдельно взятых признаков внутреннего строения раковины аммонитид (критерий Стьюдента) могут быть использованы при разграничении таксономических единиц не ниже семейственного ранга.

4. Совокупность признаков внутреннего строения (критерий Готелинга) может быть использована на любых таксономических уровнях, однако с учетом всех морфологических и стратиграфических сведений.

## ЭКОЛОГИЯ КЕЛЛОВЕЙСКИХ АММОНИТИД КАВКАЗА

## УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ

Строение и форма раковины аммонитов находятся в тесной зависимости от среды их обитания и поэтому восстановление образа жизни этих животных невозможно без изучения среды, в которой они жили. Однако, восстанавливая образ жизни этих организмов, исследователь должен быть уверен, что захоронение раковины происходило близ места их обитания. В противном случае нельзя считать отдельные группы аммонитов показателями определенных бионических условий среды.

В пользу аллохтонного захоронения, т. е. возможности некропланктонного переноса раковин аммонитов, впервые высказался Вальтер (I. Walther, 1897). Этот исследователь считал совершенно безнадежной попытку Неймайра (M. Neumaug, 1883) и К. Динера (1934) восстановить по аммонитам зоогеографические и климатические области.

Штаф и Рек (H. Staff, K. Reck, 1911) считают неоспоримым фактом посмертный перенос раковины аммонитов морскими течениями и доказывают это нахождением в Золенхофенских сланцах аммонитов, у которых содержимое жилой камеры резко отличается от вмещающих их пород. Из этого они заключают, что аммониты были посмертно перенесены.

Как справедливо отмечал Н. Г. Химшиашвили (1967, стр. 79—81) этот пример говорит скорее всего против гипотезы Вальтера; не могла же флотировать раковина, выполненная осадком.

А. Н. Мазарович (1923, стр. 73) предполагая, что распространение *Megascaphalites*, а также *Kerplerites* в центральных районах России можно объяснить гипотезой Вальтера, т. е. переносом раковины уже после смерти животного.

По данным Кобаяши (T. Kobayashi, 1954, стр. 43), раковины мертвых наutilusов в течение нескольких месяцев находятся во взвешенном состоянии и имеют много шансов быть перенесенными течениями. Однако, по мнению Зейлахера (A. Seilacher, 1960, стр. 193), аммониты быстрее опускались на дно, так как их хрупкая раковина быстрее повреждалась и камеры заполнялись водой.

Любопытные эксперименты проведены Р. А. Рейментом (1961, стр. 13) над весьма инволютной раковинной *Nautilus pompilius* и более эволютной *Nautilus umbilicatus*. Этот исследователь доказал, что инволютный тип

раковины обуславливает более широкое распространение по сравнению с эволютивной раковиной.

Для определения посмертной плавучести раковин головоногих моллюсков важное значение имеют не отдельные признаки строения раковины, а совокупность таких признаков, как форма, размеры жилой камеры, направление ребер, толщина стенки раковины, а также давление и температура воды.

Так, по мнению Реймента (1961, стр. 16) длина жилой камеры играет существенную роль в посмертной плавучести головоногих моллюсков. Опыты показали, что увеличение длины жилой камеры у *N. pompilius* оказалось достаточным, чтобы при наполнении жилой камеры водой раковина погрузилась на дно.

В случае аммонитов этот исследователь полагает, что после смерти их раковины не опускались сразу на дно, а разносились течениями (H. Mutvei, R. Reumont, 1973; R. Reumont, 1970, 1973).

Интересные опыты были проведены также В. Б. Агаевым (1966, стр. 136).

Из пластического материала была изготовлена модель аммонита того же удельного веса, как и состав раковины *Stephanoceras*.

Модель была помещена в воду, нагретую до 30°. В течение двух дней она плавала, возвысившись над водой 1/3 частью, хотя и набирала определенное количество воды. Через 30 часов она погрузилась на дно бассейна.

Погруженная раковина очень чувствительна к воздействию легких течений. По сведениям В. А. Агаева при скорости течений, примерно равной 2 м в минуту, раковина уносится на 1,5—2 м.

При проведенных опытах данными исследователями принимается во внимание лишь вес раковины моллюсков и почти полностью игнорируется мягкое тело, что, по-видимому, приводит к ошибочным выводам. Вес мягкого тела аммонита по всей вероятности способствовал более быстрому погружению раковины на дно бассейна, что, по-видимому, вносило свои коррективы в скорости посмертной флотации головоногих моллюсков.

Сторонниками некропланктонного переноса являются такие крупные исследователи аммонитов, как Грабау (A. Grabau, 1910, стр. 22), Бойрлен (K. Beurlen, 1961) и др.

Б. Т. Янин (1974) уже совершенно категорически заявляет, что практически всегда аллохтонным является захоронение нектонных животных.

Как мы уже отмечали, отрицать полностью посмертный перенос таких свободноплавающих животных, как аммониты, невозможно, однако важно установить, насколько далеко разносились раковины некропланктонным образом.

Гораздо больше сторонников у автохтонной теории захоронения аммонитов (К. Динер, 1934; С. Максимова, А. И. Осипова, 1950; L. Kovacs,

1956, В. Geczy, 1958, 1960; R. Imlay, 1957; W. Wetzel 1966; Н. Г. Химшиашвили, 1967; Т. А. Ломинадзе, 1967 и др.). По данным этих исследователей захоронение раковины аммонитов происходило близ места их обитания.

По мнению Скота (G. Scott, 1940, стр. 315) против некропланктонного переноса раковин аммонитов указывает то обстоятельство, что в литоральных отложениях, в отложениях дельт и эстуариев аммонитов нет. Именно отсутствие некропланктонного переноса и позволило Скоту различить меловые аммониты Техаса по глубине их обитания.

Ковач (I. Kovacs, 1956, стр. 246) отмечает, что захоронение свободноплавающих форм в сущности происходило в районе их обитания и, таким образом, ареалы обитания и захоронения моллюсков совпадают по площади.

Исключая полностью возможность посмертного переноса аммонитов, Н. Г. Химшиашвили (1967) предполагает, что многие исследователи принимают аллохтонную теорию потому, что ею легко объяснить внезапное появление и исчезновение одного и того же вида в удаленных друг от друга районах.

Ветцель (W. Wetzel, 1966) считает, что при детальном изучении аммонитов выявляется все больше случаев ограниченного географического распространения видов — наклонность к «провинциализму». Можно считать, продолжает Ветцель, что во многих случаях, в связи с ограниченными возможностями горизонтального перемещения взрослых аммонитов, место захоронения раковин аммонитов совпадает с местом их обитания, и тогда их «провинциализм» — выражение региональной специализации популяций.

По нашему мнению, не всегда возможно объяснить лишь «провинциализмом» факты нахождения вымерших форм в местах их обитания. Если в местах обитания аммонитов можно найти виды только с ограниченным географическим распространением, то тогда космополитическое распространение многих видов *Macrocephalites*, *Kosmoceras*, *Eugyroceras* и др. надо будет объяснить некропланктонным переносом. Последнее предположение совершенно не приемлемо, иначе эти аммониты потеряли бы свою исключительную ценность для корреляции.

Таким образом, опыты над моделями (Р. А. Реймент, 1961; В. Е. Агаев, 1966; Н. Mutvei, R. Reymont, 1973 и др.) указывают, что возможность распространения аммонитов течениями уже после смерти животного велика, а это противоречит полевым наблюдениям многих исследователей, в том числе и нашим. По нашему мнению возможность некропланктонного переноса раковин аммонитов весьма ограничена.

Трудно предположить, что на такие огромные расстояния могли некропланктонным образом переноситься морскими течениями представители макроцефалитид, гектикоцератид, космоцератид и других групп аммонитов, имеющих широкое географическое распространение.

Роды	Число видов известных из келловей Северного Кавказа	+ Число известных видов ++ Число видов, общих с северокавказскими					З а м е ч а н и я
		Грузия	Туаркыр	Русская платформа	Армения	Азербайджан	
Dolikephalites	4	2+.1++	— —	— —	— —	1. 1	Таблица составлена по данным С. Н. Никитина, И. Синцова, Н. Т. Сазонова, Е. А. Троицкой, В. П. Николаевой, К. Аманниязова, Г. А. Логиновой, Н. Г. Химшиашвили, Е. С. Сташкевич, А. С. Сахарова, А. И. Джанелидзе, И. Р. Кахадзе, Т. А. Ломинадзе, Т. А. Пайчадзе, В. Т. Акопяна, Н. Р. Азаряна, А. Т. Аслаяна, М. Р. Абдулкасумгадзе и др.
Indocephalites	5	4. 1	1. —	— —	— —	— —	
Kamptokephalites	7	4. 2.	1. —	— —	— —	— —	
Macrocephalites	6	2. 2.	4. 3	1. 1.	1. 1.	1. 1	
Pleurocephalites	6	3. 1	3. 3	1. 1	1. 1	1. 1	
Erymnoceras	3	— —	4. 2	1. 1	— —	— —	
Rollierites	5	— —	2. 1	1. 1	— —	— —	
Pachyerymnoceras	1	— —	— —	— —	— —	— —	
Keplerites	8	3. 2	— —	3. 1	— —	1. 1	
Sigaloceras	4	— —	2. 1	4. 3	— —	— —	
Kosmoceras	35	— —	16. 10	26. 14.	— —	— —	
Hecticoceras	4	— —	— —	— —	— —	— —	
Putealicerias	26	5. 5	9. 5	4. 3	— —	— —	
Lunuloceras	8	1. 1	9. 5	4. 1	2. 2	2. 2	
Brightia	7	— —	4. 2	2. 2	— —	— —	
Cadoceras	9	2. 2	— —	11. 3	— —	— —	
Pseudocadoceras	1	— —	— —	4. 1	— —	— —	
Quenstedtoceras	6	2. 2	5. 4	10. 5	— —	— —	
Vertumniceras	5	— —	1. 1	6. 1	— —	— —	
Eboracicerias	2	— —	— —	8. 2	— —	— —	

Против гипотезы некропланктонного переноса раковин аммонитов указывает, то, что в ориктоценозе одного места встречаются скопления раковин, различных по величине. Косвенным доводом против гипотезы Вальтера может служить тот факт, что ни на Русской платформе, ни на Кавказе раковины келловейских аммонитов не несут признаков окатанности вследствие морского приобоя.

И, наконец, против гипотезы Вальтера говорит и приуроченность многих аммонитов к определенным фациям (В. Ziegler, 1963; W. Wetzel, 1966; L. Malinowska, 1967; Т. А. Ломинадзе, 1967 и др.) и факт существования определенных форм этих животных в разных климатических условиях, и то, что смешивание их наблюдается лишь на границе этих провинций.

Из 27 видов Macrocephalitidae, известных из келловоя Северного Кавказа, в Грузии общими с северокавказскими являются 10 видов. Армении - 2, Азербайджане - 3; Hæticoceratinae - 45,6, 2,2; Kerpleritinae - 9,2—, 1; Cadoceratinae - 22,4,—, —. Если допустить, что это является следствием не миграции с севера на юг, а некропланктонного переноса, почему тогда ни один из видов космоцератин (35 видов) и эримноцератин (13 видов) не флотировал посмертно из Северного Кавказа в Грузию, Армению и Азербайджан? (см. таблицу 19).

Отрицать полностью возможность посмертного переноса, по-видимому нельзя, однако, если преувеличить его значение, то можно прийти к ошибочным выводам.

Таким образом, наши наблюдения над многочисленными группами аммонитов из келловейских отложений Кавказа и Русской платформы убеждает нас в том, что захоронение аммонитов, по-видимому, происходило близ места их обитания.

Захоронение аммонитов в отдельных областях келловейского моря Кавказа шло быстро, так как на раковинах этих животных очень редко встречаются следы сверлящих организмов, а нахождение в жилых камерах мелких форм аммонитов и двустворок указывает на захоронение в условиях относительно подвижной морской среды.

### ОБРАЗ ЖИЗНИ

Необычайная изменчивость и разнообразие строения раковины у разных групп аммонитов дает возможность предполагать, что отдельные формы отличались одна от другой по образу жизни.

Единственным представителем наружнораковинных головоногих в современных морях является наутилус, однако строить заключения об образе жизни аммонитов только по их сходству с наутилусами (L. Spath, 1932, стр. 52)—неправильный подход к изучению данного вопроса. Аммониты отличаются от наутилоидей как по внешней морфологии, так и по внутреннему строению.

Как справедливо отмечает Л. Ш. Давиташвили (1961, стр. 91), «...наутилоидей коренным образом отличаются от аммонитов по

важным морфологическим признакам. Очевидно, и по биологии аммоноидей достаточно далеки от наутилоидей. Можно думать, что аммоноидеи были в общем гораздо более подвижными животными... Для них характерна, по-видимому, способность к значительным, быстрым и сложным движениям в водной массе».

В отличие от наутилоидей перегородки аммоноидей имеют выпуклость наружу, что указывает на то, что давление газа в камерах превышает давление воды. Это означает, что большинство аммоноидей обитали вблизи поверхности моря. Кроме того, наутилоидеи имели простые лопастные линии и вели бентонный образ жизни; большинство аммоноидей же имеют сложную лопастную линию и, по-видимому, были приспособлены к большим вертикальным и горизонтальным перемещениям (Т. А. Ломинадзе, 1967).

Опыты, проведенные на пластиковых моделях раковин аммоноидей, также доказывают, что плавучесть аммоноидей значительно превышает плавучесть раковин современного наутилуса (Н. Mutvei, R. Reymont, 1973).

Кодачони (А. Codaccioli, 1955, стр. 161—165) в противоположность сказанному считает, что аммониты имели возможность лишь медленных и ограниченных вертикальных перемещений близ дна, передвижение в горизонтальном направлении было более быстрым, но скорее всего под действием течений, чем с помощью двигательных механизмов. Животные с тонкой раковиной проникали на небольшую глубину, с толстой — на более значительную. По мнению этого исследователя, распространение аммонитов в пространстве определялось скорее течениями, а не активным плаванием в погоне за добычей.

Такого же мнения придерживается и Вебер (E. Weber, 1957, стр. 389—398). Он считает, что по своей природе аммониты не были «выдающимися охотниками за добычей» и не были приспособлены к быстрому плаванию.

«Все факты говорят о том, — отмечает В. Е. Руженцев (1962, стр. 321) — что генеральное направление морфогенеза во всех филогенетических стволах вело к общему возрастанию инволютивности, уменьшению и закрытию умбилика, образованию наиболее обтекаемой (эллипсоидальной, дискоидальной или линзовидной) раковины, ослаблению или даже к полному исчезновению скульптуры, максимальному усложнению перегородки и лопастной линии. Вряд ли можно сомневаться в том, что это было приспособлением к широким условиям среды, к наиболее активному, свободному образу жизни».

«Усложнение лопастной линии у аммоноидей в процессе исторического развития, указывает А. Х. Кагарманов (1967, стр. 31), очевидно, также служит доказательством постепенного приспособления к существованию в широком интервале глубин».

Л. Ш. Давиташвили (1970) считает, что аммониты были высоко активными животными, способными быстро передвигаться в водной массе и в горизонтальном и в вертикальном направлениях.

В другой своей работе Л. Ш. Давиташвили (1972, стр. 132) уже более конкретно говорит о тех переменах, которые произошли в строении аммонитов вследствие прогрессивной эволюции в сторону их приспособления к активному плаванию. По мнению Л. Ш. Давиташвили (1972, стр. 132) ...«более новые типы аммоидей, у которых перегородки между камерами становились все более сложными, превосходили своих предшественников прежде всего по способности к быстрым вертикальным перемещениям в водной массе и вообще к быстрому плаванию». Особое преимущество при движении имели формы с инволютной раковиной (там же, стр. 131).

Довольно интересным путем доказывает Зейлахер (A. Seilacher, 1960, стр. 193) плавающий образ жизни представителей рода *Buchiceras*.

Им были обнаружены устрицы довольно крупных размеров, прикрепление при жизни животного к раковине как с брюшной, так и боковых сторон.

По Вагнеру (G. Wagner, 1936, стр. 160) таких размеров (см. A. Seilacher, 1960, рис. 1; W. Neptonstall, 1970, рис. 1) они могут достигнуть лишь в течение нескольких лет. Вряд ли можно предположить, что после смерти животного раковина *Buchiceras* могла так долго быть во взвешенном состоянии. Несмотря на то, что ни в одном случае «фауна обрастания» не перекрывается оборотами раковин, автор полагает, что устрицы были прикреплены к раковине при жизни животного.

В противоположность мнению Спэта (L. Spath, 1919, стр. 30), который считает *Buchiceras* бентонными животными, Зейлахер, исходя из того, что устрицы прикреплены к брюшной стороне раковины и что нет никаких следов волочения по дну, полагает, что представители рода *Buchiceras* вели плавающий образ жизни, однако плавали они медленно, близ поверхности дна.

Заключения о нектонном образе жизни аммонитов (К. Динер, 1934; L. Kovacs, 1956; В. Geczy, 1960; W. Wetzel, 1966 и др.) не всегда вызывают одобрения исследователей. Так, например, А. Н. Иванов (1973, стр. 25) категорически заявляет, что «Соединение в раковине функции защиты и гидростатического аппарата лишило возможности наружнораковинных быть хорошими пловцами (быстрый пловец не нуждается в защитных сооружениях)». По мнению этого исследователя для мезозойских аммонитов главным в эволюции было приспособление к парению на разной глубине. Иванов предполагает, что в онтогенезе соотношение между парением и плаванием менялось от плавания к парению.

Нам представляется маловероятным, что такой прогрессивный способ передвижения, как активное плавание (нектон) мог заменяться в процессе онтогенеза парением (планктон). В большинстве случаев установлен обратный процесс. Детальное онтогенетическое изучение представителей *Macrocephalitidae*, *Necticoceratinae*, *Cadoceratinae* и др., найденных в келловейских отложениях Кавказа, а также других районах СССР показывает, что почти во всех изученных случаях внутренние обороты раковины

широкие, а в онтогенезе заметно уплощение поперечного сечения, уменьшение пупка и усложнение лопастной линии. Все это, как известно, указывает на приспособление к активно плавающему образу жизни. Вероятно, на ранней стадии онтогенеза (детская стадия в нашей интерпретации) особи всех аммонитид вели донный образ жизни.

Сходную мысль высказывал и Ветцель (W. Wetzel, 1959, стр. 240—252), который считал, что освобожденные от яйцевых оболочек «личинки» аммонитов вели бентонный образ жизни, а взрослые формы этих животных добывали пищу во время плавания (W. Wetzel, 1966, стр. 91).

Конечно, это еще не означает, что все аммониты без исключения во взрослой стадии были хорошими пловцами. При решении вопроса о плавании этих животных должны быть учтены все структуры аммонитов: форма раковины, скульптура, очертание устьевого края, направление ребер, лопастная линия и др.

Подходя к вопросу односторонне, некоторые исследователи ошибочно допускали, что формы, которые имеют широкие обороты раковины, несомненно должны были быть плохими пловцами и вели бентонный образ жизни (L. Kovacs, 1956, стр. 234).

На примере изучения представителей семейства макроцефалитид, нами дается попытка доказать несостоятельность такого рода утверждений (Т. А. Ломинадзе, 1967).

Сечение оборотов раковины этих животных в ходе онтогенетического развития изменяется лишь в направлении уплощения, а это, по нашему мнению, указывает на то, что эти животные, несмотря на относительно округленную форму раковины, могли перемещаться не только в вертикальном, но и горизонтальном направлениях. На это же указывает и довольно сложная и расчлененная лопастная линия.

Нектонный образ жизни аммонитид доказывается также Е. А. Троицкой (1964), С. П. Булытниковой, А. В. Гольбертом и др. (1978).

Ранее считалось, что контроль над плавучестью головоногих моллюсков производится регулированием давления газа внутри камер (подобно плавательному пузырю у рыб). Как показали последние исследования (Е. Denton, J. Gilpin-Brown, 1966; Н. Mutvei, 1967; Н. Heptonstall, 1970; Н. Mutvei, R. Reyment, 1973; R. Reyment, 1973 и др.), в камерах современного наутилуса, кроме газа, содержится жидкость, которая участвует в регуляции плавучести. Жидкость эта через сифон заполняет три-четыре последние камеры или откачивается из них, облегчая раковину. Отсос и поступление этой жидкости у аммоноидей производились, вероятно, путем увлажнения конхиолиновой пленки, выстилающей перегородки и сифонный тяж.

Через эпителий ионы  $\text{Na}^+$ , а затем и  $\text{Cl}^-$  активно транспортируются из крови во внутрикамерную жидкость и обратно под действием осмотического давления. Раковина облегчается, когда ионы и вода выходят из камер. При обратном процессе раковина утяжеляется и моллюск погружается.

Однако осмотический механизм функционирует лишь до глубины 200 — 250 м. На больших глубинах гидростатическое давление превосходит осмотическое (F. Denton, J. Gilpin-Brown, 1961, 1966, 1973; К. Н. Несис, 1975а). Ископаемые головоногие жили, по-видимому, на глубине, не превышающей 200—250 м (G. Westermann, 1973). Надо полагать, что плавучесть у них осуществлялась с помощью осмотического давления.

По-видимому, правы Мутвей и Реймент (H. Mutvei, R. Reymont, 1973, стр. 635) считающие, что некоторые формы аммонитов были плохо приспособлены к плаванию, однако могли перемещаться в вертикальном направлении, что было связано, по-видимому, с суточной миграцией планктона. Однако совершенно неприемлемо предположение Мутвея (H. Mutvei, 1975) считающего всех аммонитов пелагическими животными, которые обитали на глубине 1000 м. Против этого говорит и характер перегородок и довольно малая толщина стенки их раковин. Вестерманн (G. Westermann, 1975), судя по относительной толщине сифона, считает, что аммонитиды обитали в мелкой воде, а литоцератиды и филлоцератиды были более глубоководными животными.

Такого же мнения придерживаются Коуен и др. (R. Cowen, R. Gertman, G. Wiggert, 1973, стр. 210).

По мнению этих исследователей скульптура аммонитов, кроме основной функции — защиты от нападения хищников (G. Westermann, 1971), выполняет еще и функцию разрывного камуфляжа. Так, у наутилусов функцию камуфляжа выполняют неправильные полосы красного и коричневого цветов, которые почти никогда не совпадают с линиями нарастания, а жилая камера взрослого наутилуса является совершенно белой. Такая световая маскировка, по мнению этих авторов, способствует защите от нападения хищников.

Коуен и др. полагают, что так как орнамент аммонитов почти никогда не соответствует линиям нарастания, то его можно интерпретировать во многих случаях как структуру, осуществляющую функцию камуфляжа. Однако существует значительное число аммонитов без сильного орнамента (Lytoceratida, некоторые Phylloceratida). Авторы делают из этого вывод, что так как эти формы не имеют камуфляжа, то они жили в глубоких водах ниже световой зоны.

Вряд ли можно утверждать, что сильно скульптурированные формы с широким пупком могли плавать активно или же имели большую амплитуду вертикальных перемещений. Однако скульптура не всегда препятствует плаванию. Так, например, выдающиеся ребра, препятствующие обычно свободному передвижению в воде, у макроцефалитид были расположены так, что не мешали им свободно плавать. Изучение скульптуры представителей данного семейства убедило нас в том, что ребра у зрелых индивидов всегда отклонены к устью, а у пупкового перегиба вогнутость направлена вперед. Ясно, что такое расположение ребер не препятствовало плаванию макроцефалитид. Во время плавания вода, которая попадала между реб-

рами, беспрепятственно стекала вниз, по направлению наклона ребер. В случае противоположного наклона ребер животному при плавании пришлось бы преодолеть сопротивление и той части воды, которая находилась между ребрами (Т. А. Ломинадзе, 1967, стр. 55).

Изучая экспериментальным путем гидродинамические свойства раковины головоногих моллюсков, Чемберлен и Вестерман (J. Chamberlain, G. Westermann, 1976) пришли к выводу, что скульптура, влияющая на гидродинамический эффект, расположена по бокам внешнего оборота; скульптура задней части и около пупка почти не оказывает влияния на плавание.

Скорость передвижения у аммонитов находится, по-видимому, в прямой зависимости от степени эволютивности раковины (Т. А. Ломинадзе, 1967; Н. Mutvei, R. Reumont, 1973). Ошибается Э. Я. Пэрна (1914, стр. 8), когда доказывает, что эволютная раковина больше приспособлена к плаванию, чем инволютная. Как известно, раковины с инволютными оборотами имеют меньшую боковую поверхность, чем эволютными оборотами, и, естественно при плавании или вертикальном перемещении инволютная раковина лучше могла преодолеть сопротивление воды, нежели эволютная.

Так, например, детальное изучение эримноцератин Северного Кавказа показало нам, что они на всех стадиях эволюционного развития имели тяжелую раковину с довольно выдающимися ребрами и бугорками, широкий пупок и не очень рассеченную лопастную линию. По-видимому, эти животные не были приспособлены к «активному» плаванию или же к большим вертикальным перемещениям и жили вблизи дна в относительном удалении от берега.

С различной скоростью передвигались и представители разных групп эримноцерасов. Представители рода *Eggnoseras* имеют широкое поперечное сечение раковины и плавали, вероятно, намного хуже, чем представители рода *Rollierites*, имевшие относительно высокое поперечное сечение.

Дувийе (R. Douvillé, 1913) считает, что виды с толстыми раковинами вели бентонный образ жизни, а с тонкими — нектонный. Исходя из этого он полагает (R. Douvillé, 1915), что кепплериты, имея крупную раковину с округленными оборотами, вели бентонный образ жизни, а их потомки космоцерасы с уплощенными раковинами были «активно» плавающими формами.

По его мнению, полная аналогия между *Kosmoceras jason* (Rein.) и *K. bigoti* R. Douv. показывает, что первая форма является предковой. У *K. jason*, — продолжает Дувийе, — элементы лопастной линии открыты, а у *K. bigoti* лопастная линия сложная с узкими и глубокими элементами. Это данный автор объясняет переменной нектонного образа жизни на бентонный.

Таким образом, усложнение лопастной линии в процессе исторического развития Дувийе считает признаком приспособления к бентонному образу жизни.

По мнению Ковача (L. Kovacs, 1956), В. Е. Руженцева, (1962), Л. Ш. Давиташвили (1970, 1972) и др., а также и по нашим наблюдениям (Т. А.

Ломинадзе, 1967), имеющие высокие уплощенные с боков, с внешней стороны заостренные, гладкие или слабо скульптурованные раковины, с расчлененной лопастной линией и близко стоящими камерами были приспособлены к нектонному образу жизни (*Hecticoceras*, *Quenstedtoceras*, *Phylloceras*, *Cardioceras*, *Oppelia* и др.).

Таким образом, вряд ли можно согласиться с Дувийе в том, что *K. bigoti* вел бентонный образ жизни потому, что имеет сложную лопастную линию. К тому же, изучив множество лопастных линий на индивидуумах, принадлежащих к *K. jason* (Rein.) мы не замечали, что они имеют менее сложные очертания, чем у *K. bigoti* R. Douv.

А. Н. Иванов (1945) считает, что если взрослые кепплериты и вели бентонный образ жизни, то это нельзя сказать о кепплеритах, находящихся в субкосмоцерасовой стадии. Это А. Н. Иванов доказывает, тем, что боковые бугорки, которые наблюдаются в этой стадии, представляют лишь корни длинных тонких, хрупких известковых шипов, полых в своем основании, при бентонном образе жизни не могли бы сохраняться. Исходя из этого, он полагает, что молодые кепплериты вели планктонный или некто-планктонный образ жизни. Кепплериты не были приспособлены к активному плаванию; однако, как указывает А. Н. Иванов, бугорки и шипы в субкосмоцерасовой стадии увеличивали объем раковины, что и облегчало им парение в воде.

Космоцерасы, сохраняя с некоторыми изменениями субкосмоцерасовую стадию, во взрослом состоянии сохраняли, по-видимому, и образ жизни молодых кепплеритов. Для космоцерасов характерна уплощенность раковины и уменьшение инволютивности. Иванов рассматривает это как приспособление к некто-планктонному образу жизни.

Нами подверглись онтогенетическому изучению многие экземпляры космоцерасов из келловейских отложений Северного Кавказа, Саратовского Поволжья, Рязанской области и Лукува (Польша). Во всех изученных случаях ясно видно, что внутренние обороты являются эволютивными и их толщина иной раз в несколько раз превышает высоту. Что касается скульптуры, то у отдельных видов она развивается по-разному. Так, например, у *Kosmoceras jason* (Rein.) и *K. medea* Call. в субкосмоцерасовой стадии не наблюдается выдающихся шиповидных бугорков, тогда как у видов *K. castor* (Rein.), *K. pollix* (Rein.) и др. эти бугорки сильно развиты.

Таким образом, не все представители космоцерасов на ранних стадиях развития вели, по-видимому, одинаковый образ жизни. Однако, по нашему мнению, нектонный образ жизни космоцерасов в субкосмоцерасовой стадии совершенно исключается. По всей вероятности на ранних стадиях развития эти животные вели все-таки донный образ жизни и позднее некоторые из них приспособлялись к нектонному.

Среди современных головоногих выделяется пять основных жизненных форм: нектонная, бентосная, нектобентосная, бентопелагичес-

кая и планктонная. Анализ богатого материала по изучению образа жизни основных экологических групп позволил проследить пути возникновения и развития жизненных форм современных головоногих (К. Н. Несис, 1975а, б).

Келловейские аммонитиды в большинстве своем принадлежали, по-видимому, к двум жизненным формам — нектонной и нектобен-тосной.

#### ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ АСИММЕТРИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ ПРИЗНАКОМ ДОННОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ АММОНИТИД?

Для восстановления образа жизни аммоноидей важное значение имеет изучение лопастной линии (Т. А. Ломинадзе, 1966а, 1967).

В большинстве случаев лопастную линию аммонитов изучают на одной стороне раковины и считают, что на другой она имеет точно такое же очертание. Поэтому, когда изредка изучали ее на обеих сторонах и замечали, что она асимметрична, считали это аномалией или же усматривали в этом признак донного образа жизни (К. Динер, 1934; стр. 90; L. Spath, 1932 и др.), предполагая, что асимметрия лопастной линии появляется вследствие того, что при ползании по дну у аммонитов раковина находилась в наклонном положении. Исходя из этого мы могли бы предполагать, что асимметричную линию на обеих сторонах раковины должны были иметь лишь те представители аммонитов, которые имели раковину округлой формы.

Действительно, асимметрия больше заметна на округлых формах, но и уплощенные формы верхнеюрских аммонитов имеют более или менее асимметричную лопастную линию на обеих сторонах раковины.

На рисунке 46 дается несколько примеров асимметричного строения лопастной линии у юрских аммонитов.

Не вдаваясь в подробную характеристику этого явления, отметим, что левая и правая половины лопастной линии довольно резко отличаются одна от другой и часто возникновение одноименных умбиликальных лопастей не всегда совпадает по времени и месту в правой и левой частях одной линии.

Всех аммонитов, имеющих асимметричное строение лопастной линии на обеих сторонах раковины, нельзя, конечно, считать аномальными, патологически развившимися. Нельзя объяснить это явление и донным, ползающим образом жизни, так как, по-видимому, большинство аммонитов были более или менее «активными» пловцами. Тем более нельзя донным образом объяснить асимметрию лопастной линии у таких уплощенных «активно» плавающих форм аммонитов, как *Braunsia*, *Darellia*, *Hiperlioceras*, *Necticoceras*, *Quenstedtoceras* и др.

При решении вопроса о возникновении асимметричного строения лопастной линии мы исходили из следующего. Трудно представить себе, что во время прикрепления к стенке раковины вновь об-

разовавшейся перегородки животное могло активно плавать. Как известно, ископаемые цефалоподы, подобно современным, плавали гидрореактивным способом (Г. В. Зуев, 1966). Плавание же этим.

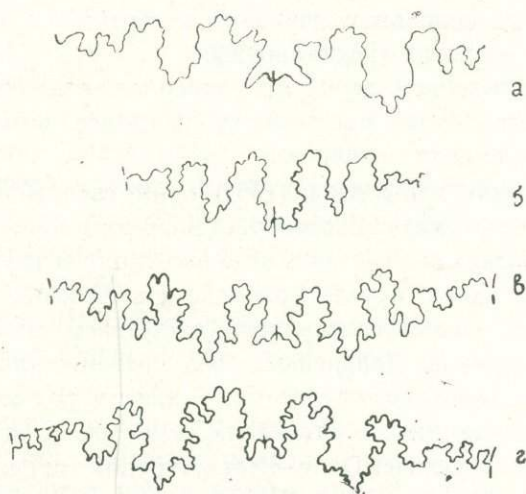


Рис. 46. а—*Lopadoceras* aff. *arcuatum* Buck. (по В. П. Казаковой, 1971, рис. 43); б—*Pleurocephalites tumidus* (Rein.), обр. К — 43; в — *Putealicerias* (*Putealicerias*) *pseudoquenstedti* (Zeiss), обр. 143; г—*Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), обр. 100

способом вызывало, по-видимому, и движение самого животного в раковине, а это могло нарушить нормальный процесс образования перегородки.

Образование новых перегородок — довольно сложный процесс в жизни аммонита (Н. Mutvei, 1967). Возможно, что во время прикрепления новой перегородки к стенке раковины животное опускалось на дно моря. Аммониты для этого выбирали, по-видимому, тихие и защищенные места морского дна, чтобы не стать жертвами хищников. Должно быть, именно в этот период и возникла у аммонитов асимметрия лопастной линии.

Такое заключение подтверждается и исследованиями ранне- и среднеюрских аммонитов (В. П. Казакова, 1971).

Таким образом, исходя из того, что выделение перегородки — явление общее для аммонитов, мы считаем, что все аммониты должны иметь более или менее асимметричную лопастную линию. Тот факт, что асимметрия больше заметна на округлых формах аммонитов, можно объяснить тем, что при выделении новых перегородок наряду с перемещением тела животного вперед внутри раковины, всегда могло иметь место и некоторое боковое смещение мягкого тела по отношению к раковине (А. И. Джанелидзе, 1946), что, по-видимому, легче осуществлялось у округлых форм.

## ПРИЖИЗНЕННЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ РАКОВИНЫ КЕЛЛОВЕЙСКИХ АММОНИТИД

В литературе довольно редко рассматриваются вопросы, связанные с прижизненными повреждениями раковины аммонитид, в частности юрских, на основании изучения которых в отдельных случаях можно судить и о врагах этих животных.

Однако, прежде чем перейти к описанию оригинального материала, небезинтересно будет рассмотреть наиболее важные, по нашему мнению, работы по этому вопросу.

В. Г. Камышева-Елпатьевская (1951), кроме сводки по литературе, дает еще и оригинальные описания разнообразных форм прижизненных повреждений раковин юрских аммонитов. Автор выделяет две группы повреждений. В первую группу входят формы, имеющие повреждения в области жилой камеры, что по мнению автора является следствием укусов каких-то хищников, возможно раков. Дальнейшее зарубцевание таких ран приводит к образованию своеобразных горбинок в области жилой камеры. Такого рода повреждения заметны на раковинах *Peltoceras cf. ardeschense* (d'Orb.) и *Quenstedtoceras cf. hengici* Douv. Вторая группа повреждений объединяет аммониты, которые обладают шрамами, нанесенными, каким-то острым предметом, возможно, ростром белемнита или зубом рыбы (*Parkinsonia parkinsoni* Sow., *Quenstedtoceras* sp.). В данном случае возникает беспорядочное сгущение ребер, появляются грубые ребра, а в ряде случаев киль смещается с брюшной стороны к боковой (*Quenstedtoceras* sp.), возникает своеобразный, ранее отсутствующий киль (*Quenstedtoceras cf. hengici* Douv.). Часто раковина становится односторонне уплощенной с различно представленным типом ребристости на левой и правой сторонах раковины (*Quenstedtoceras* sp.). Последнее изменение возможно свидетельствует об изменении животного образа жизни. По мнению В. Г. Камышевой-Елпатьевской, активно плавающий аммонит перешел к придонному существованию, что и определило ненормальное направление развития скульптуры.

Разнообразные случаи травматических прижизненных повреждений, а также повреждений раковин, связанных с неправильным функционированием мантии, описаны Н. В. Безносовым и А. А. Шевыревым (1956).

Наиболее крупное повреждение наблюдается на трех последних оборотах у *Parkinsonia cf. planulata* (Quenst.), внутренние же обороты развиты нормально. Обороты поврежденной раковины несимметричны. Правая боковая сторона вздута слабее левой. Брюшная бороздка проходит посередине правой боковой стороны. Ребра разветвляются только на брюшной стороне. Смещена также и лопастная линия. Причины повреждения не ясны.

У *Calliphylloceras aff. disputabile* (Zit.) и *Thysanolytoceras aff. crimea* (Strem.) на брюшной стороне наблюдается повреждение в виде вмятин. Довольно отчетливо видна также и последующая регенерация поврежденной раковины. По мнению этих авторов, причиной повреж-

дения раковины *Calliphylloceras* был, вероятно, укус, а *Thysanolytoceras* — удар по раковине.

Интересная работа о повреждениях раковин *Cardioceras*, *Perisphinctes*, *Rollierites*, *Reineckeia*, *Hoplites*, *Quenstedtoceras*, *Peltoceras* опубликована Теобальдом (Н. Theobald, 1958). Описываемые этим автором повреждения делятся на две группы — поверхностные и глубокие. Поверхностные повреждения проявляются в изменении скульптуры, смещении кия и т. д. Эти повреждения быстро заживают. Повреждения второй группы вызывают задержку роста ребер, появление гладкой бороздки; точка соединения ребер неповрежденной стороны раковины перемещается на поврежденную и часто нарушается симметрия раковины и перегородки.

Довольно интересные результаты получены и швейцарским ученым Гюэ (J. Guex, 1967, 1968).

Изучение большого фактического материала дало возможность этому ученому классифицировать все виды повреждений. Первая группа — легкий разрыв мантии, что выражено на раковине в виде шрама, не вызывает реакций после повреждения. Вторая группа — повреждение мантии вызывает реакцию, появляется шрам, исчезает скульптура, появляются новые формы орнамента (чаще гораздо примитивнее старой), смещение кия. В некоторых случаях особи восстанавливают скульптуру первоначального вида. Третья группа — разрушения в области жилой камеры. Восстановление происходит следующим образом: за разрушенной частью появляется гладкая пластинка, за которой следует нормальная орнаментация. Часто разрушения жилой камеры вызывают появление опухолей. В четвертую группу объединены повреждения, которые вызывают нарушение симметрии раковины аммонита.

Все четыре группы повреждений иллюстрированы многочисленными примерами из разных родов юрских аммонитов.

Х. Хельдер (Н. Hölder, 1956, 1970) характерные аномалии аммонитов обозначает особыми терминами. Среди типов повреждений, полученных при жизни, выделяются три формы *abrupta*, *verticata*, *seccata*. Изменения скульптуры, вызванные болезненными явлениями, получают названия *sacorticha*, *circumdata*, *calcar*, *excentrica*, *disseptata*, *inflata*. Асимметрия между конуском и фрагмоконом, выраженная в смещении кия на боковую сторону — *ixhtacarinata* или смещение вентральной лопасти и сифона — *ixhtalobata*. Этим автором разобраны многочисленные примеры аномального развития юрских аммонитов.

Раздвоение кия в результате механического повреждения, обнаруженное у *Pleuroceras*, носит название формы *duplicarinata* (Н. Кеурп, 1976).

Интересные случаи аномального развития скульптуры раковины аммонитов были описаны также В. В. Друщицем (1956), Геци (В. Geszy, 1965), Байэром (U. Bayer, 1970), А. В. Парышевым (1972) и Н. Р. Азаряном (1978).

Особенно интересны случаи травматических прижизненных повреждений аммонитов, полученных в результате нападения хищников. Часто о врагах аммонитов можно судить по повреждениям их раковин. Отмечен случай, когда на раковине наблюдаются следы укуса мозазавра, причем по расположению отверстий, оставленных на раковине, удалось установить и видовую принадлежность хищника (Е. Kauffman, R. Kesling, 1960). Отмечены также следы укусов рыб и многих других животных хищников.

В нашем распоряжении было несколько интересных экземпляров с травматическими прижизненными повреждениями раковин из юрских отложений Грузии и Северного Кавказа (Т. А. Ломинадзе, 1971, 1975в).

Наибольший интерес представляет экземпляр *Pleurocephalites subtidus* (Waag.) с повреждением в области жилой камеры. Почти на всем последнем обороте раковины, приблизительно на высоте 8 мм от пупкового шва, виден довольно глубокий шрам, углубляющийся к устью. У нормальных особей этого вида ребра, делая слабо заметный изгиб вперед, пересекают брюшную поверхность. На поврежденной части раковины ребра, как с брюшной, так и с боковой сторон, резко изгибаются назад и у самого шрама прерываются. Нарушается нормальное расположение ребер и на брюшной поверхности. На правой стороне раковины ребра, дойдя до брюшной поверхности, резко отклоняются вперед. При высоте оборота 13 мм шрам исчезает однако животное неполностью восстанавливает нормальную форму раковины и расположение ребер. Видоизмененной остается форма брюшной поверхности и поперечного сечения оборота. Правая сторона раковины делается менее вздутой, почти уплощенной, а ребра при переходе с боковой поверхности на брюшную преломляются на  $90^\circ$  (табл. XXVI, фиг. 1а-в).

В. Г. Камышева-Елпатъевская (1951), описывая аналогичный случай повреждения у *Parkinsonia parkinsoni* (Sow.), указывает, что шрам, который несет раковина, был нанесен каким-то острым предметом, возможно, ростром белемнита или зубом рыбы.

У *Flabellisphinctes cf. fasciculptus* (Loczy) на левой стороне жилой камеры раковины наблюдается спиральная борозда-след заживания раны животного (табл. XXVII, фиг. 1). Начинается она при высоте оборота 27 мм и продолжается до  $B=30$  мм. Длина борозды 57 мм. Наружные ребра, которые на правой стороне оборота почти радиальные, здесь резко изгибаются назад. Внутренние ребра в начале повреждения также отклонены назад, однако в дальнейшем почти полностью восстанавливают первоначальную форму и направление. Ширина шрама по направлению к устью постепенно суживается. Причины повреждения не ясны.

Своеобразные следы повреждений видны на экземпляре (табл. XXVI, фиг. 2) *Indocephalites diadematus* (Waag.). На поврежденной брюшной поверхности раковины хорошо заметны три бороздки. Две расположены рядом друг с другом, а одна отдалена. Характер этих бороздок наводит на

мысль о том, что повреждение было получено не от удара, а от укуса каким то хищником. Повреждение особенно сильно выражено при  $D=30$  мм. На восстановленной части раковины брюшная сторона сильно уплощена. Шрамы, идущие с поврежденной части, прослеживаются до конца оборота. В этом месте ненормально расположена и лопастная линия.

Повреждение, полученное животным с брюшной стороны, не оказалось смертельным, однако при дальнейшем росте раковины нарушилось нормальное расположение ребер, так как вследствие повреждения они уже не смогли принять первоначальное положение. На брюшной стороне раковины ребра резко наклонены назад и неотчетливы.

Редкий случай травматического прижизненного повреждения наблюдается у *Perisphinctes* sp. ind. Повреждение, полученное в области пупкового шва, вызвало нарушение нормального направления ребер. Если на поврежденной стороне раковины внутренние ребра расположены радиально, то на левой стороне становятся грубыми и сильно отклоняются к устьевому краю. У самого пупкового шва они настолько сильно отклонены вперед, что с первого взгляда оставляют впечатление сплошного и острого пупкового перегиба, от которого берут начало внутренние ребра. В действительности же настоящий пупковый край расположен гораздо ниже. Это вызвано тем, что травма была получена животным в области пупкового шва и вследствие этого появилась «пупковая стенка», которая на здоровой стороне раковины отсутствует. К концу жилой камеры раковина почти полностью восстанавливает нормальное расположение ребер, а «пупковая стенка» исчезает (табл. XXVII, фиг. 2).

Так как травма получена животным у устья, с внутренней стороны пупкового края, исключается возможность повреждения раковины от какого-нибудь неподвижного предмета. Несмотря на то, что аммониты, по-видимому, могли передвигаться и головой вперед, мы думаем, что передвижение таким способом не могло осуществляться с такой быстротой, чтобы животное могло травмировать себя так сильно. Вероятнее всего травма нанесена каким-то хищником.

Интересное повреждение несет раковина *Putealicerias* (*Zietenicerias* laubei (Neum)).

В конце жилой камеры на обеих сторонах раковины видны (табл. XXVII, фиг. 3) «опухоли». На правой стороне «опухоль» появляется в конце жилой камеры, на высоте 9 мм от пупкового шва и к устью расширяется. Она покрывает все ребра на этой площади выше боковых бугорков. На левой стороне раковины «опухоль» захватывает всю боковую сторону от пупкового шва до кия, начиная с высоты оборота 15 мм. Вентральная сторона несколько уплощается, а киль смещен в правую сторону. С обеих сторон кия наблюдаются гладкие полосы, по-видимому, следы волочения раковины по дну.

Травма, полученная животным вследствие, укуса какого-то хищ-

ника, изменила, по-видимому, и его образ жизни. От плавающего животного этот индивид превратился в ползающего.

К сожалению неполная сохранность раковины не позволила нам проследить ход дальнейшего залечивания повреждения.

Интересный случай повреждения наблюдается на раковине *Cadoceras* (*Cadoceras*) *modiolare* (d'Orb.). На брюшной стороне раковины расположен шрам (имеющий в диаметре приблизительно 3 мм), к которому ребра с обеих сторон подходят с заметным наклоном назад и у самого желобка, образовавшегося от шрама, прерываются. Справа от шрама видна горбинка которая довольно отчетливо выделяется на округленной брюшной стороне раковины. Интересно отметить, что ребра на левой стороне раковины гораздо грубее, чем на правой, где скульптура имеет нормальный характер (табл. XXVI, фиг. 3).

Подобного рода повреждение, по-видимому, является результатом нападения какого-то хищника. Однако непосредственные причины, вызвавшие травму, все-таки, не совсем ясны.

Более мелкие повреждения видны на раковине *Perisphinctes* sp. 1. До  $D=48$  мм скульптура развивается нормально. В дальнейшем же ребра на правой стороне раковины на боковой и брюшной поверхностях резко начинают изгибаться вперед. Точка ветвления ребер поднимается гораздо выше нормального. Между диаметрами 50—56 мм ребра как бы собираются в пучок, а точка ветвления опускается ниже. Нижняя часть боковой поверхности не видна; вполне возможно, что эта аномалия в скульптуре раковины вызвана травматическим повреждением мантии. Начиная с  $D=56$  мм скульптура развивается нормально (табл. XXVI, фиг. 4).

Иной характер носит повреждение у *Perisphinctes* sp., 2. В начале последнего оборота, на нижней части брюшной стороны ребра с обеих сторон раковины сильно отклоняются назад и соединяются под острым углом. Линия соединения ребер смещена влево от плоскости симметрии раковины. В дальнейшем ребра выпрямляются и переходят через брюшной край почти в радиальном направлении. Форма сечения по ходу роста последнего оборота раковины изменяется от стреловидной до овала, вытянутого в высоту (табл. XXVI, фиг. 5).

Незначительная аномалия скульптуры — смещение кила и изменение формы сечения оборота, наблюдаемые на этой раковине, являются по-видимому, следствием аномального функционирования мантии.

Определенный интерес представляют прижизненные повреждения, обнаруженные на внутренних оборотах раковины.

На одном экземпляре *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *jason* (Rein.) наблюдается два повреждения стенки (экз. № 1142) раковины, залеченные при жизни (рис. 10в). Первое повреждение находится посередине третьего оборота около 27 септы. При залечивании этого повреждения новый слой стенки раковины создавался изнутри, на некотором расстоянии от обломанного края. Во время залечивания устьевого края две септы, распо-

ложенные на расстоянии  $200^\circ$ , были построены ближе, чем соединение. Второе повреждение стенки раковины расположено от первого на расстоянии около  $225^\circ$ , между 29 и 30 септами (первой и второй септами четвертого оборота). Так же как и первое, второе повреждение было залечено при жизни животного (рис. 106). При этом две септы, расположенные по дуге на расстоянии около  $270^\circ$  были построены на более близком расстоянии, чем соседние (В. В. Друщиц, Л. А. Догужаева, Т. А. Ломинадзе, 1977)

Подобное повреждение обнаружено и у экземпляра 1103 в конце четвертого оборота и у экз. 1107 при  $D=3,1$  мм. У третьего экземпляра (№ 1104) в начале четвертого оборота при  $D=3,7$  мм, в вентральной стенке наблюдается аркообразное вздутие; длина основания арки 0,42, высота — 0,11; перед аркой толщина стенки — 0,06 арка и стенка за ней в два раза тоньше (0,03). В  $270^\circ$  от этого нарушения на третьем обороте расстояние между двумя септами (28 и 29) в два раза меньше, чем между соседними (расстояние между септами 27 и 28=0,81; 28 и 29=0,42; 29 и 30=0,77; 30 и 31=1,05) По видимому, в этом случае нарушение возникло около устьевого края. В дальнейшем моллюск строил раковину и к аркообразному вздутию изнутри прикреплял септу.

Аналогичные повреждения наблюдаются у *Sigaloceras* sp. (рис. 7 д) и *Cadoceras* (*Rondiceras*) *tscheikini* (d'Ort.)

Изложенное приводит нас к следующим выводам:

Все повреждения и аномалии, изученные нами на фактическом материале и по литературным источникам, по-видимому, можно разделить на три большие группы: 1) мелкие повреждения раковины, не затрагивающие мантию и быстро залечивающиеся; 2) глубокие повреждения раковины, затрагивающие край мантии (в этом случае хотя и происходит регенерация поврежденной скульптуры, но она редко принимает нормальную форму; часто такие повреждения влияют и на последующий образ жизни животного); 3) небольшие аномалии скульптуры, смещение кия, нарушение нормального расположения перегородок и симметрии спирали, вызванные болезненным состоянием мантии или при условиях среды, неблагоприятных для нормального развития аммонитов (Т. А. Ломинадзе, 1971).

#### СРЕДА ОБИТАНИЯ

Для постановки палеоэкологических наблюдений наиболее благоприятными являются келловейские отложения Северного Кавказа, простирающиеся на большой площади вдоль Кавказского хребта и вмещающие богатую фауну аммонитов.

В данной части работы нами будут рассмотрены условия существования аммонитов, главным образом, на этом участке келловейского морского бассейна Кавказа.

Вопрос о том, на какой глубине моря были оптимальные условия для существования отдельных групп аммонитид, еще недостаточно

освещен в литературе. В то же время глубина моря влияет на температуру воды, освещение, питание и и т. д. и поэтому изучение ее имеет большое значение для восстановления среды обитания вымерших животных.

Аммониты — свободноплавающие животные, и о глубине бассейна, в котором они обитали, надо судить по характеру осадков, отложившихся в данном бассейне и по комплексу организмов, преимущественно бентонных, найденных в этих отложениях.

Сделана попытка реконструировать батиметрический профиль моря по методике, разработанной Циглером (В. Ziegler, 1967) и восстановить биономические условия обитания аммонитид в келловейское время (Т. А. Ломинадзе, А. С. Сахаров, 1971б).

#### а) Ранний келловей

С наступлением келловейской трансгрессии море перекрыло значительную часть территории Северного Кавказа и отложения раннекелловейского возраста представлены здесь, главным образом, трансгрессивной серией, поэтому нам не удалось восстановить батиметрический профиль северокавказского моря в раннекелловейское время.

Биономические условия существования раннекелловейских аммонитид нами уже рассматривались в некоторых предыдущих работах (Т. А. Ломинадзе, 1967, 1970б), здесь же отметим, что наиболее благоприятные условия для существования макроцефалитид были в центральных районах Северного Кавказа, где в условиях неглубокого очень теплого моря отлагались карбонатные осадки с терригенным материалом и с большим содержанием окислов железа. На небольшую глубину указывает присутствие в комплексе двустворок — *Pecten*, *Pholadomya*, *Pleuromya* и др., встречающихся в ассоциации с макроцефалитидами. Изучение разрезов келловейских отложений в бассейнах рр. Черек Балкарский, Чегем, Сехеладон, Псыгансу и др. показали, что в районах, где многочисленны остатки макроцефалитид, отложения состоят, главным образом, из железистых, оолитовых, грубозернистых известковисто-песчанистых пород с растительными остатками.

К западу от указанных районов, где мелководные фации сменяются относительно глубоководными, макроцефалитиды встречаются не в таком большом количестве (Т. А. Ломинадзе, 1967).

Такая же картина наблюдается и в восточной части Северного Кавказа. Это же подтверждается исследованиями, проведенными в Грузии. В окрестностях с. Цеси, где в обилии попадаются макроцефалитиды, характер келловейских отложений и характер фауны указывает на близость берега и незначительную глубину бассейна. Об этом же свидетельствует и наличие многочисленных растительных остатков (М. П. Долуденко, Ц. И. Сванидзе, 1969).

Изменение литологического состава отложений — сокращение ко-

личества песчаников, появление прослоев глин с увеличением мощности последних к востоку от с. Цеси указывает на углубление бассейна. В этих районах численность макроцефалитид резко уменьшается.

Отмеченная закономерность, кроме Рачи, наблюдается также в Абхазии и Южной Осетии. В Абхазии, например, в районе перевала Доу, верховьев рек Решава и Адзага, в непосредственной близости к береговой линии келловейского морского бассейна макроцефалитиды представлены особенно богато (Т. А. Ломинадзе, 1967, стр. 44).

По всей вероятности, представители макроцефалитид были обитателями мелководных областей моря и жили в гидродинамически активных участках бассейна, о чем говорит довольно значительная толщина стенок раковины этих животных и их приуроченность к мелководным осадкам.

Макроцефалитиды приурочены к определенным фациям. Чаще всего они встречаются в отложениях, обогащенных карбонатом кальция и железом. Это хорошо видно на примере Кавказа и подтверждается их широким распространением в аналогичных породах, как в других районах Советского Союза, так и за рубежом (Германия, Франция, Индия).

Наибольшего расцвета макроцефалитиды достигли в раннекелловейских морях южных областей, воды которых, по-видимому, отличались довольно высокой температурой. На это указывает массивность раковин моллюсков и большое количество железистых оолитов в келловее Северного Кавказа (Т. А. Ломинадзе, 1967, 1970б).

Раннекелловейское море Северного Кавказа в районе нынешней Военно-Грузинской дороги крупным проливом соединялось с теплыми раннекелловейскими морями южного склона. В то же время широкое распространение аммонитов типичных бореальных родов (*Keplerites*, *Sigaloceras*, *Cadoceras*) на Северном Кавказе указывает на то, что раннекелловейское море на севере непосредственно соединялось и с мелководными морями Русской платформы.

Представители кадоцерасов чаще всего встречаются в глинах и ни в одном из обнажений келловейского яруса в других фациях не были найдены. Можно предположить, что кадоцерасы предпочитали более глубоководные участки моря. Это же подтверждается их нахождением в глинистых фациях Русской платформы. Приуроченность кадоцерасов к глубоководным участкам моря можно объяснить еще и тем, что эти участки прогревались значительно меньше, по сравнению с мелководными. Так как кадоцерасы являются пришельцами из бореальных морей и именно там они достигли своего наивысшего расцвета, то, переселившись на юг, они нуждались в относительно низкотемпературных условиях среды обитания (А. С. Сахаров, 1965б, стр. 91).

На Русской платформе встречаются *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.), *C. (C.) modiolare* (d'Orb.), *C. (C.) primaevum* Sas. и др., а на Северном Кавказе, главным образом, *C. (C.) elatmae* (Nik.) и своеобразные новые формы, не встречающиеся на севере. В Закавказье (Грузия) же имеются единичные находки *C. (C.) elatmae* (Nik.) и *C. (C.) modiolare* (d'Orb.).

Нет сомнения в том, что в морях Северного Кавказа бореальные кадоцерасы мигрировали вместе с холодными течениями с севера, а из раннекелловейского моря Северного Кавказа посредством пролива, соединяющего это море с раннекелловейским морем Грузии, кадоцерасы проникли и в Грузию.

Более мелководными в раннекелловейское время, по-видимому, были участки, охватывающие на востоке территорию между Ассой и Гехи, а на западе от Нальчика до нижнего течения Малки. Удаленность от берега — от активного действия волн, создали благоприятные условия для развития моллюсков с тонкостенными раковинами, приспособленными для жизни в этой области.

В относительно мелководных участках келловейского морского бассейна Северного Кавказа (Чечено-Ингушетия, Кабардино-Балкария) встречаются многочисленные *Keplerites* и *Sigaloceras*. *Keplerites* имеют сравнительно тяжелую раковину, что, вероятно, указывает на их приспособление к жизни на небольшом удалении от берега.

Общность многих видов раннекелловейских аммонитид для Русской платформы, Северного Кавказа, Закавказья и Средней Азии показывает, что связь между раннекелловейскими акваториями этих районов была довольно широкой.

## б) Средний келловей

Среднекелловейские отложения Северного Кавказа имеют довольно пестрый литологический состав.

Средний келловей Дагестана представлен свитой «нечистых известняков», которая состоит из алевролитовых мергелей и алевролитов с прослоями известняков.

Весь Дагестан покрывало мелкое море с очень пологим дном. В первой половине рассматриваемого времени с окружающей суши поступал терригенный материал в виде алевролитовых частиц. В дальнейшем море несколько углубилось и происходило отложение только карбонатных илов.

В Ингушетии шамозитовые известняки, глины и мергели приурочены к Армхинскому району, в то время как некарбонатные глины, алевролиты и мергели встречаются в бассейне р. Ассы.

В среднекелловейское время на территории Кабардино-Балкарии и Северной Осетии встречаются железисто-оолитовые известняки, указывающие на близость берега и небольшую глубину бассейна.

На территории Северной Осетии море было очень мелким, но располагался этот участок гораздо дальше от берега. Мощность отложений на этой части территории невелика, а характерной чертой является накопление шамозитовых и лептохлористых оолитовых известняков и органогенно-обломочных известняков.

Всю территорию Северо-Восточного Кавказа в среднекелловейское время покрывало мелкое шельфовое море. Глубина моря, по-видимому, на большей части территории была равна 40—50 м и не превышала 100—200 м. На севере располагалась суша, на близость которой указывает появление в северном направлении в отложениях среднего келловей песчанного материала. Если в районе с. Аракань средний келловей сложен морскими песчаниками, в которых встречаются космоцерасы, то уже в районе Варандийской антиклинали располагаются косослоистые песчаники дельтового типа без фаунистических остатков. Эта часть бассейна характеризовалась частыми тектоническими подвижками. Накопление осадков в первый период происходило за счет размыва и сноса терригенных нижнекелловейских пород, о чем говорят присутствие в терригенно-карбонатных образованиях среднего келловей большого количества перетолженных остатков нижнекелловейских аммонитов, а также сам характер отложений.

Во второй половине среднего келловей глубина моря достигала, по-видимому, 100—150 м. В это время здесь накапливались глинистые карбонатные илы с примесью алевритового и песчанного материала. Наиболее обычны тонкостенные *Posidonia*, *Eptolium* и тонкоробристые небольшие перифинктиды. Изредка встречаются космоцерасы.

Центральные районы Северного Кавказа, характеризуются в целом преобладанием карбонатных отложений.

Западнее р. Большой Зеленчук, в бассейнах рек Большая Лаба и Малая Лаба накапливались известковистые алевролиты; этот район был, вероятно, наиболее удаленным от суши.

Среднекелловейский морской бассейн имел весьма благоприятную среду для расцвета фауны. Здесь, наряду с многочисленными аммонитами, в изобилии встречаются двустворчатые моллюски, брахиоподы, морские ежи.

Наиболее характерными формами среднекелловейских морей Северного Кавказа являются космоцерасы, проникшие сюда, как и раннекелловейские кадоцерасы, с холодными морскими течениями со стороны Русской платформы. Однако в теплых водах Северокавказского среднекелловейского морского бассейна они нашли вполне подходящую экологическую обстановку, образовав много новых видов. Интересно отметить, что по видовому составу космоцерасы Северного Кавказа имеют больше общих черт с таковым Парижского бассейна, чем с Русской платформой.

В распространении космоцерасов на территории Северного Кав-

каза намечается два, отличных друг от друга района. Первый район, где происходило накопление алевритовых и песчаных осадков с большим содержанием железа, характеризуется бедностью фауны. Схватывает он весь Северный Кавказ, исключая территорию Горного Дагестана. Второй район в среднее келловейское время покрывало мелкое спокойное море с илистым дном. Включает он весь Горный Дагестан до широты с. Ирганай и охарактеризован фауной, указывающей на весьма благоприятные бионические условия, существовавшие в период накопления осадков среднего келловей (Т. А. Ломинадзе, А. С. Сахаров, 1971а).

Космоцерасы из среднего келловей Северного Кавказа представлены 35 видами. Большинство определенных форм в своем облике несут много общих черт с западно-европейскими экземплярами.

Такое разнообразие в видовом составе среднекелловейских космоцерасов наблюдается в СССР только на Северном Кавказе и именно в Дагестане. В сопредельных районах среднекелловейские космоцерасы малочисленны в видовом отношении. По данным К. Аманниязова (1962а) в Туркмыре присутствует всего 4 вида: *К. (Gulielmiceras) jason* (Rein.), *К. (G.) gulielmii* (Sow.), *К. (К.) castor* (Rein.) и *К. (К.) pollux* (Rein.). Еще далее на востоке, в Узбекистане только один — *К. (G.) jason* (Rein.). Немного больше среднекелловейских космоцерасов на полуострове Мангышлак (Е. И. Соколова 1950). Из 8 видов — общие с северокавказскими 6 видов и 2 вида характерны только для среднего келловей Мангышлака. 5 видов среднекелловейских космоцерасов, обычно встречающихся в Саратовском Поволжье и в Центральных областях Русской платформы, идентичны видам, встреченным в Дагестане.

Намеченная Тентаном область географического распространения среднекелловейских космоцерасов полностью подтверждается нашими исследованиями (Н. Тинтан, 1963).

Отсутствие в Закавказье этих широко распространенных в Европе аммонитов позволяет провести южную границу их ареала на Кавказе по Кавказскому хребту.

Представители рода *Cosmoceras* на Северном Кавказе обитали как на илистом дне, так и на песчаном, но можно констатировать факт, что к песчаному дну приурочены формы с узким сечением раковины и слабо выступающими боковыми бугорками, такие как *К. (G.) jason* (Rein.), которые, судя по морфологии раковины, а также по почти полной независимости от фаций (этот вид встречается и в других осадках), были «активными» пловцами.

Там, где накапливались глинистые илы, встречены в большом количестве представители этого рода с резко выступающими шиповидными боковыми бугорками — *К. (К.) castor* (Rein.), *К. (К.) pollux* (Rein.) и другие, имеющие раковину с широким поперечным сечением оборотов. Это были представители области спокойного мелкого моря с илистым дном.

В среднекелловейское время на Северный Кавказ, главным образом,

В Дагестан проникли представители родов *Egypnoceras* и *Rollierites*, которые достигли здесь расцвета. Так, на Русской платформе эримноцератины представлены всего тремя видами, а на Северном Кавказе нами определено 13 видов.

В большом количестве встречаются эримноцератины в среднекелловейских отложениях Туаркыра, сложенных глинами и глинистыми алевролитами с линзами песчанистых известняков (К. Аманниязов, 1962а). Видимо, дагестанский среднекелловейский морской бассейн представлял единое целое с туаркырским.

Западнее Дагестана аммониты родов *Egypnoceras* и *Rollierites* почти отсутствуют и лишь в бассейне Черека Балкарского вновь встречаются, однако, здесь они отличаются небольшими размерами и играют подчиненную роль.

В бассейне р. Лабы нами были обнаружены *E. coronatum* (d'Orb.) и *E. doliforme* (Rom.) которые по облику и размерам очень напоминают дагестанские, однако по количеству особей значительно уступают им.

Таким образом, наиболее благоприятные условия для развития представителей *Egypnoceratinae* имелись, по-видимому, в среднекелловейском морском бассейне Дагестана. Раковины этих животных здесь имеют очень крупные размеры; сами индивидуумы достигают взрослой стадии. Относительно изолированный бассейн с более теплой водой, чем в Западной Европе и на Русской платформе, способствовал образованию новых видов. Присутствие в местах захоронения эримноцерасов, большого количества морских ежей, двустворчатых (*Pholadomya*, *Aequipecten*, *Gervillia*, *Ceromya*) и многочисленных брахиопод указывает на то, что эримноцерасы были обитателями мелкого спокойного моря с глубиной, не превышающей 50—100 м.

Интересно отметить, что на территории Русской платформы, Северного Кавказа и Средней Азии, где известны все основные виды эримноцератин, скелетные остатки приурочены к серым глинам, известковым алевролитам и глинистым, алевролитистым известнякам.

В среднекелловейском морском бассейне Кавказа, в частности, Северного Кавказа, большую роль играют гектикоцератины, которые мигрировали сюда, по-видимому, из Западной Европы. На Северном Кавказе гектикоцератины приурочены, главным образом, к мелководным отложениям, распространенным в центральной части этого региона.

Относительно в глубоководных отложениях они встречаются очень редко и в угнетенном состоянии (Т. А. Ломинадзе, 1975а).

В среднекелловейское время гектикоцератины проникли и в Закавказье, но не нашли благоприятной экологической обстановки и встречаются очень редко (Н. Г. Химшиашвили, 1957; М. Абдулкасумзаде, 1963; П. Р. Азарян, 1963; Т. А. Пайчадзе, 1973).

Гектикоцерасы были, вероятно, довольно хорошими пловцами, так как имеют сильно уплощенные с боков обороты и легкую скульп-

туру, поэтому эти животные относительно независимы от фаций однако предпочитали, по-видимому, более или менее мелководные участки морского бассейна.

Это же подтверждается исследованиями гектикоцератин Сирии (O. Haas, 1955).

Согласно Циглеру на глубине 20—50 м господствуют двустворчатые. На рыхлом дне доминируют *Pholadomya*, *Seratomya*, а на твердом — *Gervillia*, *Ostrea*. Встречаются многочисленные перисфинктиды. На глубине 40—70 м распространены преимущественно аммониты, а также двустворчатые рода *Entolium* и многочисленные морские ежи. Именно с таким биоценозом мы сталкиваемся при изучении среднего келловея Дагестана. Предположительная глубина среднекелловейского моря в этом районе — 50—100 м.

На глубине 80—100 м основную роль играют брахиоподы, морские ежи и перисфинктиды. Такой биоценоз также характерен для Дагестана и Чечено-Ингушетии, но в Чечено-Ингушетии отсутствуют морские ежи.

Судить о глубине среднекелловейского северокавказского морского бассейна, по литологии довольно трудно, так как часто среднекелловейский разрез представлен трансгрессивной серией. Не всегда и фаунистические спектры дают полное представление о биоценозе бассейна и его глубине, так как в отдельных случаях мы имеем спектры, составленные из переотложенной фауны, часто отсортированной течениями. Поэтому построенные схемы до некоторой степени условны.

Фаунистические спектры, составленные по фауне Дагестана, относительно полно показывают скелетный органический мир, существовавший в этой части бассейна, тогда как в Чечено-Ингушетии, Северной Осетии, Кабардино-Балкарии и на Северо-Западном Кавказе дают лишь приблизительную биоценотическую характеристику этой территории.

Таким образом, по характеру фауны и осадков на территории Северного Кавказа в среднекелловейское время можно наметить четыре крупных района (рис. 47):

1) Дагестанский — широко представлены аммониты (*Kosmoceras*, *Erymnoceras*, *Rollierites*, *Reineckeia*, *Hectiococeras*, *Perisphinctidae* и др.), морские ежи, двустворчатые с толстостенной раковиной (*Pholadomya*, *Aequipecten*, *Seratomya*, *Gervillia* и др.) и брахиоподы. Глубина моря не превышала 100 м.

В горном Дагестане во время отложений зоны *Kosmoceras jason* из бентонной фауны встречаются, главным образом, двустворчатые моллюски, а также морские ежи и брахиоподы. Двустворки представлены родами *Clamys*, *Entolium*, *Camptonectes*, *Limatula*, *Modiolus*, *Aequipecten* и др. Все перечисленные роды принадлежат к эпифауне. Некоторые из этих животных «плавали» у поверхности дна (*Clamys*, *Entolium*, *Camptonectes*),

другие (M. White, 1936; «Справочник по экологии морских двустворок», 1966, стр. 67), передвигались с помощью ноги (*Limatula*, *Stenostreon*, *Mutilus*), а *Modiolus* вел сидячий образ жизни и питался содержащимся в воде органическим детритом.

В этот период осадконакопления среди эпифауны преобладают представители пектинид. По данным В. А. Собецкого (1977), необходимыми условиями для существования большинства пектинид являются наличие умеренно-подвижной гидродинамической обстановки и хорошей аэрации, не вязкого субстрата, обилие взвешенного в воде пищевого детрита. Абсолютное большинство пектинид приурочено к верхней и средней частям неритической зоны.

По-видимому, такие биономические условия были в первой половине среднего келловоя. То обстоятельство, что в этом отрезке времени эпифауна значительно превышает инфауну, указывает, по нашему мнению, на то, что вода была насыщена кислородом, а скорость седиментации не была настолько высокой, чтобы мешать эпифауне питаться органическими веществами, находящимися во взвешенном состоянии. Тот факт, что глубоко зарывающиеся формы в этом отрезке времени встречаются очень редко, можно объяснить, по-видимому, анаэробным характером низких слоев донных отложений.

Во второй половине среднекелловейского времени донная фауна была представлена, главным образом, инфауной. Зарывающиеся формы, такие, как *Pholadomya*, *Ceromya*, *Astarte*, *Nucula*, *Trigonia*, *Anisocardia*, *Thracia* и др., являются главной составной частью донного биоценоза. По-видимому, в этот период осадконакопление было интенсивным.

Подавляющее большинство представителей как эпифауны, так и инфауны, питаются частичками во взвеси и их пища зависит от обилия фито и зоопланктона. Что же касается собирателей, то их пищу составляют бактерий, встречающиеся в большом количестве, главным образом, в илах. Поскольку пища первых зависит от вышележащего слоя воды, вероятно, они более чувствительны к изменениям среды, чем собиратели (S. Levinton, 1974).

Однако, лишь нукулиды являются гомогенной грунтоядной группой. Большинство семейств, иногда даже в пределах одного рода, имеют в своем составе представителей, питающихся обоими способами (S. Levinton, 1974).

В результате изучения условий и образа жизни некоторых современных двустворок (И. В. Иванова, 1973, стр. 138), было установлено, что наибольшее влияние на форму раковин оказывает подвижность среды и образ жизни. Например, при воздействии течений раковины развиваются в длину. К такому же результату приводит и зарывающийся образ жизни в случае, когда моллюск активно меняет положение в грунте.

В течение среднего келловоя в Дагестанском участке бассейна придонные течения были, по-видимому, умеренными, так как вся бен-

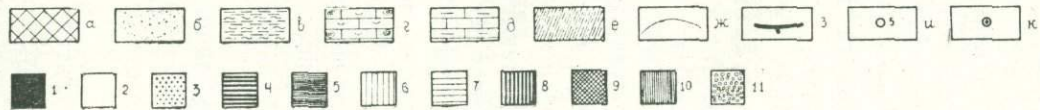
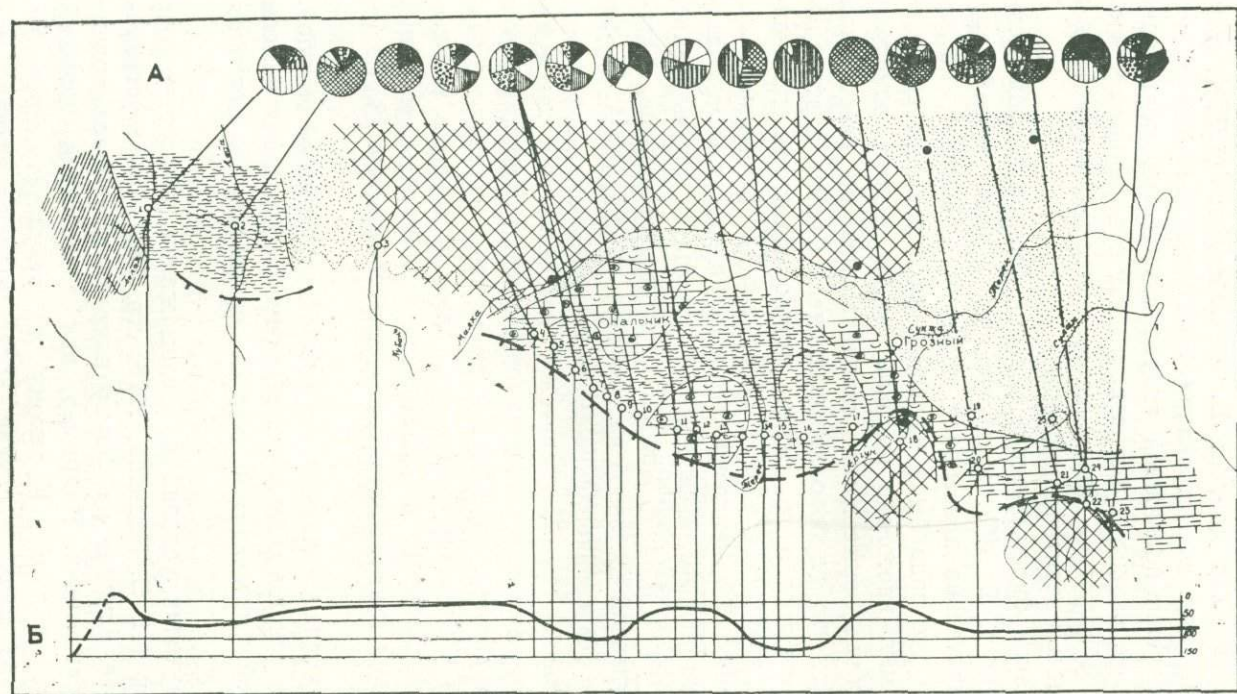


Рис. 47. Спектры скелетных остатков в отложениях средневековейского возраста на Северном Кавказе (по Т. А. Ломинадзе и А. С. Сахарову, 1971).

Пункты наблюдений: 1 — р. Белая; 2 — р. Малая Лаба; 3 — р. Кубань; 4 — р. Баксан; 5 — р. Чегем; 6 — р. Черек Хуламский; 7 — р. Черек Балкарский; 8 — р. Псыгансу; 9 — г. Ваза — Хох; 10 — р. Урух; 11 — пер. Кионский; 12 — р. Ардон; 13 — р. Фиадон; 14 — р. Терек; 15 — пер. Герчеч; 16 — с. Отзык; 17 — р. Гехи; 18 — р. Чанты-Аргун; 19 — р. Харачай; 20 — с. Гигатли; 21 — с. Голотль; 22 — с. Гуниб; 23 — с. Цудахар; 24 — с. Ирганай; 25 — хр. Салатау. А — палеогеографическая схема: а — предполагаемая суша; б-е — районы отложения осадков: б — песчаных; в — карбонатных глинисто-алевролитовых илов; г — карбонатных илов с лептохлоритовыми оолитами и ракушей моллюсков, плеченогих и иглокожих; д — карбонатных глинистых и песчаных илов, образовавших конкреционные известняки; е — флишевые; ж — граница разнофациальных районов; з — южная граница проникновения космоцератин; и — естественные разрезы; к — разведочные скважины. Фаунистические спектры: 1 — *Kosmoceras*; 2 — *Necticoceratinae*; 3 — *Egymnoceratinae*; 4 — *Cadoceras*; 5 — *Reineskeia*; 6 — *Perisphinctidae*; 8 — тонкораковинные двустворчатые (*Posidonia*, *Entolium*); 9 — грубораквинные двустворчатые (*Pholadomya*, *Aequipecten*); 10 — брахиоподы; 11 — морские ежи. Б — батиметрический профиль северо-кавказского морского бассейна в среднекембрийское время, построенный по фаунистическим спектрам с учетом литологического состава осадков.

тонная фауна имеет округленную форму, кроме некоторых представителей инфавны, которые вели, по-видимому, активно меняющийся в грунте образ жизни.

2) Ингушский — аммониты более редки и представлены гектикоцерами и тонкоробристыми перисфинктидами; встречаются двустворчатые *Posidonia*, *Eptolium*. Глубина моря не превышала 150—200 м.

3) Северо-Осетинский и Кабардино-Балкарский — многочисленны морские ежи, двустворчатые с толстостенной раковиной и аммониты (*Necticosceratinae*, *Kosmoceras*, *Perisphinctidae*). Глубина моря не превышала 50 м.

4) Северо-Западный — распространены аммониты (*Perisphinctidae*, *Kosmoceras*, *Necticosceras* и др.), а также брахиоподы и толстостенные двустворчки. Глубина моря не превышала 100 м.

В среднекелловейское время на Северном Кавказе море постепенно углублялось. Если в начале среднего келловея в осадках значительную роль играл песчаный и алевроитовый материал, что вело в процессе литогенеза к образованию песчанистых и алевроитистых известняков, то позже, в конце среднего келловея песчаный материал почти полностью отсутствовал и накапливались глинистые и карбонатные илы.

Соответственно менялся и животный мир. В начале, основную роль играли перисфинктиды, рейнекий и космоцерасы. Особенно много было брахиопод и морских ежей. Это биоценоз мелкого моря (глубина не более 50 м).

Вторая половина среднего келловея ознаменовалась широким развитием эримноцерасов и космоцерасов. Вместе с ними попадают гектикоцерасы и перисфинктиды. Очень много морских ежей и двустворчатых: *Pholadomya*, *Aequipecten*, *Ceromya*. Это обитатели глубин 70—100 м.

### в) Поздний келловей

Позднекелловейский морской бассейн почти не изменил своих размеров по сравнению со среднекелловейским.

В центральной части Горного Дагестана глубина бассейна несколько увеличивается. Южнее, преобладают породы обогащенные песчаным, иногда глинистым материалом, и отложения этого возраста имеют резко выраженный прибрежный облик.

На восток от с. Хули тянутся однообразные песчанистые образования позднекелловейского возраста, которые распространены и в северной части Горного Дагестана. Косослонистые желтобурые и малиновые песчаники с прослоями и пачками гравелитов, развитые на севере, к югу обогащаются карбонатным материалом. Эти осадки накапливались в мелководной части морского бассейна, о чем говорит и косая слоистость и волноприбойные знаки.

В центральных районах Северного Кавказа в междуречье Ар-

дон-Баксан встречаются сильно карбонатные глины и оолитовые известняки. Конгломераты в низах этих отложений образованы из окатанных и полуокатанных ядер аммонитов и известковых галек. Скелетные остатки покрыты окисью железа и несут следы окатанности и переотложений. Во многих местах этого района совместно с позднелловейскими формами встречаются ранне и среднелловейские аммониты. Подобное скопление разных по возрасту аммонитов могло возникнуть лишь при размыве лловейских отложений и при дальнейшем дифференцированном переотложении скелетных остатков организмов в динамически активной среде литоральной области неглубокого моря.

В северном и северо-восточном направлениях располагалась суша, на близость которой указывает появление в этих направлениях песчанистого материала.

Богаты песчанистым материалом и отложения верхнего лловея р. Кубань.

Западнее (рр. Лаба, Белая), отложения позднелловейского возраста представлены уже оолитовыми и неясно слоистыми известняками, песчаниками, содержащими прослой алевролита.

Позднелловейское море на Северном Кавказе было мелкое и теплое, его дно, по всей вероятности, было довольно плоским.

В позднее лловейское время продолжают процветать космоцерасы и гектикоцерасы и появляются пельтоцерасы и квенштадтоцерасы.

В биоценозах позднелловейского морского бассейна видно значительное бореальное влияние.

В Дагестанском позднелловейском бассейне, который был связан с Туаркырским, преобладают представители родов *Peltoceras* и *Quenstedtoceras* и относительно подчиненную роль играют аммониты рода *Kosmoceras*.

Особенно богато представлены здесь сильно уплощенные с боков квенштадтоцерасы, которые приурочены к прибрежной полосе бассейна, где отложения этого возраста сложены из песчаного и глинистого материала. Однако эти животные встречаются и в других районах Северного Кавказа, где отложения позднелловейского возраста представлены другими фациями.

Изучение вопросов фациальной приуроченности позднелловейских аммонитов показывает, что те формы, которые плавали хорошо, (*Hecticoceras*, *Quenstedtoceras* и др.) являются относительно независимыми от фаций, а те, которые имели округленную раковину и тяжелую скульптуру и плавали, по-видимому, хуже уплощенных форм, встречаются в определенных фациях (Т. А. Ломинадзе, 1967).

Однако, необходимо отметить, что когда речь идет о зависимости или независимости от фации, а также о приуроченности к определенным глубинам родов, подсемейств и даже целых семейств аммо-

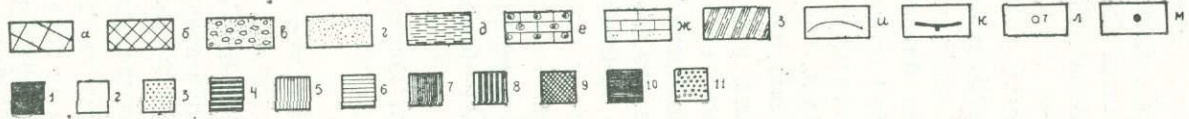
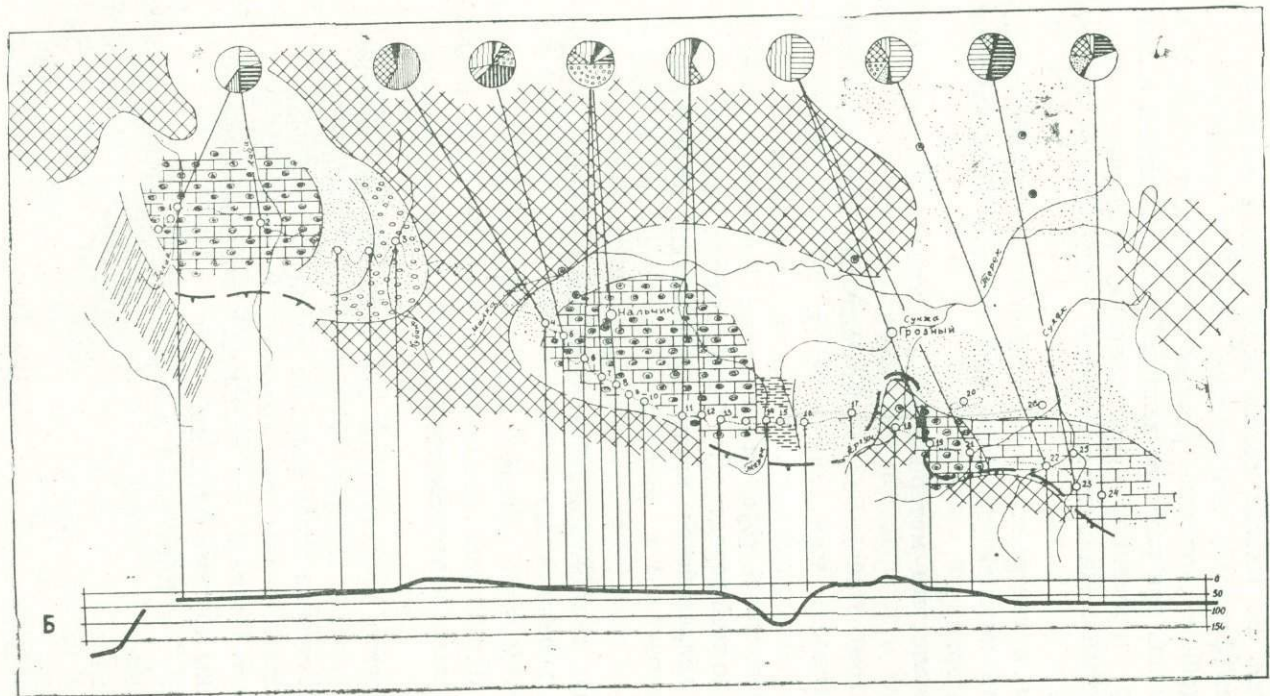


Рис. 48. Спектры скелетных остатков в отложениях позднекекелловейского возраста на Северном Кавказе (по Т. А. Ломинадзе и А. С. Сахарову, 1971).

Пункты наблюдений: 1—р. Белая; 2—р. Малая Лаба; 3—р. Кубань; 4—р. Баксан; 5—р. Чегем; 6—р. Черек Хуламский; 7—р. Черек Балкарский; 8—р. Псыгансу; 9—г. Ваза-Хох; 10—р. Урух; 11—пер. Кионский; 12—р. Ардон; 13—р. Фиэгдон; 14—р. Терек; 15—пер. Герчеч; 16—с. Отзык; 17—р. Гехи; 18—р. Чанты-Аргун; 19—р. Шаро-Аргун; 20—с. Харачай; 21—с. Гигатли; 22—с. Голотль; 23—с. Гуниб; 24—с. Цудахар; 25—с. Ирганай; 26—хр. Салатау. А—палеогеографическая схема: а—предполагаемая суша; б—суша; в—з—районы отложения осадков; в—конгломератов; г—песчаных; д—карбонатных глинисто-алевритовых илов; е—карбонатных илов с лептохлоритовыми оолитами и ракушей моллюсков, плеченогих и иглокожих; ж—карбонатных илистых и песчаных илов; з—шлишевых; и—граница разнофациальных районов; к—южная граница проникновения космоцератин; л—естественные разрезы; м—разведочные скважины. Фаунистические спектры: 1—*Kosmoceras*; 2—*Necticoceratinae*; 3—*Orpelia*; 4—*Quenstedtoceras*; 5—*Peltoceras*; 6—*Perisphinctidae*; 7—брахиоподы; 8—губки; 9—грубобраковинные двустворчатые; 10—тонкораквинные двустворчатые; II—морские ежи. Б—батиметрический профиль северо-кавказского морского бассейна в позднекекелловейское время, построенный по фаунистическим спектрам с учетом литологического состава пород.

нитов, то это совершенно не исключает возможности существования отдельных представителей этих животных в отличных от общих для рода, подсемейства или семейства экологических условий.

В центральных и западных районах Северного Кавказа пышное развитие получили представители родов *Necticoceras*, «*Perisphinctes*» и несколько подчиненное — *Kosmoceras*. Аммониты каждого из этих родов селились в определенных стациях, входя в состав обособленных биоценозов, где главенствующую роль играл какой-нибудь определенный род. На дне моря развивались многочисленные популяции брахиопод и морских ежей. Этому, по-видимому, способствовало мелкое и теплое море.

В морях Северного Кавказа в позднее келловейское время по фаунистическим спектрам и литологическому составу отложений выделяются четыре района (рис. 48):

1) Дагестанский — представлены аммониты (*Quenstedtoceras*, *Pelto-ceras*, *Kosmoceras* и др.), толстостенные двустворчатые (*Anisocardia*, *Modiola*, *Protocardium*, *Aequipecten* и др.) и гастроподы. Глубина моря не превышала 80 м.

2) Ингушский — встречаются аммониты из родов *Putealiceras*, *Brigh-tia*, *Okaites*, очень редко *Quenstedtoceras* и толстостенные двустворчатые моллюски. Глубина моря не превышала 50 м.

3) Северо-Осетинский и Кабардино-Балкарский — аммониты встречаются очень редко, многочисленны тонкостенные двустворчатые (*Chlamys*, *Entolium* и др.), брахиоподы (*Praescylothiris*, *Holcothiris*, *Zeilleria* и др.) и морские ежи. Глубина моря не превышала 150 м.

4) Северо-Западный — многочисленны толстостенные аммониты (*Pel-to-ceras*, *Quenstedtoceras*, *Lunuloceras*, *Perisphinctidae*), а также двустворчатые, брахиоподы, гастроподы. Глубина моря не превышала 50 м.

Наконец, необходимо отметить, что бореальное влияние на животный мир келловейского морского бассейна Северного Кавказа заметно в течение всего века. Бореальные роды *Sadoceras*, *Kosmoceras*, *Quenstedtoceras* и др. проникли сюда со стороны Русской платформы вместе с холодными водами эпиконтинентальных морей, однако на Северном Кавказе они приспособились к иным условиям обитания и продолжали процветать.

## ГЛАВА V

### ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

#### ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Систематика аммонитид, так же как и других групп организмов, должна быть филогенетической, основанной на генетических взаимоотношениях.

В. Е. Руженцев (1960) предлагает следующие основные принципы систематики: хронологический — основан на детальности стратиг-

рафических наблюдений; принцип гомологии — основан на выявлении гомологических и аналогических структур; онтогенетический — основан на изучении индивидуального развития отдельных структур и выявлении их сходства и различия. Путем изучения онтогенеза ранних стадий, устанавливаются крупные таксоны и выявляются их филогенетические связи, онтогенезы более поздних стадий дают возможность установить таксоны более низкой категории; принцип основного звена — служит для выявления уровней расхождения признаков, дивергенции; хорологический — служит для выявления изменчивости организмов в пространстве и их экологических особенностей; принцип актуализма — основан на выявлении морфо-функциональных особенностей отдельных структур путем их сравнения с современными формами.

Руководствоваться этими принципами возможно лишь при условии, что факты, накопленные на основании изучения отдельных групп аммонитид, будут правильно интерпретированы.

Многолетнее исследование этой группы животных убедило нас, что при построении филогенетической системы аммонитид должна быть использована совокупность всех морфологических признаков, точнее их онтогенетических и исторических изменений. Ни один из отдельно взятых признаков не может стать основой для установления таксона даже самой низкой категории (Т. А. Ломинадзе, 1967, 1975а). Однако при систематизации аммонитид, необходимо четко определить таксономическую ценность отдельных структур строения раковины для разных таксономических уровней.

Аммонитиды характеризуются мономорфной, реже гетероморфной раковиной, однотипным строением протоконха, ангустиселлатной просутурой и аммонитовым типом развития лопастной линии. В процессе исторического развития аммоноидей стадия поворота септальных трубок, т. е. переход от ретрохоанитовых к прохоанитовым смещается на более ранние стадии морфогенеза. Аммонитиды (за исключением некоторых раннеюрских) имеют прохоанитовые септальные трубки на всех уровнях развития. У всех аммонитид с прохоанитовыми септальными трубками имеются манжеты — гомологи ретрохоанитовых септальных трубок. Сифон вначале занимает центральное положение, затем субцентральное и со второго оборота вентрально-краевое (В. В. Друщиц, М. Ф. Богословская, Л. А. Догужаева, 1976).

Из многочисленных надсемейств, входящих в состав отряда *Ammonitida*, в келловейских отложениях Кавказа встречаются представители надсемейств *Stephanocera toidea*, *Cardiocera toidea*, *Haplocera toidea*, *Perisphinctoidea*.

На основании изучения семейств, входящих в состав этих надсемейств, мы пришли к выводу, что наиболее надежным признаком

для установления семейств и подсемейств является способ усложнения и морфология элементов лопастной линии.

Как уже было показано выше для *Stephanoceratoidea* характерно раннее возникновение лопасти  $I^1$  в вершине седла  $I/D$ , однако усложнение лопастной линии происходит за счет внутренних боковых лопастей, у *Cardioceratoidea*, так же как и *Stephanoceratoidea* рано закладывается лопасть  $I^1$ , однако усложнение линии идет за счет пупковых лопастей.

Для надсемейств *Naploceratoidea* и *Perisphinctoidea* характерно усложнение лопастной линии за счет пупковых лопастей, однако у первых лопасть  $I$  расчленяется на две несимметричные лопасти ( $I_1I_2$ ), а у вторых — симметричные ( $I_1I_1$ ). Морфологические изменения могут возникать на любой стадии морфогенеза. Однако, первые изменения в строении лопастной линии на семейственных таксономических уровнях возникают на ранней стадии морфогенеза. Изменения, характерные для подсемейственных рангов, возникают на более поздних стадиях.

Эти изменения отражаются не только в усложнении лопастной линии, но и в морфологии отдельных ее элементов. Так, например, подсемейства *Rachyceratinae* и *Eugnathoceratinae* отличаются тем, что у последних седло  $I/D$  бывает гораздо шире.

Одним из наиболее важных таксономических признаков является скульптура (изгиб ребер, толщина ребер, бугорки, ослабление или исчезновение скульптуры жилой камеры и т. д.). Именно установление закономерностей изменения скульптуры в онтогенезе дает возможность для выделения родов и подродов изучаемых групп аммонитид.

Форма раковины для разных групп имеет разное таксономическое значение. Так, например, среди космоцератид можно выделить по форме раковины две большие группы. Первая — это представители подсемейства *Keppleritinae* с формой раковины от средней толщины до вздутой и вторая — представители подсемейства *Kosmoceratinae* с относительно уплощенной формой раковины.

Довольно большое значение для установления подсемейств, родов и подродов космоцератид имеет и размах уплощения брюшной стороны раковины. У рода *Kepplerites* брюшная сторона последнего оборота округленная; у *Sigaloceras* заметно слабое уплощение до конца жилой камеры; у рода *Kosmoceras* уплощение резко выражено на всем последнем обороте.

Форма раковины в семействах *Kosmoceratidae* и *Cardioceratidae* имеет важное таксономическое значение для выделения таксонов подсемейственных рангов, однако для других групп она имеет таксономическое значение лишь для родов и более низких систематических категорий.

Форма устья и жилой камеры, хотя и имеют значение при выделении родов и видов, однако эти структуры сохраняются очень редко и их использование для систематики не всегда представляется возможным.

Многие исследователи аммонитид, в связи с половым диморфиз-

мом разделяют их на микро- и макроконхи, придавая этому признаку таксономическое значение. По нашему мнению, если даже размеры раковины указывают на половые различия аммонитов, то придавать им таксономическое значение и выделять на этом основании роды и подроды, ошибочно. Нельзя же, например, диморфные пары одного вида помещать в разные роды или подроды. К тому же границы между микроконховыми и макроконховыми формами у некоторых групп весьма расплывчаты.

По наблюдениям А. Н. Иванова (1971в) у верхнеюрских аммонитов, наряду с микро-и макроконхами, существуют еще и мегаконхи. По А. Н. Иванову микроконхи обладают диаметром раковины 20—100 мм, макроконхи — 100—200 мм, а мегаконхи —  $>200$  мм.

Если следовать подразделениям Иванова, то гектикоцератины, за редким исключением, являются микроконховыми, что полностью разрушает систематику гектикоцератин, предложенную Элми (S. Elmi, 1967), разделившего данное подсемейство на микро и макроконховые роды и подроды.

Конечно, все вышесказанное не означает, что гектикоцератины не бывают различных размеров. Так, например, у представителей рода *Necticoseras* размеры варьируют от 25 до 100 мм, у *Jeanneticeras* от 18 до 45 мм, у *Prohcticoceras* от 12 до 70 мм, а у *Putealicerias* от 25 до 110 мм и т. д., однако уловить какую-нибудь закономерность в размерах раковины для родов или подродов нам не удалось.

Такая же картина наблюдается у космоцератид и пахицератид. Так, например, роды *Keplerites* и *Sigaloceras* характеризуются раковинами как мелких, так и крупных размеров ( $D=15-160$  мм), род *Kosmoceras* — раковинами средних и крупных размеров ( $D=25-160$  мм). В составе рода *Mojarowskia* описан только один вид ( $D=11-38$  мм).

Род *Egumposeras* подсемейства *Egumpoceratinae* характеризуется средними и очень крупными размерами. Диаметр раковины у *Egumposeras* варьирует от 25 мм до 220 мм и более. Для рода *Rollierites* характерны средние и крупные размеры раковины ( $D=25-100$  мм). *Pachyegumposeras* имеют средние и крупные размеры ( $D=25-75$  мм).

Таким образом, размеры раковины позволяют установить, главным образом, пределы видов.

Признаки внутреннего строения раковины аммонитид использованы нами при диагностике таксонов выше семейственных рангов. По-видимому эти признаки на более низких уровнях не имеют таксономического значения.

Степень сходства и различия между таксономическими единицами родовых и более высоких рангов, установленная методом математической статистики (критерий Стьюдента и Готеллинга), может быть использована для разграничения этих таксонов, однако исключительно совместно с другими, стратиграфическими и морфологическими сведениями.

Изменчивость всех вышеуказанных признаков (за исключением

лопастной линии и признаков внутреннего строения), а также цифровые данные, полученные в результате сопоставления высоты и толщины оборота, и диаметра пупка с полным диаметром раковины, использованы нами при разграничении таксонов видовых и подвидовых рангов.

Однако здесь же необходимо еще раз повторить, что ни один из отдельно взятых признаков не может стать основой для выделения таксона, даже самой низкой категории. Так, например, семейство Pachyceratidae (с подсемействами Egmopoceratinae и Pachyceratinae) по своей форме и скульптуре должно быть включено в надсемейство Stephanoceratoidea однако, как показало изучение онтогенеза лопастной линии, это семейство принадлежит к надсемейству Perisphinctoidea.

Таким образом, предлагаемая нами систематика исследуемых групп основана всецело на изучении онтогенетической изменчивости наружных и внутренних признаков раковины келловейских аммонитид.

## СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

### а) Надсемейство **CARDIOCERATOIDEA**

Надсемейство *Cardioceratoidea* объединяет два семейства *Macrocephalitidae* и *Cardioceratidae*.

Вопросы изучения семейства *Macrocephalitidae* нами детально рассматриваются в монографии, опубликованной в 1967 году, поэтому здесь мы не будем касаться этого семейства. Ниже приводится лишь диагноз *Macrocephalitidae*.

### Семейство **MACROCEPHALITIDAE** BUCKMAN, 1922

**Д и а г н о з.** Раковины от дискоидальной до шаровидной формы с оборотами от сильно объемлющих до слабо инволютных, без пережимов. Поперечное сечение оборотов округлое или овальное. Брюшная сторона раковины хорошо округленная. Пупок от узкого до среднего, глубокий. Ребра без бугорков, тонкие и грубые, за пупковым перегибом делятся на несколько ветвей и слабо изогнуты вперед. Во взрослой стадии обороты часто становятся гладкими. Устье без боковых ушек. Лопастная линия в онтогенезе развивается по следующему плану:  $(V_1V_1)UU^1:ID - (V_1V_1)UU^1:II^1D - (V_1V_1)UU^1U^2U^3:U^4II^1D$ . Лопасть U чаще длиннее боковых. Во взрослой стадии лопастная линия упрощается.

**С р а в н е н и я.** От представителей семейства *Stephanoceratidae* макроцефалииды отличаются более инволютными оборотами, отсутствием бугорков на более многочисленных внутренних ребрах, а также отсутствием у устья боковых ушек.

*Cardioceratidae* от макроцефалиид отличаются сердцевидным сечением оборота, заостренной сифональной стороной и бугорчатыми ребрами.

Родовой состав. *Macrocephalites* Zittel, 1884; *Indocephalites* Spath, 1928; *Lilloetia* Crickmay, 1930; *Pleurocephalites* Buckman, 1922; *Kamptokephalites* Buckman, 1922; *Dilikephalites* Buckman, 1923

Географическое распространение. Семейство макроцефалитид имеет всемирное распространение и встречается во всех концах света.

Геологический возраст. Бат-келловей; главным образом, ранний келловей.

(Систематику, описание таксонов и филогенетические связи см. Т. А. Ломинадзе, 1967).

## Семейство **CARDIOCERATIDAE** H. DOUVILLÉ, 1890

### Подсемейство **CADOCERATINAE** HYATT, 1900

История изучения. Семейство *Cardioceratidae* было установлено Дувийе (H. Douvillé, 1890) в объеме родов *Macrocephalites* Zittel, *Stephanoceras* Waag., *Cardioceras* Neum. и *Reipesekeia* Bayle.

Р. Дувийе (R. Douville, 1912) включает в него следующие роды: *Macrocephalites* Zitt., *Cadoceras* Fisch., *Chamoussetia* Douv., *Stephanoceras* Buck., *Pachyceras* Bayle, *Cardioceras* Neum., *Quenstedtoceras* Hyatt.

Бакмен (S. Buckman, 1909–1930) подразделил *Cadoceras* Fisch. и *Quenstedtoceras* Hyatt на многочисленные роды (см. описание).

Роман (F. Roman, 1938) в семействе кардиоцератид объединяет роды: *Cardioceras* Neum., *Erymnoceras* Hyatt (= *Stephanoceras* Waag., частично, *Stepheoceras* Buck., *Pachyceras* Bayle, *Tornquistes* Lem., *Cadoceras* Fisch., *Chamoussetia* Douv., *Quenstedtoceras* Hyatt, *Prionodoceras* Buck., *Amoeboceras* Hyatt.

В дальнейшем Аркелл (W. Arkell, 1950) семейство кардиоцератид включил в надсемейство *Stephanoceratoidea* и подразделил его на три подсемейства: *Cardioceratinae*, *Cadoceratinae* и *Pachyceratinae*.

Такого же мнения придерживается и Басс (E. Basse, 1952). Этот автор в подсемейство *Cadoceratinae* включает роды: *Cadoceras* Fisch., *Arcticoceras* Spath, *Chamoussetia* Douv. и *Quenstedtoceras* Hyatt.

Вестерман (G. Westermann, 1956), семейство *Cardioceratidae* (с подсемействами *Cadoceratinae* и *Cardioceratinae*) включает в надсемейство *Stephanoceratoidea*, а подсемейство *Cadoceratinae* подразделяет на роды: *Cadoceras* Fisch. (подроды *Pseudocadoceras* Buck., *Paracadoceras* Crick., *Stepocadoceras* ImI.), *Arcticoceras* Spath, *Quenstedtoceras* Hyatt (подроды *Longaeviceras* Buck., *Eboraciceras* Buck., *Vertumniceras* Buck., *Pavloviceras* Buck.) и *Chamoussetia* Douv.

Н. Т. Сазанов (1957) считает неправильным относить роды *Cadoceras* Fisch. и *Quenstedtoceras* Hyatt к одному, а род *Cardioceras* Neum. к другому подсемейству, но соглашается с мнением Н. Смородиной (1926), которая указывала, что эти роды связаны «генетической преемственностью».

Аркелл (W. Arkell, 1957) в подсемейство Cadoceratinae включает следующие роды: Cadoceras Fisch., Pseudocadoceras Buck., Chamoussetia Douv., Longaeviceras Buck., Arcticoceras Spath, Cranoccephalites Spath, Arctoccephalites Spath, Paracadoceras Crick., Stenocadoceras Iml., Miccocephalites Spath. Род Quenstedtoceras Hyatt Аркелл включает в подсемейство Cardioceratinae.

Шиндевольф (O. Schindewolf, 1965), изучая развитие лопастной линии в онтогенезе у представителей семейства Cardioceratidae, в основном, согласился с предложенным Аркеллом (W. Arkell, 1957) составом данного семейства.

Из русских и советских исследователей изучением систематики келловейских родов, входящих в состав Cardioceratidae, занимались многие исследователи (С. Н. Никитин, 1882, 1884, S. Nikitin, 1881, 1885; Д. С. Соколов, 1912; Н. Т. Сазанов, 1957; В. Г. Камышева-Елпатьевская, В. П. Николаева, Е. А. Троицкая, 1959; В. И. Бодылевский, 1960; К. А. Аманиязов, 1962а; С. В. Меледина, 1973, 1977; В. Г. Князев, 1975 и др.).

В. Г. Камышева-Елпатьевская и др. (1959) семейство Cardioceratidae принимают в следующем объеме: Arcticoceras Spath, Chamoussetia Douv., Cadoceras Fisch., Quenstedtoceras Hyatt, Cardioceras Neum., Amoebo-ceras Hyatt и Rondiceras Troiz.

В руководстве «Основы палеонтологии» (1960), семейство Cardioceratidae включено в надсемейство Stephanoceratoidea и подразделяется на следующие роды: Arcticoceras Spath, Cadoceras Fisch., Rondiceras Troiz., Chamoussetia Douv., Quenstedtoceras Hyatt, Cardioceras Neum. и Amoebo-ceras Hyatt.

Почти все советские палеонтологи не подразделяли семейство Cardioceratidae на подсемейства и это было вызвано тем, что они главное внимание уделяли лишь наружным морфологическим признакам раковины.

Первым советским исследователем, применившим для изучения кардиоцератид сравнительно-онтогенетический метод была С. В. Меледина (1973). В составе данного семейства наряду с подсемействами Cadoceratinae и Cardioceratinae она установила еще одно новое подсемейство Arcticoccephaliti-nae и включила в него изученные ею верхнебайос-нижнекелловейские представители кардиоцератид.

В дальнейшем, на основании изучения лопастной линии, скульптуры и сечения оборотов С. В. Меледина (1977) келловейские кардиоцератиды распределила в два подсемейства — Cadoceratinae Hyatt, 1900 (с родами Cadoceras s. l. Fisch., Pseudocadoceras Buck. и Catacadoceras Bodil.) и Quenstedtoceratinae Hyatt, 1877, emend Nikitin, 1884 (с родами Quenstedtoceras Hyatt, Longaeviceras Buck., Eboraciceras Buck., Goliathiceras Buck., Pavloviceras Buck., Prorsiceras Buck., Stenocadoceras Iml., Rondiceras Troiz.).

В. Г. Князев (1975) семейство Cardioceratidae подразделяет на два подсемейства Cadoceratinae и Cardioceratinae, однако род Quenstedtoceras включает в подсемейство Cardioceratinae.

По нашему мнению, семейство *Cardioceratidae* (с подсемействами *Agrotoceraphalitinae* Mel., *Cadoceratinae* Hyatt и *Cardioceratinae* H. Douv.), надо включить в надсемейство *Cardioceratoidea* Schew.

Как известно, для макроцефалитид и кардиоцератид характерно очень раннее возникновение лопасти,  $I^1$ , но усложнение лопастной линии, в отличие от всех стефаноцератоидей, происходит за счет умбиликальных лопастей.

Изучение онтогенеза лопастной линии представителей родов *Cadoceras* Fisch., *Pseudocadoceras* Buck., *Quenstedtoceras* Hyatt, *Eboraciceras* Buck., *Vertumniceras* Buck., *Longaeviceras* Buck. показывает полную идентичность развития линии до стадии  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4U^5I^1D$ .

Принимая во внимание и близость хода развития скульптуры и других морфологических структур, мы считаем правильным объединение этих родов в подсемейство *Cadoceratinae*. Сюда же включен и род *Prorsiceras* Buck., представители которого в нашей коллекции отсутствуют.

Подавляющее большинство исследователей род *Quenstedtoceras* Hyatt включает в подсемейство *Cardioceratinae* на основании внешнего сходства их раковин с кардиоцерасами и вносит в синонимику этого рода *Vertumniceras* Buck. и *Eboraciceras* Buck.

Онтогенетическое изучение представителе родов *Quenstedtoceras* Hyatt, *Eboraciceras* Buck., *Longaeviceras* Buck. и *Vertumniceras* Buck. показало, что на ранних стадиях развития отдельные морфологические структуры этих родов очень близки и различия наступают только на средних и конечных оборотах.

Так, например, у *Quenstedtoceras* Hyatt (так же, как и у *Vertumniceras* Buck. и *Eboraciceras* Buck.) усложнение лопастной линии заканчивается в момент возникновения на пупковом шве лопасти  $U^4$ , а у *Cadoceras* Fisch. и *Longaeviceras* Buck. эта лопасть делится на две симметричные лопасти  $U^4_1:U^4_2$ . у *Cadoceras* Fish, редко, но все же возникает лопасть  $U^5$ , которая в свою очередь делится на две симметричные лопасти  $U^5_1:U^5_2$ .

В то же время у представителей подсемейства *Cardioceratinae* в отличие от *Cadoceratinae* (включая роды *Quenstedtoceras* Hyatt, *Vertumniceras* Buck., *Eboraciceras* Buck. и др.) лопасть  $U^3$  не разделяется на две симметричные лопасти; у *Cardioceras* Neum, она смещается на внутреннюю, а у *Amoeboceras* Hyatt на внешнюю сторону раковины (В. Г. Князев, 1975).

У нас нет сомнения, что роды *Quenstedtoceras* Hyatt, *Eboraciceras* Buck., *Vertumniceras* Buck. и *Longaeviceras* Buck. надо включать в подсемейство *Cadoceratinae*.

Таким образом, на основании изучения онтогенетического развития основных признаков раковины представителей подсемейства *Cadoceratinae*, а также литературных источников, систематика изученной группы представляется следующим образом: подсемейство *Cadoceratinae* Hyatt: роды *Cadoceras* Fisch. (с подродами *Cadoceras* str. Fisch. *Paracadoceras* Crick., *Stenocadoceras* Iml., *Catacadoceras* Bodil., *Rondiceras* Troiz., *Bryo-*

cadoceras Mel., Streptocadoceras Mel., Oligocadoceras Mel.), Quenstedtoceras Hyatt, Pseudocadoceras Buck., Longaeviceras Buck., Eboraciceras Buck., Prorsiceras Buck., Vertumniceras Buck.

ОПИСАНИЕ И РЕВИЗИЯ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ,  
ВСТРЕЧАЕМЫХ НА КАВКАЗЕ

Подсемейство *CADOCERATINAE* HYATT, 1900

Д и а г н о з. Раковины от средней толщины до вздутых. Обороты объемлющие. Ребра довольно высокие, часто изогнутые. Брюшная сторона от закругленной до узкой. Пупок, преимущественно умеренно широкий. Формула лопастной линии:  $(V_1V_1)UU^1U^2U_1^3U^4U_1^3II^1D$ . У *Cadoceras* и *Longaeviceras*  $U^4$  делится на две симметричные лопасти  $U_1^4:U_1^4$ ; иногда у *Cadoceras* появляется  $U^5$ , которая, в свою очередь, симметрично делится на  $U_1^5:U_1^5$ . У *Pseudocadoceras* и *Quenstedtoceras* лопасть  $U^4$  не разделена и имеет пришовное положение. Протоконх в медианном сечении имеет эллипсоидальную форму. Среднее значение  $D_{пр}^1=0,51$ , а  $D_{пр}^2=0,38$ . Угол первичного пережима равен в среднем— $276,923^\circ$ . Число септ, приходящихся на один оборот, в среднем 16,9.

С р а в н е н и я. Наиболее близким подсемейством является *Cardioceratinae* H. Douvillé, 1890, от которого отличается, главным образом, отсутствием выдающегося кия, а также ходом онтогенетического развития лопастной линии на конечных стадиях раковины. До стадии  $(V_1V_1)UU^1U^2:II^1D$  лопастная линия обоих подсемейств (*Cardioceratinae* и *Cadoceratinae*) развивается по одному типу, однако в дальнейшем у *Cardioceras*  $U^3$  образуется на внутренней стороне раковины; в вершине седла  $U^2/U^3$  на наружной стороне образуется лопасть  $U^4$ . В некоторых случаях  $U^3$  образуется на внешней стороне раковины (род *Amoeboceras*).

Р о д о в о й с о с т а в. *Cadoceras* Fischer, 1881; *Pseudocadoceras* Buckman, 1918; *Quenstedtoceras* Hyatt, 1877; *Longaeviceras* Buckman, 1918; *Eboraciceras* Buckman, 1918; *Prorsiceras* Buckman, 1918, *Vertumniceras* Buckman, 1918.

Географическое распространение. Восточная и Западная Европа, Северная Сибирь, Гренландия, Аляска, США, Канада, Шпицберген, Северный Кавказ, Грузия.

Геологический возраст. Ранний келловей—ранний оксфорд.

Род *Pseudocadoceras* Buckman, 1918

*Cadoceras*: Pompekj, 1900, стр. 86.

*Pseudocadoceras*: Buckman, 1918, стр. XIV; Spath, 1932, стр. 47, 62; Imlay, 1953, стр. 93; Arkell, 1957, стр. 302; Иванов, 1960, стр. 381; Сазонов,

1965, стр. 26; Меледина, 1973, стр. 85; 1977, стр. 93.

Novocadoceras: Сазонов, 1965, стр. 34.

Тип рода. *Pseudocadoceras boreale* Buckman, 1919, табл. СХХІВ; келловой Англии.

Д и а г н о з. Раковины мелких и средних размеров с сечением оборотов формы овала, слабо вытянутого в высоту. Бока слабо выпуклые. Брюшная сторона закругленная или закругленно-заостренная. Пупок умеренно широкий с невысокими стенками. Ребра более или менее заостренные и выдающиеся, прямые или слабо наклонены к устьевому краю. Двураздельные или простые. Точка ветвления ребер находится ниже середины боковых сторон. Конечная формула лопастной линии:  $(V_1V_1)UU^1U_2U_1^3(\dot{U}^1)U_1^3I^1D$ . Протококх в медиальном сечении имеет эллипсидальную форму. Среднее значение  $D_{пр}^1=0,51$ , а  $D_{пр}^2=0,39$ . Угол первичного пережима равен в среднем— $274^\circ$ ; число септ, приходящихся на один оборот в среднем — 15,5.

С р а в н е н и я. От *Cadoceras* Fischer, 1881, отличается небольшими размерами раковины, уплощенными оборотами, мелким пупком и присутствием ребер на жилой камере.

От *Longaeviceras* Buckman, 1918, отличается закругленной брюшной стороной, уплощенными боками и присутствием ребер на жилой камере раковины.

В и д о в о й с о с т а в. *P. mundum* (Sas.), *P. boreale* Buck., *P. schmidti* (Pomp.), *P. nanseni* (Pomp.), *P. petelini* (Pomp.), *P. grevingki* (Pomp.), *P. cuneatum* (Sas.), *P. novosemelicum* (Bodil.), *P. crassicoctatum* (Iml.), *P. chinithense* Iml., *P. suraense* (Sas.), *P. cotostoma* (Pomp.), *P. insolitum* Mel.

И з м е н ч и в о с т ь. Признаки внутреннего строения раковины кадоцератин характеризуются довольно узкой индивидуальной морфологической изменчивостью. Исключение составляет ллина фиксатора, где  $v < 15\%$  (табл. 20).

Таблица 20

$D_{пр}^1$	$D_{пр}^2$	$\frac{D_{пр}^1}{D_{пр}^2}$	$\zeta_1$	$\zeta_2$	$\frac{\zeta_1}{\zeta_2}$	Дам	$D_1$	$D_2$	$D_3$	$D_4$	Ф	<
4,66	2,31	3,89	4,08	7,71	6,91	2,17	4,43	4,05	4,82	4,05	29,99	1,99

О б щ и е з а м е ч а н и я. Род *Pseudocadoceras* был установлен Бакменом в 1918 году. В свой новый род он включил многие формы, описанные Помпецким (J. Rompeskj, 1900), из Аляски как *Cadoceras*.

Н. Т. Сазонов (1957) из келловой с. Елатьма (Рязанская область) описал еще *P. mundum* и *P. cuneatum*. В этот же род С. В. Меледина (1973) совершенно справедливо включает еще *Novocadoceras suraense* Sazonov, gen. et sp. n. А. Н. Иванов (1960) описал *Pseudocadoceras orbigny* Maire из келловой с. Елатьма. Однако необходимо отметить, что это название является сборным и ныне не употребляется.

Н. Т. Сазонов (1965) и С. В. Меледина (1973) установили, что изображенные Ивановым (1960) формы под названием *P. d'orbigny* (Maire) являются разными видами. Так, например, табл. 1, фиг. 1—2 является *P. boreale* Buck.; фиг. 3 — *P. mundum* (Sas.); фиг. 4—5—*P. novosemelicum* (Bodil.). А. Н. Иванов (1960) считает *Pseudocadoceras* неотенической формой *Cadoceras*, т. е. в развитии псевдокадоцерасов выпадает предкадоцерасовая и кадоцерасовая стадии. Однако, как справедливо указывает Меледина (1973), среди псевдокадоцерасов существуют и более крупные формы, достигающие 50—65 мм; при таком диаметре кадоцерасы уже вступают в предкадоцерасовую стадию и приближаются по внешнему виду к настоящим кадоцерасам. В то же время крупные псевдокадоцерасы отличаются от них, как по форме раковины, так и по другим признакам.

По мнению Мелединой вызывает сомнение вывод Иванова о том, что крупные и вздутые *Cadoceras tschefkini* и неотенические *Pseudocadoceras* могут быть рассмотрены как случай проявления полового диморфизма.

Нет сомнения, что между псевдокадоцерас и кадоцерас существует филогенетическая связь. Об этом свидетельствует общий ход развития в онтогенезе скульптуры и лопастной линии. Но, какова эта связь, установить пока трудно.

**Географическое распространение.** Северная и Восточная Европа, Северная Сибирь, Земля Франца-Иосифа, Аляска, Канада, Северный Кавказ.

**Геологический возраст.** Ранний-средний келловей.

#### Род *Cadoceras* Fischer, 1881

*Cadoceras*: Fischer, 1881, стр. 394; Никитин, 1884, стр. 67; 1885, стр. 116; Nikitin, 1885, стр. 51; Douvillé, 1912, стр. 14; Соколов, 1912, стр. 17, частично; Бускман, 1918, стр. XV; Иловыйский и Флоренксий, 1941, стр. 169; Сазонов, 1957, стр. 100 (частично); Камышева-Елпатьевская и др., 1959; стр. 134; Бодылевский, 1960, стр. 62 (частично), Меледина, 1977, стр. 49.

*Paracadoceras*: Crickmay, 1930, стр. 56.

**Тип рода.** *Ammonites sublaevis* Sowerby, 1814, стр. 117, табл. 54, келловей Англии.

**Диагноз.** Раковины от вздутых до сильно вздутых с объемлющими оборотами. Пупок умеренно широкий, глубокий. Поперечное сечение изменяется с возрастом. На первых оборотах оно округлое, а затем принимает форму дуги. Скульптура состоит из многочисленных, довольно высоких дугообразно изогнутых ребер, которые в местах ветвления сильно приподняты и похожи на бугорки. На последнем обороте скульптура сглаживается. Брюшной край округленный и на нем ребра расположены равномерно. Жилая камера занимает 3/4 последнего оборота. В конце жилой камеры наблюдается направленный вперед перегиб. Формула лопастной линии  $(V_1 V_1) U U^1 U^2 U^3 (U^4_1 : U^4_1) U^3_1 II^1 D$ . Однако иногда  $U^3$  имеет пришов-

ное положение или же смещается на боковую сторону. Редко между  $U_1^4:U_1^4$  появляется лопасть  $U^5$ , которая, в свою очередь, симметрично делится на  $U_1^5:U_1^5$ . Протоконх в медиальном сечении имеет эллипсоидальную форму. Среднее значение  $D_{пр}^1 = 0,51$ , а  $D_{пр}^2 = 0,37$ . Угол первичного пережима равен в среднем —  $278,75^\circ$ . Число септ, приходящихся на один оборот, в среднем 16, 45.

Сравнения. От близкого рода *Pseudocadoceras* Buckman, 1918, отличается большими размерами раковины, толстыми оборотами, высокими пуковыми стенками и отсутствием ребер в конце жилой камеры.

Род *Cadoceras* Fischer, 1881. внешне очень похож на *Macrocephalites* Zittel, 1884, однако отличается от него более широким пупком, дугообразно изогнутыми ребрами, формой поперечного сечения, присутствием пережима в конце жилой камеры, а также ходом усложнения лопастной линии на конечных стадиях развития раковины.

Подродовой состав. *Cadoceras* s. str., Fischer, 1881; *Paracadoceras* Crick., 1930; *Stenocadoceras* Imlay, 1953; *Catacadoceras* Bodil., 1960; *Rondiceras* Troiz., 1955; *Bryocadoceras* Mel., 1977; *Streptocadoceras* Mel., 1977; *Oligocadoceras* Mel., 1977.

Общие замечания. Многие виды, относящиеся ныне к роду *Cadoceras*, раньше причислялись к роду *Stephanoceras* Waagen. В 1878 году С. Н. Никитин (1878) отнес их к роду *Amaltheus* Montf.

Фишер (R. Fischer, 1881) установил род *Cadoceras* для форм, близких к *Nautilus modiolare* Luid. Однако Л. Спэт (L. Spath, 1932) предложил в качестве типового вида форму, изображенную Соверби (J. Sowerby, 1814, табл. 54)—*Ammonites sublaevis*. С. Н. Никитин (1884) дал исчерпывающее описание данного рода и поэтому многие исследователи (R. Douvillé 1912, Иловайский и Флоренский, 1941 и др.) считали его автором рода *Cadoceras*. С. Н. Никитин (1884) все известные виды данного рода разделил на две группы: 1) *C. elatmae* Nik. *C. modiolare* d'Orb., *C. sublaeve* Sow., *C. suraense* Nik.; 2) *C. tschefkini* d'Orb., *C. schumarowi* Nik., *C. milashevichi* Nik., *C. stenolobus* Keys., *C. partruum* Eichw., *C. galdripum* d'Orb.

По-видимому, такое подразделение видов было вызвано геохронологическими соображениями.

Помпецки (J. Pompeckj, 1900), изучая молодые обороты раковины кадоцерас, также разделил их на две группы: 1) *C. sublaeve* Sow., *C. tschefkini* d'Orb. — характеризуется узким пупком на ранних стадиях развития, высоким сечением оборотов и серповидными тонкими ребрами; 2) *C. modiolare* d'Orb., *C. elatmae* Nik. — характеризуется толстыми оборотами, более широким пупком и грубыми серповидно изогнутыми ребрами.

Роман (F. Roman, 1938) также разделяет этот род на две группы: 1) формы с бугорками (*C. elatmae* Nik. и др.) и 2) формы без бугорков (*C. tschefkini* d'Orb., *C. sublaeve* d'Orb. и др.).

Имлей (R. Imlay, 1953), изучая представителей рода кадоцерас, раз-

делил их на 7 групп. Для одной группы использовано подродовое название *Paracadoceras* Crickmay. Другой группе с очень узким сечением дал название *Stenocadoceras* Iml., n. subg., а остальные группы отнес к подроду *Cadoceras* s. str., Fisch.

Е. А. Троицкая (1955) определила новый род *Rondiceras* (тип рода *C. milashevici* Nikitin, 1881, стр. 89, табл. III, фиг. 25) для форм с почти полностью объемлющими оборотами.

В. И. Бодылевский (1960) формы с острыми продольными бугорками выделил в новый подрод *Catacadoceras* (тип подрода *C. laptevi* Bodilevski, 1960, стр. 63, табл. I, фиг. 1).

Из келловей Кавказа в нашем распоряжении было небольшое количество особей этого рода. Однако, ознакомление с литературными источниками и изучение богатой коллекции кадоцерасов из Русской платформы и Новой Земли привело нас к выводу о целесообразности сохранения подродовых категорий, установленных Имлеем, Крикмеем и Бодылевским. *Rondiceras* Troiz. также должен быть использован как название подрода.

Географическое распространение. Англия, Франция, Германия, Швейцария, Аляска, Канада, Гренландия, Русская платформа, Урал, Северная Сибирь, Грузия, Северный Кавказ.

Геологический возраст. Ранний келловей.

#### Подрод *Cadoceras* s. str., Fischer, 1881

Тип подрода. *Ammonites sublaevis* Sowerby (1814, стр. 117, табл. 54), келловей Англии.

Диагноз. Раковины со вздутыми и умеренно объемлющими оборотами. Пупок от умеренно узкого до широкого, глубокий, ступенчатый с высокими стенками. Сечение оборотов низкое, поперечно-овальное. Ребра на внутренних оборотах тонкие, на наружных становятся широкими и наклонены к устьевому краю. Последний оборот обычно гладкий. Иногда сохраняются короткие и высокие внутренние ребра, которые похожи на бугорки. Брюшная сторона округленная. Лопастная линия имеет характерный для всего рода вид.

Сравнения. От *Catacadoceras* Bodil., 1960, отличается более округленной брюшной стороной и более низкими бугорками на последнем обороте раковины.

От *Rondiceras* Troiz., 1955, отличается округленной брюшной стороной и особенностями скульптуры.

Видовой состав. *C. (C.) durum* Buck., *C. (C.) toryle* Buck., *C. (C.) elatmae* (Nik.), *C. (C.) sublaeve* (Sow.) *C. (C.) modiolare* (d'Orb.), *C. (C.) bathomphalum* Iml., *C. (C.) surense* (Nik.), *C. (C.) lenaense* M. I., *C. (C.) sasonovi* Sakh., *C. (C.) tscherekense* Sakh., *C. (C.) tschegemicum* Lom., *C. (C.) nodosum* Sakh., *C. (C.) frearsi* (d'Orb.).

Географическое распространение. Англия, Франция, Гренландия, Аляска, Канада, Северная Сибирь, Кавказ.

Геологический возраст. Ранний келловей, редко низы среднего келловоя.

### Род *Quenstedtoceras* Hyatt. 1877

*Quenstedioceras*: Hyatt, 1877, стр. 91; Никитин, 1884, стр. 58 (частично).

*Quenstedtoceras*: Hyatt (in Zittel), 1900, стр. 580 (частично); Buckman, 1918, стр. XI; Makowski, 1952, стр. 28 (частично); Arkell, 1957, стр. 304; Makowski, 1962, стр. 34, 73 (частично), Меледина, 1977, стр. 151.

*Quenstedticeras*: Douvillé, 1912, стр. 23 (частично); Иловайский и Флоренский, 1941, стр. 1975 (частично); Камышева-Елпатьевская и др., 1959, стр. 149 (частично); Аманниязов, 1962а, стр. 34 (частично).

*Bourkelamberticeras*: Buckman, 1920, стр. 17; 1957, стр. 304;

*Lamberticeras*: Buckman, 1920, стр. 20.

Тип рода. *Ammonites Leachi* Sowerby, 1819, стр. 73, табл. 242, фиг. 4; верхний келловей Англии.

Д и а г н о з. Раковины уплощенные и средней толщины, со слабо объемлющими оборотами. Поперечное сечение от стреловидного до овального. Пупок плоский, умеренно широкий. Ребра хорошо выражены и серповидно изогнуты. На брюшной стороне образуют перегиб. Брюшная сторона килеватая. Жилая камера занимает 2/3, 3/4 последнего оборота. Формула конечной лопастной линии:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3_1\dot{U}^4U^3_1II^1D$ .

С р а в н е н и я. От близкого рода *Cardioceras* Neum., Uhlig, 1892, отличается отсутствием резко выраженной килеватой брюшной стороной, относительно узким пупком и более густой скульптурой.

От *Longaeviceras* Buckman, 1918 отличается более тонкой и густой скульптурой.

В и д о в о й с о с т а в. *Q. lamberti* (Sow.), *Q. praelamberti* Douv., *Q. flexicostatum* (Phill.), *Q. brasili* Douv., *Q. intermissum* Buck., *Q. henrici* Douv., *Q. leachi* (Sow.), *Q. irinae* Sas., *Q. principale* Sas., *Q. compressum* Sas., *Q. involutum* Troiz., *Q. sinzowi* Maire, *Q. pseudolamberti* Maire, *Q. primigenium* Par. et Bonar., *Q. involutum* Troiz., *Q. balkaricum* Khim., *Q. antiquum* Maire, *Q. ancestrale* Maire.

З а м е ч а н и я. Род *Quenstedtoceras* был установлен Хайеттом (А. Hyatt, 1877), однако этот автор не дал ни описания этого рода, ни названия типового вида. На странице 391 данной работы дается лишь упоминание о новом роде «*Quenstedioceras Leachii*».

В 1884 году С. Н. Никитин дает уже детальную характеристику рода, а в работе 1886 года он уже указал на ошибку Хайэтта и неправильное правописание рода исправил на *Quenstedticeras*. В 1900 году Хайэтт (А. Hyatt, 1900) отметил, что в работе 1877 года прокралась типографическая ошибка и что правильно писать *Quenstedtoceras*.

После установления рода *Quenstedtoceras* многие исследователи виды,

принадлежащие к данному роду, прослужали включать в род *Amaltheus*, а затем в род *Cardioceras*.

Д. Н. Соколов (1912), изучая внутренние обороты кадоцерас и квенштедоцерас, пришел к выводу, что все виды, принадлежащие роду квенштедоцерас, надо включить в род кадоцерас ввиду того, что в онтогенетическом развитии квенштедоцерас и кадоцерас нет никаких отличий.

В своей известной работе об Йоркширских аммонитах Бакмен подразделяет квенштедоцерасов на множество новых родов. Аркелл (W. Arkell, 1939) все роды Бакмена перевел в категорию подродов, дополнительно выделив еще подрод *Quenstedtoceras s. str.*

В «Treatise» (W. Arkell, 1957) классификация квенштедоцерасов выглядит следующим образом: род *Quenstedtoceras* Hyatt (= *Vertumnicegas*), подроды *Lamberticeras* Buckman (= *Bourkelamberticeras* Buck.), *Prorsiceras* Buck., *Eboraciceras* Buck., *Pavloviceras* (= *Eichwaldiceras*).

Н. Т. Сазонов (1957) и К. Аманниязов (1962a) считают, что роды и подроды, установленные Бакменом и принятые впоследствии Аркеллом, вносят лишь путаницу в правильное понимание объема данного рода. В большинстве случаев якобы роды, выделенные Бакменом, включают в себя по одному-два вида и не имеют принципиального различия с типичным видом рода.

Мы не можем присоединиться к мнению Аманниязова (1962a), который в составе рода *Quenstedtoceras* выделяет два подрода *Quenstedtoceras s. str.* (= *Vertumnicegas*=*Lamberticeras*=*Bourkelamberticeras*=*Prorsiceras*) и *Pavloviceras* (= *Eboraciceras*=*Sutherlandiceras*=*Weissermeliceras*=*Hortonicegas*=*Goliathiceras*). Во-первых, род *Pavloviceras* Buck. по своей морфологии стоит ближе к представителям подсемейства *Cardioceratinae* нежели к *Quenstedtoceras* Hyatt; во-вторых, роды Бакмена *Sutherlandiceras* и *Weissermeliceras* по всей вероятности, являются синонимами рода *Eboraciceras* Buck., хотя Аркелл (W. Arkell, 1957) этот таксон включает в синонимику рода *Quenstedtoceras*. Род *Prorsiceras* Buck. включенный Аманниязовым в синонимику *Quenstedtoceras s. str.*, Hyatt, по всей вероятности, является самостоятельным родом, так как по своей морфологии сильно отличается от него.

Почти все исследователи (за исключением Д. Н. Соколова, 1912 и J. Reeside, 1919) включают данный род в состав семейства *Cardioceratinae*.

В результате изучения онтогенеза лопастной линии, формы раковины и скульптуры видов рода *Quenstedtoceras* Hyatt мы пришли к выводу, что правильнее включать этот род в состав подсемейства *Cadoceratinae*.

Представители данного рода начали существование в среднем келловее. Однако А. В. Парышев (1968) приводит данные о нахождении нового вида *Quenstedtoceras tsythovitchae* в нижнекелловейских отложениях Каневских дислокаций и на этом основании сдвигает время появления этого рода к раннему келловее. Приведенные в его работе изображения заставили нас усомниться в правильности определения образцов. При непосредственном

осмотре оригиналов мы убедились, что описанные Парышевым формы являются не квенштедтоцерасами, а типичными представителями рода *Pseudocadoceras*, которые наиболее богато встречаются именно в раннем келловее.

**Географическое распространение.** Англия, Франция, Польша, Германия, Швеция, Северная Америка, Русская платформа, Украина, Северный Кавказ, Грузия, Северная Сибирь, Туркмения.

**Геологический возраст.** Средний келловей-ранний оксфорд.

#### Род *Eborasiceras* Buckman, 1918

*Eborasiceras*: Buckman 1918, стр. XIV, Arkell, 1957, стр. 304 Меледина, 1977, стр. 105.

*Weissermeliceras*: Buckman, 1920, стр. 20.

*Sutherlandiceras*: Buckman, 1922, табл. CCCXX.

**Тип рода.** *Ammonites dissimile* Brown (S. Buckman, 1918, табл. CXVIII); верхний келловей Англии.

**Диагноз.** Раковины со вздутыми оборотами. Сечение оборотов меняется от кругленного до формы овала, вытянутого в высоту. Пупок от узкого до средней ширины, глубокий, ступенчатый. Скульптура состоит из внутренних и наружных ребер, сильно изогнутых к устьевому краю. На округленном брюшном крае ребра образуют изгиб, направленный вперед. На последнем обороте скульптура полностью или же в области нижней трети боковой высоты сглаживается. Формула последней лопастной линии имеет вид:  $(V_1V_1) UU^1U^2U^3_1\dot{U}^4U^3_1II^1D$ .

**Сравнения:** От рода *Quenstedticeras* Hyatt, 1877, отличается сильно вздутой формой раковины и относительно грубой скульптурой.

От рода *Pseudocadoceras* Buckman, 1918, отличается большими размерами, более вздутыми оборотами, формой поперечного сечения и скульптурой.

**Видовой состав.** *E. dissimile* (Brown), *E. rybinskianum* (Nik.), *E. sutherlandiae* (Murch.), *E. mologae* (Nik.), *E. albisaxum* (Buck.), *E. stenolobum* (Keys.), *E. carinatum* (Eichw.) *E. ordinarium* (Lack.), *E. subordinarium* Buck., *E. longilobatum* (Buck.), *E. innocentii* (Bodyl.), *E. begitschevi* (Bodyl.), *E. grande* Ark., *E. romyrgence* (Iml.), *E. taimyrgense* Mel.

**Географическое распространение.** Англия, Франция, Польша, Русская платформа, Северная Сибирь и Северный Кавказ.

**Геологический возраст.** Поздний келловей.

#### Род *Vertumniceras* Buckman, 1918

*Vertumniceras*: Buckman, 1918, стр. XIV; Spath, 1932, стр. 85; Arkell, 1939, стр. 168, 1957, стр. 304; Меледина, 1977, стр. 167.

*Quenstedticeras*: Камышева-Елпатьевская и др., 1959, стр. 149; Аманниязов, 1962а, стр. 32 (частично); Makowski, 1962, 73. (pars).

Тип рода. *Ammonites vertumnus* Leckenby (S. Buckman, 1918, табл. СХVIA). Нижний оксфорд Англии.

Д и а г н о з: Раковины с уплощенными и умеренно вздутыми оборотами, сечение которых от треугольного до формы поперечного овала. Пулок от среднего до умеренно широкого. Скульптура состоит из неразветвленных и двураздельных ребер, которые всегда отчетливые. Внешняя сторона раковины заостренная с невысоким килем. Лопастная линия развивается по плану, характерному всему подсемейству *Cadoceratinae*.

С р а в н е н и я. От рода *Quenstedtoceras* Hyatt, 1877, отличается более резко выраженными, малочисленными ребрами и относительно широким пулком.

В и д о в о й с с т а в. *V. vertumnus* (Leck.), *V. luppovi* (Amann.), *V. damoni* (Nik.), *V. spatiatum* (Buck.), *V. mariae* (d'Orb.), *V. nikitinianum* (Lah.), *V. angulatum* (Troiz.), *V. schumarowi* (Nik.), *V. caucasicum* Lom., *V. gunibicum* Lom., *V. omphaloides* (Sow.), *V. woodhamense* (Ark.).

Географическое распространение. Англия, Франция, Польша, Русская платформа, Северная Сибирь и Северный Кавказ.

Геологический возраст. Поздний келловей — ранний оксфорд.

#### Филогенетические связи

Вопрос о происхождении подсемейства кадоцератин остается неясным.

С. Н. Никитин (1884, стр. 17) считал, что лопастная линия рода *Cadoceras* Fisch., неотличима от таковой родов *Stephanoceras* Waag., *Cardioceras* Neum., *Quenstedtoceras* Hyatt. Таким образом, он указывал, хотя и косвенно, на возможный путь происхождения кадоцератин от рода *Stephanoceras*.

Вейссермель (W. Weissermel, 1895) также считал возможным происхождение *Cadoceras* Fisch. от *Stephanoceras* Waag.

Дувийе (R. Douvillé, 1912, стр. 18) предполагал, что группа форм *Ammonites ishmae* является прямым и невидоизменным потомком общего батского предка, как *Macrocephalites* Zitt., так и *Cadoceras* Fisch.

В. И. Бодылевский (1926), изучая онтогенез вида *Cadoceras elatmae* (Nik.), пришел к выводу, что предком рода является род *Stephanoceras*. Этот автор предложил филогенетический ряд: *Stephanoceras* — *Cadoceras* (группа *C. elatmae*) — *Cadoceras* (группа *C. tschefkini*) — *Quenstedtoceras*.

Шиндевольф (O. Schindewolf, 1936, стр. 29—31) придерживается иного мнения. Он считает, что предком кадоцерасов является род *Macrocephalites* и развитие идет по пути *Macrocephalites* — *Cadoceras* — *Quenstedtoceras*, т. е. сводится к уплощению оборотов.

Н. Смородина (1926) не соглашается с этим и считает, что среди *Macrocephalites* Zittel нет предков *Cadoceras* Fisch.

Происхождение этого рода по Спэту (L. Spath, 1932) схематически мож-

но выразить так: Cranoccephalites — Arctoccephalites — Arcticoceras — Cadoceras.

С этим в основном соглашаются Вестерман (G. Westermann, 1956) и Шиндевольф (O. Schindewolf, 1965). По мнению этих исследователей подсемейство Macrocephalitinae (включая роды Arctoccephalites и Cranoccephalites) происходит от Sphaeroceratinae, возможно от рода Sphaeroceras.

Иного мнения придерживается Калломон (J. Callomon, 1959). Этот исследователь считает, что предками Cadoceratinae (включая роды Arctoccephalites и Cranoccephalites) являются роды Cadomites и Poliplectites.

Н. Т. Сазонов (1957), разбирая вопрос о происхождении Cadoceras приходит к такому же выводу, что и Спэт.

Аркелл (1961) уже совершенно определенно указывает, что рога Arctoccephalites и Cranoccephalites показывают признаки, родственные представителям семейства Cardioceratidae и возникли раздельно от Macrocephalitidae.

С. В. Меледина (1973) на основании изучения онтогенеза лопастной линии, формы раковины и скульптуры Arctoccephalites, Cranoccephalites и Arcticoceras пришла к выводу о целесообразности выделения их в самостоятельное подсемейство Arctoccephalitinae.

Кроме этих родов, в новое подсемейство включены еще роды: Megaspheeroceras ImI., Eocephalites ImI., Boreiocephalites Meled., Warrenoceras ImI., Paracephalites Buck.

Сравнение онтогенеза скульптуры раковины, лопастной линии и формы поперечного сечения представителей подсемейств Sphaeroceratinae, Arctoccephalitinae и Cadoceratinae, филогенетически связанных и сменяющих друг друга во времени дало основание Мелединой сделать следующий вывод: единому плану развития лопастной линии в семействах Otoitidae (подсемейство Sphaeroceratinae) и Cardioceratidae (подсемейства Arctoccephalitinae и Cadoceratinae) соответствует и единый план развития их скульптуры. По Мелединой филогенетический ряд имеет следующий вид: Sphaeroceratinae — Arctoccephalitinae — Cadoceratinae.

Сопоставление плана развития лопастной линии у родов Cranoccephalites, Arctoccephalites, Arcticoceras и представителей подсемейства Cadoceratinae (роды Cadoceras, Pseudocadoceras, Longaeviceras, Querstedtoceras, Eboraciceras, Vertumniceras), говорит о полной их аналогии.

Так, например, у Cadoceras, как и у Arctoccephalites, уже при толщине оборота 0,7 мм — 1,00 мм закладывается лопасть  $U^1$ , затем на внешней стороне раковины в вершине седла  $U^1/I$  образуется лопасть  $U^2$ ; в вершине седла  $U^2/I$  образуется лопасть  $U^3$ , которая делится на две симметричные лопасти  $U^3_1 U^3_1$ . Затем в вершине седла  $U^3_1/U^3_1$  на умбиликальном шве образуется лопасть  $U^4$ , которая в свою очередь разделена на две симметричные лопасти  $U^4_1 U^4_1$ .

Конечная формула лопастной линии рода Arctoccephalites имеет вид:  $(V_1 V_1) U U^1 U^2 U^3_1 U^4_1 : U^4_1 U^3_1 U^3_1 U^1 D$ .

По нашим наблюдениям большинство представителей рода Cadoceras

имеют такую же формулу лопастной линии, однако у некоторых видов является еще лопасть  $U^5$ , которая также как и  $U^4$  разделена на две симметричные лопасти  $U^5_1:U^5_1$ .

Кроме того, что развитие лопастной линии у обоих родов идет по одинаковому пути, необходимо отметить, что и очертания отдельных ее элементов у этих родов совпадают.

Изучение онтогенеза поперечного сечения раковины представителей арктоцефалитин (С. В. Меледина, 1973) выявило следующие закономерности по мере роста раковины у большинства арктоцефалитин толщина оборота уменьшается до момента выравнивания с высотой. В дальнейшем у различных представителей этого подсемейства соотношение Т/В изменяется по-разному. У одних форм оно уменьшается, у других увеличивается.

Такая же картина наблюдается у кадоцерасов. Т/В у них уменьшается до выравнивания  $T=V$ . В дальнейшем изменение этого соотношения происходит по-разному.

В развитии скульптуры арктоцефалитины проходят те же стадии, что и кадоцератины.

Таким образом, нет сомнения, что кадоцератины произошли от арктоцефалитин.

Интерес вызывает вопрос и о филогенетических взаимоотношениях внутри подсемейства кадоцератин.

Изучение развития лопастной линии родов *Longaeviceras*, *Cadoceras*, *Pseudocadoceras*, *Vertumniceras* и *Quenstedtoceras* показало почти полное их тождество до достижения формулы  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3_1U^4U^5_1U^6D$ .

Конечную формулу такого же вида имеют роды *Pseudocadoceras* и *Quenstedtoceras*. Сопоставляя онтогенез скульптуры и поперечного сечения раковины этих родов, а также принимая во внимание их стратиграфическую преемственность, мы пришли к выводу, что предком квенштедтоцерасов является род псевдокадоцерас.

От этого же рода в раннем келловее возник, по-видимому, и кадоцерас. На это указывает полное тождество в развитии лопастной линии и скульптуры до наступления конечных стадий. План онтогенетического развития лопастной линии рода *Longaeviceras* полностью совпадает с таковым рода *Cadoceras*. Однако скульптура и форма раковины этого рода еще недостаточно изучены, поэтому трудно с уверенностью указать на прямых предков лонгавицерасов, однако мы считаем, что они произошли от среднекелловейских кадоцерасов.

У *Cardioceratinae*, в отличие от *Cadoceratinae* лопасть  $U^3$  не разделяется на две симметричные лопасти. Кардиоцератины характеризуются (В. Г. Князев, 1975) смещением лопасти  $U^3$  на внутреннюю стенку раковины (род *Cardioceras*) и на внешнюю (род *Amoeboceras*).

Принимая во внимание то обстоятельство, что лопасть  $U^4$  также, как и у представителей родов *Pseudocadoceras* и *Quenstedtoceras*, у *Cardioceratinae* не расчленяется на две симметричные лопасти, а также их стратигра-

фическую преемственность мы считаем, что данное подсемейство произошло от рода *Quenstedtoceras*.

Таким образом, на основании изучения скульптуры, лопастной линии, формы раковины, а также внутреннего строения фрагмокона и микроструктуры скелетных образований схема филогенетического развития изучаемого подсемейства представляется нам следующим образом: (см. рис. 49).

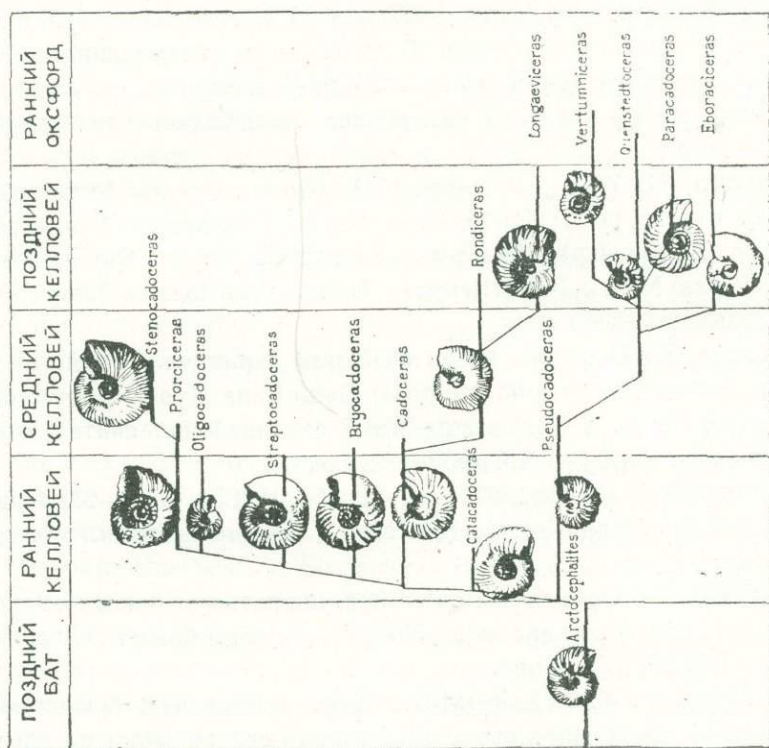


Рис. 49. Схема филогенетического развития подсемейства *Cadoceratinae*.

## б) Надсемейство **STEPHANOCERATOIDEA**

### Семейство **KOSMOCERATIDAE** Naug, 1887

**История изучения.** Другой крупной группой келловейских аммонитид Кавказа является *Kosmoceratidae*.

Первый представитель семейства космоцератид был описан Соверби (J. Sowerby, 1815, стр. 3, табл. 104, фиг. 1—3) под названием *Ammonites Calloviensis*.

До 1869 года представителей космоцератид описывали под разными родовыми названиями. Именно в этом отрезке времени появились описательные работы таких исследователей, как Соверби (J. Sowerby, 1812—1846), Рейнеке (D. Reineske, 1818), Шлотхейм (E. Schlotheim, 1813), Цитен (C.

Zieten, 1830—1832), Орбиньи (A. d'Orbigny, 1842—1849), Квенштедт (F. Quenstedt, 1849, 1858, 1886—1887).

В 1869 году Ваагеном (W. Waagen, 1869, стр. 248) был установлен род *Kosmoceras* на основании *Ammonites spinosum* Sowerby. В 1870 году он заменил начальную букву в названии рода на «С».

В 1892 году Неймайр (M. Neumayr, V. Uhlig, 1892, стр. 55) установил род *Kepplerites* (тип рода *Ammonites keppleri* Orpel), а также сделал попытку построения филогенетических связей нового рода.

В 1887 году Ор (E. Haug, 1887, стр. 157) установил семейство *Kosmoceratidae* без указания объема. В дальнейшем объем данного семейства разными исследователями толковался по-разному вплоть до того, что в его состав, кроме келловейских родов, включались как батские так и меловые роды.

Циттель (K. Zittel, 1903, стр. 111) понимал это семейство еще шире и включал в него роды: *Parkinsonia* Bayle, *Cosmoceras* Waagen, *Hoplites* Neumayr, *Aulacostephanus* Sutn., *Sonneratia* Bayle, *Stoliczkaia* Neum., *Placenticeras* Neck., *Douvilleiceras* Gross., *Acantoceras* Neum., *Crioceras* Lev., *Scaphites* Park.

Дувийе (R. Douvillé, 1915) несколько ограничил семейство космоцератид и включил в него четыре рода: *Garantiana* Hyatt, *Strenoceras* Hyatt, *Kepplerites* Neum. и *Kosmoceras* Waag. Он ошибочно считал, что все эти роды связаны между собой филогенетически.

Бакмен (S. Buckman, 1921, стр. 53—54; 1926, стр. 16—23) первым предложил надсемейство *Kosmocerataceae*, в которое включил 4 семейства с 22 родами:

1. Семейство *Gowericeratidae* имеет уплощенную брюшную сторону на внутренних оборотах раковины. У взрослых форм брюшная сторона округляется и не имеет бугорков.

2. Семейство *Gulielmiceratidae* имеет уплощенную брюшную сторону раковины на внутренних оборотах, которая сглаживается на внешних оборотах.

3. Семейство *Parapatoceratidae* включает эволютные формы из келловей. По Бакмену это семейство является абберантной ветвью космоцератид.

4. Семейство *Kosmoceratidae* включает роды с развитыми боковыми и наружными бугорками. Орнаментация сохраняется на жилой камере. Кроме того, в процессе эволюции наружные ребра пучкообразно разветвляются.

Все эти семейства и роды выделены Бакменом искусственно, к тому же диагнозы многих родов вообще не даны, а те диагнозы, которые приводятся данным автором, настолько короткие и неясные, что не дают возможности исследователю в полной мере судить о них. Что же касается семейства *Parapatoceratidae*, то оно ничего общего не имеет с космоцератидами и, по мнению В. П. Николаевой (1966), должно быть отнесено к *Parkinsoniidae*.

Из всего количества семейств и родов, выделенных Бакменом, многие надо объединить или вообще отказаться от них; заслугой этого исследователя является то, что он сократил объем космоцератид и сохранил его как естественную группу форм келловейского возраста, тесно связанных между собой.

Наиболее обширная и интересная монография об Йоркширских космоцерасах была опубликована Бринкманном (R. Brinkmann, 1929, a, b). В этой работе автором всесторонне статистическим методом изучены представители данного семейства и дана полная морфологическая характеристика каждого описанного вида.

Однако несмотря на огромную работу, сделанную Бринкманном, некоторые его выводы кажутся нам необоснованными и странными. Так, например, с одной стороны он принимает семейство *Kosmoceratidae*, а с другой — ограничивает его одним родом — родом *Kosmoceras* и даже *Kepplerites* считает его подродом.

В 1932 году Спэт (L. Spath, 1932) в семейство *Kosmoceratidae* объединяет роды *Kepplerites*, *Sigaloceras*, *Gowericeras*, *Seymourites*, *Kosmoceras* (с под родами *Spinikosmoceras*, *Zugokosmoceras*, *Gullielmites*, *Gullielmiceras*). Предками космоцерасов этот автор считает представителей семейства макроцефалитид.

Несмотря на вполне справедливые попытки ограничить семейство *Kosmoceratidae* келловейскими формами, Роман (F. Roman, 1938, стр. 245) включает в это семейство роды, филогенетически ничего общего не имеющие с космоцератидами: *Garantia* Hyatt, *Spiroceras* Quenst, *Asporoceras* Hyatt., *Parapatoceras* Spath, *Strenoceras* Hyatt, *Oraniceras* Flamand, *Berbericeras* Roman, *Ermoceras* H. Douv.

Наиболее полную и детально разработанную классификацию космоцератид, основанную на статистических расчетах, предлагает Тентан (H. Tintant, 1963) в своей фундаментальной монографии. Этот исследователь в семейство *Kosmoceratidae* выделяет два подсемейства *Keppleritinae* и *Kosmoceratinae*. Эти два подсемейства состоят из двух рядов форм, которые непосредственно следуют друг за другом во времени, но в то же время отличаются рядом морфологических признаков.

Подсемейство *Keppleritinae* Тентан соответствует семейству *Gowericeratidae* Вискман и включает в себя формы, главным образом, из нижнего келловоя с широким поперечным сечением оборотов. Уплощенная брюшная сторона раковины у ранних форм имеется только на внутренних оборотах, однако у некоторых поздних форм сохраняется и до устья. Внутренние бугорки отсутствуют, а наружные наблюдаются очень редко. Лишь боковые бугорки в более поздних формах достигают значительных размеров.

Подсемейство *Kosmoceratinae* Haug происходит от *Keppleritinae* Tintant в среднем келловее и распадается на параллельные линии. Данное подсемейство соответствует семействам *Gullielmiceratidae* и *Kosmoceratidae* (по Бакмену). Сечение оборотов у форм, входящих в подсемейство *Kos-*

mosceratinae Haug, сжатое, а уплощенность брюшной стороны раковины сохраняется до устья. Бугорки хорошо развиты.

В этой обширной монографии даны также интересные сведения о географическом и стратиграфическом распространении семейства, о явлениях гомеоморфии и филогенетических связях этих животных.

По мнению Тентана предками космоцератид являются представители семейства макроцефалитид.

Из дореволюционных русских исследователей надо упомянуть в первую очередь С. Н. Никитина (1881, 1885), который первым указал на возможность происхождения космоцерасов от кепплеритов.

Последующие исследователи космоцератид Д. И. Иловайский и К. П. Флоренский (1941), Е. И. Соколова (1950), К. Аманниязов (1962 а), Л. М. Ротките (1970) придерживаются одного мнения и семейство *Kosmosceratidae* подразделяют на два рода: *Kepplerites* (с под родами *Sigaloceras*, *Gowericeras*, *Kepplerites*) и *Kosmosceras* (без под родовых подразделений).

В. П. Николаева (1966), изучавшая данное семейство, уделяла большое внимание филогенетическим связям космоцератид, однако в вопросах таксономии придерживается почти того же мнения, что и вышеупомянутые исследователи. Род *Kepplerites* по мнению В. П. Николаевой подразделялся на под роды *Sigaloceras*, *Gowericeras* и *Seymourites*; род *Kosmosceras* на под роды не подразделялся. Третьим родом в данном семействе по В. П. Николаевой является род *Mojarowskia*, выделенный автором в 1956 году.

Приведенный краткий обзор литературы показывает что нет единого мнения об объеме семейства и родов данной группы животных. Недостаточно изучена филогения и экология космоцератид.

Наиболее приемлемой является, по нашему мнению, классификация предложенная Тентаном (Н. Tintan, 1963), так как она составлена с учетом всех морфологических признаков этих животных и проверена статистическим методом.

Принимая в основном эту классификацию, мы внесли в нее некоторые уточнения, которые отразились в диагнозах таксономических единиц, описанных в данной работе.

Мы считаем, что семейство *Kosmosceratidae* Haug по способу развития лопастной линии в онтогенезе должно быть включено в надсемейство *Strophosceratoidae*. Изучение внутреннего строения и онтогенеза лопастной линии представителей данного семейства подтверждает высказанное Тентаном (Н. Tintan, 1963) мнение о подразделении *Kosmosceratidae* на два подсемейства: *Keppleritinae* и *Kosmosceratinae*. У *Keppleritinae* конечная лопастная линия имеет вид  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I^2I^3:I_1I^1D$ , тогда как у *Kosmosceratinae* на внутренней стороне появляется еще одна лопасть  $I^4$ .

Результаты онтогенетического изучения скульптуры и других структур представителей подсемейств *Keppleritinae* и *Kosmosceratinae* с учетом данных других исследователей дало возможность подразделить это семейство на более дробные систематические единицы. Семейство *Kosmosceratidae* Haug: подсемейство *Keppleritinae*; роды: *Kepplerites* Neumaug (с под родами *Kepplerites* s. str., *Neum.*, *Gowericeras* Buckman,

Seymourites Kil. et Reboul), Sigaloceras Hyatt; подсемейство Kosmoceratinae, роды: Kosmoceras Waagen (с подродами Kosmoceras s. str., Waagen, Gulielmiceras Buckman), Mojarowskia Nikolaeva.

ОПИСАНИЕ И РЕВИЗИЯ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ  
ВСТРЕЧАЕМЫХ НА КАВКАЗЕ

Семейство **KOSMOCERATIDAE** Haug, 1887

**Д и а г н о з.** Общая форма раковины от уплощенной до вздутой. Пупок от довольно узкого до умеренно широкого. Поперечное сечение от округлого до округло-многоугольного. Максимальная толщина раковины находится в средней части боковых сторон. Скульптура сильноразвитая, состоит из ребер и бугорков. Более характерные формы имеют три ряда бугорков — внутренние, боковые и наружные. На жилой камере раковины бугорки не всегда сохраняются. Наружные ребра всегда многочисленнее внутренних. В более ранних формах ребра пучкообразно ветвящиеся. Брюшная сторона раковины от плоской до округленной. Усложнение лопастной линии происходит за счет внутренних боковых лопастей. До стадии  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1I^2I^3I_1I^4D$  все космоцератиды развиваются однотипно. Лопать  $U$  короче  $V$  и в ходе эволюционного развития удлинняется. Угол первичного пережима в среднем равен  $314,4^\circ$ . Число септ, приходящихся на один оборот, в среднем 10,3.

**С р а в н е н и я.** От семейства Macrocephalitidae Buckman, 1922, отличается формой раковины, часто с уплощенной брюшной стороной, наличием бугорков и способом усложнения лопастной линии в онтогенезе. У Macrocephalitidae усложнение лопастной линии происходит за счет умбиликальных лопастей, тогда как у Kosmoceratidae — за счет внутренних боковых.

**П о д с е м е й с т в е н н ы й с о с т а в.** Kepleritinae Tintant, 1963; Kosmoceratidae Haug, 1887.

**Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Представители семейства Kosmoceratidae Haug имеют очень широкое распространение и встречаются как в бореальной, так и тихоокеанской и средиземноморской областях.

**Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т.** Келловей.

Подсемейство **KEPPLERITINAE** Tintant, 1963

Gowericeratidae: Buckman, 1926, стр. 20;

Kepleritinae: Tintant, 1963, стр. 65.

**Д и а г н о з.** Раковины округлые, от сильно инволютных до эволютных. Поперечное сечение округлое или овальное. Уплющенность брюшной стороны наблюдается на внутренних оборотах, очень редко доходит до конца жилой камеры. Пупок от узкого до умеренно широкого. Орнаментация раковины состоит из коротких внутренних и многочисленных наружных

ребер. Внутренние бугорки отсутствуют. Наружные наблюдаются только у молодых форм. Боковые бугорки, которые отсутствуют у геологически старых форм, достигают значительных размеров у более поздних. Формула лопастной линии имеет вид:  $(V_1 V_1)(U_2 U_1 U_2)U^4 I^2 I^3: I_1 I^4 D$ .

**С р а в н е н и я.** От подсемейства *Kosmoceratinae* Haug, 1887 отличаются более широкими и округленными оборотами, отсутствием или слабым развитием бугорков, а также более зазубренными элементами лопастной линии и отсутствием лопасти  $I^4$  на внутренней стороне раковины.

От представителей семейства *Macrocephalitidae* Buckman, 1922, отличаются короткими внутренними и тонкими, многочисленными наружными ребрами, наличием слабых наружных бугорков и уплощенной брюшной стороны на внутренних оборотах раковины, а также планом развития лопастной линии в онтогенезе.

**Р о д о в о й с о с т а в.** *Keplerites* Neumayr, 1892; *Sigaloceras* Hyatt, 1900.

**Географическое распространение.** Представители данного подсемейства встречаются в бореальной, тихоокеанской и средиземноморской областях.

**Геологический возраст.** Ранний келловей, редко низы среднего келловея.

#### Род *Keplerites* Neumayr, 1892

*Keplerites*: Neumayr, 1892, стр. 53; Douvillé, 1912, стр. 28 (частично); Buckman, 1921, стр. 54; Brinkmann, 1929б, стр. 22; Соколова, 1950, стр. 109 (частично); Arkell, 1957, стр. 298; Основы палеонтологии, 1958, стр. 81; Камышева—Елпатьевская и др., 1959, стр. 61 (частично); Аманниязов 1962а, стр. 46 (частично); Tintant, 1963, стр. 65.

*Seymourites*: Kilian et Reboul, 1909 стр. 24;

*Gowericeras*: Buckman, 1921, стр. 54;

*Galilaeiceras*: Buckman, 1922, табл. CCXC;

*Galilaeites*: Buckman, 1922, табл. CCXIV;

*Galilaeanus*: Buckman, 1922, табл. CCXCIII;

*Cericeras*: Buckman, 1922, табл. CCLXXXVI;

*Toricellites*: Buckman, 1922, табл. CCCXXXVI;

*Toricelliceras*: Buckman, 1922, табл. CCXCII

**Тип рода.** *Ammonites Kepleri* Oppel, (1862, стр. 151), Германия, Вюртемберг; нижний келловей.

**Д и а г н о з.** Раковины средней толщины с сильно инволютными оборотами. Последний оборот несколько развернут. Поперечное сечение от округлого до высокоовального. Пупок от узкого до умеренно

широкого. Уплоченность брюшной стороны наблюдается на внутренних оборотах. Последний оборот округлен. У молодых форм скульптура состоит из коротких двуветвистых внутренних ребер. У взрослых форм ребра многоветвистые. Внутренние и боковые бугорки отсутствуют. Наружные бугорки иногда наблюдаются на внутренних оборотах, а на внешних или отсутствуют или же очень слабо развиты. Лопастная линия с зазубренными элементами. Лопасть U короче или одинаковой длины с лопастью V.

**С р а в н е н и я.** От близкого рода *Sigaloceras* Hyatt, 1900 отличается более грубыми внутренними и относительно малочисленными наружными ребрами. У описываемого рода скульптура на жилой камере сохраняется до устья, тогда как у *Sigaloceras* последний оборот становится гладким.

**П о д р о д о в о й с о с т а в.** *Kepplerites* s. str., Neumayr, 1892; *Gowericeras* Buckman, 1921, *Seymourites* Kilian et Reboul, 1909.

**О б щ и е з а м е ч а н и я.** Из рода *Kosmoceras* Неймайр (M. Neumayr, V. Uhlig, 1892, стр. 53, 55) выделил своеобразную группу форм (род *Kepplerites*) нижнего келловоя. Для этой группы еще Зеебах (K. Seebach, 1863) предложил семейство *Runcinati*, которое характеризовалось плоской брюшной стороной раковины, через которую ребра переходят не прерываясь.

Последующие исследователи по-разному понимали объем рода *Kepplerites*. Так, например, Дувийе (R. Douvillé, 1915) понимал его в более широком смысле, чем Неймайр.

Бакмен (S. Buckman, 1921, 1926) разделил кепплеритов на многочисленные новые роды, а в 1926 году создал семейство *Gowericeratidae*, в котором выделил десять родов (*Catasigaloceras*, *Sigaloceras*, *Galilaeites*, *Galilaeanus*, *Galilaeiceras*, *Gowericeras*, *Toricellites*, *Toricelliceras*, *Kepplerites*, *Cerericeras*).

В другую крайность впал Бринкманн (P. Brinkmann, 1929б), который понимал *Kepplerites* очень узко, считая его подродом *Kosmoceras*.

Последующие исследователи принимали *Kepplerites* как самостоятельный род, однако объем его расценивали по-разному: Спэт (L. Spath, 1932) — род *Kepplerites* (с подродом *Seymourites*), Е. И. Соколова (1950) — род *Kepplerites* (с подродами *Kepplerites* s. str., *Gowericeras*, *Sigaloceras*), Вестерманн (G. Westermann, 1956) — род *Kepplerites* (с подродами *Seymourites*, *Sigaloceras*, *Gowericeras*), Аркелл (W. Arkell, 1957) — род *Kepplerites* (с подродами *Seymourites*, *Gulleimina*), Тентан (H. Tintant, 1963) — род *Kepplerites* (с подродами *Kepplerites* s. str., *Gowericeras*, *Toricellites*, *Seymourites*) и т. д.

Д. И. Иловайский и К. П. Флоренский (1941) не делят *Kepplerites* на подроды.

Таким образом, и по сей день нет единого мнения об объеме рода *Kepplerites*.

Тип данного рода *Ammonites Keppleri* был впервые описан Оппелем (A. Orpel, 1862, стр. 151) из келловейских отложений Германии (Вюртем-

берг). Несмотря на то, что описание было дано без изображения формы, диагноз был настолько точным, что этот вид почти невозможно спутать с другими. Оппел считал, что *Amm. Kerpleri* является промежуточной формой между *Amm. macrocephalus* Schloth. и *Amm. gowerianus* Sow.

В 1922 году Бакмен (S. Buckman, 1922, табл. CCLXXXIX A. B.), дает изображение этого вида из коллекции Оппеля (Палеонтологический музей Мюнхена). Этот экземпляр Бакмен предлагает как тип вида. По-видимому, изображенный на этой таблице экземпляр надо считать лектотипом, так как он полностью соответствует описанию Оппеля.

**Географическое распространение.** Представители рода *Kerplerites* встречаются в Гренландии, Аляске, Шпицбергене, Калифорнии, Японии, Англии, Франции, Германии, Португалии, Польше, Литве, на Русской платформе, Кавказе, Мангышлаке.

**Геологический возраст.** Ранний келловей.

Подрод *Kerplerites* s. str., Neumayr, 1892

*Kerplerites*: Neumayr, 1892, стр. 53 (частично); Tintant, 1963, стр. 71;

*Galilaeiceras*: Buckman, 1922, табл. CCXC;

*Galilaeites*: Buckman, 1922, табл. CCXCIV;

*Galilaeanus*: Buckman, 1922, табл. CCXCIII;

*Cerericeras*: Buckman, 1922, табл. CCLXXXVI.

Тип подрода: *Ammonites Kerpleri* Oppel (1862, стр. 151), Германия. Вюртемберг; нижний келловей.

**Диагноз.** Раковины от средних до очень крупных размеров с инволютными оборотами. Последний оборот несколько развернут. Пупок от узкого до умеренно широкого. На внутренних оборотах брюшная сторона уплощенная, а на последнем обороте округляется. Сечение оборотов от округлого до высокоовального. Внутренние ребра, короткие. На нижней трети высоты оборота, они разветвляются на многочисленные наружные ребра, которые без перерыва пересекают округлую брюшную сторону раковины. Бугорки очень слабо развиты. Лопастная линия слабо зазубрена. Лопасть V длиннее или равна U.

**Сравнения.** От близкого подрода *Gowericeras* Buckman, 1921 отличается более короткими внутренними и многочисленными длинными наружными ребрами. Кроме того, у *Kerplerites* s. str. пупок относительно уже.

**Видовой состав.** *K. (K.) kerpleri* (Opp.), *K. (K.) crucifer* (Buck.), *K. (K.) trichophorus* (Buck.), *K. (K.) cerealis* (Buck.), *K. (K.) curtilobus* (Buck.), *K. (K.) radiatus* Sakh., *K. (K.) khimschiaschvili* Sakh., *K. (K.) lorinolarki* Imlay, *K. (K.) stephanoides* Call.

**Общие замечания.** Кроме группы форм, собирающихся вокруг *Amm. Kerpleri*, в этом подроде, по мнению Тентана (H. Tintant, 1963, стр. 74) можно выделить и вторую группу (*K. cerealis* Buck. *K. curtilobus* Buck. и др.), которая по Бакмену относится к родам *Galilaeiceras*, *Gali-*

laeanus, Galilaeites, Sergericeras. Эта группа появляется вслед за первой и имеет относительно широкий пупок и более сильную орнаментацию. Формы второй группы, хотя и приближаются по скульптуре к Gowericeras, однако генетически, несомненно, больше связаны с Keplerites s. str. Многие исследователи включают их в синонимику Gowericeras.

Выделить вторую группу в самостоятельную таксономическую единицу не представляется возможным, так как она очень близко связана с первой переходными формами.

Географическое распространение. Представители данного подрода встречаются в Германии, Франции, Англии, на Кавказе.

Геологический возраст. Ранний келловей.

#### Подрод *Gowericeras* Buckman, 1921

*Gowericeras*: Buckman, 1921, стр. 54; Spath, 1932, стр. 79; Соколова, 1950, стр. 109; Arkell, 1957, стр. 283; Камышева-Елпатьевская и др., 1959, стр. 63; Tintant, 1963, стр. 105; Takahashi, 1969, стр. 63.

*Toricellites*: Buckman, 1922, табл. CCCXXXVI; Arkell, 1957, стр. 288; Tintant, 1963, стр. 168;

*Toricelliceras*: Buckman, 1922, табл. CCXCII;

*Keplerites*: Brinkmann, 1929 б, стр. 22 (частично).

Тип подрода. *Gowericeras metorchum* Buckman, 1921, табл. CCLIV, Чипенхам, Оксфордские глины, Англия; нижний келловей.

Диагноз. Раковины средней толщины. Сечение оборотов от субокругленного до шестиугольного. Пупок широкий. Уплощенность брюшной стороны раковины на маленьких экземплярах прослеживается до устья, а на крупных после  $D=40$  мм отсутствует и обороты становятся округленными. Орнаментация состоит из длинных внутренних и коротких радиальных наружных ребер. Боковые бугорки более или менее развиты. Редко наблюдаются и наружные бугорки. Лопастная линия простая. Седла широкие и не очень высокие.

Сравнения. Наиболее близким подродом является *Keplerites* s. str., Neumayr, 1892, однако широкий пупок; более редкие и длинные внутренние и короткие наружные ребра описываемого подрода отличают его от названного. Кроме того, у *Gowericeras* лопастная линия проще, чем у *Keplerites* s. str.

От *Seymourites* Killian et Reboul, 1909 отличается относительно узким пупком и слабо выраженными боковыми бугорками. У многих представителей сравниваемого подрода пупок составляет 50% диаметра раковины.

[Видовой состав. *K. (G.) gowerianus* (Scw.), *K. (G.) costidensum* (Iml.), *K. (G.) evolutum* Tint., *K. (G.) toricelli* (Opp.), *K. (G.) lindgreni* (Hyatt), *K. (G.) hildesheimensis* Tint., *K. (G.) lahuseni* (Par. et Bonar.), *K. (G.) aproximatus* (Buck.), *K. (G.) distans* (Tint.), *K. (G.) krimholzi* Lom.,

*K. (G.) gibbosum* Tint., *K. (G.) newcombi* (Whit.), *(K.(G.) hexagonus* Loeve, *K. (G.) torrensi* (McIern), *K. (G.) snugharborensis* Iml., *K. (G.) subsueatum* (Buck.) *K. (G.) oyamai* Takah., *K. (G.) mabutii* Takah. *K. (G.) spinosum* Freb., *K. (G.) zudakharicum* (Kas.), *K. (G.) daghestanicum* (Kas.).

Общие замечания. Объем *Gowericeras* Buckman, 1921 исследователями расценивался по-разному. Бакмен (S. Buckman, 1921) считает *Gowericeras* самостоятельным родом. Бринкманн (R. Brinkman, 1929б, стр. 22) и Аркелл (W. Arkell, 1957, стр. 283) включают его в синонимику *Kerplerites*. Спэт (L. Spath, 1932, стр. 91) считает его родом. Однако большинство исследователей, в том числе и мы, считаем *Gowericeras* Buck. подродом *Kerplerites* Neum. (Е. И. Соколова, 1950, стр. 109; R. Imlay, 1961, стр. 20; Н. Tintant, 1963, стр. 105; Н. Takahashi, 1969, стр. 63).

В синонимику подрода мы включаем *Toricellites* Buckman.

*Toricellites* и *Gowericeras* были выделены Бакменом как самостоятельные роды. Впоследствии многие исследователи включали *Toricellites* в синонимику *Gowericeras*, а *Gowericeras* считали подродом *Kerplerites* s. l. Однако Тентан (Н. Tintant, 1963), изучивший эти группы, счел нужным сохранить их как подроды *Kerplerites* s. l. Какие же различия между этим подродами? При отсутствии устья почти невозможно отличить молодые *Gowericeras* от *Toricellites*. Обе эти группы имеют общую орнаментацию, однако пупок у последнего несколько шире. Уплотенность брюшной стороны раковины у *Toricellites* выражена сильнее и достигает конца жилой камеры. Лопастная линия при одинаковых диаметрах одинаковая. Тентан в *Toricellites* включил микроконхические формы, кототые имеют апофизы, а *Gowericeras* — макроконхические формы без боковых ушек. Эти подроды встречаются всегда совместно.

Таким образом, на данном этапе изученности этих подродов почти невозможно отличить их друг от друга.

По нашему мнению, подрод *Gowericeras* надо понимать более широко, чем предполагает Тентан (Н. Tintant, 1963). Этот подрод объединяет формы как крупных, так и маленьких размеров с апофизами.

Географическое распространение. Подрод *Gowericeras* Buck. имеет более широкое распространение, чем *Kerplerites* s. str. Встречается в Англии, Франции, Германии, Японии, Аляске, Канаде, бассейнах рр. Урала и Илека, на Русской платформе, Кавказе, Мангышлаке.

Геологический возраст. Ранний келловей, редко низы среднего келловея.

#### Род *Sigaloceras* Hyatt, 1900

*Sigaloceras*: Hyatt, 1900; стр. 587; Buckman, 1921, стр. 54; Соколова, 1950, стр. 115; Камышева-Елпатьевская и др., 1959, стр. 65; Tintant, 1963, стр. 190.

*Gulielmina*: Buckman, 1921, стр. 54.

Тип рода. *Ammonites Calloviensis* Sowerby, 1815, стр. 3, табл. 104, Уилтшир, келловей Англии.

Д и а г н о з. Раковины от дискоидальных до вздутых. Последний оборот несколько развернут. Сечение оборотов от высокоокругленного до треугольного. Пупок узкий. У больших экземпляров устье простое, а у маленьких имеются короткие и широкие эпофизы. Скульптура раковины тонкая и густая. Внутренние ребра короткие. Наружные ребра тонкие и многочисленные. На внутренних оборотах наружные ребра прерываются у брюшного края, а на последнем обороте пересекают его. Внутренние бугорки отсутствуют. Боковые или отсутствуют или наблюдаются только на внутренних оборотах. Наружные бугорки очень слабо выражены. На последнем обороте скульптура начинает сглаживаться и жилая камера становится гладкой. Уплощенность брюшной стороны сохраняется конца жилой камеры. Лопастная линия с зазубренными элементами. Лопастии широкие, а седла в основании суживаются. Протоконх в медиальном сечении имеет округлую форму:  $D_{пр}^1 = 0,46$ , а  $D_{пр}^2 = 0,41$ . Угол первичного пережима равен —  $315^\circ$ .

С р а в н е н и я. От близкого рода *Keplerites Neumaug*, 1892, описываемый род отличается более инволютной раковиной с постоянно сохранявшейся уплощенностью брюшной стороны, формой сечения оборотов и отсутствием скульптуры на жилой камере. Кроме того, элементы лопастной линии более зазубренные по сравнению с *Keplerites Neumaug*.

В и д о в о й с о с т а в: *S. calloviense* (Sow.), *S. quinqueloplicatum* (Buck), *S. filocostatum* Sok., *S. mangischlakense* Sok., *S. tintani* Lom., *S. rionense* (Khim.), *S. enodatum* (Nik.).

Общие замечания. В синонимике данного рода нами не включен *Catasigaloceras Buckman*, 1925, так как представители этого рода имеют такие же признаки, как и подрод *Gulilemiceras* Buck. рода *Kosmoceras* Waag. Так, например, в конце жилой камеры брюшная сторона раковины сильно округлена, тогда как у *Sigaloceras Hyatt* она уплощенная. В тоже время лопастная линия сильно отличается от таковой *Sigaloceras Hyatt* и похожа на *Gulilemiceras* Buck. (= *Zugokosmoceras* Buck.). Тентан (Н. Tintant, 1963, стр. 191) совершенно справедливо критикует английских авторов (J. Callomon, 1955, стр. 235; W. Arkell, 1957), которые *Catasigaloceras* включают в синонимике рода *Sigaloceras Hyatt*.

Однако мы не можем согласиться с мнением этого исследователя (Н. Tintant, 1963), который подразделяет род *Sigaloceras* на два подрода: 1. *Sigaloceras* s. str. Hyatt, 1900—объединяет макроконхические формы без апофиз; 2. *Gulilemina* Buckman, 1925—микроконхические формы с апофизами.

Мы, как и в случае *Gowericeras* s. str и *Toricellites*, объединяем эти два подрода—*Sigaloceras* s. str. с *Gulilemina*. Дело в том, что при отсутствии апофиз очень трудно отличить взрослые формы *Gulilemina* от молодых *Sigaloceras* s. str. К кому же стратиграфическое и географическое распространение этих двух родов совершенно одинаковое.

Японский ученый Такахаши (H. Takahashi, 1969, стр. 53) был совершенно прав, считая, что статус подрода *Gulliemina* неясен и его классификация еще должна быть уточнена.

Практически разделение рода *Sigaloceras* на подроды является невозможным, и, по нашему мнению, выделение этих двух родов является искусственным, во всяком случае на данном этапе изученности представителей этих групп.

Географическое распространение. Представители рода *Sigaloceras* встречаются в Англии, Франции, Германии, Польше, Туаркюре, на Русской платформе, Кавказе и Мангышлаке.

Геологический возраст. Верхняя часть раннего келловоя.

#### Подсемейство *KOSMOCERATINAE* Naug, 1887

*Gulielmiceratidae*: Buckman, 1926, стр. 20;

*Kosmoceratinae*: Tintant, 1963, стр. 224.

Д и а г н о з. Раковины от средней толщины до уплощенных. Брюшная сторона уплощенная, редко на жилой камере округляется. Пупок от узкого до умеренно широкого. Ребра многочисленные, у более поздних форм пучковатые. Иногда наружные ребра пересекают брюшную сторону раковины. Обычно формы имеют три ряда бугорков. Редко присутствует и четвертый ряд (род *Mojarowskia* Nikol.). Некоторые, а иногда и все ряды бугорков на жилой камере, могут отсутствовать. Лопастная линия имеет формулу  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1I_1I^2I^3:I^4I_1I^D$ . В процессе эволюции лопасть *U* удлиняется и становится длиннее *V*. Угол первичного пережима равен в среднем —  $314,4^\circ$ . Число септ, приходящихся на один оборот—10,25.

С р а в н е н и я. От подсемейства *Kepleritinae* Tintant, 1963, отличаются сжатым сечением оборотов, относительно грубой скульптурой и развитием бугорков. Кроме того, лопастная линия у представителей описываемого подсемейства проще, чем у *Kepleritinae*, однако имеет на одну лопасть  $I^4$  больше на внутренней стороне оборота.

От представителей семейства *Parkinsoniidae* Buckman, 1920, отличаются относительно узким пупком, многоветвистостью ребер, наличием нескольких рядов бугорков и отсутствием бороздки на брюшной стороне раковины.

Родовой состав. *Kosmoceras* Waagen, 1869; *Mojarowskia* Nikolaeva, 1956.

Географическое распространение. Представители данного подсемейства встречаются в бореальной, тихоокеанской и средиземноморской областях.

Геологический возраст. Средний и поздний келловей.

#### Род *Kosmoceras* Waagen, 1869

*Kosmoceras*: Waagen, 1869, стр. 248; Buckman, 1921, стр. 54; Brinkmann, 1929б, стр. 4; Spath, 1932, стр. 38; Callomon, 1955, стр. 222; Arkell, 1957,

стр. 299; Основы палеонтологии, 1958, стр. 81; Камышева-Елпатьевская и др., 1959, стр. 58; Аманниязов, 1962а, стр. 51; Tintant, 1963, стр. 226; Ротките, 1970, стр. 128, Siemiatkowska—Gizejewska, 1974, стр. 385.

Cosmoceras: Waagen, 1870, стр. 208; Neumaуг, 1975, стр. 916; Douvillé, 1915, стр. 32; Roman, 1938, стр. 254; Соколова, 1950, стр. 125 (125 (частично)).

Gulilemiceras: Buckman, 1920, табл. CXCIV;  
Zugokosmokeras: Buckman, 1923, табл. CCCLXXXIX;  
Catasigaloceras: Buckman, 1923, табл. CDXVII;  
Gulielmites: Buckman, 1923, табл. CDXVIII;  
Lobokosmokeras: Buckman, 1923, табл. CDXXXVI;  
Spinikosmokeras: Buckman, 1924, табл. CDLXXXVI;  
Hoplikosmokeras: Buckman, 1924, табл. CDLXXXVIII;  
Anakosmokeras: Buckman, 1924, табл. DXXXI;  
Katakosmokeras: Buckman, 1925, табл. DXLVIII;  
Bikosmokeras: Buckman, 1926, табл. DCXXV;  
Kuklokosmokeras: Buckman, 1926, табл. DCXXVI.

Тип рода. *Ammonites spinosum* Sowerby, 1826, стр. 78, табл. 540, фиг. 2, келловой Англии (Решения Межд. Комисси по зоономенклат., 1953—1955, мнение 303).

Диагноз. Раковины уплощенные или выпуклые. Брюшная сторона уплощенная, однако у некоторых видов в области жилой камеры округляется. Поперечное сечение от высоко прямоугольного до округлого. Пупок от узкого до умеренно широкого. Стенки пупка вертикальные. Скульптура раковины состоит из трех рядов бугорков и ребер. Один, два или даже все ряды бугорков могут отсутствовать. Внутренние ребра довольно длинные. Наружные — радиальные или изогнутые. У ранних форм каждое наружное ребро заканчивается одним наружным бугорком, а у более поздних — два, три или большее количество наружных ребер сливаются в один наружный бугорок. Лопастная линия с рассеченными элементами. Лопасть U длиннее наружной лопасти V. Протоконх в медиальном сечении имеет округлую форму. Среднее значение  $D_{np}^1 = 0,44$ , а  $D_{np}^2 = 0,38$ . Угол первичного валика равен в среднем —  $314,44^\circ$ .

Сравнения. От близкого рода *Mojarowskia* Nikolaeva, 1956, отличается узким пупком и отсутствием второго ряда боковых бугорков, который у сравниваемого рода располагается между рядами наружных и боковых бугорков.

От *Kepplerites* Neumaуг, 1892, отличается наличием ясно выраженных бугорков, более уплощенной раковиной, грубой скульптурой и менее зазубренными элементами лопастной линии.

Подродовой состав. *Gulilemiceras* Buckman, 1920; *Kosmoceras* s. str., Waagen, 1869.

Общие замечания. Род *Kosmoceras* был выделен Ваагеном (W. Waagen, 1869, стр. 248) как подрод *Stephanoceras* для группы видов,

принадлежащих семейству «Ornati» Буха (L. Buch, 1832). Впоследствии Вааген (W. Waagen, 1870) перечислил те виды, которые он относил к *Kosmoceras*. В этой же работе он изменил начертание названия рода — «К» на «С», что было грамматически неправильным.

Неймайр (M. Neumaug, 1875) понимал этот род необычайно широко и объединял в нем 32 вида, которые, по его мнению, развивались по одному типу. Однако впоследствии выяснилось, что эти виды принадлежат к совершенно различным родам (R. Douvillé, 1915).

Бакмен (S. Buckman, 1920—1926) из рода *Kosmoceras* Waagen выделил два самостоятельных семейства: *Kosmoceratidae* (с родами *Kosmokeras*, *Norlikosmokeras*, *Spinikosmokeras*, *Lobokosmokeras*, *Katakosmokeras*, *Zugokosmokeras*, *Kuklokosmokeras*, *Bikosmokeras*) и *Gulilemiceratidae* (с родами *Gulielmites*, *Gulielmiceras*, *Anakosmokeras*, *Gulielmina*). Этот исследователь понимал роды очень узко, что и привело к образованию такого большого количества родов. Он же (S. Buckman, 1924) предложил типом рода *Kosmoceras* вид *Ammonites ornatus rotundus* Quenstedt (1849, стр. 132, табл. 9, фиг. 19a-c), под названием *K. rotundus*. Бринкманн (R. Brinkman, 1929b, стр. 102) считает этот вид синонимом *Kosmoceras spinosum* (Sowerby) и принимает его гентипом данного рода.

Международная Комиссия по зоологической номенклатуре (мнение 303), по предположению Аркелла (стр. 191) типом рода принимает *K. spinosum* (Sow.). Этот вид был переизображен Аркеллом (W. Arkell, 1939, табл. XI, фиг. 1).

Бринкманн (R. Brinkmann, 1929a, б) род *Kosmoceras* подразделяет на пять подродов *Keplerites*, *Zugokosmoceras*, *Kosmoceras s. str.*, *Anakosmoceras*, *Spinikosmoceras*.

Спэт (L. Spath, 1932) в свою очередь подразделяет этот род на четыре подрода: *Gulielmites*, *Kosmoceras s. str.*, *Zugokosmoceras*, *Gulielmiceras* (вместо *Anakosmoceras*, так как это название было применено Бакменом раньше — в 1920 году).

Д. И. Иловайский и К. А. Флоренский (1941), Е. И. Соколова (1950) и впоследствии все советские палеонтологи род *Kosmoceras* на подроды не подразделяют (В. Г. Камышева-Елпатьевская и др., 1959; К. Аманниязов, 1962a; Л. М. Ротките, (1970).

Несмотря на это, Е. И. Соколова (1950, стр. 107—108) и К. Аманниязов (1962a, стр. 53—54) считают, что среди форм, относящихся к этому роду, по форме и скульптуре раковины можно выделить две группы.

У первой группы (*Zugokosmoceras* и *Kosmoceras*) по Е. И. Соколовой устье цельнокрайное или изогнутое. Скульптура на жилой камере значительно упрощается или совершенно сглаживается, брюшная сторона часто округлая. У форм второй группы (*Gulielmiceras* и *Spinikosmoceras*) устье имеет длинные ушки. Скульптура и уплощенность брюшной стороны раковины на жилой камере обычно сохраняется.

Жанне (A. Jeannet, 1951) за исключением *Anakosmoceras* все подроды Бринкманна перевел в категорию рода.

Аркелл (W. Arkell, 1957) род *Kosmoceras* подразделяет на три рода: *Kosmoceras* (с подродами *Spinikosmoceras*, *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras*, *Bikosmoceras*), *Hoplikosmoceras*, *Eplikosmoceras*.

Тентан (H. Tintant, 1963, стр. 227), так же как и Бринкманн, подразделяет род *Kosmoceras* на подроды *Zogokosmoceras*, *Kosmoceras s. str.*, *Gulielmiceras*, *Spinikosmoceras*, которые соответствуют четырем параллельным филогенетическим линиям. Два первых подрода объединяют макроконхические виды: *Zugokosmoceras* — для видов, у которых отсутствуют наружные бугорки и *Kosmoceras s. str.*, у которых они наблюдаются (во всяком случае на фрагмоне). Два других подрода объединяют микроконхические виды; виды, объединенные в подрode *Gulielmiceras*, имеют слабо развитые наружные бугорки, а у видов подрода *Spinikosmoceras* наружные бугорки очень сильно развиты.

Нет никакого сомнения, что формы, объединенные в роде *Kosmoceras*, в течение среднего и верхнего келловей претерпевают значительные морфологические изменения. Это отмечается даже теми исследователями, которые этот род не подразделяют на более дробные систематические единицы (Е. И. Соколова, 1950, стр. 107—108; К. Аманниязов, 1962а, стр. 53—54 и др.).

Однако мы не согласны с Тентаном и другими зарубежными исследователями, которые включают микроконхи и макроконхи в разные таксоны. Поэтому в роде *Kosmoceras* мы допускаем существование двух подродов, которые морфологически отличаются друг от друга, но каждый из них объединяет как макроконхи, так и микроконхи. Этими подродами являются *Gulielmiceras* Buck., и *Kosmoceras s. str.*, Waag.

**Географическое распространение.** Представители рода *Kosmoceras* встречаются в Западной Европе, Северной Америке, Литве, Донецком бассейне, Крыму, на Северном Кавказе, Мангышлаке, Туаркыре, Русской платформе.

**Геологический возраст.** Средний и поздний келловей.

#### Под род *Gulielmiceras* Buckman, 1920

*Gulielmiceras*: Buckman, 1920, табл. CXCIV; Callomon, 1955, стр. 230; Tintant, 1963, стр. 353.

*Zugokosmoceras*: Buckman, 1923, табл. CCCLXXXIX; Brinkmann, 19296, стр. 37; Spath, 1932, стр. 38; Tintant, 1963, стр. 228;

*Catasigaloceras* Buckmann, 1923, табл. CDXVII;

*Gulielmites*: Buckmann, 1923, табл. CDXVIII; Callomon, 1955, стр. 223.

*Anakosmoceras*: Buckman, 1924, табл. DXXXI, Brinkmann, 19296, стр. 56.

**Тип подрода.** *Zugokosmoceras zugium* Buckman, 1923, табл. CCCLXXXIX, сланцы Брора, Англия, средний келловей.

**Диагноз.** Раковины средней толщины. Пупок на внутренних оборотах узкий и по ходу роста раковины становится умеренно широким с довольно высокими стенками. Сечение оборотов высоко четырехугольное. Брюшная сторона на внутренних оборотах уплощенная, а на жилой камере часто округляется. Скульптура раковины тонкая и густая. Внутренние бугорки наблюдаются до устья, боковые исчезают при  $D=15-30$  мм, а наружные — с округлением брюшной стороны. На жилой камере скульптура почти сглаживается. Лопастная линия слабо зазубрена и имеет широкие элементы. Лопасть U чаще длиннее наружной лопасти V.

**Сравнения.** От подрода *Kosmoceras* s. str. Waagen, 1869, отличается более нежной скульптурой, отсутствием или слабым развитием бугорков и относительно уплощенными оборотами.

**Видовой состав.** *К. (G.) medea* Call., *К. (G.) jason* (Rein), *К. (G.) obductum* (Buck.), *К. (G.) crassum* Tint., *К. (G.) zugium* (Buck.), *К. (G.) gulielmii* (Sow.), *К. (G.) complanatum* Tint., *К. (G.) robustum* Tint., *К. (G.) ventricosum* Tint., *К. (G.) proniae* Teiss., *К. (G.) ogilbiae* Amann., *К. (G.) macrocephali* Kas., *К. (G.) drushchici* Lom., *К. (G.) subnodatum* Teiss.

**З а м е ч а н и я.** Этот подрод, по нашему мнению, объединяет формы как средних, так и очень крупных размеров. Формы средних размеров имеют апофизы (*Gulielmiceras* по Тентану), которые часто не сохраняются и такие формы становятся трудноотличимыми от *Zugokosmoceras*. Тентан допускал наличие двух параллельных рядов *Zugokosmoceras* и *Gulielmiceras*. По его мнению, крупные формы (макроконхи) развивались параллельно с мелкими (микроконхи). Однако, если даже допустить наличие полового диморфизма, то и тогда, по нашему мнению, нельзя женские и мужские особи одного вида помещать в разные роды или даже подроды.

Изучение онтогенетического развития как мелких, так и крупных взрослых форм показало, что их внутренние обороты совершенно идентичны и боковые бугорки как у макроконхов, так и микроконхов начинают исчезать при диаметре раковины 15—30 мм. В течение среднего келловея подрод *Gulielmiceras* представляет несколько серий видов, беспрерывно сменявших друг друга во времени.

**Географическое распространение.** Представители подрода *Gulielmiceras* встречаются в Западной Европе, Северной Америке, Литве, Донецком бассейне, на Северном Кавказе, Мангышлаке, Туаркыре.

**Геологический возраст.** Средний и начало позднего келловея.

#### Подрод *Kosmoceras* s. str., Waagen, 1869

*Kosmoceras*: Waagen, 1869, стр. 248; стр. Buckman, 1924; табл. DIV, Brinkmann, 19296, стр. 84; Spath, 1932, стр. 38; Arkell, 1957, стр. 299; Камышева-Елпатьевская и др., 1959, стр. 68; Аманниязов, 1962а, стр. 51; Tintant, 1963, стр. 284; Ротките, 1970, стр. 128.

Cosmoceras: Douvillé, 1915, стр. 32; Соколова, 1950, стр. 125;

Lobokosmokeras: Buckman, 1923, табл. CDXXXVI;

Hoplikosmokeras: Buckman, 1923, табл. CDLXXXVIII;

Spinikosmokeras: Buckman, 1924, табл. CDLXXXVI; Brinkmann, 1929, стр. 65; Arkell, 1957, стр. 301; Tintant, 1963, стр. 388.

Bikosmokeras: Buckman, 1926, табл. DCXXV.

Тип подрода. *Ammonites spinosum* Sowerby, 1826, стр. 78; табл. 540, фиг. 2, келловой Англии.

Диагноз. Раковины от уплощенной до вздутой формы. Сечение оборотов от высоко-овального до шестиугольного. Ширина пупка от умеренно узкого до широкого. Брюшная сторона раковины уплощенная до жилой камеры. Скульптура хорошо выражена особенно на фрагмоне и состоит из 3 рядов бугорков, а также внутренних и наружных ребер. У форм геологически более старых, каждое наружное ребро оканчивается одним наружным бугорком, а у форм геологически более молодых наблюдается пучкообразное соединение наружных ребер в один наружный бугорок. У микроконхов наблюдаются апофизы, а у макроконхов устье цельнокрайное. Лопастная линия имеет различную степень рассечения. Первая боковая лопасть U почти всегда длиннее наружной лопасти V.

Сравнения. От подрода *Gulielmiceras* Buckman, 1920 отличается более развитой скульптурой, высокими бугорками и относительно большим соотношением толщины оборота с его высотой.

Видовой состав. † *K. (K.) planicercus* (Buck.), *K. (K.) nodosum* (Buck.), *K. (K.) baylei* Tint., *K. (K.) bigoti* Douv., *K. (K.) grossouvrei* Douv., *K. (K.) balticum* Krenk., *K. (K.) castorinum* Tint., *K. (K.) trinode* (Buck.), *K. (K.) pollucinum* Teiss., *K. (K.) fibuliferum* (Buck.) *K. (K.) aculeatum* (Eichw.), *K. (K.) spoliatum* (Quenst.), *K. (K.) bizeti* Douv., *K. (K.) clavifer* Tint., *K. (K.) castor* (Rein. *K. (K.) andrussowi* Sok., *K. (K.) subornatum* Kas., *K. (K.) compressum* (Quenst.), *K. (K.) pollux* (Rein.), *K. (K.) heracles* Tint., *K. (K.) gemmatum* (Phill.), *K. (K.) caucasicum* Khim., *K. (K.) sakharovi* Lom., *K. (K.) rowlstonense* (Young et Bird), *K. (K.) tschikhaschevi* Sakh., *K. (K.) transitorius* Nik. *K. (K.) volgense* Nik., *K. (K.) duncani* (Sow.) *K. (K.) spinosum* (Sow.) *K. (K.) formosus* Sok., *K. (K.) subspinosum* Nik., *K. (K.) ornatum* (Schloth), *K. (K.) theodori* (Opp.), *K. (K.) superbum* Kopik., *K. (K.) lithuanicum* Siem., *K. (K.) torosum* Kopik, *K. (K.) nestor* Kopik, *K. (K.) couffoni* Douv.

Общие замечания. Как и в предыдущих случаях, мы объединяем в этот подрод все макро- и микроконхи (подроды *Cosmoceras* s. str. и *Spinikosmoceras* по Тентану).

Развитие этого подрода идет параллельно с подродом *Cosmoceras* s. str. В процессе филогенеза у отдельных филогенетических рядов наблюдается увеличение пупка, относительное уменьшение соотношения T/B до крайних членов отдельных филогенетических рядов, где это соотноше-

ние несколько увеличено, а также усиление скульптуры и пучкообразное соединение наружных ребер в один наружный бугорок.

Географическое распространение. Северная Америка, Западная Европа, Русская платформа, Литва, Донецкий бассейн, Крым, Мангышлак, Туаркыр, Северный Кавказ.

Геологический возраст. Средний—поздний келловей.

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

В мировой литературе очень мало работ, где бы подробно разбирался вопрос о происхождении и развитии космоцератид.

Квенштедт (F. Quenstedt, 1887) первым отметил, что космоцерасы могли произойти от макроцефалитов.

Наймайр (M. Neumayer, V. Uhlig, 1892) выделил три стадии в развитии рода *Keplerites*: юную («паркинсониевую») — для которой характерны бугорки и гладкая брюшная сторона; «рунцинатовую» — обороты имеют плоскую брюшную сторону, резко отграниченную от боков, через которую ребра переходят без перерыва; взрослую («макроцефалитовую») — наружная сторона округлая и имеет облик макроцефалитов. Однако в дальнейшем, он отказался от своего мнения и считал, что кепплериты ничего общего не имеют с макроцефалитами и что они произошли от *Parkinsonia*.

Дувийе (R. Douvillé, 1915) высказал предположение о существовании непосредственной связи между родом *Keplerites* и среднеюрскими родами *Strenoceras* и *Garantiana*.

Однако эта точка зрения является ошибочной и, как справедливо отмечал Бринкманн (R. Brinkmann, 1929), сходство *Strenoceras* и *Garantiana* с *Keplerites* является конвергентным и не может быть принято во внимание при выяснении генетических связей *Keplerites*. Изучая онтогенетическое развитие формы раковины, скульптуры и лопастной линии, этот автор пришел к выводу, что *Keplerites* произошли от *Macrocephalites*.

Такого же мнения придерживался и известный английский палеонтолог Спэт (L. Spath, 1932, стр. 79).

Шиндевольф (O. Schindewolf, 1936, стр. 31) установил филогенетический ряд *Macrocephalites*-*Keplerites*-*Kosmoceras*. По его мнению, в переходном роде (род *Keplerites*) наблюдается изменение поперечного сечения юных оборотов, причем сначала наблюдается уплощение сечения, а потом и прогибание брюшной стороны на жилой камере. Далее, по мере роста, начинает восстанавливаться первоначальная форма предков, т. е. макроцефалитид. В дальнейшем первоначальная форма раковины уже не восстанавливается (род *Kosmoceras*) и обороты становятся более узкими, а брюшная сторона раковины — более уплощенной.

Н. Т. Сазонов (1955, стр. 117), предлагая систематику верхнеюрских аммонитов, без всяких к тому оснований и доказательств считает *Parkinsoniidae* предками *Kosmoceratidae*.

Калломон (J. Callomon, 1963, стр. 5) писал, что первые представите-

ли *Kosmoceratidae* в зоне *Calloviense* с морфологической точки зрения имеют много общего с макроцефалитами. Это хорошо видно на пример *Keplerites*, представители которых в зоне *Macrocephalus* встречаются очень редко. Но, несмотря на то, что наблюдаемый переход между этими родами не совсем гладкий, все же сделан вывод о происхождении *Kosmoceratidae* от *Macrocephalites*. По мнению этого исследователя, находки *Kosmoceratidae* в Гренландии свидетельствуют о том, что они имеют историю домикроцефалитовую, и большое сходство между *Keplerites* и некоторыми *Macrocephalites* является лишь гомеоморфией. ¶¶

Защищая свою точку зрения в работе о половом диморфизме аммонитов, Калломон (J. Callomon, 1963б, стр. 36) высказывает мысль о существовании большого сходства между *Keplerites kepleri* и *Dolikephalites ex gr. typicus*, однако это сходство выражено только между макроконхами *Kosmoceratidae* и микроконхами *Macrocephalitidae*. Но, в то же время, если признать явления диморфизма между этими группами, то надо признать и их генетическое родство. Однако в данном случае Калломон отрицает наличие такого родства между этими группами. Это, по его мнению, «хорошо доказано стратиграфически, экологически и морфологически».

По нашему мнению, доводы Калломона против возможности происхождения космоцератид от макроцефалитид слабо обоснованы. Решение вопроса о филогенетических связях аммонитов только на основании морфологического сходства или различия взрослых оборотов приводит, как известно, к ошибочным выводам.

Внутренние обороты представителей семейства космоцератид изучили, как мы уже отмечали, Шиндевольф (O. Schindewolf, 1923, 1936) и Бринкманн (R. Brinkmann, 1929а,б). Вывод этих исследователей известен— космоцератиды произошли от макроцефалитид.

В своей более поздней работе Шиндевольф (O. Schindewolf, 1965, стр. 460), отвергая критику Калломона, указал также, что и модус развития лопастной линии космоцератид полностью совпадает с модусом развития таковой у макроцефалитид.

В пользу происхождения космоцератид от макроцефалитид высказывались и такие крупные исследователи юрских аммонитов, как Вестерманн (G. Westermann, 1956, стр. 265), Аркелл (W. Arkell, 1957, стр. 157, рис. 150, 154) и Тентан (H. Tintant, 1963, стр. 436).

Такого же мнения придерживаемся и мы (Т. А. Ломинадзе, 1967, 1975). По нашим наблюдениям для представителей макроцефалитид, так же как и космоцератид, характерно очень раннее возникновение первой внутренней боковой лопасти  $I^1$  в вершине седла  $I/D$ . В отличие от ранних стефаноцератоидей, у которых лопасть  $I^1$  возникает на боковой стенке лопасти  $I$ , у представителей макроцефалитид и космоцератид процесс смещения  $I^1$  в вершине седла  $I/D$  заканчивается. На начальных стадиях развития формула лопастной линии у обоих семейств имеет такой вид:  $(V_1V_1)UU^1:II^1D$ .

Однако дальнейшее развитие лопастной линии у космоцератид идет путем деления и новообразования внутренних боковых лопас-

тей. У макроцефалитид же усложнение лопастной линии достигается вычленением умбиликальных лопастей.

Сходный план развития лопастной линии на ранних стадиях онтогенеза позволяет рассматривать представителей макроцефалитид как предков космоцератид.

Взрослые кепплеритины (*K. keppleri* Opp. и др.) с округлой формой последнего оборота и скульптурой настолько сходны с макроцефалитидами, что без обнаружения уплощения брюшной стороны на внутренних оборотах их трудно различить.

В пользу происхождения кепплеритов от макроцефалитид говорит и их стратиграфическая преемственность (Т. А. Ломинадзе, 1975б).

А. Н. Иванов (1945, стр. 125) не соглашается с тем, что кепплериты являются одной из ветвей, вышедших из макроцефалитов. Этот исследователь считает, что ход развития скульптуры у этих родов совершенно различен, т. е. у кепплеритов первыми во времени появляются боковые бугорки и из них возникают умбональные ребра; у макроцефалитов же сразу появляются ребра и бугорков совершенно нет.

В. П. Николаева (см. В. Г. Камышева-Ельпатьяевская, В. П. Николаева, К. А. Троицкая, 1959) считает, что сходство между кепплеритами и макроцефалитами настолько незначительно, что даже в совокупности со стратиграфической преемственностью не может служить доказательством происхождения *Kepplerites* от *Megscephalites*.

Названный исследователь полагает, что между этими родами гораздо больше отличий, чем сходства, а именно: отсутствие уплощения наружной стороны у макроцефалитов, полное отсутствие у макроцефалитов бугорковой стадии и полное несовпадение лопастных линий у обоих родов.

Отсутствие бугорчатой стадии у макроцефалитов доказывается и Тиери (J. Thiery, 1978).

На то, что внутренние обороты у представителей семейства макроцефалитид бугорчатые (речь идет о боковых бугорках), указывали еще Хайэтт (A. Hyatt, 1877, стр. 373), Модел (O. Model, 1914) и др. Это же подтвердилось и нашими исследователями (Т. А. Ломинадзе, 1967, стр. 79).

Детальное изучение некоторых видов макроцефалитид показало, что ребра у них образуются именно после бугорков, и бугорчатая стадия сменяет коронатовую при диаметре раковины приблизительно 4—6 мм.

Трудно согласиться и с высказыванием о полном несовпадении лопастной линии у этих родов (Т. А. Ломинадзе, 1967).

Таким образом, материал, который накопился у нас в результате изучения внутренних оборотов представителей макроцефалитид (A. Hyatt, 1877; O. Model, 1914; Т. А. Ломинадзе, 1967), говорит больше в пользу происхождения космоцератид от макроцефалитид.

Первым о возможности происхождения космоцерасов от кепплеритов

высказался С. Н. Никитин (1885, стр. 113). Он писал: «*Cosm. gowerianum* рядом с такими формами, как *Cosmoceras Galilaei* Opp., *Calloviense* Sow., *Epodatum* Nik., *Keppleri* Opp., переходят в группу форм *Cosmoceras jason* лежащих в более верхних горизонтах келловея».

А. П. Павлов (1965), Дувийе (R. Douvillé, 1915), Ведекинд (R. Wedekind, 1935), так же считали *Cosmoceras* потомками *Kepplerites*.

А. П. Павлов (1965, стр. 212) заметил, что нередки случаи, когда внутренние обороты аммонитов не только не повторяют морфологию взрослых оборотов своих предков, но наоборот, несут черты взрослых оборотов своих потомков, т. е. усмотрел в отношении между онтогенезом и филогенезом нечто обратное биогенетическому закону.

А. П. Павлов (1965) писал: «Если мы возьмем две группы аммонитов, в настоящее время причисленных к двум родам, а именно *Kepplerites* нижнего келловея и *Cosmoceras* группы *jason* среднего келловея, и изучим внутренние, средние и наружные обороты этих форм, чтобы получить данные относительно их филогенетических взаимоотношений, мы увидим, что внутренние обороты рода *Kepplerites* сильно напоминают обороты взрослого возраста *Cosmoceras* из группы *jason* и что это сходство не может рассматриваться как случайное, так как лопастные линии у этих двух групп аммонитов представляют совершенно одинаковый тип и, кроме того, потому, что в стадии дегенерации *Cosmoceras* теряет свою характерную скульптуру из сифональных ребер, округляется и по скульптуре сближается с *Kepplerites*. Можно сказать, что *Kepplerites* проходит в своем развитии фазу *Cosmoceras*, а это... наталкивает на вывод, что *Kepplerites* происходит от *Cosmoceras*, что, однако, невозможно, так как *Kepplerites* древнее *Cosmoceras* группы *jason*. По-видимому, правильное было бы утверждение, что не внутренние обороты *Kepplerites* повторяют характерные черты непосредственных предков этого рода, а что они предвещают отличительные черты его потомков; таким образом, это не атавистическая фаза, а пророческая».

Прослеживая ход развития скульптуры и формы раковины *Kepplerites* и *Cosmoceras* мы видим, что уплощенная форма раковины возникает вначале на ранних оборотах *Kepplerites* и только у *Cosmoceras* достигает последнего оборота, т. е. изменения, появившиеся на ранних стадиях онтогенеза, не распространяются сразу до взрослого состояния.

Ранние онтогенетические изменения, которые не распространяются до взрослого состояния, были неудачно названы Павловым «профетическими фазами», а продвижение этих признаков к взрослым оборотам — филогенетическим ускорением.

Неудачной является и теория протерогенеза Шиндевольфа (O. Schindewolf, 1923, стр. 337; см. О. Ш. Давиташвили, 1948, стр. 319), который считает возможным предварение филогенеза онтогенезом.

Наиболее правильным является решение вопроса, предложенное А. Н. Ивановым (1945). Этот исследователь в результате детального изучения онтогенеза родов *Sigaloceras* и *Cosmoceras* пришел к выводу, что филоге-

нетические изменения идут путем замедленного развития, или брадигене-за. Интересно отметить, что не только скульптура, но и все другие призна-ки внутренних оборотов *Keplerites* оказываются характерными для взрослых оборотов *Kosmoceras* и совершенно ясно «свидетельствуют о замедленном развитии и лишают «профетические фазы» того таинствен-ного пророческого значения, которое им придавалось» (А. Н. Иванов, 1945).

Наши исследования полностью подтвердили выводы этого уче-ного.

Онтогенетическое изучение космоцератид, собранных нами на пра-вом берегу р. Оки, близ с. Елатьма, а также верхнекепplerовских форм из Польши, подтвердили существование стадий в их развитии, которые установил А. Н. Иванов. Мы считаем целесообразным при-вести здесь описание этих стадий с некоторыми нашими уточнениями (Т. А. Ломинадзе, 19756).

1. Стадия гладкой раковины. Эта стадия свойственна всем аммонитам. Раковина имеет эволютные обороты с очень широким поперечно- эллипсо-идальным сечением. Никаких следов скульптуры нет. Формула лопастной линии  $(V_1V_1)UU^1I^1D$ , редко  $(V_1V_1)UU^1I_1:I_1I^1D$ .

2. Первично-бугорчатая стадия. Начинается при диаметре рако-вины около 2 мм. Характеризуется наличием относительно крупных бугорков. 8 — 10 бугорков на обороте. Формула лопастной линии  $(V_1V_1)UU^1I_1:I_1I^1D$ .

3. Субкосмоцерасовая стадия. Характеризуется возникновением ре-бер путем удлинения боковых бугорков в сторону пупка. Бугорки сохра-няются и к каждому бугорку примыкает пара наружных ребер. Появля-ются и наружные бугорки, которые представляют утолщения наружных ребер. Наружная сторона раковины становится уплощенной, однако ребра переходят через нее без перерыва. При этой стадии обороты становятся все более высокими и значительно уменьшается их ширина. Начинается эта ста-дия при диаметра 3 мм. У *Kosmoceras* она кончается при диаметре 10 мм, а у *Sigaloceras calloviense* (Sow.) при диаметре раковины около 20 мм. Лопаст-ная линия: для *Kepleritinae* —  $(V_1V_1)UU^1I_1I^2:I_1I^1D$ , для *Kosmocerati- nae* —  $(V_1V_1)UU^1I_1I^2I^3:I_1I^1D$ . Как отмечает А. Н. Иванов, данная стадия у видов, имеющих меньший конечный диаметр, начинается раньше, чем у видов с большим конечным диаметром.

4. Кепplerитовая стадия у кепplerитин и космоцерасовая у космоце-ратин. При этой стадии начинают разграничиваться роды. Кепplerитовая стадия характеризуется исчезновением боковых бугорков, а несколько позже и наружных бугорков. Наружные ребра становятся многочисленны-ми и на одно внутреннее ребро приходится 3—9 наружных ребер. Исчеза-ет внешнее уплощение оборота. «Рунцинатовую» стадию Наймайра (M. Neumaug, V. Uhlig, 1892) А. Н. Иванов рассматривает как первую подста-дию кепplerитовой стадии, т. е. до момента исчезновения внешнего упло-щения. «Макроцефалитовая» стадия же будет второй подстадией, т. е. пос-

ле исчезновения внешнего уплощения, когда раковина принимает макроцефалитовый облик. Формула лопастной линии принимает конечный вид:  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2) U^1I_1I^2I^3:I_1I^4D$  (для *Kepleritinae*);  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2) U^1I_1I^2I^3:I_1I^4D$  (для *Kosmocerasatinae*).

Космоцерасовая стадия у *Kosmoceras* отличается наличием трех рядов бугорков, отчетливым наружным уплощением оборотов. Брюшная сторона раковины гладкая, ребра исчезают. При диаметре около 10 мм начинают утолщаться внутренние ребра у пупкового перегиба и появляются внутренние бугорки. Боковые бугорки могут исчезать и до конечной стадии. Верхнекелловойские космоцератиды часто теряют и внутренние бугорки. Сечение раковины высоко трапециевидной формы.

5. Стадия конечной жилой камеры. При этой стадии роды семейства космоцератид приобретают все основные признаки

Сопоставляя онтогенез скульптуры и формы раковины представителей кепплеритин и космоцератин можно установить, что они проходят почти совершенно тождественные первые три стадии развития; космоцератины не проходят последней кепплеритовой стадии своего предка; внешние обороты *Kosmoceras* (космоцерасовая стадия) сходны, но не тождественны внутренним оборотам кепплеритин (субкосмоцерасовая стадия). В онтогенезе родов *Keplerites* и *Sigaloceras* по А. Н. Иванову, нет «профетической фазы» признаки которой полностью совпадали бы с признаками взрослых оборотов *Kosmoceras*. Тем не менее, продолжает А. Н. Иванов, космоцерасовая стадия в сущности есть субкосмоцерасовая стадия кепплеритин, сохраняющаяся во взрослом состоянии у *Kosmoceras*.

В космоцерасовой стадии сохраняются признаки субкосмоцерасовой стадии, такие как уплощение брюшной стороны раковины, боковые и наружные бугорки, малочисленность наружных ребер и широкий пупок. Появляются и новые признаки: внутренние бугорки, обороты более высокотрапециевидные и уплощенные.

Ход развития лопастной линии у представителей кепплеритин и космоцератин также совершенно одинаковый и родовые отличия начинают появляться на взрослых оборотах раковины.

Кроме того, изучение микроструктуры космоцератид показывает, что род *Sigaloceras* (подсемейство *Kepleritinae*) и род *Kosmoceras* (подсемейство *Kosmocerasatinae*) по многим признакам внутреннего строения очень близки. Форма и размеры протоконха приблизительно одинаковые; диаметр аммонителлы около 0,85 мм, первичный пережим расположен на расстоянии около  $315^\circ$ ; число септ и расстояние между ними одинаковы. Положение сифона и строение септальных трубок изменяются в онтогенезе одинаково. Характер повреждений стенки раковины и способ ее залечивания однотипны.

Таким образом, нет никакого сомнения в том, что космоцератины произошли от кепплеритин и что решающим способом эволюции является брадигения, т. е. *Kosmoceras* во взрослом состоянии сохраняет субкосмоце-

расовую стадию кепплеритин, собственно кепплеритовая же стадия утрачивается.

По мнению В. П. Николаевой (1966, стр. 225,) генетический ряд *Керplerites-Kosmoceras* следует пополнить родом *Mojarowskia*, возникшим от *Kosmoceras* в позднем келловее. Генетическая связь этого рода с *Kosmoceras*, по мнению, автора устанавливается на основании сходства юной стадии нового вида *Mojarowskia mojarowskii* Nikol. с таковой предкового вида *Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.).

В развитии рода *Mojarowskia* намечается как особая стадия, по сравнению, с его предками *Керplerites* и *Kosmoceras* стадия четвертого ряда бугорков, которая следует за «космоцерасовой стадией».

Представители семейства космоцератид существовали в течение келловоя. Как справедливо отмечает Аркелл (1961, стр. 33), ни один из представителей рода *Kosmoceras* не переходит границу келловей-оксфорда; несмотря на это, они претерпели значительные морфологические изменения, изучение которых представляет большой интерес (рис. 50).

Первые представители космоцератид-кепплериты начинают свое существование, по-видимому, в конце зоны *Macrocephalites macrocephalus*. Здесь они имеют округлую форму раковины, инволютные обороты и узкий пупок. Скульптура состоит из коротких внутренних и многочисленных наружных ребер. Редко присутствуют внутренние и боковые бугорки (подрод *Керplerites*). Наружная лопасть V длиннее или одинаковой длины с первой боковой лопастью U.

От *Керplerites s. str.*, по-видимому, произошли *Gowericeras*, представители которого отличаются от кепплеритов широким пупком, относительно выдающимися ребрами и хорошо выраженными боковыми бугорками. Данный подрод имеет самую продолжительную историю из всех кепплеритин. Представители *Gowericeras* встречаются и в начале среднего келловоя (*K. evolutus* Tint.).

В отличие от *Керplerites s. l.* род *Sigaloceras* характеризуется очень инволютными оборотами и густой и тонкой скульптурой на внутренних оборотах раковины. На последнем обороте скульптура редуцируется. Брюшная сторона раковины остается уплощенной до устья. Лопастная линия зазубренная.

С начала среднего келловоя начинают появляться представители рода *Kosmoceras*. По-видимому, переходной формой между кепплеритинами и космоцерасами является вид *S. enodatum* Nik.

В состав рода *Kosmoceras s. l.* нами включены два подрода *Gulielmiceras* и *Kosmoceras s. str.*, которые развиваются параллельно, однако *Gulielmiceras* кончает свое существование в среднем, а *Kosmoceras s. str.* развивается до конца позднего келловоя.

В среднем келловее у представителей *Gulielmiceras* наблюдается усиление скульптуры. Так, например, в филогенетическом ряду *S. enodatum*—*K. medea*—*K. jason*—*K. obductum* явно прослеживается усиление скульп-

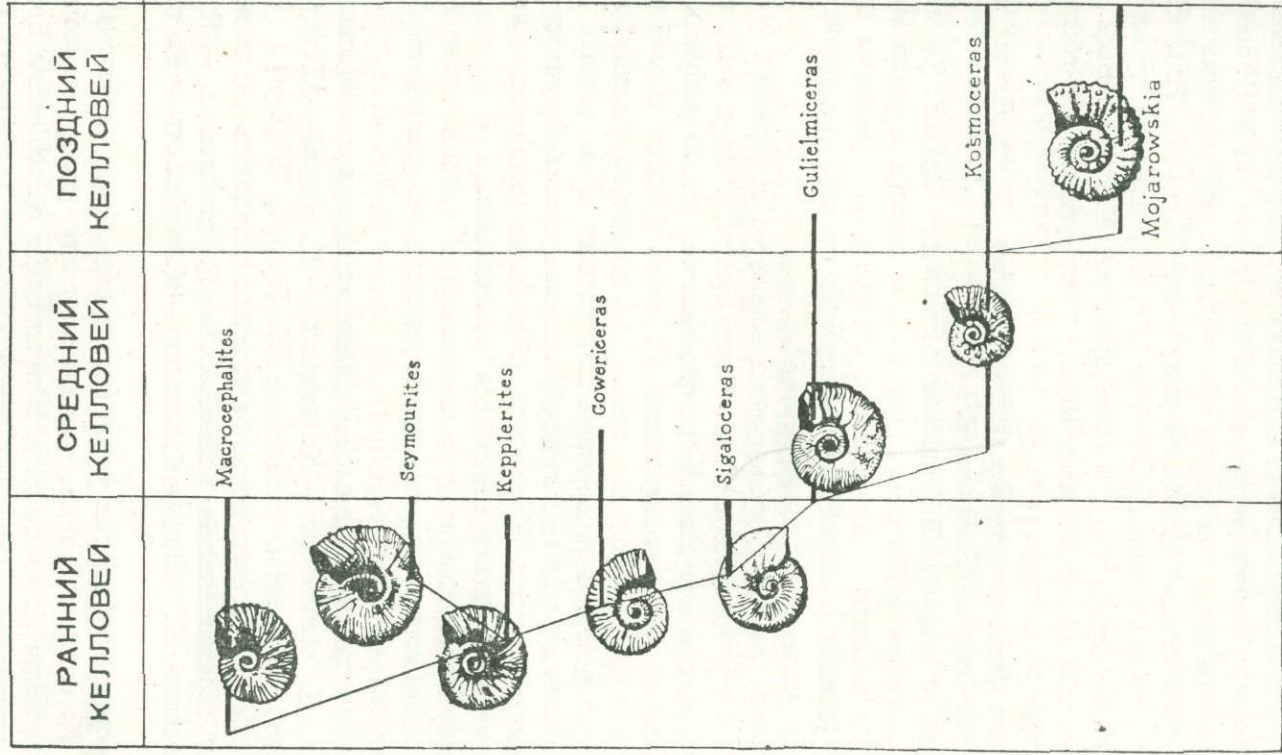


Рис. 50. Схема филогенетического развития семейства Kosmoceratidae.

туры, а также увеличение соотношения высоты оборота к его толщине. Однако ни у одного из этих видов на жилой камере не сохраняются наружные ребра.

Конечно, есть и отклонения от нарисованной общей картины изменений морфологических признаков космоцерасов. Так, например, у *Q. obductum* Buck. наблюдается некоторая задержка в эволюции скульптурных элементов и поперечного сечения оборотов и поэтому вид *Q. crassum* Tint. возникший от него, имеет относительно толстые обороты, широкий пупок и относительно грубую скульптуру. В то же время вид *Q. zugium* Buck., возникший, по-видимому, от *Q. jason* Rein., имеет уплощенные обороты и тонкую, густую скульптуру.

В процессе филогенеза первая боковая лопасть U удлинняется и становится больше наружной лопасти V.

Параллельно подроду *Gulielmiceras* развивается подрод *Kosmoceras* s. str. Характерными особенностями филогенеза отдельных рядов является увеличение диаметра и эволютивности, следовательно величины пупка, постепенное уплощение оборотов, а в конечных формах увеличение соотношения T/B, усиление скульптуры.

Прослеживая развитие скульптурных элементов во времени у представителей подрода *Kosmoceras* s. str. можно заметить, что в среднем келловее у них каждое наружное ребро оканчивается одним наружным бугорком (во всяком случае на витуренных оборотах). В конце зоны *Egypoceras* *coronatum* уже наблюдается соединение в один наружный бугорок 2—3 наружных ребер. В самом конце же среднего и в течение всего верхнего келловее наблюдается пучкообразное соединение наружных ребер в один наружный бугорок. Кроме того, обороты по сравнению с начальными формами космоцерасов становятся эволютивными.

Лопастная линия показывает те же изменения, что и в случае подрода *Gulielmiceras*, которые выражаются в постепенном увеличении первой боковой лопасти.

Прекрасным примером выявления филогенетических взаимоотношений является ряд *Q. planicercus* — *Q. nodosum* — *Q. baylei* — *Q. bigoti* — *Q. grossouveii*, установленный Тентаном (H. Tintant, 1963).

Аналогичные филогенетические ряды можно установить и для верхнекелловейских представителей космоцерасов: *Q. compressum* — *Q. propiae* — *Q. duncani*; *Q. pollux* — *Q. ornatum* — *Q. aculeatum* — *Q. gemmatum*.

Во втором из упомянутых рядов внутренние обороты верхнекелловейского вида *Q. ornatum* Schloth. показывают почти полную аналогию со среднекелловейским *Q. pollux* Rein. В то же время *Q. aculeatum* Eichw. в начальных стадиях развития очень похож на *Q. ornatum* Schloth и т. д.

Эволюция космоцератид является быстрой и непрерывной. Это блестяще доказал Бринкманн (R. Brinkmann, 1929a, рис. 20) в своей монографии о космоцератидах Петербороу Англии. Так, например, изучая филогене-

тическое увеличение ребристости по отношению к наружным бугоркам в тринадцатиметровой толще для одного ряда подрода *Kosmoceras* s. str. при построении графика, он обнаружил скачок на расстоянии 1093,5 см от подошвы и связал его с перерывом в осадконакоплении. Раздвинув графики, так что их можно было соединить прямой линией, он рассчитал, что длительность перерыва соответствует времени, при котором мог образоваться слой толщиной в 80 см. Дальнейшие исследования подтвердили предположения Бринкманна (A. Legman, 1965).

Таким образом, изучение космоцератид дает блестящие примеры плавного перехода одного вида в другой. Именно это обстоятельство делает необходимым отказаться от присвоения видового названия каждому найденному экземпляру. Точное видовое определение, как справедливо указывает Тентан (H. Tintant, 1963, стр. 428) в своей капитальной монографии о космоцератидах, возможно только по совокупности форм, найденных в одном слое.

### в) Надсемейство **HAPLOCERATOIDEA**

Семейство **OPPELIIDAE** Bonarelli, 1894

Подсемейство *HECTICOCERATINAE* Spath, 1925

В келловейских отложениях Кавказа широкое развитие получили оппелииды, однако встречаются здесь главным образом представители подсемейства *Hecticoceratinae*.

На основании изучения онтогенеза отдельных морфологических структур представителей подсемейства *Hecticoceratinae*, а также, используя наблюдения других исследователей, мы пришли к выводу, что данное подсемейство должно включать следующие роды: *Eohecticoceras* Zeiss, *Prohecticoceras* Spath, *Hecticoceras* Bonarelli (с подродами *Hecticoceras* s. str. Bonarelli, *Chanasia* Rollier, *Bonarellites* Elmi), *Putealicerias* Buckman (с подродами *Putealicerias* s. str., Buckman, *Zietenicerias* Zeiss), *Lunuloceras*, Bonarelli (с подродами *Lunuloceras* s. str., Bonarelli, *Sublunuloceras* Spath), *Jeanneticeras* Zeiss, *Brightia* Rollier.

История изучения, систематика, ревизия и описание таксонов даны нами в работе, опубликованной в 1975 году (Т. А. Ломинадзе, 1975а). Ниже предлагается лишь диагноз данного подсемейства и рассматриваются филогенетические связи гектикоцератин.

Подсемейство *HECTICOCERATINAE* Spath, 1925

Диагноз. Раковины от дисковидной до шайбообразной формы. Бока уплощенные. Обороты от полуэволютных до инволютных. Пупок от узкого до умеренно широкого. Скульптура состоит из коротких внутренних и многочисленных, часто серпообразно изогнутых, наружных ребер. Иногда присутствуют боковые и наружные бугорки. Брюшная сторона узкая.

Киль постоянно присутствует на внутренних оборотах, а на последнем обороте часто исчезает. Лопастные линии у всех представителей данного подсемейства проходят стадию  $(V_1V_1)U^1U^2U^3\dot{U}^4I_1I_2D$ . Характерной чертой является наличие очень короткой лопасти V и двураздельной внутренней боковой лопасти I ( $I_1I_2$ ).

Сравнения. Наиболее близким подсемейством является *Oppeliinae* Bonarelli, 1894. Однако представители сравниваемого подсемейства имеют более инволютные обороты, узкий пупок, простую скульптуру, а также более шести умбиликальных лопастей на внешней стороне оборота.

Родовой состав. *Eohecticoceras* Zeiss, 1959; *Prohecticoceras* Spath, 1928; *Hecticoceras* Bonarelli, 1894; *Putealicerias* Buckman, 1922; *Lunuloceras* Bonarelli, 1894; *Jeanneticeras*, Zeiss, 1956; *Brightia* Rollier, 1922.

Географическое распространение. Представители подсемейства *Hecticoceratinae* встречаются во всех частях света.

Геологический возраст. Бат-оксфорд.

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Вопрос о происхождении и систематическом положении подсемейства *Hecticoceratinae* всеми исследователями решается однозначно. Данное подсемейство произошло от *Oppeliinae* и должно быть включено в семейство *Oppeliidae*.

Сравнение онтогенеза скульптуры раковины, лопастной линии и формы поперечного сечения (принимая во внимание их стратиграфическую преемственность) приводит нас к выводу о правильности такого предположения (Т. А. Ломинадзе, 1966б, 1975а).

Онтогенез лопастной линии рода *Oppelia* на примере *Oppelia* ex gr. *subradiata* (Sow.) был изучен Н. В. Безносовым (1960, рис. 8) и Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1963, рис. 211). Представители этого рода в процессе онтогенеза проходят стадию, характерную для всего семейства *Oppeliidae* (включая подсемейство *Hecticoceratinae*)— $(V_1V_1)UU^1U^2U^3:\dot{U}^4I_1I_2D$ , однако в дальнейшем образуются еще многочисленные умбиликальные лопасти. Конечная формула:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4U^6U^8U^{10}:U^9U^7U^5I_1I_2D$ .

Другой представитель оппелиид—род *Paroecotraustes* (O. Schindewolf, 1963, рис. 212) развивается по типу  $(V_1V_1)U\dot{U}^1ID$  —  $(V_1V_1)UU^1U^2:I_1I_2D$  —  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3:U^4I_1I_2D$ , однако в дальнейшем в отличие от гектикоцератин лопасть  $U^4$  смещается на внутреннюю сторону и конечная формула лопастной линии принимает вид:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^5U^6:U^4I_1I_2D$ .

У рода *Oxicerites* Rollier (O. Schindewolf, 1963, рис. 214) развитие линии в онтогенезе идет по типу:  $(V_1V_1)U\dot{U}^1ID$  —  $(V_1V_1)UU^1U^2:I_1I_2D$  —  $(V_1V_1)U^1U^2U^3:U^4I_1I_2D$  —  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^5:U^4I_1I_2D$  —

$(V_1V_1)U^1U^2U^3U^5U^7:U^6U^4I_1I_2D$

Сопоставляя план развития лопастной линии у представителей родов *Oppelia*, *Parocotraustes*, *Oxycerites* (подсемейство *Oppeliinae*), с одной стороны, и представителей *Necticoseratinae* с другой мы видим, что в процессе онтогенеза и *Oppeliinae* и *Necticoseratinae* проходят стадию, соответствующую формуле лопастной линии:  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3\dot{U}^4I_1I_2D$ . Однако у гектикоцератин деление внутренней боковой лопасти I на две части ( $I_1I_2$ ) начинается на более ранних диаметрах; кроме того, на внешней стороне оборота у гектикоцератин имеется не более шести умбиликальных лопастей, тогда как у представителей подсемейства *Oppeliinae* количество таковых всегда больше.

На внутренней стороне оборота у гектикоцератин присутствуют, главным образом, две внутренние боковые ( $I_1I_2$ ) и дорсальная (D) лопасти и лишь у представителей *Brightia* и *Putealicerias* на внутренней стороне имеется очень маленькая лопасти  $U^5$ . У оппеллии же большей частью на внутренней стороне, кроме двух внутренних боковых ( $I_1I_2$ ) и дорсальной (D) лопастей, имеются еще три умбиликальные лопасти. Лишь у рода *Parocotraustes*, так же как и у некоторых гектикоцератин, на внутреннюю сторону оборота смещается одна умбиликальная лопасть, но не  $U^5$  т. е. последняя для гектикоцератин в процессе онтогенеза, а  $U^4$  после которой на внешней стороне оборота возникают еще лопасти  $U^5$  и  $U^6$ .

Онтогенетическое развитие лопастной линии гектикоцератин изучали Шиндевольф (O. Schindewolf, 1963, стр. 370) и Пальфрамман (D. Palframan, 1969, стр. 139). Результаты наших исследований вполне совпадают с таковыми этих исследователей.

Таким образом, гектикоцератинны возникли от оппелиин путем утраты нескольких пупковых лопастей.

Дальнейшее развитие гектикоцератин идет, вероятно, по направлению *Ochetoceratinae*, *Distichoceratinae* и *Taramelliceratinae*.

Изучение развития лопастной линии в онтогенезе у представителей подсемейства *Ochetoceratinae* было проведено Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1963, рис. 225—227) на примере *Campylites delmontanus* (Opp.) и *C. cf. villersi* (Roll.).

Развитие лопастной линии рода *Campylites* происходит по типу  $(V_1V_1)UU^1ID - (V_1V_1)UU^1:I_1I_2D - (V_1V_1)UU^1U^2U^3\dot{U}^4I_1I_2D - (V_1V_1)UU^1U^2U^3U^5:I_1I_2D$ . Сравнивая план развития лопастной линии в онтогенезе с таковым *Necticoseratinae*, мы видим полную идентичность до стадии, соответствующей формуле  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3\dot{U}^4I_1I_2D$ ; в дальнейшем у *Ochetoceratinae* лопасть  $U^4$  смещается на внутреннюю сторону оборота, а на внешней стороне появляется новая лопасть  $U^5$ .

У *Distichoceratinae* (O. Schindewolf, 1963; стр. 380, рис. 228—229; D. Palframan, 1967 в, стр. 71, рис. 8) развитие лопастной линии в онтогенезе идет тем же путем, что и для гектикоцератин. Например *Distichocegas bipartitum* (Ziet.) развитие представляется следующим образом:

$(V_1V_1)UU^1ID$  —  $(V_1V_1)UU^1:I_1I_2D$  —  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4:U^5I_1I_2D$  —  
 $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4U^7:U^6U^5I_1I_2D$ .

Представитель этого подсемейства, род *Horioceras*, развивается по такому же типу (O. Schindewolf, 1963, рис. 229—230).

Подсемейство *Taramelliceratinae*. Онтогенез лопастной линии был изучен Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1963, стр. 383) и Пальфраммом (D. Palframan, 1966, стр. 290). Развитие идет по типу:  $(V_1V_1)UU^1:I_1I_2D$  —  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4:I_1I_2D$  (род *Taramelliceras*);  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3:U^4I_1I_2D$  (род *Proscaphites*);  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4U^6:U^5I_1I_2D$  (род *Richeiceras*);  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4U^6:U^7U^5I_1I_2D$  (род *Creniceras*).

Таким образом, для рассмотренных групп аммонитов характерна сходная последовательность вычленения умбиликальных лопастей до стадии, соответствующей формуле  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4I_1I_2D$  и двучленное деление внутренней боковой лопасти I. Кроме того, у всех этих групп в процессе онтогенеза вентральная лопасть укорачивается и в конечных стадиях V всегда значительно короче умбиликальной лопасти U, лопасть U<sup>3</sup> всегда находится на внешней стороне оборота.

Эти признаки позволяют объединить эти подсемейства в семейство *Oppeliidae*.

Онтогенез других структур был изучен Пальфраммом (D. Palframan, 1966, 1967б) для подсемейств *Distichoceratinae* и *Taramalliceratinae*. Пальфраммом (D. Palframan, 1969) и Т. А. Ломинадзе (1975а) для подсемейства *Necticoceratinae*.

По всем основным морфологическим признакам все представители этих подсемейств на начальных стадиях развития не отличаются друг от друга. Даже размеры протоконха, приведенные в работах Пальфрамма, очень близки.

Размеры протоконха		
Р о д	Д	Т
<i>Taramelliceras</i>	0,27—0,30	0,38—0,42
<i>Creniceras</i>	0,28—0,30	0,40—0,42
<i>Distichoceras</i>	0,27—0,29	0,44—0,48
<i>Horioceras</i>	0,24—0,30	0,40—0,48
<i>Brightia</i>	0,30—0,36	0,41—0,50

Большинство исследователей семейства *Oppeliidae* включают в надсемейство *Narloceratoidea*. По данным Шиндевольфа (O. Schindewolf, 1963) данное надсемейство объединяет формы с довольно отчетливым килем и серповидными ребрами; лопастная линия с многочисленными умбиликальными лопастями, лопасть U<sup>3</sup> может находиться как на внешнем, так и на внутреннем краях; внутренняя боковая лопасть не расщепленная.

Семейство *оппелиид* данный автор относит к надсемейству *Hammatoceratoidea* на основании якобы расщепленной внутренней боковой лопасти.

Мы не разделяем точку зрения Шиндевольфа относительно отнесения *Oppeliidae* к надсемейству *Hammatoceratoidea*. По данным самого Шиндевольфа последнее надсемейство объединяет группы с сильно расщепленной внутренней боковой лопастью, а лопасть  $U^3$  большей частью находится на внутренней стороне оборота.

Как было показано, у оппелиид (включая подсемейство гектикоцератин) умбиликальная лопасть  $U^3$  находится на внешней стороне оборота, а внутренняя боковая лопасть разделена лишь на две части.

Как справедливо указывают Кулманн и Видманн (J. Killmann, J. Wiedmann, 1970, стр. 15), между расчлененной и нерасчлененной внутренней боковой лопастью наблюдается сильное колебание и что вторично возникшая нерасчлененная внутренняя боковая лопасть может расчленяться снова. Мы вполне согласны с этим заключением. Такая картина наблюдается в многочисленных филогенетических ветвях.

По нашему мнению, надсемейство *Harloceratoidea* объединяет два семейства: *Harloceratidae* и *Oppeliidae*. Семейство *Harloceratidae* (с подсемействами *Strigoceratinae*, *Harloceratinae*, *Phlcticeratinae*, *Mazapilitinae*, *Strebilitinae*) характеризуется нерасчлененной внутренней боковой лопастью, умбиликальные лопасти многочисленные, лопасть  $U^3$  всегда находится на внутренней стороне оборота. Семейство *Oppeliidae* (с подсемействами *Oppeliinae*, *Hecticoceratinae*, *Ochetoceratinae*, *Distichoceratinae*, *Taramelliceratinae*) характеризуются многочисленными умбиликальными лопастями, лопасть  $U^3$  всегда находится на наружной стороне оборота, внутренняя боковая лопасть разделена на две части.

Однако вопрос о происхождении подсемейства *Oppeliinae* и по сей день остается нерешенным. Шиндевольф (O. Schindewolf, 1963) рассматривал как предка *Oppeliinae* представителей подсемейства *Hammatoceratinae*. Изучение онтогенеза лопастной линии представителей данного подсемейства было проведено Н. В. Безносковым (1960, рис. 5) на примере *Hammatoceras* sp. и Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1963, рис. 190—192) на *Hammatoceras insigne* (Ziet.), *H. speciosus* Jeann., *Spinammatoceras pungax* (Vac.).

Из анализа данных этих исследователей следует, что усложненные лопастной линии в онтогенезе у представителей этого семейства происходит путем вычленения умбиликальных лопастей и очень раннего деления внутренней боковой лопасти на две части. Как уже было показано нами, так же происходит и с представителями семейства *Oppeliidae*, однако у *Hammatoceratinae* в отличие от них лопасть  $U^3$  зарождается на внутренней стороне оборота и только в дальнейшем, в редких случаях, смещается к наружной стороне. Таким образом, единый план развития лопастной линии в онтогенезе позволяет рассматривать представителей подсемейства *Hammatoceratinae*, как непосредственных предков семейства *Oppeliidae*.

Семейство *Harloceratidae*, по-видимому, возникло от других представителей семейства *Hammatoceratidae* с неразделенной на две части внутренней боковой лопастью.

Довольно большой интерес представляют внутрисемействен-

ные филогенетические связи гектикоцератин, основанные на личных наблюдениях и анализе литературного материала.

Как уже было показано, все представители гектикоцератин характеризуются формулой лопастной линии  $(V_1V_1)UU^1U^2U^3\dot{U}^4I_1I_2D$ . Лишь у *Brightia* и *Putealicerias* s. str. с внутренней стороны оборота появляется маленькая лопасть  $U^5$ .

В процессе исторического развития лопастная линия гектикоцератин изменяется незначительно и сохраняет в основном сходные очертания элементов с лопастными линиями своего непосредственного предка — представителей рода *Orpelia*, хотя и утрачивает многочисленные умбиликальные лопасти. Стратиграфически более молодые индивиды имеют более тонкие и стройные элементы по сравнению с индивидами, стратиграфически более древними (Т. А. Ломинадзе, 1966 б).

Эти незначительные изменения, хотя и прослеживаются в процессе филогенеза, однако непригодны ни для систематики, ни для восстановления филогенетических связей изучаемого подсемейства.

Для этих целей нами были использованы, главным образом, скульптура и форма раковины гектикоцератин.

Первый представитель данного подсемейства — род *Eohecticoceras* — начинает свое существование где-то на границе среднего и позднего бата.

В начале позднего бата от него путем уплощения брюшного края раковины и расширения наружных ребер возникает род *Prohecticoceras*. До сегодняшнего дня известно очень мало видов этого рода и поэтому трудно установить точную продолжительность существования *Prohecticoceras*, однако некоторые его представители встречаются и в среднем келловее.

В начале раннего келловоя *Prohecticoceras* дает начало роду *Necticoceras* s. l., который объединяет три подрода *Necticoceras* s. str., *Chanasia* и *Bonarellites*.

У представителей *Chanasia*, который возник в раннем келловее от *Prohecticoceras*, брюшная сторона раковины становится выпуклой, появляется боковая бороздка и расширенные наружные ребра у брюшного края несут бугорки, которые у предковых форм не наблюдаются.

В дальнейшем у представителей *Chanasia*, с одной стороны, внутренние ребра редуцируются и вместо них часто возникают боковые бугорки (под род *Necticoceras* s. str.), а с другой стороны, внутренние ребра сохраняются, но расширенные наружные ребра не несут наружных бугорков (подрод *Bonarellites*).

Именно от *Chanasia* и унаследовали представители подрода *Necticoceras* s. str. боковые бугорки, хотя у упомянутого подрода они не совсем обособлены. В процессе эволюции от *Chanasia* к *Necticoceras* str. s. пупок увеличивается, а высота и толщина оборотов уменьшается.

Во второй половине раннего келловоя у некоторых представителей *Necticoceras* s. str. наружные бугорки исчезают, брюшная сторона раковины несколько округляется и пупок увеличивается, а ребра становятся многочисленными (подрод *Putealicerias* s. str.). Дальнейшее увеличение размеров

пупка и уменьшение как высоты, так и толщины оборотов характеризует подрод *Zieteniceras*, возникший от *Putealiceras* s. str. в конце раннего келловея.

Параллельно с *Hecticoceras* s. str. развивается род *Jeanneticeras*, возникший от него в раннем келловее путем редуцирования боковых бугорков и внутренних ребер.

В начале раннего келловея от *Prohctioceras* возникает род *Lunuloceras* (с подродами *Lunuloceras* s. str. и *Sublunuloceras*).

*Lunuloceras* s. str. возникает от *Prohctioceras* путем утончения скульптуры и ослабления внутренних ребер. У этого подрода наружные ребра тонкие и многочисленные без бугорков, а внутренние или отсутствуют или слабо выражены.

При изучении филогенетического развития данного подрода наблюдается следующая последовательность редукции внутренних ребер. В начале внутренние ребра ослабляются, некоторые из них начинают исчезать, и, наконец, все внутренние ребра редуцируются. В дальнейшем у некоторых лунулоцерасов наружные ребра утолщаются, но никогда не образуют бугорков (подрод *Sublunuloceras*).

В среднем келловее у некоторых представителей *Prohctioceras* вместо грубых внутренних ребер, появляются короткие внутренние ребра, а наружные ребра становятся тонкими и многочисленными (род *Brightia*).

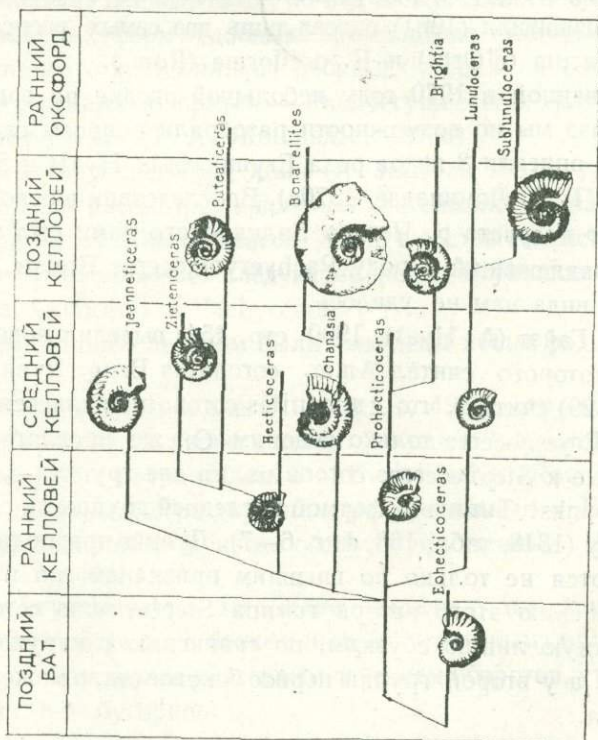


Рис. 51. Схема филогенетического развития подсемейства Hecticoceratinae.

Графически филогенетические связи внутри подсемейства гектикоцератин нами изображены в приведенной схеме (рис. 51).

г) Надсемейство PERISPINCTOIDEA

Семейство PACHYCERATIDAE Buckman, 1918

Подсемейство ERYMNOCERATINAE Lominadze, 1978

История изучения. Представители семейства Pachyceratidae на Кавказе встречаются только в келловейских отложениях Северного Кавказа. Все найденные экземпляры принадлежат родам Erymnoceras Hyatt и Rollierites Jeannel.

Несмотря на то, что эти животные в келловейских отложениях Северного Кавказа встречаются в большом количестве и имеют важное стратиграфическое значение, монографическим изучением этой группы никто не занимался. Имеются лишь упоминания об отдельных видах эримноцерасов в работах стратиграфического характера.

В 1933 году П. К. Чихачев из келловейских отложений Северного Кавказа описал три вида и один новый подвид *Stepheoceras banksi* Sowerby var. *naltschikensis* (nova). Вопросов систематики в своей работе он не касался, однако, видно, что род *Erymnoceras* он не считает самостоятельным, так как описывает все формы под родовым названием *Stepheoceras*.

Н. Г. Химшиашвили (1961) описал лишь два самых распространенных вида — *E. coronatum* (d'Orb.) и *E. doliforme* (Rom.).

В опубликованной в 1970 году небольшой сводке по эримноцерасам Северного Кавказа мы по возможности разобрали вопросы систематики и монографически описали 8 видов рода *Erymnoceras* Hyatt и 5 видов рода *Rollierites* Jeann. (Т. А. Ломинадзе, 1970а). Впоследствии в отложениях позднекелловейского возраста р. Черка Балкарского нами был найден один экземпляр, принадлежащий к роду *Pachyerymnoceras* Breistr., однако определить его до вида нам не удалось.

В 1900 году Гайэт (А. Hyatt, 1900 стр. 454) выделил новый род *Erymnoceras*, типом которого считал *Amn. coronatus* Brug. Дувийе (R. Douvillé, 1912, стр. 29) считает, что *Ammonites coronatus* является типом рода *Stepheoceras*, а *Erymnoceras* только синоним. Он же предлагает разделить формы, относимые к *Stepheoceras coronatus*, на две группы — *Stepheoceras coronatus* и *St. banksi*. Типичной формой последней группы он считает *Amn. banksi* d'Orbigny (1848, табл. 168, фиг. 6—7). Дувийе предполагает, что эти группы отличаются не только по внешним признакам, но и лопастными линиями. По мнению этого автора группа *Stepheoceras coronatus* имеет сложную лопастную линию с узким, по сравнению с наружным, первым боковым седлом, а у второй группы первое боковое седло может быть шире наружного седла.

Необходимо отметить, что название *banksi* было впервые употреблено Соверби (J. Sowerby, 1818, стр. 229, табл. 200) для нижнебайосской формы, которая принадлежит к группе *Teloceras blagdeni*. Для келловейских форм, описанных под названием *banksi* Роман (F. Roman, 1930, стр. 174), совершенно справедливо предложил новое видовое название — *doliforme*. Не-

смотря на это, многие исследователи (П. К. Чихачев, 1933; О. Купп, 1939; К. Аманниязов, 1962б), следуя за Дувийе (R. Douvillé, 1912, стр. 32), продолжали ошибочно относить этот вид к *banksi*.

Роман (F. Roman, 1938, стр. 222) дает довольно ясный диагноз данного рода. Он различает две группы форм у эримноцерасов: 1. Формы с широким пупком и оборотами средней ширины. Тип *Egymnoceras coronatus*. 2. Формы с узким пупком и широкими оборотами. Тип *Egymnoceras doliforme*.

В 1947 году Брейстроффер (M. Breistroffer, 1947, стр. 3) в составе рода *Egymnoceras* s. l. выделил новые подроды *Pachyegymnoceras* Breistr. (тип подрода *Pachyceras jarryi* R. Douvillé, 1912, стр. 37) и *Doliolumites* Breistr. (тип подрода *Stepheoceras doliforme* Roman, 1930, табл. XIII, фиг. 2). Не давая диагнозов для выделенных им новых подродов, Брейстроффер отмечал, что представители подрода *Pachyegymnoceras* в юной стадии имеют эримноцерасовидную форму, а лопастная линия не кадоцератоидная. У представителей подрода *Doliolumites* обороты очень широкие, пупок округлый, второе боковое седло очень широкое.

По нашему мнению, подрод *Doliolumites* Breist. ничто иное, как род *Egymnoceras* Huatt и нет сомнения, что их следует объединить. Что же касается *Pachyegymnoceras* Breist., то он, по-видимому, должен быть сохранен для верхнекембрийских форм подобных эримноцерас, которые имеют незатухающие у пупкового края сильные ребра и бугорки на остром пупковом перегибе внутренних оборотов — *Pachyegymnoceras jarryi* (Douv.), *P. villersense* (Douv.) и др. (Т. А. Ломинадзе, 1970а).

В 1951 году вышел в свет труд Жане (A. Jeannet, 1951), где наиболее полно и детально были рассмотрены вопросы систематики, стратиграфического значения и развития эримноцерасов. Жане в состав семейства *Pachyceratidae* Buckman, 1918 включает следующие роды: *Egymnoceras*, *Egymnocerites*, *Rollierites*, *Cadoceras* и *Pachyceras*.

Как мы видим, данным автором были выделены новые роды *Rollierites* и *Egymnocerites*.

В составе эримноцерасов Жане (A. Jeannet, 1951, стр. 109) выделил три группы форм: 1. Формы с узким пупком. Толщина оборотов значительно больше высоты, ребра двураздельные — *E. doliforme* (Rom.). 2. Формы с пупком средней ширины, ребра двух или трехраздельные — *E. coronatum* (d'Orb.). 3. Формы с широким пупком, обороты уплощенные. Жане назвал их *Rollierites* — *R. genardi* (Nik.).

В составе же *Egymnoceras* s. str. Жане выделяет две группы форм: 1. Формы с широкими оборотами, более или менее угловатым сечением и большими бугорками. 2. Формы с округленным сечением оборотов, утолщенными главными ребрами без бугорков.

Таким образом Жане был первым ученым, который постарался классифицировать эримноцерасов. Главными характерными признаками для классификации он считал: число и положение бугорков, внутренних и наружных ребер, ширину пупка, форму лопастной линии и т. д.

Даже после труда Жана многие ученые не принимали его классификацию и не считали *Rollierites*, *Egumnocerites*, а также *Pachyegumnoceras* самостоятельными систематическими единицами (E. Basse, 1952; G. Westermann, 1956).

Лишь Аркелл (W. Arkell, 1957, стр. 296) принимает *Egumnocerites*, *Rollierites* и *Pachyegumnoceras*, но не как самостоятельные роды, а как подроды *Egumnoceras* s. l., Nyatt.

Интересная работа была опубликована Теобальдом и Барбье (N. Theobald, J. Barbier, 1958). Этими авторами были статистически изучены эримноцерасы из окрестностей Базансона. Изучая изменчивость пупка, высоты и ширины оборота, а также их взаимоотношение, Теобальд и Барбье составили множество графиков, на основании которых были подсчитаны коэффициенты роста пупка, высоты и ширины оборотов. Авторы пришли к выводу, что для всех эримноцерасов окрестностей Базансона средние показатели почти одинаковые (для высоты оборота — 1,7; для ширины — 1,5).

Теобальд и Барбье исследовали также ребра эримноцерасов в ходе их онтогенетического и филогенетического развития. Им были подсчитаны «реберные индексы», а также коэффициент их ветвления.

На основании анализа всех этих статистических данных авторы пришли к выводу, что все экземпляры эримноцерасов, которые были найдены в среднем келловее окрестностей Базансона, принадлежат к одному виду *E. conotatum* (d'Orb.).

В 1962 году Аманниязов (1962б, стр. 139), изучая среднекелловейские эримноцерасы Туаркыра, коснулся в вопроса их систематики. Он в состав рода эримноцерас включает два подрода *Egumnoceras* s. str. и *Rollierites*, относя *Pachyegumnoceras* и *Egumnocerites* к подроду *Egumnoceras* s. l.

Фактически этим можно закончить перечень работ, в которых более или менее затронуты вопросы систематики этой группы аммонитов.

В ранее опубликованной работе (Т. А. Ломинадзе, 1970а) род *Egumnoceras* (с подродами *Egumnoceras* s. str., *Rollierites*, *Pachyegumnoceras*) рассматривался нами в составе семейства *Pachyceratidae*. Однако дальнейшие исследования привели нас к выводу о целесообразности возведения подродов *Egumnoceras* s. str., *Rollierites* и *Pachyegumnoceras* в ранг родов и объединения их в подсемейство *Egumnoceratinae* Lom., 1978.

Следовательно, семейство *Pachyceratidae* включает два подсемейства: *Egumnoceratinae* и *Pachyceratinae*, однако в келловее Кавказа из них встречаются только эримноцератины.

Представители подсемейства *Egumnoceratinae* Lominadze, 1978 отличаются от представителей пахицератин планом развития скульптуры и поперечного сечения. Лопастная линия у этих подсемейств развивается однотипно, однако седло I/D у эримноцератин всегда гораздо шире, чем у пахицератин.

Подсемейство ERYMNOCERATINAE Lominaдзе, 1978

**Д и а г н о з .** Раковины от слабо выпуклых до боченкообразных, с умеренно объемлющими оборотами. Форма сечения оборотов меняется от поперечноовальной до округлой. Пупок ступенчатый, от широкого до средней ширины. Последний оборот часто сужается с боков и раскручивается. Скульптура представлена крупными внутренними и наружными ребрами, которые часто наклонены вперед. Наружные ребра делятся на две, три и иногда на большее количество ветвей. На пупковом перегибе, в местах ветвления ребер в большинстве случаев имеются бугорки. На последнем обороте скульптура часто сглаживается. Лопастная линия в онтогенезе развивается по следующему плану:  $(V_1V_1)UU^1ID - (V_1V_1)UU^1:I_1I_1D - (V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^1U^2\dot{U}^3I_1I_1D$ .

**С р а в н е н и я .** От подсемейства Pachyceratinae Bueck. отличается более широким пупком и оборотами, относительной грубой скульптурой. Кроме того, седло I/D у представителей описываемого подсемейства всегда шире, чем у Pachyceratinae Bueck.

**Р о д о в о й с о с т а в :** Erymnoceras Hyatt, 1900; Rollierites Jeannel, 1951, Pachyerymnoceras Breistroffer, 1947.

**О б щ и е з а м е ч а н и я .** Описание видовых таксонов дается в работе, опубликованной в 1970 году (Т. А. Ломинадзе, 1970а).

**Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е .** Франция, Англия, Швейцария, Венгрия, Саудовская Аравия, Эфиопия, Средняя Азия, Русская платформа, Северный Кавказ.

**Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т .** Средний келловей, реже поздний келловей — ранний оксфорд.

Род Erymnoceras Hyatt, 1900

Erymnoceras: Hyatt, 1900, стр. 580; Roman, 1938, стр. 222 (частично); Jeannel, 1951, стр. 108; Arkell, 1957, стр. 296; Аманниязов, 1962б, стр. 139; Ломинадзе, 1970а, стр. 74.

Stephoceras: R. Douvillé, 1912, стр. 28 (частично); Чихачев, 1933, стр. 20 (частично).

Doliolumites: Breistroffer, 1947, стр. 3

Erymnocerites: Jeannel, 1951, стр. 121; Arkell, 1957, стр. 296.

**Т и п р о д а .** Ammonites coronatus d'Orbigny, (1842—1849, стр. 169, фиг. 1—2). Келловей Франции.

**Д и а г н о з .** Раковина от вздутой до боченковидной формы, с объемлющими оборотами, широкой и хорошо округленной брюшной стороной. Пупок средней ширины, от ступенчатой до воронковидной формы. На пупковом перегибе у большинства форм имеются довольно отчетливые и крупные бугорки. Внутренние ребра толстые, одна-

ко у умбиликального шва несколько затухают. На пупковом перегибе от бугорков отходят 2—3, а иногда и большее количество наружных ребер, между которыми часто присутствуют и промежуточные ребра.

**С р а в н е н и я.** Близким родом является *Pachyceras* Bayle, 1878 (= *Lalandeites* Breistroffer, 1947). Однако названный род имеет овальное поперечное сечение оборотов, узкий пупок и простые ребра, которые на сифональной стороне расширены, а к пупку ослабевают.

От рода *Rollierites* Jeannet, 1951, отличается широкими оборотами, относительно узким пупком и более многочисленными наружными ребрами.

**В и д о в о й с о с т а в.** *E. coronatum* (d'Orb.), *E. doliforme* (Rom.) *E. voutense* Jeann., *E. baylei* Jeann., *E. coronoides* (Quenst.) *E. nodosum* Roll., *E. schloenbachi* (Rom.), *E. ajax* (d'Orb.), *E. leuthardi* Roll., *E. argoviense* Jeann., *E. greppini* Roll., *E. bernrichtense* (Kuhn), *E. avarense* Lom., *E. golothlense* Lom., *E. chikhachevi* Amann., *E. philbyi* Ark., *E. triplicatum* (Till.).

**Общие замечания.** Автором типового вида рода *Egumnoceras* — *Ammonites coronatus* по нашему мнению, должен считаться Орбиньи (A. d'Orbigny, 1842—1849), а не Брюгьер (H. Bruguiere, 1789). Несмотря на то, что этот вид впервые был описан именно этим исследователем, его описание неудовлетворительное, а изображения отсутствуют, Орбиньи же дал довольно полное описание и хорошие изображения.

По форме раковины среди эримноцерасов можно выделить две группы: первая группа объединяет формы с умеренной шириной оборотов и широким пупком — *E. coronatum* (d'Orb.) и вторая группа с широкими оборотами и относительно узким пупком — *E. doliforme* (Rom.).

**Географическое распространение.** Представители данного рода встречаются во Франции, Германии, Швейцарии, Турции, Саудовской Аравии, на Северном Кавказе, Русской платформе и Мангышлаке.

**Геологический возраст.** Средний келловей.

#### Род *Rollierites* Jeannet, 1951

*Rollierites*: Jeannet, 1951, стр. 124; Arkell, 1957, стр. 297; Аманниязов, 1926б, стр. 139; Ломинадзе 1970а, стр. 85.

**Тип рода:** *Stephanoceras genardi* Nikitin (1881, стр. 120, табл. IV фиг. 24а, б). Средний келловей Русской платформы.

**Диагноз.** Раковина средней толщины с эволютными и относительно уплощенными оборотами. Сечение оборотов округлое, часто формы овала, вытянутого в высоту. Ребра на внутренних оборотах раковины тонкие, а во взрослой стадии становятся более грубыми и наклонены к устьевому направлению. Пупок широкий, ступенчатый. Пупковый край округленный без ясно выраженных бугорков. За пупковым перегибом внутренние ребра делятся на две, три и очень редко на большее количество ветвей.

**Сравнения.** От рода *Eugynoceras* Hyatt, 1900, описываемый подрод отличается относительно уплощенными оборотами и более широким пупком.

Род *Tornquistes* Lemoine, 1910, имеет более толстые обороты и более малочисленные, как внутренние, так и наружные ребра.

**Видовой состав.** *R. renardi* (Nik.), *R. minuendum* Roll., *R. tuba* Roll., *R. dimidiatum* Roll., *R. tenue* Roll., *R. romani* Jeann., *R. richei* Jeann., *R. tsudakharensis* Lom., *R. turkmenense* Amann.

**Общие замечания.** Этот род был выделен Жане на основании форм найденных в келловее Херцнаха (Швейцария) и ошибочно отнесенных Ролье к роду *Tornquistes*.

**Географическое распространение.** Представители данного рода встречаются в Швейцарии, Франции, Туаркыре, на Мангышлаке, Русской платформе и Северном Кавказе.

**Геологический возраст.** Средний келловей.

### Род *Pachyerymnoceras* Breistroffer, 1947

*Pachyerymnoceras*: Breistroffer, 1947, стр. 3; Arkell, 1957, стр. 296; Zeiss, 1974, стр. 273.

**Тип рода.** *Pachyceras jarryi* R. Douvillé, (1912, стр. 37, табл. 1 фиг. 10), Франция, поздний келловей.

**Диагноз.** Раковина средней толщины с инволютными оборотами. Последний оборот сужается с боков. Сечение овальное. Внутренние обороты очень широкие и низкие. Брюшной край округленный. Пупок относительно узкий с отвесными стенками. Ребра грубые и радиальные. На последнем обороте внутренние ребра не затухают и за пупковым перегибом делятся на две-три ветви.

**Сравнения.** От рода *Eugynoceras* Hyatt отличается более уплощенными оборотами, узким пупком и грубой скульптурой.

От *Pachyceras* Bayle отличается относительно широкими оборотами, более широким пупком и наличием грубых внутренних ребер.

**Видовой состав.** *P. jarryi* (R. Douv.), *P. jarryi ethiopicum* Zeiss, *P. dorothea* (Spath), *P. imlayi* Zeiss.

**Общие замечания.** *Pachyerymnoceras* установлен Брейстроффером (M. Breistroffer, 1947). Этот исследователь не дает диагноза нового таксона, однако указывает, что внутренние обороты похожи на таковые рода *Eugynoceras*, а лопастная линия не кадоцератоидная. Как указывает Цейсс (A. Zeiss, 1974), морфологически и филогенетически *Pachyerymnoceras* стоит между родами *Eugynoceras* и *Pachyceras*.

**Географическое распространение.** Представители данного рода встречаются во Франции, Саудовской Аравии, Эфиопии, Индии и на Северном Кавказе.

**Геологический возраст.** Средний — поздний келловей.

Первым ученым, который коснулся вопроса о происхождении эримноцесаров был Хайэтт (A. Hyatt, 1877, стр. 367).

По мнению этого исследователя, у *St. coronatus* сохраняется грубый характер первичных ребер и бугорков *St. blagdeni*, однако брюшная сторона становится выше, а пупок уже по сравнению с предковым видом. Тенденция некоторых предковых видов к сужению оборотов сильно выражена у *St. coronatus* и становится характерной чертой для него. Эта тенденция сопровождается и абсорбцией бугорков и ребер во взрослой стадии развития. Эти изменения по мнению автора регрессивны в том смысле, что «формы получаются маленьких размеров и с менее сложной скульптурой».

По Хайэтту, предками форм типа *St. coronatus* являются *St. blagdeni*.

Такого же мнения придерживается и Море (L. Moret, 1953, стр. 505). Он считает, что *Cardioceratidae* и *Egumnoceras* происходят от *Teloceras blagdeni*, который характерен для байосских отложений.

Род *Pachyceras* Bayle, 1878, Дувийе (R. Douvillé, 1912) рассматривал как прямой потомок рода *Stepheoceras* Buckman, 1918 и оба рода включал в семейство *Cardioceratidae*.

Бакмен (S. Buckman, 1918, стр. XIII) установил семейство *Pachyceratidae* и включил в него роды *Egumnoceras*, *Pachyceras*, *Tornquistes*, а также *Macrocephalites*. Происхождение этого семейства он связывал со стефаноцератидами.

Спэт (L. Spath, 1928) семейство *Pachyceratidae* ограничил двумя родами *Egumnoceras* и *Pachyceras*, а *Tornquistes* и «поздние макроцефалитиды» объединил в семейство *Mayaitidae*. Он же (L. Spath, 1924, стр. 9; 1933, стр. 676) считал, что как *Pachyceratidae*, так и *Mayaitidae* родственны бо-реальным кадоцератидам.

Вестерманн (G. Westermann, 1956, стр. 263—264, приложение 2) подсемейство *Pachyceratinae* (с родами *Pachyceras* Bayle, 1878; *Egumnoceras* Hyatt, 1900; *Tornquistes* Lemoine, 1910) включает в семейство *Cardioceratidae*. Этот исследователь хотя и не касается отдельно вопроса происхождения *Pachyceratinae*, однако из филогенетической схемы, которая дана им в этой работе, видно, что предками *Pachyceratinae* он считает представителей *Macrocephalitinae*, а *Tulitidae*, по его мнению, совершенно отдельная ветвь, происходящая от представителей *Sphaeroceras*.

Вряд ли можно согласиться с Вестерманном в том, что он *Pachyceras*, *Egumnoceras* и *Tornquistes* включает в семейство *Cardioceratidae*, так как пути развития лопастных линий и скульптуры у них совершенно разные.

Н. Т. Сазонов (1957, стр. 99—100, фиг. 10) так же как и Вестерманн, считает, что *Pachyceratidae* произошли от представителей семейства *Macrocephalitidae*.

Названный исследователь (1955, 1957, стр. 96) выделил из надсемейства *Stephanoceratoidea* самостоятельное надсемейство *Macrocephalitoidea*, объединив в нем три семейства — *Macrocephalitidae*, *Cardioceratidae*, *Pa-*

chyceratidae, филогенетическое развитие которых по мнению Н. Т. Сазонова является единым.

Н. Т. Сазонов считает, что лопастная линия у всех представителей надсемейства построена по одному типу: наружная лопасть симметричная и немного короче первой боковой лопасти. Лопастей хорошо развиты. Первая боковая лопасть несколько уже наружного седла.

Мы писали (Т. А. Ломинадзе, 1967, стр. 36), что недостаточная изученность семейств, входящих в новое надсемейство, не позволяет нам согласиться с мнением Н. Т. Сазонова. Однако сегодня уже определенно можно сказать, что попытка данного автора является неудачной. Пахицератиды ничего общего не имеют с семействами Macrocephalitidae и Cardioceratidae.

Неприемлемой является и схема филогенетического развития надсемейства Macrocephalitaceae Sazonov, 1955, из которой видно, что три рода — Pachyceras, Egmopoceras и Tornquistes, которые объединены в семейство Pachyceratidae Вискман, являются консервативной ветвью, отделившейся от семейства Macrocephalitidae (Н. Т. Сазонов, 1957, стр. 100).

Аркелл (W. Arkell, 1950), Pachyceratinae включает в состав семейства Cardioceratidae, однако впоследствии (1957, стр. 296) снова возвел его в ранг семейства.

Он же (W. Arkell, 1957, стр. 296), давая диагноз семейства Pachyceratidae, указал, что внутренние обороты его представителей макроцефалитовидные. В то же время при описании рода Egmopoceras отмечает, что внутренние обороты представителей этого рода сходны с Tulites и Teloceras. Однако нами уже была сделана попытка доказать, что макроцефалитиды и тулитиды довольно далеки друг от друга филогенетически (Т. А. Ломинадзе, 1967).

Как видно из схемы филогенетического развития Stephanoceratoidea, прямыми предками Pachyceratidae по Аркеллу являются представители семейства Tulitidae.

Такого же мнения придерживается Калломон (J. Callomon, 1963, стр. 32) и Шиндевольф (O. Schindewolf, 1965, стр. 451).

У рода Pachyceras по Шиндевольфу строение лопастной линии довольно простое. Маленькая лопасть  $U^1$  лежит на шве. При развитии лопастной линии  $U^1$  перемещается к наружной стороне, а у умбиликального шва закладывается новая лопасть  $U^2$ .

Сильней деформации подвержена внутренняя боковая лопасть I, которая в ходе онтогенеза разветвляется на две довольно глубокие лопасти —  $I_1 I_1$ . Вторая внутренняя боковая лопасть  $I^2$  в вершине седла I/D, в отличие от большинства стефанцератидей, у пахицератид, так же как и у тулитид, не образуется.

По Шиндевольфу у Stephanoceratidae и Tulitidae замечается регрессивное развитие лопастной линии и тенденция к ее упрощению и дифференциации. Геологически в более поздних формах такая же картина наблюдается у представителей семейства Pachyceratidae.

Таким образом, по Шиндевольфу предками Pachyceratidae являются представители семейства Tulitidae, а филогенетический ряд выглядит следующим образом: Hammatoceratidae — Sphaeroceratidae — Tulitidae — Pachyceratidae.

Такого же мнения придерживается и Тиери (J. Thierry, 1975, 1976). По мнению этого исследователя, предков пахицератид надо искать среди тулитид, у которых, так же как и у пахицератид, на внутренней стенке раковины не возникает вторая внутренняя боковая лопасть ( $I^1$ ).

Совершенно иное мнение высказал Вестерманн (G. Westermann, 1964 стр. 6, рис. 1). По его мнению пахицератиды обладают планулятным типом перегородок, т. е. имеет единственную седельную ось (VU—DI), в то время как булатные септы имеют кроме того законченную лопастную ось и законченную наружную седельную ось.

У лопастной линии планулятного типа лопасть  $U^1$  и седло  $U/U^1$  всегда, маленьких размеров. Кроме того, шовная лопасть у пахицератид всегда не супсесивная.

В отличие от пахицератид стефанцератиды имеют супсесивную лопастную линию и апланулятный тип перегородок.

В этом отношении пахицератиды, по мнению Вестермана, наиболее близки связаны с перисфинктидами и с их батско-келловейской ветвью Zigzagiceratinae — Proplanulitinae и что Pachyceratidae надо исключить из Stephanoceratoidea и перенести в Perisphinctoidea.

Таким образом, как видно из рассмотренной литературы, за исключением Вестерманна (G. Westermann, 1964), который включает пахицератид в надсемейство Perisphinctoidea и связывает их происхождение с батско-келловейской ветвью Zigzagiceratinae — Proplanulitinae, почти все исследователи считают предками пахицератид представителей стефанocerатидей: Stephoceras (или Stephanoceras) — Дувийе (R. Douvillé, 1912), Бакмен (S. Buckman, 1918); Teloceras — Хайэтт (A. Hyatt, 1877), Море (A. Moret, 1953); Cadoceras — Спэт (L. Spath, 1924); Macrocephalitidae — Вестерманн (G. Westermann, 1956), Н. Т. Сазонов (1955, 1957); Tulitidae (в составе надсемейства Stephanoceratoidea) — Аркелл (W. Arkell, 1957), Калломон (J. Callomon, 1963a), Шиндевольф (O. Schindewolf, 1965), Т. А. Ломинадзе, (1969, 1970a), Тиери (J. Thierry, 1975).

Как показало изучение онтогенетического развития лопастной линии, у Erymposeras и Pachycerymposeras, усложнение линии происходит за счет вычленения умбиликальных лопастей, однако ни одна из них в процессе онтогенеза не расчленяется. Не возникает у них и вторая боковая лопасть  $I^1$ . Лопасть I разделена на две равные части —  $I_1 I_1$ . Последняя лопастная линия имеет восемь лопастей:  $(V_1 V_1)(U_2 U_1 U_2)U^1 U^2 (U^3) I_1 I_1 D$ .

Развитие лопастной линии у представителей рода Pachyceras было изу-

чено Шиндевольфом (O. Schindewolf, 1965, стр. 451—454, рис. 266—268). Этим исследователем дан рисунок развития лопастной линии в онтогенезе у видов *Pachyceras jarroyi* (Douv.), *Pachyceras crassum* (Douv.), *P. lalandeanum* (d'Orb.).

У последнего вида онтогенез лопастной линии был довольно детально изучен также и Тиери (J. Thierry, 1975, рис. с). Исходя из рисунка, предложенного Тиери, можно заключить, что ход развития линии идет аналогичным с *Egumposeras* путем и формула имеет вид:  $(V_1 V_1)(U_2 U_1 U_2)U^1 U^2 (\dot{U})^3 I_1 I_1 D$ , Единственное различие состоит в том, что у *P. lalandeanum* (d'Orb.) лопасть  $U^2$  возникает до деления лопасти I на две части (хотя на рисунке 267 работы Шиндевольфа у вида *P. crassum* Douv. эта лопасть возникает после деления лопасти I).

Лопастную линию пахицератид изучали также Дувийе (R. Douvillé, 1912)—роды *Pachyceras* и *Egumposeras*, Теобальд и Барбье (N. Theobald, J. Barbier, 1958) — род *Egumposeras*. Однако эти исследователи ограничивались зарисовками лишь внешних отрезков последних линий.

Сравнение планов развития лопастной линии представителей подсемейства *Egumposeratinae* и *Pachyceratinae* показывает полное их тождество. Пожалуй, единственным различием между линиями на последних оборотах является то, что седло I/D представителей эримноцератин гораздо шире, чем у пахицератин (Т. А. Ломинадзе, 1976).

Таким образом, развитие лопастной линии у представителей семейства *Pachyceratidae* протекает по формуле  $(V_1 V_1)(U_2 U_1 U_2)U^1 U^2 (\dot{U})^3 I_1 I_1 D$ .

Как известно, для большинства стефаноцератоидей характерно очень раннее возникновение второй боковой лопасти  $I^1$  и усложнение лопастной линии за счет внутренних боковых лопастей. Представители надсемейства *Cardioceratoidea*, так же как и стефаноцератоиды, характеризуются очень ранним возникновением второй боковой лопасти  $I^1$ , однако в отличие от стефаноцератоидей в этой группе аммонитов усложнение линии достигается за счет вычленения пупковых лопастей.

Сопоставляя процесс развития лопастной линии кардиоцератоидей и пахицератид мы видим довольно резкие различия. Так, например, у обеих групп аммонитов усложнение линии в онтогенезе происходит за счет пупковых лопастей, однако у пахицератид усложнение линии заканчивается в момент возникновения на пупковом шве лопасти  $U^3$ , тогда как у кардиоцератоидей возникает еще и лопасть  $U^4$ , а иногда и  $U^5$ . Кроме того, у некоторых представителей этого надсемейства  $U^3, U^4, U^5$  делятся на две симметричные лопасти. Однако основное отличие состоит в том, что у пахицератид в процессе онтогенеза в вершине седла I/D не возникает характерная для стефаноцератоидей и кардиоцератоидей вторая внутренняя боковая лопасть  $I^1$ , в внутренняя боковая лопасть I делится на две части ( $I_1 I_1$ ).

По плану развития лопастной линии пахицератиды наиболее близко стоят к надсемейству *Perisphinctoidea* и, по всей вероятности, должны быть включены в это надсемейство (Т. А. Ломинадзе, 1976).

Таким образом, мнение Вестерманна (G. Westermann, 1964), основанное на изучении перегородок пахицератид, что семейство Pachyceratoidea надо исключить из состава надсемейства Stephanoceratoidea и перенести в Perisphinctoidea, подтверждается и изучением онтогенетического развития лопастной линии представителей этого семейства.

Многие исследователи предками пахицератид считают представителей семейства Tulitidae (O. Schindewolf, 1965; J. Thierry, 1975, 1976 и др.). У тулитид, так же как и у пахицератид, в процессе онтогенетического развития лопастной линии не возникает характерная для стефанocerатоидей и кардиоцератоидей вторая внутренняя боковая лопасть I<sup>1</sup>. На этом основании Н. В. Безносков (1960), по нашему мнению, совершенно справедливо поставил под сомнение принадлежность тулитид к надсемейству Stephanoceratoidea (включая Cardioceratoidea). Впоследствии Хан (W. Hahn, 1971) включил тулитиды в состав надсемейства Perisphinctoidea.

В нашем распоряжении имеются представители рода Bullatimorphites семейства Tulitidae из батских отложений Нахичеванской АССР, которые к сожалению, ввиду плохой сохранности не поддаются онтогенетическому изучению.

Онтогенетическое развитие лопастной линии тулитид изучали Вестерманн (G. Westermann, 1956) и Шиндевольф (O. Schindewolf, 1963, рис. 248, 263). Рассматривая рисунки хода онтогенеза лопастной линии тулитид, мы видим, что в отличие от пахицератид у них внутренняя боковая лопасть I не разделяется. Кроме того (O. Schindewolf, 1965, рис. 263), пупковая лопасть U<sup>2</sup> у тулитид (Bullatimorphites hanpoveranus Roem.) делится на две симметричные лопасти U<sup>2</sup><sub>1</sub>U<sup>2</sup><sub>1</sub>, одна из них смещена к внутренней стороне, а другая к наружной. То же самое происходит и с пупковой лопастью U<sup>3</sup>. В дальнейшем на шве образуется еще одна, не вполне обоснованная лопасть (U<sup>4</sup>). Формула лопастной линии может быть представлена следующим образом  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^4U^2U^3I_1I_1D$ .

Таким образом, сравнивая ход онтогенеза тулитид с таковым пахицератид мы видим довольно резкие отличия: у тулитид внутренняя боковая лопасть не делится на две части, лопасти U<sup>2</sup> и U<sup>3</sup> разделены на две симметричные лопасти, а U<sup>4</sup> сидит на шве.

Различия в стадиях онтогенеза лопастной линии делают невозможным связать пахицератиды и тулитиды филогенетически.

По развитию лопастной линии в онтогенезе представители пахицератид наиболее близко стоят к филогенетической ветви Zigzagiceratinae — Grossouvriinae — Proplanilitinae (надсемейство Perisphinctoidea, семейство Perisphinctidae). Все представители этих подсемейств/(объемы подсемейств: Zigzagiceratinae Buckman, 1920 и Grossouvriinae Spath, 1931—по Мангольду (C. Mangold, 1970); Proplanilitinae Buckman, 1921—по Спэту (L. Spath, 1931)/в ходе онтогенетического развития лопастной линии проходят стадию  $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^4U^2U^3I_1I_1D$ , характерную для пахицератид, однако в дальнейшем у зигзагицератин лопасть U<sup>3</sup> делится на две симметричные лопасти U<sup>3</sup><sub>1</sub>:U<sup>3</sup><sub>1</sub> и на внешней стороне раковины иногда появляются лопасти U<sup>4</sup> и U<sup>5</sup>.

У пропланулитин в свою очередь и лопасть  $U^4$  делится на две симметричные лопасти  $U^4_1:U^4_1$  (А. А. Шевырев, 1960; O. Schindewolf, 1966).

Единый план развития лопастной линии в онтогенезе позволяет рассматривать пахицератид как боковую ветвь, отходящую от *Proplanulitinae* в среднем келловее. К сожалению, недостаточная изученность представителей этих подсемейств не дает возможности назвать какой-нибудь определенный род как исходную форму семейства *Pachyceratidae* (рис. 52).

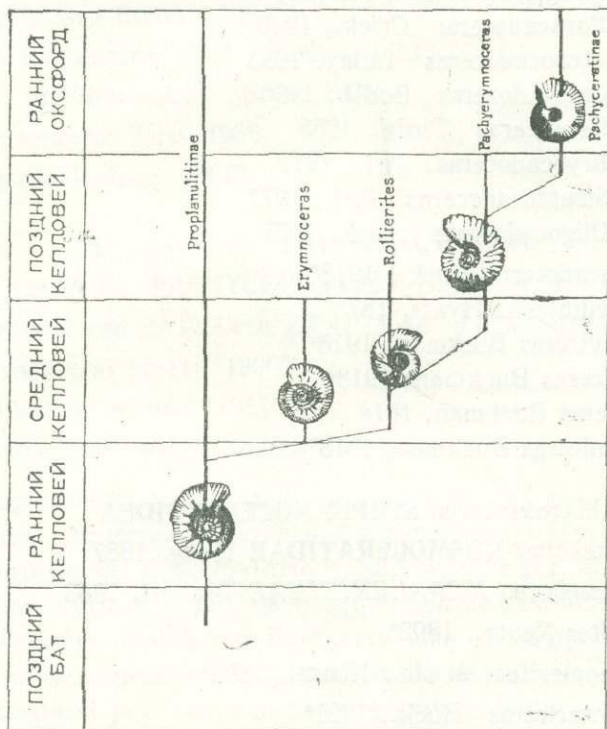


Рис. 52. Схема филогенетического развития подсемейства *Egmoceratinae*.

Таким образом, суммируя материал, изложенный выше, а также опубликованный нами ранее (Т. А. Ломинадзе, 1967 — 1980), мы пришли к следующим выводам:

1. Систематика исследуемых групп, основанная на изучении онтогенетической изменчивости и морфо-функционального анализа внутренних и наружных признаков раковины келловейских аммонитид, представляется в следующем виде:

#### Надсемейство **CARDIOCERATOIDEA**

##### Семейство **MACROCEPHALITIDAE** Buckman, 1920

Род *Macrocephalites* Zittel, 1884\*

Род *Indocephalites* Saph, 1928\*

Род *Lilloetia* Crickmay, 1930

Род *Pleurocephalites* Buckman, 1922\*

Род *Kamptokephalites* Buckman, 1922\*

Род *Dolikephalites* Buckman, 1923\*

Семейство **CARDIOCERATIDAE** H. Douvillé, 1980

Подсемейство *CADOCERATINAE* Hyatt, 1900

Род *Cadoceras* Fisch., 1881\*

Подроды *Cadoceras* s. str., Fischer, 1881\*

*Paracadoceras* Crick., 1930

*Stenocadoceras* Imlay, 1953

*Catacadoceras* Bodil., 1960

*Rondiceras* Troiz., 1955

*Bryocadoceras* Mel., 1977

*Streptocadoceras* Mel., 1977

*Oligocadoceras* Muel., 1977

Род *Pseudocadoceras* Buck., 1918\*

Род *Quenstedtoceras* Hyatt, 187\*

Род *Longaeviceras* Buckman, 1918

Род *Eboraciceras* Buckman, 1918\*

Род *Propticeras* Buckman, 1918

Род *Vertumniceras* Buckman, 1918\*

Надсемейство **STEPHANOCERATOIDEA**

Семейство **KOSMOCERATIDAE** Haug, 1887

Подсемейство *KEPLERITINAE* Tintant, 1963

Род *Keplerites* Neum., 1892\*

Подроды *Keplerites* s. str., Neum., 1892\*

*Gowericeras* Buck., 1921\*

*Seymourites* Kilian et Reboul, 1909

Род *Sigaloceras* Hyatt, 1900\*

Подсемейство *KOSMOCERATINAE* Haug, 1887

Род *Kosmoceras* Waag., 1869\*

Подроды *Kosmoceras* str., Waag., 1869\*

*Gulielmiceras* Buck., 1920\*

Род *Mojarovskia* Nikol., 1956

Надсемейство **HAPLOCERATOIDEA**

Семейство **OPPELIIDAE** Bonarelli, 1894

Подсемейство *HECTICOCERATINAE* Spath, 1925

Род *Eohecticoceras* Zeiss, 1959

Род *Prohecticoceras* Spath, 1928\*

Род *Hecticoceras* Bonar., 1894\*

Подроды *Hecticoceras* Bonar., 1894\*

*Chanasia* Rollier, 1922

*Bonarellites* Elmi, 1967

Род *Putealicerias* Buck., 1922\*

Подроды *Putealicerias* s. str., Buck., 1922\*

*Zietenicerias* Zeiss 1956\*

Род *Lunuloceras* Bonar., 1894\*

Подроды *Lunuloceras* s. str. Bonar., 1894\*

*Sublunuloceras* Spath, 1928\*

Род *Jeanneticeras* Zeiss, 1956

Род *Brightia* Rollier, 1922\*

### Надсемейство PERISPHINCTOIDEA

Семейство PACHYCERATIDAE Buckman, 1913

Подсемейство ERYMNOCERATINAE Lominadze, 1978

Род *Erymnoceras* Hyatt, 1900\*

Род *Rollierites* Jeannet, 1951\*

Род *Pachyerymnoceras* Breistr., 1947\*

2. На основании сравнительно-онтогенетических исследований, произведенных нами, с использованием данных, известных в литературе, исходной формой подсемейства *Cadoceratinae* можно считать род *Agrocephalites*; семейства *Kosmoceratidae* — род *Macrocephalites*; подсемейства *Hecticoceratinae* — род *Orpelia*. Семейство *Pachyceratidae* является одной из ветвей, отходящей от подсемейства *Proplanulitinae* в келловее. Назвать какой-нибудь определенный род как исходную форму данного семейства в связи с недостаточной изученностью перисфинктоидей невозможно.

## ГЛАВА VI

### БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК КЕЛЛОВЕЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КАВКАЗА

Юрские, в частности, келловейские отложения играют крупную роль в геологическом строении Кавказа и с ними часто связаны месторождения полезных ископаемых, поэтому эти отложения издавна привлекали внимание исследователей.

На Северном Кавказе келловейские отложения выходят на дневную поверхность в виде узкой полосы вдоль северного склона

\* Звездочкой отмечены таксоны, встречаемые в келловейских отложениях Кавказа.

Кавказа и распространены от р. Белой (Краснодарский край) до Дагестана включительно. На Северном Кавказе начало келловейского века отмечено крупной трансгрессией моря, что выразилось несогласным налеганием келловей на более древние отложения от среднеюрских до палеозойских включительно, однако развиты они на данной площади весьма неравномерно.

Мощность келловейских отложений на Северном Кавказе относительно незначительна и колеблется в Горном Дагестане от 30 до 60 м, Чечено-Ингушетии — 0,5-183 м, Северной Осетии — 5-25 м, Кабардино-Балкарии — 6-25 м. Западнее, в бассейне р. Малая Лаба мощность келловей приблизительно 30 м, а в бассейне р. Белая уменьшается до 10 м.

На Южном склоне Большого Кавказа фаунистически хорошо охарактеризованные келловейские отложения известны в Гагрско-Джавской зоне и приурочены к двум заливам моря — Рача-Югоосетинскому и Западноабхазскому. Келловей представлен здесь терригенными отложениями, главным образом, глинисто-песчанистой и песчано-глинистой фациями.

В Верхней Раче келловей большей частью трансгрессивно налегает на средне- и нижнеюрские отложения. Мощность келловейских отложений возрастает с запада на восток и меняется в пределах 20—300 м.

В Юго-Осетии мощность келловейской толщи изменяется от 10 до 80 м.

В Абхазии, так же как в Раче и Юго-Осетии, в большинстве разрезов келловейские отложения трансгрессивно, с угловым несогласием налегают на порфиритовую свиту байоса, а в низовьях р. Бзыбь — на батскую угленосную свиту. Мощность отложений меняется в пределах 50—200 м.

В Азербайджанской части Большого Кавказа, в Белоканском районе у источника Бешбулаг недавно (В. Б. Агаев, Г. М. Гуссейнов, 1970) впервые обнаружены келловейские аммониты, что доказало присутствие в этом районе келловейского яруса, а не нижнего мела, как предполагалось ранее. Мощность келловей в этом районе около 45 м.

Келловейские отложения широко распространены и на Малом Кавказе. Развиты они, главным образом, вдоль осевых полос Лалварского, Иджеванского, Дашкесанского, Тоурагачайского, Мардокертского, Мартунинского, Сарыбабанского и Гочасского синклиналиев и представлены, главным образом, туфопесчанниками и аргиллитами. Однако эти отложения отличаются бедностью фауны, поэтому при дальнейшем рассмотрении мы на их детально останавливаться не будем. Мощность келловейских отложений Малого Кавказа колеблется от 50 до 350 м.

Изучение келловейских отложений Кавказа имеет полутораветковую историю, однако многое в их строении и по сей день оста-

ся неясным, так как работы большинства исследователей к сожалению, не отличались пссвитными сборами скелетных остатков, что не позволило последовательно проследить изменение фаунистических комплексов по разрезам и вместе с этим расчленить разрезы на стратиграфические единицы Общей шкалы.

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АММОНИТИД В КЕЛЛОВЕЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАВКАЗА

Из рассматриваемых в данном исследовании представителей Macrocephalitidae, Kosmoceratidae, Cardioceratidae (Cadoceratinae), Pachyceratidae (Erymnoceratinae), Oppeliidae (Hecticoceratinae) в келловейских отложениях Кавказа известны 166 видов и подвидов. Подавляющее большинство из них нами впервые встречено в келловее Кавказа, а 20 видов является новыми. Весь этот комплекс принадлежит к 4 надсемействам, 5 семействам, 20 родам и 10 под родам.

Прежде чем перейти к рассмотрению биостратиграфии келловейских отложений Кавказа, необходимо вкратце коснуться вопроса о распределении этих животных в изученных отложениях.

Таблица 21

Р о д ы	Число видов и подвидов встречаемых в келлове				
	Кавказа	С. Кавказа	Грузии	Азерб.	Армении
Dolikephalites	4	4	2	1	—
Indocephalites	8	6	4	—	—
Kamptokephalites	8	7	4	—	—
Macrocephalites	7	6	2	1	1
Pleurocephalites	7	6	3	1	1
Pseudocadoceras	1	1	—	—	—
Cadoceras	9	8	2	—	—
Quenstedtoceras	7	6	2	—	—
Vertumnicerias	4	4	—	—	—
Eboraciseras	2	2	—	—	—
Keplerites	9	8	3	1	1
Sigaloceras	5	5	—	—	—
Kosmoceras	35	35	—	—	—
Erymnoceras	8	8	—	—	—
Rollierites	5	5	—	—	—
Pachyerymnoceras	1	1	—	—	—
Hecticoceras	4	4	—	—	—
Putealicerias	27	27	5	—	—
Lunuloceras	8	8	1	2	2
Brightia	7	7	—	—	—
Общее количество видов	166	158	28	6	5



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38		
<i>Macrocephalites transiens</i> (Waag.)																																							
” <i>compressus</i> (Quenst.)				+															+																				
” <i>macrocephalus</i> (Schloth.)					+																																		
” <i>canizarroi</i> (Gemm.)								+				+	+			+	+					+																	
” <i>madagascariensis</i> Lem.				+																																			
” <i>rotundus</i> (Quenst.)													+																										
” <i>tcherekensis</i> Lom.																																							
<i>Pleurocephalites abchasicus</i> Lom.																																							
” <i>elephantinus</i> (Sow.)																																							
” <i>pila</i> (Nik.)											+	+	+	+																									
” <i>pila andrussovi</i> (Sem.)																																							
” <i>sibumidus</i> (Waag.)									+	+	+	+			+	+	+					+				+	+	+											
” <i>tumidus</i> (Rein.)									+	+	+	+			+	+	+					+																	
” <i>uhligi</i> (Lem.)																																							
<i>CARDIOCERATIDAE (CADCERATINAE)</i>																																							
<i>Pseudocadoceras mundum</i> (Sas.)									+																														
<i>Cadoceras (Cadoceras) elatmae</i> (Nik.)									+																														
” ” <i>elatmae inguscheticum</i> Sakh.									+																														
” ” <i>modiolare</i> (d'orb.)									+																														
” ” <i>frearsi</i> (d. orb.)									+																														
” ” <i>multiforme</i> Iml.									+																														
” ” <i>sasonovi</i> Sakh.																																							
” ” <i>sasonovi robustum</i> Sakh.									+																														
” ” <i>tcherekense</i> Sakh.																																							
” ” <i>tchegemense</i> Lom.																																							
<i>Quenstedtoceras lamberti</i> (Sow.)																																							
” <i>flexicostatum</i> (Phill.)																																							
” <i>praelamberti</i> Douv.																																							
” <i>balcaricum</i> Khim.																																							
” <i>brasili</i> Douv.																																							
” <i>henrici</i> Douv.																																							
” <i>daghestanicum</i> Khim.																																							



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	
Kosmoceras (Gulielmiceras) jason (Rein.)																																						
" " macrocephalus Kas.																																						
" " proniae (Teiss.)																																						
" " drushchici Lom.																																						
Kosmoceras (Kosmoceras) trinode (Buck.)																																						
" " gemmatum (Phil.)																																						
" " castorinum Tint.																																						
" " bizeti Douv.																																						
" " caucasicum Khim.																																						
" " sakharovi Lom.																																						
" " pollucinum (Teiss.)																																						
" " castor (Rein.)																																						
" " tschikhaschevi Sakh.																																						
" " grossouvrei Douv.																																						
" " duncani (Sow.)																																						
" " ornatum (Scloth.)																																						
" " pollux (Rein.)																																						
" " transitions Nik.																																						
" " tschegemensis Chik.																																						
" " jetzei caucasicum Chik.																																						
" " baylei Tint.																																						
" " bigoti Douv.																																						
" " clavifer Tint.																																						
" " herakles Tint.																																						
" " crassa Douv.																																						
" " aculeatum (Eichw.)																																						
" " subornatum Kas.																																						
PACHYCERATIDAE (ERYMNOCERATINAE)																																						
Eumnoceras coronatum (d'orb.)																																						
" " doliforme (Rom.)																																						
" " avarense Lom.																																						
" " baylei Jeann.																																						



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38																
Putealiceras (Putealiceras) punctatum (Stah.)																+	+																																				
" " robustum (Tsyт.)									+	+						+		+																																			
" " zeissi Lom.																+																																					
" " mangoldi Lom.																+																																					
" " lugeoni (Tayт.)																+			+					+																													
" " daghestanicum (Neum.)																+	+																																				
" (Zietenicerac) zieteni (Tsyт.)													+					+	+																																		
" " tuberculatum (Tsyт.)													+					+	+																																		
" " laubei (Neum.)								+					+					+	+																																		
" " ironeese (Chik.)													+																																								
" " kracoviense (Neum.)																		+																																			
" " kracoviense ogivale (Tsyт.)																		+	+					+																													
" " pseudocracoviense (Tsyт.)																		+	+				+																														
" " torrensi Lom.								+										+	+				+																														
" " schalchi (Zeiss)																				+	+																																
" " tsytovitchae (Zeiss)																																																					
Lunuloceras (Luniloceras) lunula (Rein.)																																																					
" " compressum (Quenst.)																																																					
" " pavlovi (Tsyт.)																																																					
" " submatheyi (Leé)																																																					
" " pompeskyi (Par. et Bonar.)																																																					
" " pseudopunctatum (Lah.)																																																					
" " taeniolatum (Bonar.)																																																					



Аммониты в келловейских отложениях Кавказа распределены неравномерно в разрезе и по площади, что связано, по-видимому, с такими факторами как глубина моря, химический состав воды, особенности эволюции и т. д.

Наиболее богато аммонитидами представлены келловейские отложения Северного Кавказа. Здесь встречаются как ранне, — так и средне-и позднекелловейские представители изученных нами групп. Раннекелловейские макроцефалитиды богато представлены и в Грузии, однако другие группы встречаются реже. Бедны аммонитами келловейские отложения Азербайджана и Армении (табл. 21, 29).

Однако не все разрезы, в которых встречаются представители изученных групп аммонитид, одинаково охарактеризованы ими.

Раннекелловейские формы наиболее богато встречаются в разрезах у с. Цеси, в Абхазии и по р. Черек Балкарский; среднекелловейские — по р. Черек Балкарский и в Дагестане; позднекелловейские — в Дагестане.

Общее представление о распределении аммонитов в келловейских отложениях Кавказа дают таблицы 21, 22 и рисунки 53—57.

| Степень различия и сходства подразделений келловей отдельных регионов Кавказа на подродовом уровне была подсчитана по формуле Ф. Престона (F. Preston, 1962)\*:

$$\left(\frac{N_1}{N_{1+2}}\right)^n + \left(\frac{N_2}{N_{1+2}}\right)^n = 1$$

где

$$n = \frac{1}{z};$$

$z$  — степень однородности или разнородности ( $z \leq 0,27$  — фауна однородна;  $z > 0,27$  — фауна неоднородна; при  $z = 1$  — различия максимальные);  $N_1$  — число подродов в одном из исследуемых регионов;  $N_2$  — в другом регионе;  $N_{1+2}$  — число подродов установлениях в обоих сравниваемых регионах (общие подроды дважды не подсчитываются).

Престон предлагает таблицу, где на основании полученных значений

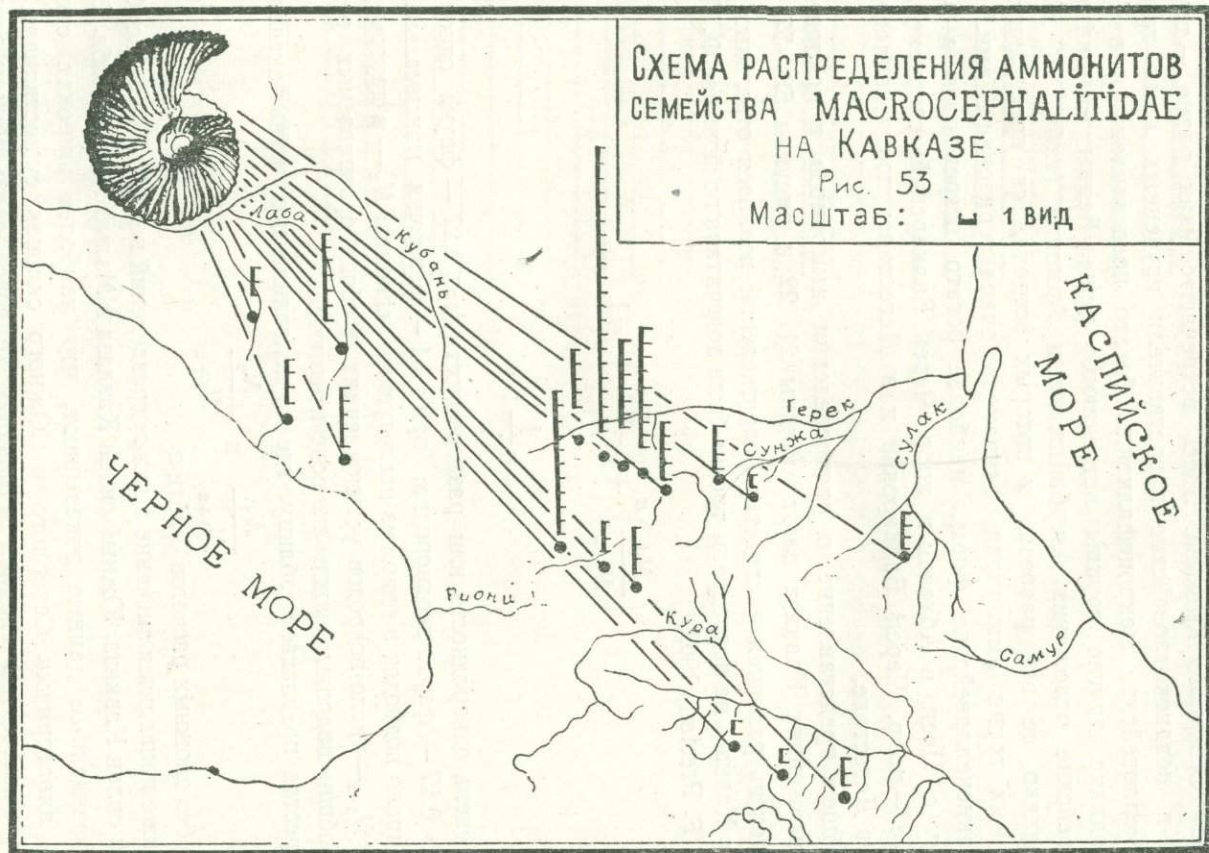
$$\frac{N_1}{N_{1+2}} \quad \text{и} \quad \frac{N_2}{N_{1+2}}$$

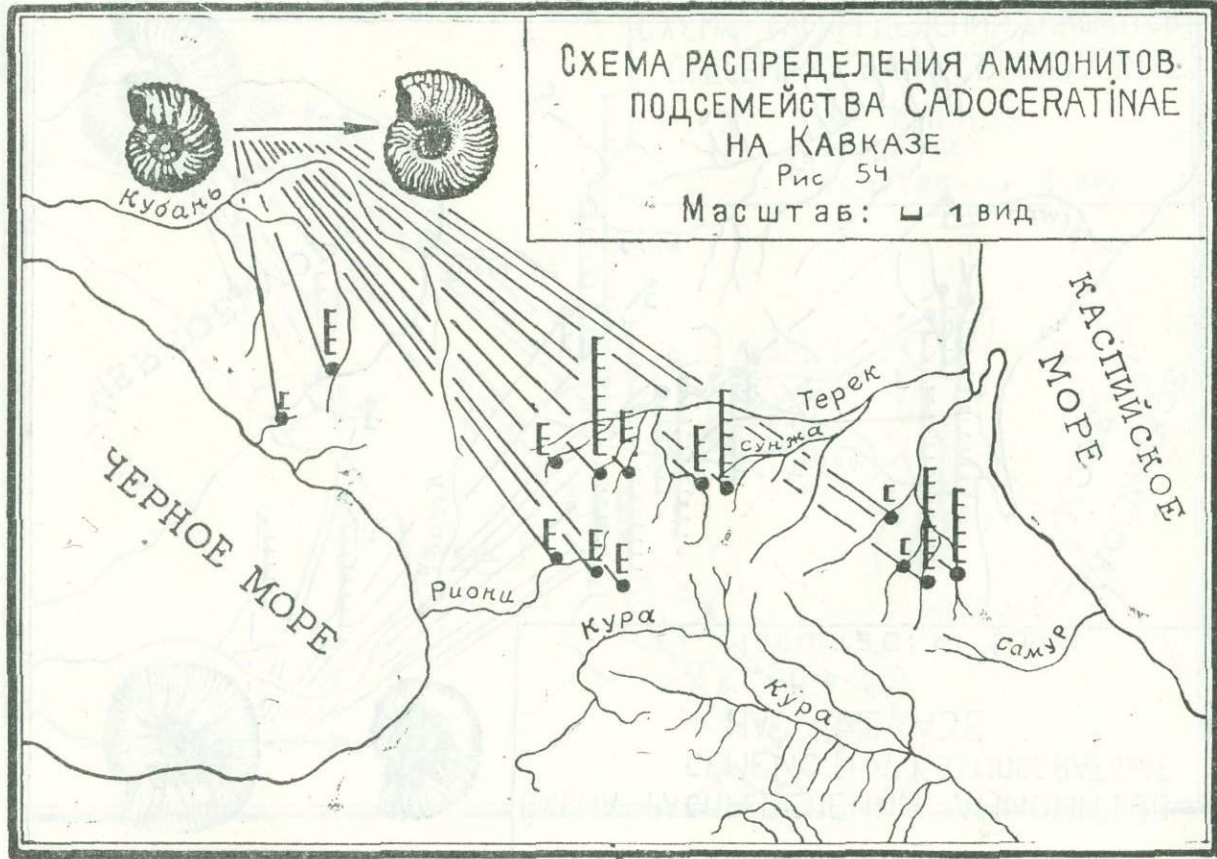
можно без сложных расчетов найти  $z$ .

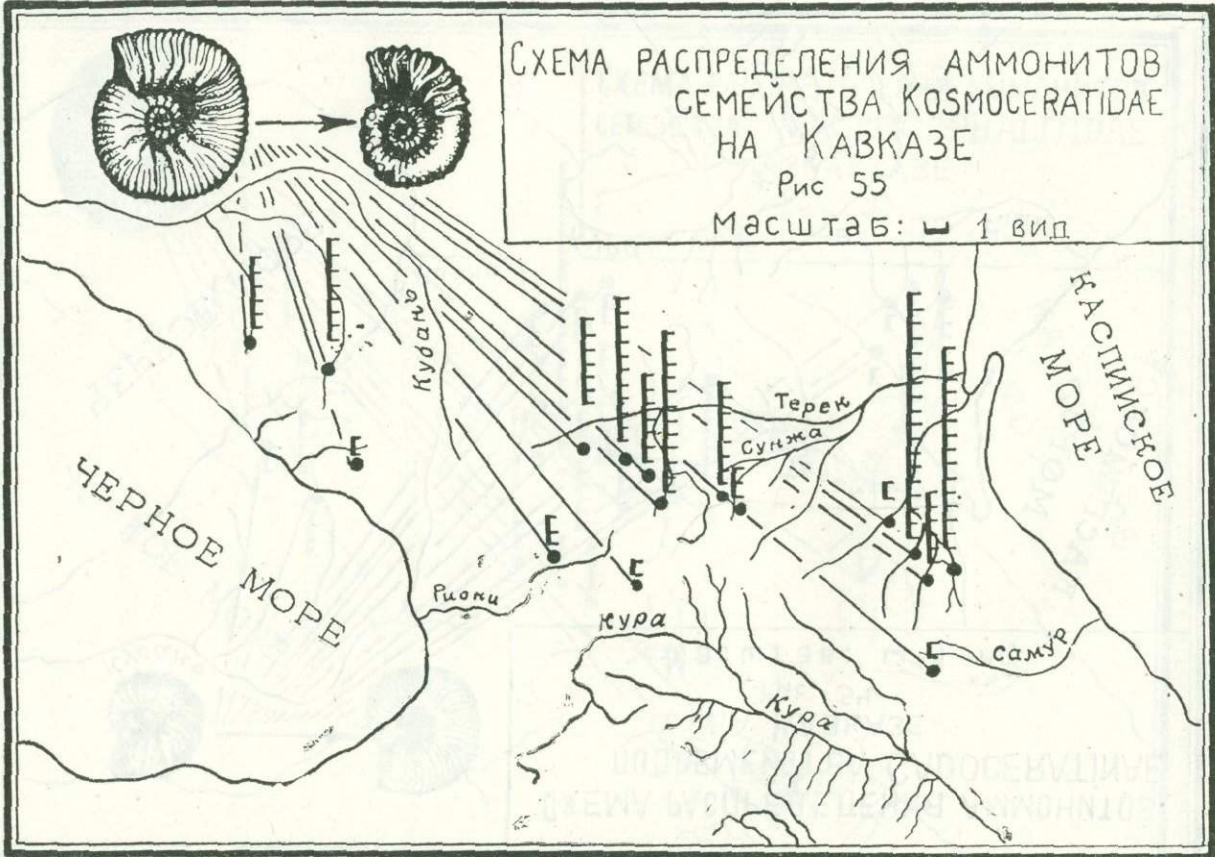
Ниже приводится значение  $z$  для подразделений келловей Кавказа (Северный склон Кавказа, Южный склон Кавказа и Малый Кавказ, табл. 23).

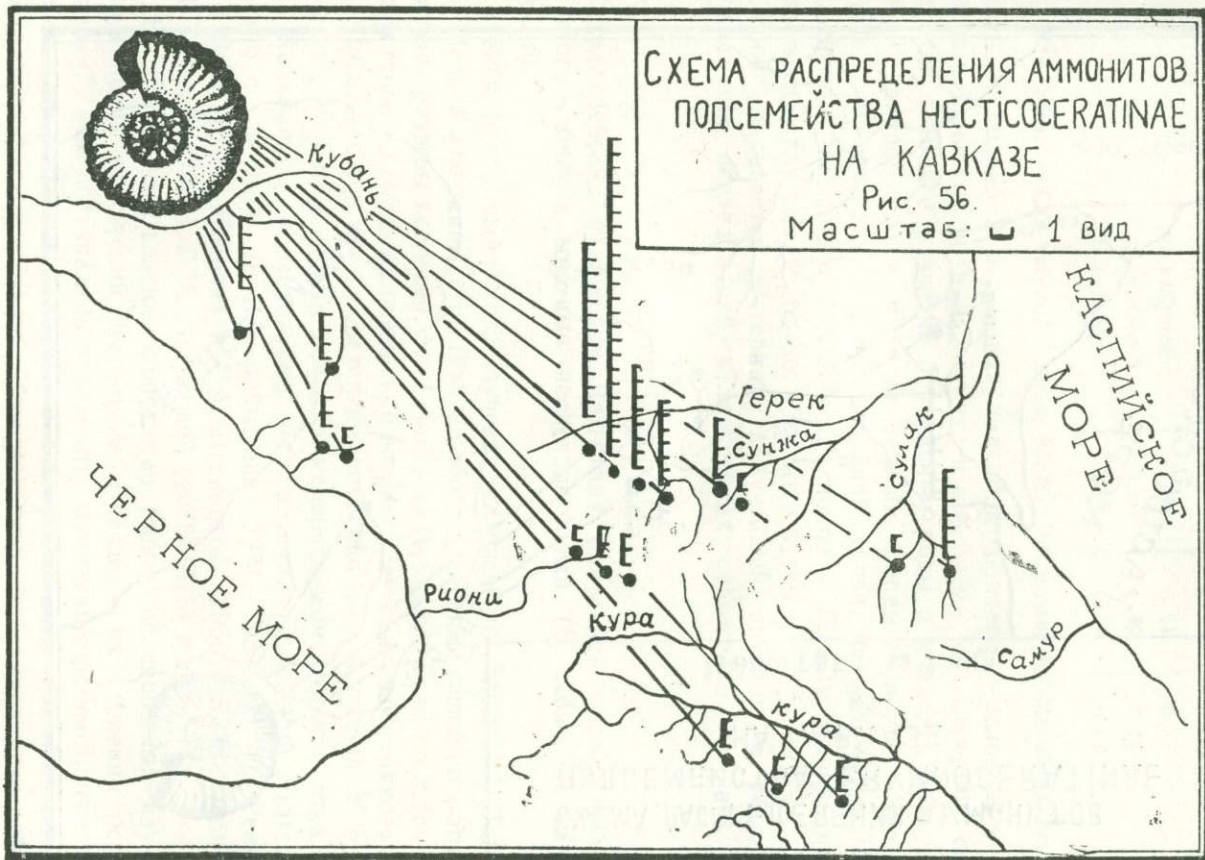
Приведенные данные показывают, что наиболее широкая связь между акваториями Северного и Южного склонов существовала в раннем келловее. В среднем и позднем келловее связь между этими экваториями была затруднена. Причину этого, по-видимому, надо

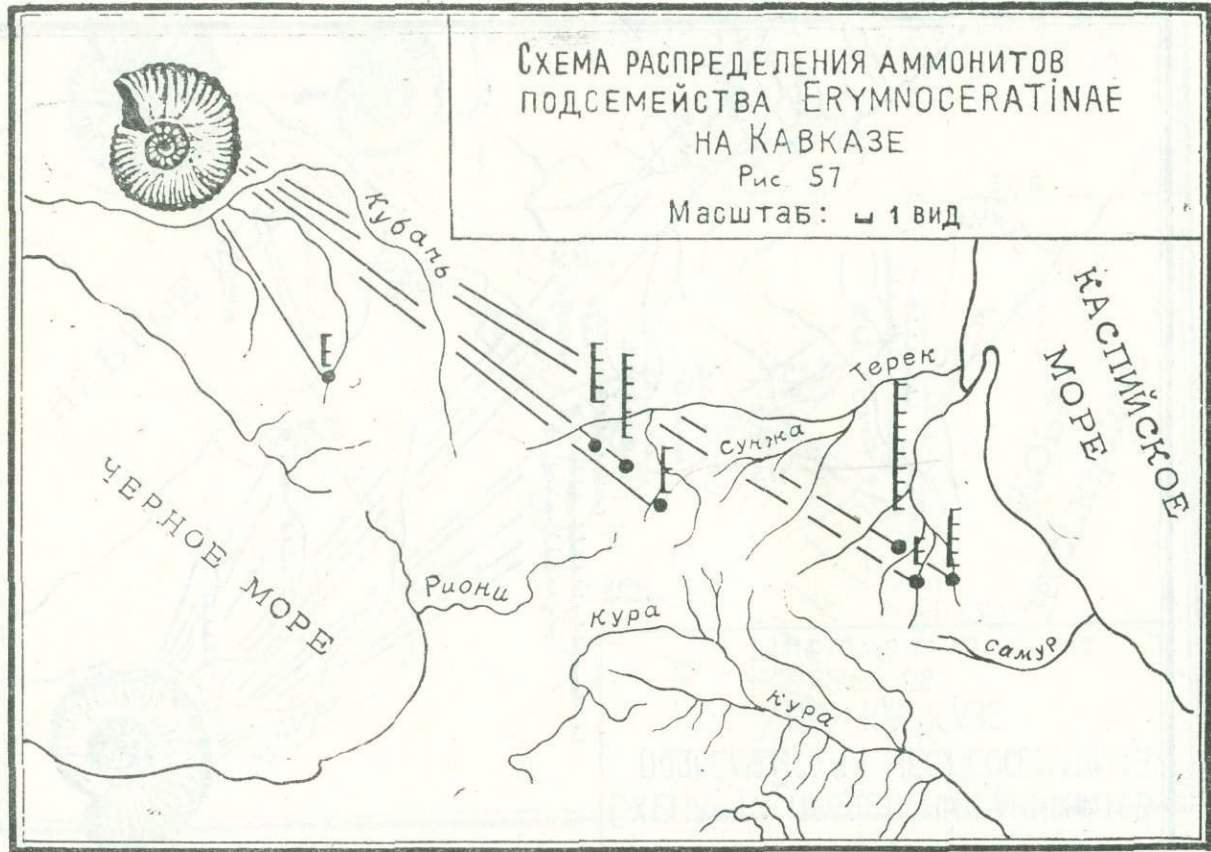
\* Данная формула впервые была применена Ю. Д. Захаровым (1977) для подразделений нижнего триаса.











Т а б л и ц а 23

Ярус	Подъярус	СК/Юс	СК/МК	Юс/МК
Келловей	н. келловей	0,11	0,41	0,37
	ср. келловей	0,36	0,49	0,29
	в. келловей	0,58	0,52	0,38

Усл. обозн. — СК-Северный Кавказ; Юс-Южный склон; МК-Малый Кавказ.

искать не только в переменах палеогеографических условий, возникновении барьеров, но и в том, что в это время на Северном склоне получили широкое развитие бореальные роды и подроды, которые не смогли приспособиться к более теплым морям Южного склона.

Не существовало непосредственной связи, по-видимому, между акваториями Северного и Южного склонов с Малым Кавказом. Эта связь осуществлялась, вероятно, обходным путем.

Ниже излагается материал, полученный автором в результате многолетних исследований келловейских отложений Кавказа.

#### СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ

Келловейские отложения Дагестана изучались и описывались с прошлого столетия многими исследователями (В. Абих, Т. Шагрен, В. Улиг).

Наиболее крупный вклад в изучение келловейских отложений Дагестана внес П. А. Казанский (1910). В этой работе с исчерпывающей полнотой рассмотрены разрезы келловей у г. Гуниб и с. Цудахар. Этим исследователем был установлен среднекелловейский возраст «нечистых известняков» Абиха (Н. Abich, 1862) и тем самым опровергнут ошибочный взгляд Улига (М. Neumaug, V. Uhlig, 1892) о келловей-кимериджском возрасте этих слоев.

Дальнейшее исследование келловейских отложений Дагестана связано с именами Д. В. Дробышева (1931—1939), В. П. Ренгартена (1947), Г. П. Леонова и Г.А. Логиновой (1956), Г. П. Леонова и Н. В. Живаго (1961), Г. А. Логиновой (1972, 1975) и др.

Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению келловейских отложений Дагестана, многое в их строении остается неясным\*. Мы постарались проследить изменение фаунистических комплексов по разрезам и вместе с тем расчленили эти отложения на биостратиграфические зоны. Изучение келловейских отложений Дагестана проводилось в ущельях рек Кара Койсу, Казикумукское Койсу, Андийское Койсу и Аварское Койсу.

\* Считаю своим долгом выразить искреннюю благодарность А. С. Сахарову (СевКавНИПИНефть, г. Грозный), вместе с которым в течение многих лет нами исследовались келловейские отложения Северного Кавказа.

Ярус	Подъярус	Зона	Слой	Холонка	Мощность, м	Характерный комплекс	
Оксф.	Нижн.	<i>C. cordatum</i>	7			<i>Cardioceras cordatum</i> (Sow.)	
Келловей	Верхн.	<i>Q. lam. Berti</i>	6		4	<i>Quenstedtoceras lam. Berti</i> (Sow.)	
		<i>P. thalata</i>	5		3,5	<i>Peltoceras thalata</i> (Phill.), <i>Kosmoceras</i> (K.) <i>ornatum</i> (Schl.)	
	Средн.	<i>E. coronatum</i>	<i>K. pollux</i>	4		16,5	<i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) <i>pollux</i> (Rein), <i>K.</i> ( <i>K.</i> ) <i>trinode</i> (Buck.), <i>Erymnoceras golothense</i> Loh., <i>Rollierites mundum</i> (Roll.) и др.
				3		13	<i>Erymnoceras coronatum</i> (d'Orb.), <i>E. doliforme</i> (Rom.), <i>E. Baylei</i> Jeann., <i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) <i>bigeli</i> Douv. и др.
		<i>Kosmoceras jason</i>	2		19,5	<i>Kosmoceras</i> ( <i>Gulielmiceras</i> ) <i>jason</i> (Rein), <i>K.</i> ( <i>G.</i> ) <i>gulielmii</i> (Sow.), <i>K.</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) <i>Baylei</i> Tint., <i>Putealicerias</i> ( <i>Putealicerias</i> ) <i>metomphalum</i> (Bon.)	
	Нижн.	Слой с <i>M. madagascariensis</i>	1		2	<i>M. madagascariensis</i> Lem.	
	Средняя юра						

Рис. 58. Стратиграфический разрез келловейских отложений у с. Голотль.

На большей территории Горного Дагестана трансгрессивно, с угловым несогласием терригенно-карбонатные образования келловей, в основании которых расположен органогенно-обломочный сильно песчаный известняк ржаво-бурого цвета с линзами органогенного известняка, сложенного из остатков брахиопод, двусторчатых и головоногих моллюсков, перекрывают среднеюрские отложения.

Наиболее полно келловейские отложения охарактеризованы в районе с. Голотль по р. Аварское Койсу, где нам удалось расчленить их не только на зоны, но и подзоны (Т. А. Ломинадзе, А. С. Сахаров, 1969).

Этот разрез хорошо охарактеризован ископаемыми остатками

фауны, имеет большую мощность и хорошую обнаженность. Нами этот разрез рассматривается в качестве типового.

По правому берегу р. Аварское Койсу на черных известковых, неяснослоистых аргиллитах средней юры залегают (рис. 58):

### Нижний келловей

Слои с *Macrocephalites macrocephalus*

1. Известняк буро-серый, органогенно-обломочный, доломитизированный с обломками в его основании черных среднеюрских аргиллитов: *Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.), *M. madagascariensis* Lem., *M. compressus* (Quenst.), *Kamptokephalites cf. lamellosus* (Sow.) . . . . . 2м

### Средний келловей

Зона *Kosmoceras jason*

2. Частое переслаивание органогенно-обломочных, алевролитистых известняков буро-серого цвета с глинистыми, серыми, тонкослоистыми известняками: *Kosmoceras (Gulielmiceras) jason* (Rein.), *K. (G.) gulielmii* (Sow.) *K. (Kosmoceras) baylei* Tint., *K. (K.) grossouvrei* Douv., *K. (K.) pollucinum* Teiss., *Putealicerias (Putealicerias) metomphalum* (Bonar.), *P. (Zietenicerias) torrensi* Lom., *Okaites mosquensis* Fisch., «*Perisphinctes*» *variabilis* Lah., *Sivaijceras* sp., *Reineckeia anceps* (Rein.), *R. cf. substeinmanni* Lam., *R. cf. lata* Loczy, *Cadoceras (Cadoceras) aff. wosnesenskii* (Grew.), многочисленные морские ежи, брахиоподы . . . . . 19,5 м.

Зона *Egymnoceras coronatum*

Подзона *Egymnoceras coronatum*

3. Частое переслаивание сильно глинистых известняков серого цвета, часто фораминиферовых с буро-серыми детритовыми известняками. *Egymnoceras coronatum* (d'Orb.), *E. doliforme* (Rom.), *E. avarense* Lom., *E. baylei* Jeann., *Rollierites minuendum* (Roll.), *Putealicerias (Putealicerias) metomphalum* (Bonar.), *P. (P.) metomphalum bonarelli* (Tchikh.), *Kosmoceras (Kosmoceras) castor* (Rein.), *K. (K.) clavifer* Tint., *K. (K.) pollucinum* Teis., *K. (K.) aff. castorinum* Tint., *K. (K.) bizeti* Douv., *K. (K.) (Gulielmiceras) obductum* Buck., *K. (G.) obductum umbilicatum* Lom., *(G.) aff. zugium* Buck., *K. (G.) zugium brinkmanni* (Tint.), *Pholadomya crassa* Ag., *Ph. rugosa* Kas., *Ph. exaltata* Ag., *Ph. subexaltata* Kas., *Anisocardia laubei* Roll. и многочисленные морские ежи . . . . . 13,0м

Подзона *Kosmoceras pollux*

4. Переслаивание глинистых известняков серого цвета, детритовых, конкреционного сложения с известняками буро-серыми, детритовыми: *Egymnoceras golothlense* Lom., *E. philbyi* Ark., *Rollierites minuendum* (Roll.) *R. dimidiatum* (Roll.) *R. romani* Jeann., *R. tsudakharense* Lom., *Kosmoceras (Kosmoceras) pollux* (Rein.), *K. (K.) ornatum* (Schloth.), *K. (K.)*

trinode (Buck.), K. (K.) castorinum Tint., K. herakles Tint., K. (Gulielmiceras) crassum Tint., K. (G.) druschchici Lom., Reincekeia falcata Till., Lunuloceras (Lunuloceras) pseudopunctatum (Lah.), Putealicerias (Zietenicerias) schalchi (Zeiss), Peltoceras sp., Pholadomya crassa Ag. и др. морские ежи . . . . . 16,5 м

### Верхний келловей

#### Зона Peltoceras athleta

5. Переслаивание сильно глинистых известняков, с микрозернистыми известняками, голубовато-серого цвета. В основании слоя находится пласт известняка с большим количеством остатков аммонитов: Quenstedtoceras cf. hoveyi (Rees.), Kosmoceras (Kosmoceras) ornatum (Schloth.), K. (K.) zudakharicum Kas., Peltoceras athleta (Phill.), P. athleta spathi (Pries.), P. borissiakii Amman., P. baylei (Priess.), P. cf. chanvini (d'Orb.), P. cf. oeschi-genensis (Priess). . . . . 3,5 м

#### Зона Quenstedtoceras lamberti

6. Доломит известковистый, буро-серый, комковатый, песчанистый, глинистый с многочисленными остатками аммонитов: Lunuloceras (Sublunuloceras) cf. discoides Spath, Quenstedtoceras lamberti (Sow.), Q. leachi (Sow.), Q. flexicostatum (Phill.), Vertumnicerias luppovi (Amann.), V. gunibicum Lom., Eboracicerias carinatum (Eichw.), Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum (Phill.), Euaspidoceras spinigerum (Phill.) . . . . . 4,0 м

Перекрываются келловейские отложения волнистослоистыми, псевдоскладчатými губково-водорослевыми доломитизированными кремневыми известняками нижнего оксфорда.

Ранее (Т. А. Ломинадзе, А. С. Сахаров, 1969) слой I данного разреза нами был включен в средний келловей, однако позднее в этом слое были найдены макроцефалиты: Macrocephalites macrocephalus (Schloth.), M. madagascariensis Lom., Kamptokephalites cf. lamellosus (Sow.) и др., достоверно указывающие на раннекелловейский возраст вмещающих их отложений.

Отложения раннекелловейского возраста известны также у с. Цудахар по р. Казикумухское Койсу, у с. Карадах по р. Аварскому Койсу, у с. Араканы и у с. Гуниб, по р. Кара-Койсу и т. д.

Таким образом, мнение Г. А. Логиновой (1975) относительно того, что отложения нижнего келловоя имеют более широкое распространение, чем предполагалось ранее (Г. П. Леонов, Г. А. Логинова, 1956; Г. П. Леонов, Н. В. Живаго, 1961), подтверждается нашими исследованиями.

Выделенная в типовом разрезе зона Kosmoceras jason среднего келловоя имеет четкие литологические границы и обособленный фаунистический комплекс, в котором наиболее ценными для стратиграфии являются аммониты рода Kosmoceras. Часто попадающийся Kosmoceras (Gulielmiceras) jason

(Rein.) служит руководящим видом одноименной зоны во всей Европе, на Кавказе и Туаркыре. В этой же части разреза нами найдены *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *baylei* Tint., К. (К.) *aff. grossouvrei* Douv., К. (К.) *pollucinum* Teiss., К. (*Gulielmiceras*) *gulielmii* (Sow.) и др., которые, за исключением двух последних видов, не переходят в отложения вышележащей зоны. К. (К.) *pollucinum* Teiss. и К. (G.) *gulielmii* (Sow.), встреченные в верхних слоях зоны *Kosmoceras jason*, транзитные формы небольших диапазонов и характеризуют зону *Kosmoceras jason* и низы зоны *Egumnoceras coronatum*. Вместе с указанными космоцерасами изредка попадаются *Reineckeia anceps* (Rein.), которые характеризуют только зону *Kosmoceras jason*.

Верхняя часть среднего келловея отнесена к зону *Egumnoceras coronatum*, которая в свою очередь расчленена на подзоны *Egumnoceras coronatum* и *Kosmoceras pollux*.

Помимо различных аммонитовых комплексов зона *Egumnoceras coronatum* отличается своим литологическим составом.

Нижняя часть зоны сложена ритмично переслаивающимися глинистыми известняками голубовато-серого цвета с детритовыми известняками. В них часто попадаются очень крупные, хорошей сохранности *Egumnoceras coronatum* (d'Orb.), *E. doliforme* (Rom.), *E. avarense* Lom. и др.

Первый из перечисленных видов распространен по всей зоне, и, таким образом, объединяет две подзоны, но представители этого вида сосредоточены, в основном, в нижней половине зоны, в подзоне *Egumnoceras coronatum*.

*Egumnoceras coronatum* (d'Orb.) отличается чрезвычайно широким географическим распространением. Он представлен в среднем келлоеве Англии, Франции, Северного Кавказа, Туаркыра, Русской платформы и везде тяготеет к нижним слоям зоны. Правда, в Англии эримноцерасы подчинены в количественном и видовом отношении космоцерасам. Там нижняя подзона именуется *Kosmoceras obductum*, тогда как во Франции название нижней подзоны идентично названию самой зоны.

Эримноцерасам на Северном Кавказе в отложениях подзоны *Egumnoceras coronatum* сопутствуют *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *castor* (Rein.), К. (К.) *clavifer* Tint., К. (К.) *castorinum* Tint. и другие виды рода *Kosmoceras*. Из перечисленных видов *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *castor* (Rein) вид узкого стратиграфического диапазона. Появившись в начале зоны, он исчезает в ее конце. Остальные виды также отличаются небольшим стратиграфическим распространением. В вышележащих слоях они либо не встречаются, либо встречаются крайне редко.

Отложения подзоны *Egumnoceras coronatum* установленные в Дагестане, хорошо сопоставляются с одновозрастными отложениями Западной Европы. Причем определенные нами комплексы аммонитов наиболее близки к аммонитам, описанным Тентаном (H. Tintant, 1963) из Парижского бассейна из подзоны *Egumnoceras coronatum*. В Англии аналогом рассматриваемой подзоны является подзона *Kosmoceras obductum*.

Калломон (J. Callomon, 1964) по поводу подзоны *Kosmoceras obductum*

Англии пишет, что характерной формой этой подзоны является *K. obductum* Buek. Кроме этого вида встречается еще *K. (K.) castor* (Rein.), но не *K. (K.) pollux* (Rein.).

Аналогичное распределение фауны по разрезу наблюдается и в Дагестане. В отложениях подзоны *Eugynoceras coronatum* не встречен *K. (K.) pollux* (Rein.), а присутствуют *K. (K.) castor* (Rein.) и его подвиды.

Постепенно вверх по разрезу у с. Голотль происходит замещение яснослоистых глинистых известняков на конкреционные глинистые известняки. Резкий литологической границы между отложениями подзоны *Eugynoceras coronatum* и выделенной нами в Дагестане подзоны *Kosmoceras pollux* не отмечено. Только по смене фаунистического состава проводится граница между подзонами.

Вся вышележащая часть разреза среднего келловей принадлежит подзоне *Kosmoceras pollux*. Так же как и в нижележащей подзоне, руководящим видом является *Eugynoceras coronatum* (d'Orb.), но встречается он гораздо реже, а аммониты рода *Rollierites* попадаются в гораздо большем количестве особей и видов. Эти слои отличаются изобилием космоцерасов. Глинистые известняки — «нечистые известняки» Абиха содержат *Kosmoceras (Kosmoceras) pollux* (Rein.), *K. (K.) ornatum* (Schloth.), *K. (K.) crassum* Tint., *(K.) trinode* Tint. и др. В этой подзоне происходит смена фаунистических комплексов. Эримноцерасы встречаются реже, а космоцерасы доминируют. Из всех видов по количеству индивидуумов выделяется *Kosmoceras (Kosmoceras) pollux* (Rein.). Вместе с космоцерасами в верхней части зоны в сильно глинистых известняках были найдены *Reineckeia falcata* Till, *Putealicerias (Zietenicerias) scalchi* (Zeiss.) В этих же известняках чрезвычайно многочисленны двустворчатые: *Pholadomya*, *Ceromya*, *Anisocardia*.

Как видно из самого названия подзоны, ее видом — индексом служит *Kosmoceras pollux*.

Аналогом подзоны *Kosmoceras pollux* в Парижском бассейне и Англии является подзона *Kosmoceras grossouvrei*, которая характеризуется присутствием *Kosmoceras (Kosmoceras) castor* (Rein.) и *K. (K.) pollux* (Rein.). *Eugynoceras coronatum* (d'Orb.) в верхней части зоны — редки.

Отмеченная Калломоном (J. Callomon, 1964) закономерность появления в верхней части подзоны в Англии перисфинктид из групп *mosquensis*, *comptoni*, *scorinensis* отмечается и в Дагестане. Особенно это заметно в пограничных слоях с нижней зоной верхнего келловей — зоной *Peltoceras athleta*.

Коррелируя среднекелловейские отложения Дагестана с Закавказьем, мы видим, что общими родами в это время были *Putealicerias* и некоторые перисфинктиды.

Наиболее близкой областью по составу фауны является Туаркыр. К. Аманниязовым (1962а) там установлено присутствие отложений зон *Kosmoceras jason* и *Eugynoceras coronatum*. Как роды, так и виды аммонитов идентичны дагестанским. Правда в отложениях зоны *Eugynoceras corona-*

tum Туаркыра преобладают, главным образом, эримноцерасы и встречается *Reineckeia anceps* (Rein.).

Помимо общего состава фауны среднекелловейские отложения Дагестана и Туаркыра схожи и по литологии.

Нижняя зона верхнего келловей (Peltoceras athleta) в Дагестане определяется по массовому появлению представителей рода Peltoceras. Встречаются здесь квенштедтоцерасы и космоцерасы. Верхняя зона — (*Quensdetoceras lamberti*) содержит многочисленные представители рода Quensdetoceras, включая вид — индекс, а также аспидоцерасов и космоцерасов.

Обе зоны верхнего келловей хорошо сопоставляются с одноименными зонами Западной Европы.

Территория Дагестана в келловейское время входила, по-видимому, в общую с Туаркыром (Западная Туркмения) структурно-фашиальную зону.

В рассматриваемом регионе средний и верхний келловей с аналогичными с типовым разрезом отложениями и фауной изучен также по р. Казикумухское Койсу у с. Цудахар, по левому притоку Казикумухское Койсу р. Херк у с. Аметерк-Махи, по р. Кара-Койсу у с. Гуниб и Красного моста.

Западнее, в Чечено-Ингушетии келловейские отложения резко отличаются от синхронных образований Дагестана по фашиальному составу.

Келловейские отложения Чечено-Ингушетии изучали В. А. Ренгартен (1931), В. М. Пац (1939), Б. Ф. Крымов (1960, 1961), М. М. Мацкевич и А. С. Сахаров (1963), А. С. Сахаров (1964а, 1965а), М. М. Мацкевич (1965), А. С. Сахаров и А. И. Минин (1970), Г. А. Логинова (1971), открывшие много нового в строении этих отложений.

В Чечено-Ингушетии келловейский ярус наиболее полно представлен в Армхинском районе. Келловей достигает здесь необычной для северо-восточного Кавказа мощности (183 м) и делится на две толщи: нижнюю — алевролитоглинистую и известняково-алевролитоглинистую нижнего келловей и верхнюю — известняково-глинистую среднего и верхнего келловей.

Любопытный разрез нижнекелловейских отложений находится в 25—30 м к востоку от перевала Гергеч (А. С. Сахаров, 1964а).

Здесь на нижнебайосские отложения трансгрессивно налегают (рис. 59):

### Нижний келловей

I. Конгломерат бурый, образованный из плохо окатанных обломков черных известковистых среднеюрских аргиллитов, сцементированных карбонатным материалом с обломками аммонитов и двустворчатых моллюсков. . . . . 0,1—0,4 мм.

Ярус	Зона	Слой	Колонка	Мощность, м	Характерные комплексы
Оксф.	С. cordatum				<i>Cardioceras</i> sp.
Келловей	Средний	11		0,5	<i>Quenstedtoceras</i> sp., <i>Brightia brightii</i> (Pratt) и др.
		10		21	
		9		15	
		8		15	<i>Kosmoceras</i> ( <i>Kosmoceras</i> ) <i>pollucinum</i> Seiss., <i>Cadoceras</i> ( <i>Cadoceras</i> ) <i>frearsi</i> (d'Orb.), <i>C. (C.) elatmae</i> (Nix) и др.
		7		1,0	<i>Sigaloceras calloviense</i> (Sow.) <i>Pleurocephalites pila</i> (Nix)
		6		11,5	
		5		15	<i>Macrocephalites canizarroi</i> (Gemm), <i>Pleurocephalites tumidus</i> (Rein), <i>Posidonia Buchi</i> Roem.
		4		4	
		3		7	
		2		24	<i>Pleurocephalites tumidus</i> (Rein), <i>Holcophylloceras signodium</i> (d'Orb.), <i>Pinna cuneata</i> Phill. и др.
		1		0,4	
Средняя юра	Слой с <i>Macrocephalites macrocephalus</i>				
	Нижний				
	Зона				
	Нижний Подъярус				

Рис. 59. Стратиграфический разрез келловейских отложений района перевала Герчеч

2. Алевриты серые с зеленоватым оттенком, кварцевые, известковые, сильно трещиноватые с обуглившимися растительными остатками. В нижней части слоя собраны: *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *Holcophylloceras zigpodianum* (d'Orb.), *Calliphylloceras cf. manfredi* (Opp.), *Nautilus douense* Khim., *Pinna cuneata* Phill., *P. lanceolata* Sow., *Astarte incerta* Pcel., *Goniomya litterata* Ag., *Posidonia buchi* Roem., *Entolium spathulatum* Roem., *E. demissum* Phill., *E. cf. cingulatum* Goldf., *Trigonia ex gr. reticulata* Ag., *Goniomya v-scripta* Sow., *Plauromya alduini* Br. . . . . 24,0 м

3. Переслаивание массивных пластов алевролитов, аналогичных вышеописанным, и черных неизвестковистых глин с пиритизированными растительными остатками . . . . . 7,0 м

4. Алевролиты сильноглинистые, серые, кварцевые, известковые 4,0 м

5. Глина темно-серая, аргиллитоподобная, оскольчатая, неясно слоистая с редкими конкрециями сидерита. К кровле слой обогащается алевритовым материалом. *Macrocephalites canizarroi* (Gemm.), *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *Camptonectes lens* (Sow.), *Entolium demissum* (Phill.), *E. cf. cingulatum* Goldf., *Goniomya aff. litterata* Ag. . . . . 15,0 м

### Средний келловей

6. Известняк органогенно-обломочный, буровато-серый с многочисленными лептохлоритовыми оолитами и обуглившимися растительными остатками. В верхней части слоя появляются сильно известковые грязно-серые алевролиты. Расположенный в подовше слоя конгломерат сложен многочисленными остроугольными обломками черных глин нижнего келловей. Цемент карбонатный . . . . 12,5 м.

7. Алевролит грязно-серый с зеленоватым оттенком, сильно известковый. В пласте содержатся многочисленные переотложенные аммониты: *Keplerites* (*Keplerites*) *kepleri* (Opp.), *K. (K.) radiatus* Sakh., *K. (Gowericeras) gowerianus* (Sow.), *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *Macrocephalites canizarroi* (Gemm.), *Pleurocephalites pilla* (Nik.), *P. tumidus* (Rein.), *Camptokephalites subtrapezinus* (Waag.) . . . . . 1,0 м

По волнистой поверхности на предыдущий слой ложится:

8. Глина темно-серая, аргиллитоподобная, оскольчатая, скорлуповатая, некарбонатная, с конкрециями мегрелей и сидеритов шарообразной формы. В глинах найдены: *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *pollucinum* Teiss., *Camptokephalites typicus balkarensis* (Iljin), *Pseudocadoceras* sp., *Cadoceras* (*Cadoceras*) cf. *multiforme* ImI.

В шаровидных конкрециях содержатся переотложенные *Cadoceras* (*Cadoceras*) *frearsi* (d'Orb.), *C. (C.) elatmae* (Nik.), *C. (C.) elatmae inguscheticum* Sakh., *C. (C.) nodosum* Sakh., *C. (C.) nodosum robustum* Sakh., *Pleurocephalites pila* (Nik.), *Indocephalites aff. caucasicus* (Djan). . . . 15,0 м

9. Глина темно-серая и алевритистая, карбонатная, кверху переслаивающаяся с алевритистыми мегрелями и глинистыми алевритами. . . 15,0 м

10. Частое переслаивание темно-серых глинистых алевролитов и глинистых известняков . . . . . 21,0 м

### Верхний келловей

11. На размытой поверхности залегает алевролитистый известняк. В этом слое найдены *Quenstedtoceras* sp., *Putealicerias* (*Putealicerias*) *metomphalum* (Bonar.) *Brightia brighti* (Pratt), *B.* cf. *nodosum* (Bonar.) *Okaites mosquensis* (Fisch.) . . . . . 0,4-0,5 м

Таким образом, слои 1—5 описываемого разреза на основании вмещающей фауны (*Macrocephalites canizarroi* Gemm., *Pleurocephalites pila* Nik. и др.) без всякого сомнения надо отнести к нижнему келловейскому подъярусу. Отложения этого возраста хорошо прослеживаются и в других местах Армхинского района (долина р. Диджуаком, правый берег р. Армхи).

Средний келловей в данном разрезе начинается, по-видимому, со слоя 6, в основании которого наблюдаются маломощные образования конгломерата. Особый интерес представляют слои 7 и 8, в слое 7 обнаружены аммониты, характерные исключительно для зоны *Sigaloceras calloviense* нижнего келловей (А. С. Сахаров и А. И. Минин, 1970), в слое же 8 совместно со среднекелловейским *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *pollucinum* Teiss.— формы характерные для зоны *Cadoceras elatmae*, которая обычно распространена ниже зоны *Sigaloceras calloviense*.

Этот факт можно объяснить лишь размывом нижнекелловейских отложений. А. С. Сахаров (А. С. Сахаров и А. И. Минин, 1970), полагает, что в Горной Ингушетии как слой с *Cadoceras elatmae*, так и слой с *Sigaloceras calloviense* образовались путем постепенного размыва отложений нижнего келловей в соседних районах.

Г. А. Логинова (1971) слои 7 и 8 включает в нижний келловей и считает, что причину разной интерпретации возраста этих слоев надо искать в различном понимании видов или скорее одновременном существовании этих видов аммонитов, с чем мы никак не можем согласиться.

Верхний келловей представлен маломощной свитой алевролитистых известняков, трансгрессивно налегающих на темно-серые глины.

В междуречье Ардон-Багсан в этом слое в большом количестве встречены аммониты, указывающие на позднекелловейский возраст этих отложений (Г. А. Логинова, 1959, 1970, 1971).

Келловейские отложения перекрываются оксфордскими известняками темно-серого цвета.

На основании изучения келловейских отложений Армхинского района было доказано (М. М. Мацкевич, А. С. Сахаров, 1963; М. М. Мацкевич, 1965), что отложения среднего и верхнего келловей представляют единый цикл осадконакопления и четко отделяются от вышележащих оксфордских известняков.

Западнее, по рр. Фиагдону, Ардону и Уруху келловейские от-

ложения трансгрессивно налегают на среднеюрскую толщу аргиллитов с прослоями алевролитов. Наибольшая мощность яруса отмечается по р. Ардон (рис. 60).

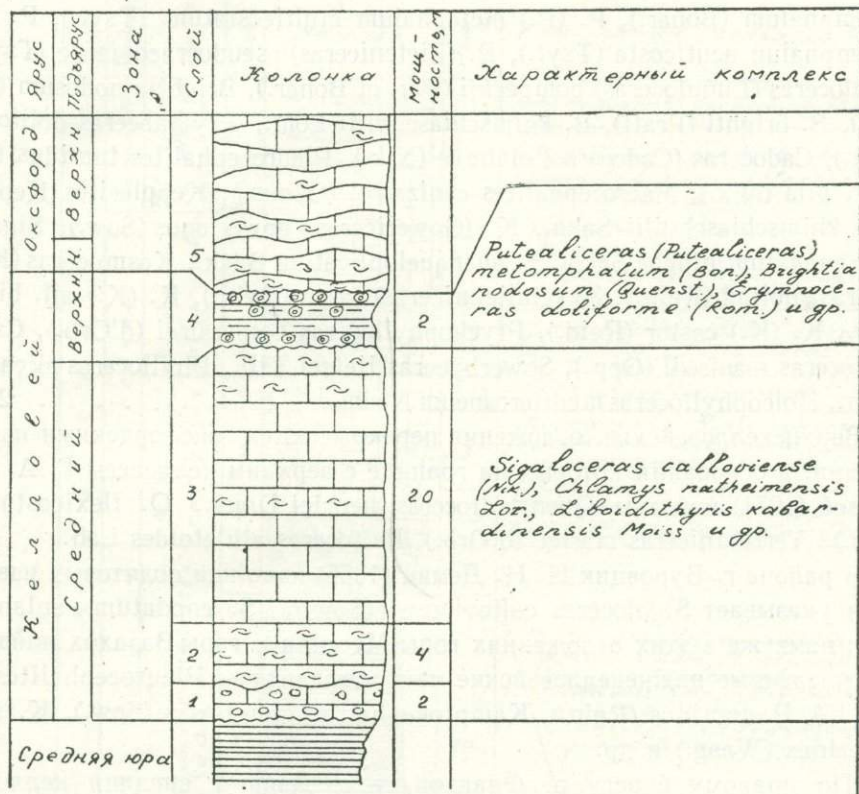


Рис. 60. Стратиграфический разрез келловейских отложений по реке Ардон

### Средний келловей

1. Конгломерат ржаво-бурый, образованный из галек известняков и глин, сильно ожелезненный, с многочисленными обломками двустворчатых моллюсков. . . . . 1,5—2,0 мм.

2 Известняк светло-серый, с поверхности выветривания буро-красный, криноидный . . . . . 4,0 мм

3. Известняк бурый, среднезернистый, слоистый с многочисленными члениками криноидей. В кровле расположен слой с остатками *Sigaloceras enodatum* (Nik.), *Perisphinctes* sp., *Clamys nattheimensis* Lor., *Loboidothyris kabardensis* Moiss., *L. tchegemensis* Moiss., *Ivanoviella arcuata* Roll., *Ptychothyris subcanaliculata* Спр . . . . . 20,0 м

### Верхний келловей

4. Конгломерат малиново-красный, известковистый, глинистый, сложенный многочисленными окатанными и полуокатанными ядрами ниж-

не, - средне и верхнекелловейских аммонитов и галек известняка. В средней части слоя располагается линзовидный пласт черных глин. *Properisphinctes pseudobernensis* Sas., *Loriolites moeschi* (Lor.), *Putealicerias* (*Putealicerias*) *metomphalum* (Bonar.), *P. (P.) metomphalum multicostatum* (Tsyт.), *P. (P.) metomphalum acuticosta* (Tsyт.), *P. (Zietenicerias) pseudocracoviense* (Tsyт.), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *pompeckji* (Par. et Bonar.), *Brightia nodosum* (Quenst.), *B. brighti* (Pratt), *B. khimschiaschvilii* Lom., *Erymnoceras doliforme* (Rom.), *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.), *Pleurocephalites tumidus* (Rein) *P. pila* (Nik.), *Macrocephalites canizarroi* (Gemm.), *Kepplerites* (*Kepplerites*) *khimschiaschvilii* Sakh., *K. (Gowericerias) gowerianus* (Sow.), *Sigaloceras enodatium pingue* Sakh., *S. quenqueloplicatum* Buck., *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *pollux* (Rein.), *K. (Gulielmiceras) jason* (Rein.), *K. (K.) aff. bigoti* Douv., *K. (K.) castor* (Rein.), *Ptychophylloceras hommairei* (d'Orb.), *Calliphylloceras manfredi* (Opp.), *Sowerbycerias tietzei* Till., *Phylloceras plicatum* Neum., *Holcophylloceras mediterraneum* Neum., . . . . . 2,0 м

Верхнекелловейские отложения перекрываются оксфордскими известняками, в основании которых на границе с верхним келловеем Г. А. Логиновой (1971) найдены *Quenstedtoceras henrici* Douv., *Q. flexicostatum* (Phill.) *Vertumnicerias mariae* (d'Orb.), *Peltoceras athletoides* Lah.

В районе г. Буровчик Н. Н. Демин (1956) из толщи оолитовых известняков указывает *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *S. enodatium aplanata* Tsyт.; нами же в этих отложениях горы Мессина и горы Вазахох найдены многочисленные нижнекелловейские макроцефалитиды: *Pleurocephalites pila* (Nik.), *P. tumidus* (Rein.), *Kamptokephalites lamellosus* (Sow.), *K. subtrapezinus* (Waag.) и др.

По правому берегу р. Фиагдон, у с. Дзивгус средний келловей сильно сокращается в мощности (2 м). Отложения этого возраста трансгрессивно с базальным конгломератом в основании перекрывают среднеюрские глины и представлены серыми органогенно-обломочными глинистыми известняками.

Г. А. Логинова (1964, 1971) пачку органогенно-обломочных глинистых известняков на основании находок в ней *Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.) и *Kamptokephalites lamellosus* (Sow.), а также некоторых двустворок относит к нижнему келловейскому подъярису. В этой толще нами совместно с раннекелловейскими *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *Kamptokephalites subtrapezinus* (Waag.), *Kepplerites* (*Kepplerites*) cf. *keppleri* (Opp.), *Sigaloceras calloviense* (Sow.) и др. найдены среднекелловейские формы: *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *gulielmii* (Sow.), *Putealicerias* (*Zietenicerias*) *schalchii* (Zeiss), *P. (Putealicerias) robustum* (Tsyт.), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) cf. *lunula* (Rein.). Таким образом, на основании находок среднекелловейских аммонитов возраст данной почвы правильнее датировать как среднекелловейский.

Характерный разрез келловейских отложений обнажен по правому берегу р. Черек Балкарский (рис. 61). Здесь у ручья над доро-

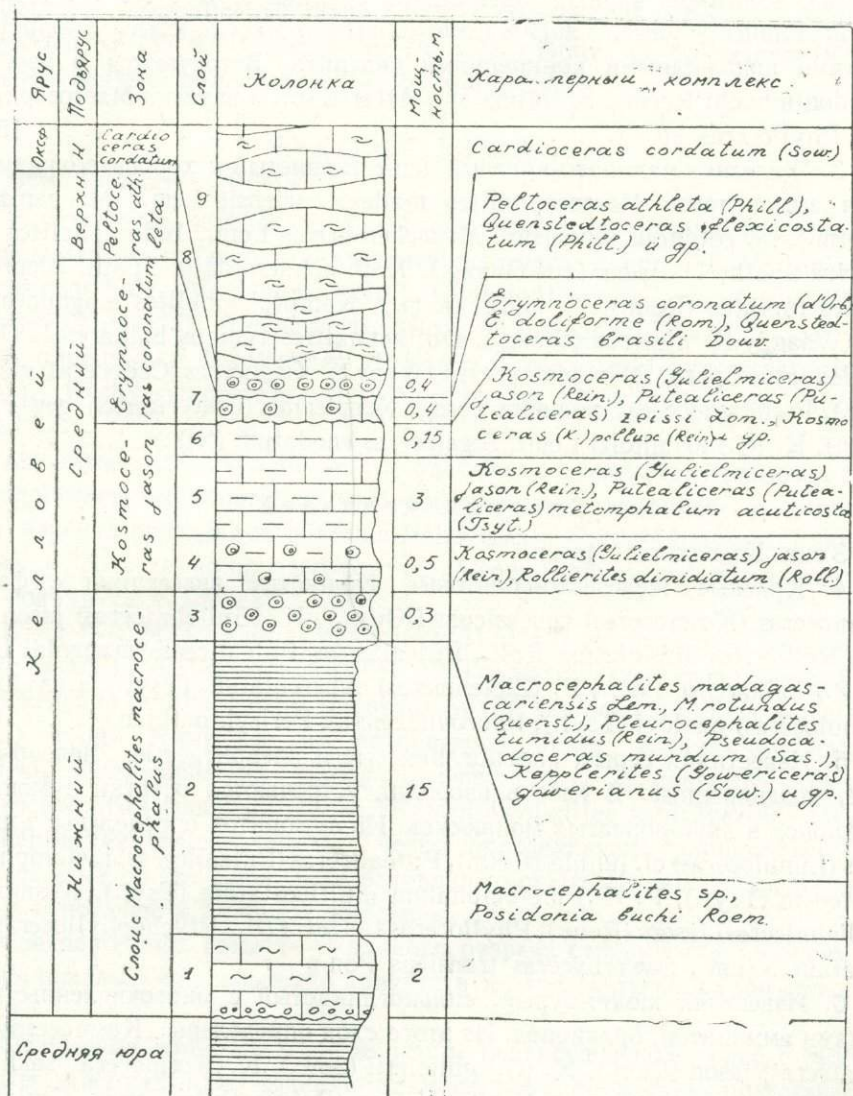


Рис. 61. Стратиграфический разрез келловейских отложений по реке Черек Балкарский  
 гой среднеюрские аргиллиты несогласно перекрываются породами  
 нижнего келловоя.

### Нижний келловей

Слой с Macrocephalites macrocephalus

1. Известняк буро-серый, органогенно-обломочный, разнозернистый с остатками аммонитов и двустворчатых моллюсков. В основа-

15. Т. А. Доминадзе

нии находится базальный конгломерат 0,2—0,3 м мощности, образованный из обломков черных аргиллитов средней юры . . . . . 2,0 м.

2. Глины черные, аргиллитоподобные, тонкослоистые, слюдястые с редкими шаровидными конкрециями сидерита. Встречаются в изобилии *Posidonia buchi* Roem., *Entolium* sp., *Astarte* sp., а изредка *Macrocephalites* sp., *Phylloceras* sp . . . . . 15,0 м

3. Железняк малиново-красный, известковистый с хорошо сохранившимися аммонитами: *Macrocephalites madagascariensis* Lem., *M. canizarroi* (Gemm.), *M. rotundus* (Quensto), *M. tscherekensis* Lom., *Indocephalites transitorius* Spath, *I. diadematus* (Waag.), *I. cf. sphaeroidalis* Spath, *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *P. uhligi* (Lem.), *Kamptokephalites magnumbilicatus* (Waag.), *K. dimerus* (Waag.), *Dolikephalites typicus balkarensis* (Ilyin) *D. flexuosus* Spath, *D. subcompresus* (Waag.), *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.), *Pseudocadoceras mundum* (Sas.), *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (Sow.), *K. (G.) krimholzi* Lom., *Sigaloceras enodatum* (Nik.) . . . . . 0,3 м

### Средний келловей

#### Зона *Kosmoceras jason*

4. Красные железисто-оолитовые глинистые известняки с фауной *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *caucasicum* (Khim.), *K. (Gulielmiceras) jason* (Rein.), *Rollierites dimidiatum* Roll., *Putealicerias* (*Putealicerias*) *mangoldi* Lom., *P. (P.) balkarense* Lom., *P. (Zieteniceras) tuberculatum* (Tsyт.), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *pavlovi* (Tsyт.), многочисленные *Perisphinctidae* . . . . . 0,5 м

5. Известняки серые, сильноглинистые и алевролитистые, неясно-слоистые, неоднородные. В слое в изобилии встречаются остатки аммонитов, брахиопод и двустворчатых моллюсков. Из аммонитов определены: *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *cf. lunula* (Rein.), *Putealicerias* (*Putealicerias*) *metomphalum acuticosta* (Tsyт.), *P. (P.) metomphalum multicostatum* (Tsyт.), *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *jason* (Rein.), *Phylloceras tietzei* Till., *Ptychophylloceras flabellatum* Neum., *Sowerbyceras transiens* Pomp . . . . . 3 м

6. Известняк желто-бурый, сильноглинистый с многочисленными остатками аммонитов, брахиопод. Из этого слоя определены: *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *jason* (Rein.), *K. (G.) gulielmii* (Sow.), *K. (Kosmoceras) sakharovi* Lom., *K. (K.) castor* (Rein.), *K. (K.) pollux* (Rein.), *Putealicerias* (*Putealicerias*) *pseudoquenstedti* (Zeiss), *P. (P.) rossiense* (Teiss.), *P. (P.) punctatum* (Stahl), *P. (P.) punctatum arcuatum* (Zeiss), *P. (P.) waageni* (Khim.), *P. (P.) zeissi* Lom., *P. (Zieteniceras) krakoviense* (Neum.), *P. (Z.) krakoviense ogivale* (Tsyт.), *P. (Z.) pseudocracoviense* (Tsyт.), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *submatheyi* (Leé), *Brightia nodosum* (Quenst.), *B. davitaschvilii* Lom., *Erymnoceras schloenbachi* (Rom.), многочисленные *Perisphinctidae* . . . . . 0,15 м

#### Зона *Erymnoceras coronatum*

7. Малиново-красный известняк, песчанистый с хорошо сохранившимися ядрами аммонитов: *Erymnoceras coronatum* (d'Orb.), *E. doliforme* (Rom.),

*E. nodosum* Roll., *Rollierites dimidiatum* Roll., *Reineckeia anceps* (Rein.), *Putealicerias (Putealicerias) metomphalum* (Bonar.), *P. (Zeitenicerias) pseudocracoviense* (Tsyf.), *Quenstedtoceras brasili* Douv., *Q. balcaricum* (Khim.), многочисленные филлоцерасы и *Perisphinctidae* . . . . . 0,40 м

### Верхний келловей

#### Зона *Peltoceras athleta*

8. Известняк зеленовато-серый, органогенный, в основании конгломератовидный со стяжениями красных железистых оолитов: *Vertumnicerias caucasicum* Lom., *V. damoni* (Nik.), *Quenstedtoceras flexicostatum* (Phill.), *Q. brasili* Douv., *Q. praelamberti* Douv., *Peltoceras athleta* (Phill.), *P. angulosum* (Quenst.), *P. berckhemeri* (Prieser), *Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.), *Pachyerymnoceras* sp., *Lunuloceras (Sublunuloceras) dynastes* Spath . . . . . 0,40 м.

Перекрываются келловейские отложения зеленовато-серыми, губково-водорослевыми, биогермными известняками оксфорда. В основании слоя изредка попадаются обломки *Peltoceras* и *Quenstedtoceras*. Таким образом, в разрезе по правому борту р. Черек Балкарский выделяются все три подъяруса келловея.

Слой 1—2 Н. Г. Химшиашвили (1961, 1967) не относит к келловею. В то же время Г. А. Логиновой (1970, 1971) из этих слоев определены раннекелловейские *Dolikephalites flexuosus* Spath, *Cadoceras (Cadoceras) elatmae* (Nik.) и др. Нами же на водоразделе Черек Балкарский-Псыгансу найдены *Macrocephalites madagascariensis* Lem., *M. canizarroi* (Gemm.), *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *Kamptokephalites subtrapezinus* (Waag.), *Dolikephalites typicus* (Blake), четко определяющие раннекелловейский возраст этих слоев. Слой 3 на основании богатой фауны макрцефалитид также относится к нижнему келловею.

Следовательно, слои 1—3 данного разреза относятся к нижнему келловею, однако в них совместно присутствуют аммониты обоих зон этого подъяруса.

Отложения зоны *Kosmoceras jason*, перекрывающие слои с *Macrocephalites macrocephalus*, выделяются по первому появлению представителей вида-индекса (слои 4—6). В этих же слоях встречаются характерные формы данной зоны — представители родов *Kosmoceras*, *Putealicerias*, *Lunuloceras* и др.

Нижняя граница зоны *Erymnoceras coronatum* (слой 7) проводится по появлению представителей рода *Erymnoceras*. В данном слое совместно с эримноцерасами встречаются характерные для данной зоны *Reineckeia anceps* (Rein.), *Erymnoceras doliforme* (Rom.), *Putealicerias (Putealicerias) metomphalum* (Bonar.) и др.

Верхний келловей (слой 8) представлен маломощной толщей зеленовато-серых органогенных известняков с многочисленными представителями родов *Peltoceras* и *Quenstedtoceras*.

Последнюю зону келловей — *Quenstedtoceras lamberti* в данном разрезе выделить не удалось.

Западнее р. Черек Балкарский, в бассейне р. Чегем, выше третьего моста от с. Хуштосырт, на светло-серых, рыхлых песчаниках среднеюрского возраста мощностью 10 м несогласно залегают (рис. 62):

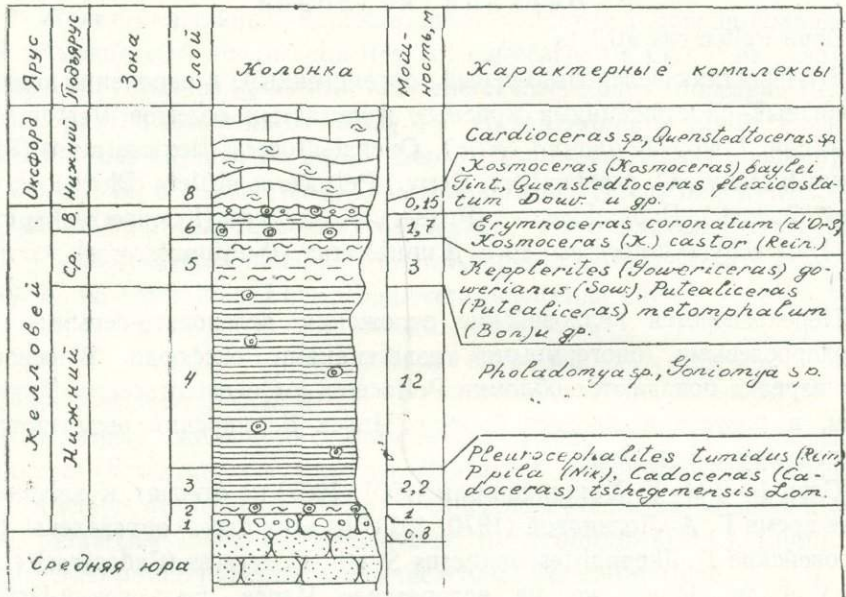


Рис. 62. Стратиграфический разрез келловейских отложений по реке Чегем

### Нижний келловей

1. Песчаники светло-серые, среднезернистые, известковистые, с многочисленными растительными остатками. В основании слоя базальный конгломерат, образованный из обломков черных среднеюрских аргиллитов и серых песчаников . . . . . 0,8 м.

2. Алевриты буро-серые, кварцевые, сильноглинистые, ожелезненные, неяснотонкослоистые с железистыми оолитами. Изредка попадаются мелкие раковины двустворчатых моллюсков . . . . . 10 м.

3. По неровной поверхности залегают листоватые аргиллиты желто-серого цвета с голубоватым оттенком, слюдястые, сильно ожелезненные. Встречаются *Cadoceras (Cadoceras) ex gr. elatmae* (Nik.), *C. (C.) tschegemicum* Lom., *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *P. pila* (Nik.) . . . . . 2,2 м

4. Алевритистые глины темно-серые, с поверхности выветривания серые с зеленоватым оттенком, слюдястые, ожелезненные. *Pholadomya* sp., *Goniomya* sp. . . . . 12,0 м

### Средний келловей

5. Чередование алевритовых глин и темно-серых алевритов, с многочисленными оолитами лептохлоритов. Встречаются раковины аммонитов и дву-

створчатых моллюсков: *Putealiceras (Putealiceras) metomphalum* (Bonar.), *Sigaloceras* sp., *Keplerites (Gowericeras) gowerianus* (Sow.) и др. . . . 2,0 м

6. Известняк темно-серый, мелкозернистый, с многочисленными лептохлоритовыми оолитами, переходящий к кровле в известковый мергель. Встречаются аммониты, двустворчатые моллюски, брахиоподы, морские ежи, а в верхней глинистой части появляются мшанки, белемниты и гастроподы: *Putealiceras (Putealiceras) rossiense* (Tsyт.), *P. (P.) metomphalum* (Bonar.), *P. (P.) svevum* (Bonar.), *Keplerites (Gowericeras) gowerianus* (Sow.), *Kosmoceras (Kosmoceras) castor* (Rein.), *K. (Gulielmiceras) jason* (Rein.), *Erymnoceras doliforme* (Rom.), *E. coronatum* (d'Orb.), *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *P. pilla* (Nik.), *Kamptokephalites grantanus* (Opp.), *K. lamellosus* (Sow.) и др. . . . . 1,7 м

### Верхний келловей

7. Известняк конгломератовидный, малинового цвета, органогенно-обломочный с лептохлоритовыми оолитами. В нем встречены: *Kosmoceras (Kosmoceras) baylei* Tint., *K. (K.) pollucinum* Teiss., *Putealiceras (Putealiceras) pseudoquenstedti* (Zeiss), *P. (Zieteniceras) zietenii* (Tsyт.), *P. (Z.) schalchi* (Zeiss), *Lunuloceras (Lunuloceras) submatheyi* (Leé), *L. (L.) pseudopunctatum* (Lah), *L. (Sublunuloceras) crassicostatum* (Chikh.), *Okaites mosquensis* (Fisch.), *Flabellisphinctes aff. variabiliformis* (Loczy), *Properisphinctes bernensis* (Lor.), *P. pseudobernensis* Sas., *Quenstedtoceras flexicostatum* Douv . . . . . 0,15 м

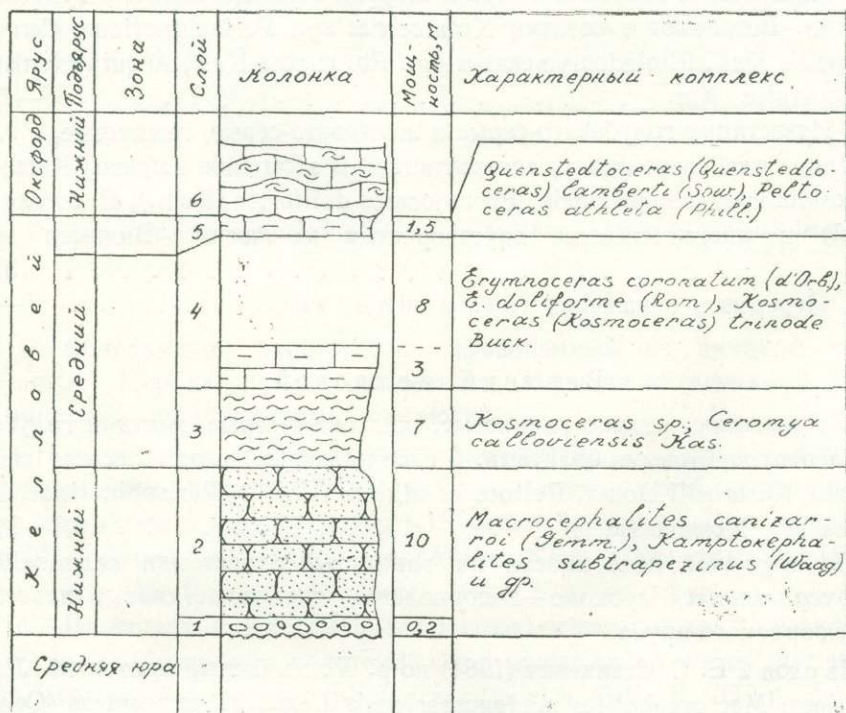


Рис. 63. Стратиграфический разрез келловейских отложений у подножия г. Абаздеш

Перекрываются келловейские отложения губково-водорослевыми известняками нижнего оксфорда.

К западу от р. Чегем (центральные районы Северного Кавказа) сложения келловейские яруса резко сокращаются в мощности до 1,5 м (р. Баксан) и часто представлены песчаниками и гравелитами (р. Кубань) с редкими остатками раковин брахиопод и двустворчатых моллюсков.

В западных районах Северного Кавказа келловейские отложения фаунистически хорошо охарактеризованы в бассейнах р. р. Малая Лаба и Белая.

У подножия г. Абадзеш, у с. Псебай (левый берег р. Малая Лаба) разрез келловейского яруса имеет следующее строение (рис. 63). за породами среднеюрского возраста несогласно следуют:

#### Нижний келловей

1. Конгломерат с глинистыми гальками . . . . . 0,2 м
2. Алевролиты и мелкозернистые песчаники светло-серые неясно-слоистые с отдельными линзами кварцевых гравелитов. Встречаются остатки *Macrocephalites canizarroi* (Gemm.), *Kamptokephalites subtrapezinus* (Waag.) и др . . . . . 10,0 м

#### Средний келловей

3. Алевролиты голубовато-серые. Порода обогащена лептохлоритовыми оолитами. Встречаются остатки *Kosmoceras* sp., *Perisphinctidae*, *Ceromya calloviensis* Kas., *Pholadomya crassa* Ag., *Ph. rugosa* Kas., *Aequipecten subipaequicostatus* Kas. . . . . 5—7 м.
4. Известняки голубовато-серые и желтовато-серые, глинистые, с пластами глиен голубовато-серых, алевритистых. В этом слое найдены *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *trinode* Buck., *Erymnoceras doliforme* (Rom.), *E. coronatum* (d'Orb.) и многочисленные двустворчатые моллюски. Видимая мощность . . . . . 3,0 м
5. Перерыв в обнажении . . . . . 7—8 м

#### Верхний келловей

6. Известняки сильно глинистые, желтовато-серые, местами голубоватые с лептохлоритовыми оолитами. В слое найдены: *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), *Q. brasili* Douv., *Peltoceras athleta* (Phill.), *Perisphinctidae*, *Hecticoeras* sp., *Kosmoceras* sp . . . . . 0,7—1,5 м

По неровной поверхности на глинистые известняки келловейского яруса ложатся губково-водорослевые псевдоскладчатые известняки оксфордского яруса.

Из слоя 2 Е. С. Станкевич (1964) по р. Ходзь (левый приток М. Лабы) указывает: *Macrocephalites madagascariensis* Lem., *M. compressus* (Qenst.),

*Plaurocephalites pila* (Nik.), *Kamptokephalites subtrapezinus* (Waag.), *Dolikephalites typicus* (Blake), *Keplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (Sow.), *Calliphylloceras disputabile* (Zittel), *Holcophylloceras zignodianum* (d'Orb.).  
 Нами же найдены: *Keplerites* (*Keplerites*) *kepleri* (Opp.), *Plaurocephalites tumidus* (Rein.), *Macrocephalites sphaericus* (Greif).  
 Весь этот комплекс аммонитов указывает на раннекелловейский возраст этого слоя. Слои 3 и 4 на основании находок *Eugynoceras coronatum* (d'Orb.), *E. doloforme* (Rom.), *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *trinode* Buck. принадлежат среднему келловейскому подъярису. Возраст слоя определяется как позднекелловейский благодаря присутствию таких форм, как *Quenstedtoceras lamberti* (Sow), *Q. brasili Douv.*, *Peltoceras athleta* (Phill.).

Западнее, по р. Белой к югу от пос. Каменомостский келловейские отложения ложатся на подстилающие их среднетриасовые породы с ясно видимым угловым несогласием и базальным конгломератом (рис. 64). Разрез небольшой мощности содержит остатки раковин многочисленных аммонитид.

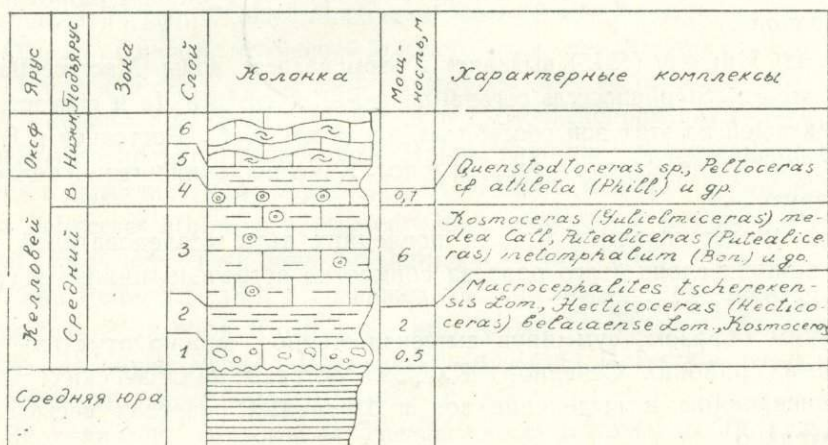


Рис. 64. Стратиграфический разрез келловейских отложений по реке Белой

### Средний келловей

1. Конгломерат буро-серый, образованный из крупной гальки песчаника. Порода сильно ожелезнена. Изредка встречаются плохой сохранности двустворчатые моллюски . . . . . 0,5 м.

2. Глины серые, тонкослоистые, алевритистые, с многочисленными лептохлоритовыми оолитами. Изредка встречаются плохой сохранности остатки аммонитов и двустворчатых моллюсков. *Macrocephalites tcheremensis* Lom., *M. compressus* (Quesnt.), *Keplerites* (*Keplerites*) *curtilobus* (Buck.), *Hecticoceras* (*Hecticoceras*) *belaiense* Lom., *Kosmoceras* sp . . . . . 2,0 м

3. Известняки серые, сильноглинистые, алевритистые, неяснослоистые с лептохлоритовыми оолитами. Слой чрезвычайно богат аммонитами. Здесь найдены *Kosmoceras* (*Gulielmiceras*) *medea* Call., *K. (G.) n. sp.*, *Hec-*

*ticoceras* (*Hecticoceras*) *umbilicatum* Lom., *H. (H.) posterium* Zeiss, *Putealicer* (*Putealicer*) *lugeoni* (Tsyт.), *P. (P.) punctatum* (Stahl), *P. (Zietenicer*) *laubei* (Neum). *Pleurocephalites pila* (Nik.) и многочисленные среднекелловейские *Perisphinctidae*. С аммонитами ассоциируют морские ежи, брахиоподы и двустворчатые моллюски: *Pholadomya*, *Entolium*, *Aequipecten* и другие . . . . . 6,0 мм

#### Верхний келловей

4. Известняк охристо-бурый, с чрезвычайно большим содержанием лептохлоритовых оолитов. В этом слое попадают остатки *Quenstedtoceras* sp., *Peltoceras* cf. *athleta* (Phill.), *Phylloceras* sp. . . . . , 0,5—0,7 м

Келловейские образования перекрываются очень сильно глинистыми, неслоистыми известняками буро-серого цвета, с мшанками, губками, брахиоподами и морскими ежами раннеоксфордского возраста, мощность 1,0—1,5 м.

Выше залегает 2—3 м толща губковых и губково-водорослевых известняков.

И. И. Никшич (1915) выделяет в этом разрезе зоны *Macrocephalites macrocephalus*, *Stephanoceras coronatum* и *Peltoceras athleta* и считает, что фауна каждой из этих зон обособлена, тогда как К. О. Ростовцев и В. Н. Буряк (1958) считают, что в разрезе у пос. Каменностский нижний келловей отсутствует.

Мы придерживаемся мнения последних двух исследователей, так как в нижних слоях этого разреза совместно встречены нижне- и среднекелловейские аммониты.

Таким образом, суммируя вышесказанное, можно отметить, что во многих районах Северного Кавказа остатки келловейских фаун сконденсированы и выделение зон в отдельных разрезах весьма затруднительно.

В изученном регионе, там где сохранились раннекелловейские отложения (Дагестан, Черек Балкарский и др.) обычно совместно встречаются аммонитиды обеих зон нижнего келловоя. В свете новых данных неправильно выделять зону *Macrocephalites macrocephalus*, так как в разрезах соотношение фаун обеих зон нижнего келловоя неясно. Поэтому будет правильнее на Северном Кавказе нижнекелловейские отложения не расчленять на зоны и характеризовать их как слои с *Macrocephalites macrocephalus*. Однако здесь же необходимо оговориться, что это название надо употреблять с большой осторожностью, так как часто многие представители семейства *Macrocephalitidae* встречаются в перестроенном состоянии в среднем келловее.

Общая мощность нижнекелловейских отложений доходит до 40 м. Наибольшей мощности отложения этого возраста достигает в Армхинском районе.

Отложения среднекелловейского возраста в исследуемом реги-

оне имеют широкое распространение и на большей части Северного Кавказа содержат сконденсированные остатки ранне-и среднекелловейских аммонитов. Нормальная последовательность среднекелловейских отложений, как было видно из рассмотренных разрезов, наблюдается в Дагестане и Кабардино-Балкария.

Зона *Kosmoceras jason* в Дагестане представлена органогенно-обломочными алевритистыми известняками, а в Кабардино-Балкарии, железисто-оолитовыми и песчанистыми известняками и охарактеризована представителями следующих родов: *Kosmoceras*, *Lunuloceras*, *Putealiceras*, *Reineckeia* и многочисленными *Perisphinctidae*. Мощность зоны — 4—19,5 м.

Зона *Erymnoceras coronatum* в районах, где она выделяется (Дагестан, Кабардино-Балкария), состоит из сильно глинистых и песчанистых известняков. В Дагестане нам удалось (Т. А. Ломинадзе, А. С. Сахаров, 1969) расчленить ее на лоны: нижнюю *Erymnoceras coronatum* и верхнюю — *Kosmoceras pollux*. Характеризуется данная зона аммонитами из родов *Kosmoceras*, *Erymnoceras*, *Rollierites*, а также многочисленными *Hecticoceratinae* и *Perisphinctidae*. Мощность зоны—0,40—30 м.

Общая мощность отложений среднего келловей меняется от 4 до 150 м.

Отложения позднекелловейского возраста на Северном Кавказе имеют малую мощность (0,15—7,5 м) и содержат сконденсированную фауну иногда всех трех подъярусов келловей. Нормальная последовательность наблюдается в Дагестане, где выделены (Т. А. Ломинадзе и А. С. Сахаров, 1969) зоны *Peltoceras athleta* и *Quenstedtoceras lamberti*, и Кабардино — Балкарии (здесь последняя зона, по-видимому, отсутствует).

Зона *Peltoceras athleta* содержит многочисленные представители рода *Peltoceras*—*P. athleta* (Phill.), *P. athleta spathi* (Priess.), *P. borissiaki* Amann., *P. baylei* (Priess.), *P. angulatum* (Quenst.), *P. berckhemeri* (Priess) и др. Мощность данной зоны 0,40—3,5 м.

Верхняя зона келловей — *Quenstedtoceras lamberti* в Дагестане охарактеризована главным образом представителями рода *Quenstedtoceras* *Q. lamberti* (Sow.), *Q. leachi* (Sow.), *Q. flexicostatum* (Phill.) и др. Мощность данной зоны в Дагестане — 4 м.

Наиболее спорным является вопрос о границе келловей-оксфорда.

Граница верхний келловей-нижний оксфорд на всей территории Северного Кавказа очень хорошо проводится как по смене фаунистических комплексов, так и по изменению литологического состава пород. Верхний келловей заканчивается конгломератовидным известняком и характеризуется большим содержанием лептохлоритовых солитов. Конгломератовидный слой наблюдается на востоке в горных районах Дагестана, Чечено-Ингушетии. Он четко прослеживается в центральной части рассматриваемой территории (рр. Фиагдон, Ардон, Урух, Черек, Чегем, Баксан), наблюдается он и на западе (р. Белая). Фаунистический комплекс содержит типичные аммониты верхнего келловей.

Нижний оксфорд на большей части Северного Кавказа представлен губковыми зеленовато-серыми псевдоскладчатыми известняками, в которых встречены многочисленные представители *Cardioceras* — бо-реального рода аммонитов (С. А. Сахаров, 1965а).

Ни в одном из изученных нами разрезов, за исключением р. Черек Балкарский, в основании толщи губковых известняков верхнекелловейских аммонитов встречено не было. И лишь по правому борту долины р. Черек Балкарский в самых низах этой толщи, примерно в 5—10 см от подошвы найдены обломки *Quenstedtoceras* sp. и *Peltoceras* sp.

В этой же части разреза Г. А. Логинова (1971) собрала большой комплекс аммонитов: *Vertumnoceras mariae* (d'Orb.), *Quenstedtoceras henrici* (Douv.), *Q. praelamberti* Douv., *Peltoceras athletoides* Lah., *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (Sow.). Анализируя состав этого комплекса, мы видим, что здесь имеются как келловейские, так и нижнеоксфордские виды. К последним относятся *Vertumnoceras mariae* (d'Orb.) и *Peltoceras athletoides* (Lah.), причем первый вид является видом-индексом одноименной зоны нижнего оксфорда Общей шкалы. Возможно, что самые нижние слои губковых известняков имеют позднекелловейский возраст. Но все же более вероятный ее возраст раннеоксфордский, на что указывают многочисленные находки в нижней части этих слоев в Северной Осетии аммонитов рода *Cardioceras* — *C. cordatum* (Sow.), *C. vertebrale* (Sow.), *C. excavata* (Sow.), *C. rossense* Sas., *C. tenuicostatum* Nik., *C. suessiforme* Spath (А. С. Сахаров, 1964б).

Изложенная нами точка зрения на границу келловей-оксфорда расходится со взглядом Г. А. Логиновой (1959, 1971), которая считает конгломератовидный известняк среднекелловейским, а верхний келловей не отделяет от нижнего оксфорда. Последние два стратиграфических элемента включаются в установленную ею адайхохскую свиту (Г. А. Логинова, 1970).

Отложения среднего и верхнего келловей на большей части Северного Кавказа представляют единый цикл осадконакопления и отделяются от нового, оксфордского цикла региональным перерывом, вызванным предоксфордскими движениями.

Таким образом, изложенный выше материал позволяет наметить фактическую последовательность аммонитовых зон келловейских отложений Северного Кавказа (таб. 24)..

#### ЗАКАВКАЗЬЕ

Келловейские отложения в Закавказье известны на Южном склоне Большого Кавказа (Абхазия, Верхняя Рача, Юго-Осетия, юго-западная часть Белокано-Закатальского райсна) и на Малом Кавказе.

История изучения верхнеюрских отложений Грузии подробно разбирается в работах И. Р. Кахадзе (1947), Н. Г. Химшиашвили (1955,

1957, 1961, 1962, 1967), Н. С. Бендукидзе (1964, 1967) и Е. К. Вахания (1976), поэтому мы не будем касаться этого вопроса.

Обзор стратиграфии келловейских отложений Грузии начнем с Верхней Рачи.

Наиболее интересный, можно сказать классический разрез находится у с. Цеси в ущелье левого притока р. Сацисквилегеле. Этот разрез изучался многими исследователями (А. Djanelidzé, 1933; И. Р. Кахадзе, 1947; Н. Г. Химшиашвили, 1957, 1962, 1967; Н. С. Бендукидзе, 1964, 1967; Т. А. Ломинадзе, 1967; И. Д. Церетели, 1968; М. И. Долуденко, Ц. И. Сванидзе, 1969; В. А. Тодрия, 1974 и др.).

Здесь на порфиритовую свиту байоса несогласно налегают (рис. 65):

1. Брекчия-конгломераты, состоящие из материала порфиритовой свиты, сцементированные местами кристаллическим кальцитом, а местами грауваковым песчаником . . . . . 10 м.
2. Грубозернистый зеленовато-серый грауваковый песчаник. В слое встречаются мелкие гастроподы, двустворчатые и остатки растений . . . . . 5 м.
3. Грубозернистые песчаники, с прослоями серых известняков с многочисленными остатками обугленных растений . . . . . 8 м.
4. Мелкозернистые коричневатые-серые песчаники. Встречаются *Astarte barulense* Khim., *A. rayensis* (Lor.), *A. baraconiensis* Khim . . . . . 6—8 м
5. Голубовато-зеленые и коричневатые-серые алевролиты. В средней части толщи появляются прослои карбонатных конкреций. Встречаются остатки растений . . . . . 35—40 м.
6. Зеленовато-серые, коричневатые толстослоистые, плотные песчаники, содержащие фауну аммонитов. Н. Г. Химшиашвили (1967) указывает на нахождение *Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.), *Kepplerites* (*Kepplerites*) *georgicus* Khim . . . . . 30 м
7. Бурые карбонатные песчаники и зеленоватые глины. *Hecticoceras* (*Hecticoceras*) *hecticum* (Pratt). Видимая мощность . . . . . 4 м
8. Чередование серых сланцеватых глин и глинистых песчаников с прослоями песчаных известняков. Н. Г. Химшиашвили (1957, 1962, 1967), Т. А. Ломинадзе (1967) и Н. С. Бендукидзе (1967) указывают на нахождение следующих аммонитов: *Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.), *M. canizarroi* (Gem.), *M. cf. rotunsus* (Quenst.), *M. madagascariensis* Lem., *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *Kamptokephalites lamellosus* (Sow.), *K. colchicus* (Djan.), *K. subtrapezinus* (Waag.), *Indocephalites chrysoolithicus* (Waag.), *I. caucasicus* (Djan.), *Dolikephalites subcompressus* (Waag.), *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.), *C. (C.) modiolare* (d'Orb.), *Sphaeroceras globuliforme* (Gem.), *Choffatia* (*Grossouvria*) *subtilis* (Neum.), *Indosphinctes* (*Indosphinctes*) *pseudopatina* (Par. et Bonar.), *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (Sow.). Видимая мощность . . . . . 60 м

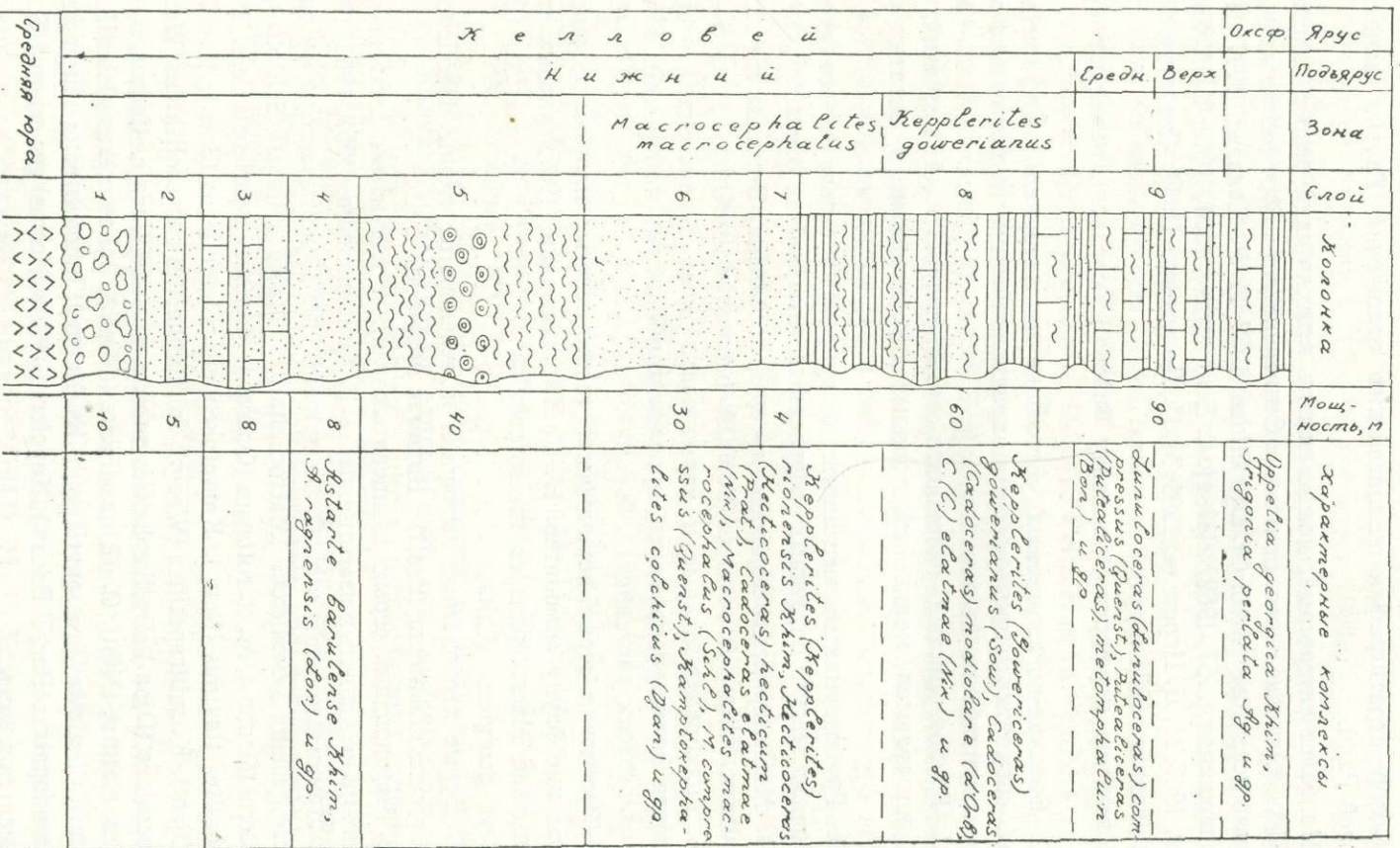


Рис. 65. Стратиграфический разрез кембрийских отложений у с. Деси

9. Бурые известковистые и песчаные глины, переходящие в серые глинистые песчаники . . . . . 90 м.

Толщи 1—5 содержат многочисленные представители двустворчатых моллюсков, описанных Н. Г. Химшиашвили (1957), однако они, к сожалению, непригодны для установления возраста. Поэтому эти слои нами лишь условно принимаются как нижнекелловейские. И. Д. Церетели (1968) относит их к бату.

Первые макроцефалитиды появляются в слое 6, а слой 8 уже содержит многочисленные представители раннекелловейских аммонитов, что позволяет твердо установить их раннекелловейский возраст.

Как видно из приведенного списка фауны, в слое 8 встречаются представители обеих зон нижнего келловейского подъяруса. Если большинство макроцефалитид и *Hecticoceras* (*Hecticoceras*) *hecticum* (Pratt) характеризуют нижнюю зону (*Macrocephalites macrocephalus*) нижнего келловейя, то такие формы как *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.), *C. (C.) modiolare* (d'Orb.), *Choffatia* (*Grossouvria*) *subtilis* (Neum.), *Indosphinctes* (*Indosphinctes*) *pseudopatina* (Par. et Bon.) встречаются обычно выше этой зоны.

В низах слоя 9 найдены *Homeoplanulites* (*Parachoffatia*) *funatus* (Opp.), *Choffatia* (*Choffatia*) *proscicostata* (Siem.), *Partchiceras viator* (d'Orb.). Все эти формы характеризуют верхнюю зону нижнего келловейя (зона *Dolikephalites gracilis* Франции—С. Mangold, 1970; E. Cariou, S. Elmi et al. 1971). Однако здесь в отличие от западноевропейских комплексов, отсутствуют характерные для этой зоны формы—представители родов *Sigaloceras*, *Jeanpeticeras*, *Chanasia* и др.

Таким образом, в нижнем келловее изученного разреза выше зоны *Macrocephalites macrocephalus* совершенно определенно выделяется еще один биостратон — лона, видом-индексом которой может служить *Kerplerites gowerianus*.

Выше Н. Г. Химшиашвили (1962), А. Л. Цагарели, Н. Г. Химшиашвили (1974) указывают на среднекелловейские *Macrocephalites transiens* (Waag.) и *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *compressus* (Quenst.)=(*Hecticoceras lunuloides* Kill.). Нами же найдены *Putealicerias* (*Putealicerias*) *metomphalum* (Bonar.) и *Partschiceras faddenii* (Waag.) — характерные формы среднего келловейя.

В верхах слоя 9 Н. Г. Химшиашвили (1962) указывает на наличие оксфордских форм *Oppelia georgica* Khim., *Trigonia perlata* Ag., *T. clavellata* Park., *T. reticulata* Ag., *Pholadomya lineata* Goldf., *Astarte ovata* Phill., *Lucina lirata* Phill., *Mytilus unguatus* Y. et B. и др.

Переход от среднего келловейя к оксфорду в разрезе с. Цеси непрерывный, и присутствие верхнего келловейя не вызывает сомнений, так как низы данной толщи датируются как средний келловей, а верхи относятся к нижнему оксфорду.

Восточнее с. Цеси, в ущелье р. Барула из толщи толстослоистых плотных песчаников Н. Г. Химшиашвили (1967) отмечает *Indoccephalites caucasicus* (Djan.) и *Kamptokephalites colchicus* (Djan.). Нами же в осыпи най-

дены: *Kamptokephalites* aff. *lamellosus* (Sow.), *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (Sow.) и *Choffatia* (*Grossouvria*) *eveha* (Quenst.), Формы, отмеченные Н. Г. Химшиашвили, а также *К.* aff. *lamellosus* (Sow.) являются руководящими для зоны *Macrocephalites macrocephalus*. Найденный нами *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (Sow.) характерен для одноименной лоны, а *Choffatia* (*Grossouvria*) *eveha* (Quenst.) — для среднего келловея.

Другой интересный разрез келловейских отложений находится у с. Корта. Этот разрез привлекал внимание многих исследователей (А. Djanelidzé, 1933; И. Г. Кузнецов, 1947; И. Р. Кахадзе, 1947; Н. Г. Химшиашвили, 1957, 1962, 1967; Н. С. Бендукидзе, 1964; 1967; Т. А. Ломинадзе, 1967; И. Д. Церетели, 1968; В. А. Тодрия, 1974). Здесь по нашим наблюдениям обнажаются (рис. 66):

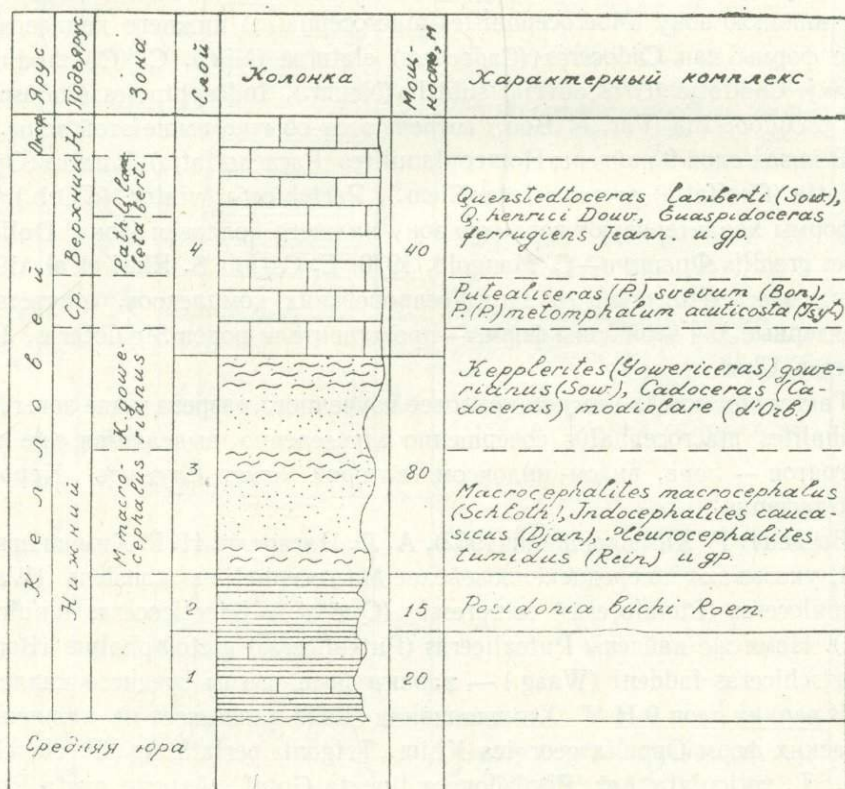


Рис. 66. Стратиграфический разрез келловейских отложений у с. Корта.

1. Серые сланцеватые глины с прослоями известняков . . . . 15—20м
2. Буровато-коричневые сланцеватые глины с прослоями плотных песчаников. Часто встречаются *Posidonia buchii* (Roem.) . . . . 10—15 м
3. Зеленовато-серые песчаные глины с прослоями песчаников с фауной аммонитов: *Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.), *Indocephalites caucasicus* (Djan.), *Dolicephalites subcompressus* (Waag.), *Kepplerites* (Кер-

plerites) rionensis Khim., K. (Gowericeras) gowerianus (Sow.), Cadoceras modiolare (d'Orb.) и др. . . . . 80 м

4. Желтовато-серые известковистые песчаники с прослоями мергелей («слои Корты») . . . . . 35—40 м

В ущелье р. Чео в осыпи слоя 3 были найдены руководящие формы нижнего келловея — *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *P. pila* (Nik.), *Kamptokephalites lamellosus* (Sow.), *K. subtrapezinus* (Waag.), *Kepplerites* (*Gowericeras*) *gowerianus* (Sow.) и др.

Слои 1—2 ввиду отсутствия в них руководящих келловейских форм нами условно отнесены к келловею. Слой 3, как видно из приведенного списка, содержит руководящие формы обеих зон нижнего келловея Западной Европы.

В низах «слоев Корты» найдены типичные средnekелловейские *Putealicer* (*Putealicer*) *svevum* (Bonar.), *P. (P.) metomphalum acuticosta* (Tsyт.) *P. (Zieteniceras) evolutum* (Leé.). В более высоких горизонтах обнаружены *Euaspidoceras ferrugineus* Jeann. и многочисленные филлоцератины. Из этой же части разреза А. И. Джанелидзе (А. Djanelidzé, 1933), И. Р. Кахадзе (1947) и Н. Г. Химшиашвили (1957, 1967) приводят обширный список верхнекелловейских аммонитов: *Aspidoceras faustum* (Bayle), *Euaspidoceras hirsutum* (Bayle), *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), *Q. henrici* Douv., *Calliphylloceras manfredi* (Opp.), *Putealicer* (*Putealicer*) *bisulcatum* (Spath), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) cf. *dynastes* Spath и др. Нами же найден и *Peltoceras athleta* (Phill.).

Из этого списка видно, что «слои Корты» содержат фауну как средне- и верхнекелловейскую, так и оксфордскую.

В. Ф. Пчелинцев (1931) описал из этих слоев пластинчатожаберных, большинство которых оказались келловейскими, большинство же брахиопод, описанных К. Ш. Нуцубидзе (1942), — оксфордские.

Таким образом, присутствие среднего келловея в «слоях Корты» можно считать установленным на основании нахождения в них руководящих форм данного подъяруса — *Putealicer* (*Putealicer*) *svevum* (Bonar.), *P. (P.) metomphalum acuticosta* (Tsyт.) и *P. (Zieteniceras) evolutum* (Leé.).

Представлены здесь, по-видимому, и обе зоны верхнего келловея (*Peltoceras athleta* и *Quenstedtoceras lamberti*).<sup>4</sup>

На наличие нижней зоны верхнего келловея (слой 4) в разрезе указывают *Peltoceras athleta* (Phill.), *Euaspidoceras ferrugineus* Jeann., *E. hirsutum* (Bayle) — характерные формы зоны *Peltoceras athleta* Западной Европы (А. Zeiss, 1956; Е. Caricu, 1971). Зона *Quenstedtoceras lamberti* устанавливается на основании нахождения *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), *Q. henrici* Douv., *Putealicer* (*Putealicer*) *bisulcatum* (Spath.) и др.

Из Верхней Рачи верхнеюрские отложения продолжают на юго-восток — в Южную Осетию.

Наиболее хорошо охарактеризованный ископаемыми остатками фауны разрез находится у с. Кемульты на правом берегу р. Зембиадаг. Здесь на байосские отложения трансгрессивно налегает свита

келловейских терригенных отложений, которая представлена серыми глинистыми песчаниками. Видимая мощность 20 м.,

Из этой свиты Т. А. Пайчадзе (1973) определены следующие формы *Calliphylloceras disputabile* (Zitt.), *Ptychophylloceras cf. hommairei* (d'Orb.), *Holcophylloceras zignodianum* (Neum.), *Thysanolythoceras hatzegi* (Khim.), *Macrocephalites madagascariensis* Lem., *M. canizarroi* (Gemm.) *Kamptokephalites intermedius* (Greif), *Dolikephalites typicus balkarensis* (Ilyin), *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.), *Kepplerites* (*Kepplerites*) *keppleri* (Opp.), *Putealicerias* (*Putealicerias*) *cf. punctatum* (Stahl), *Choffatia* (*Choffatia*) *radschensis* (Djan.), а также многочисленные двустворчатые.

Нами же здесь, кроме многочисленных макроцефалитид, найдены *Homeoplanulites* (*Parachoffatia*) *funatus* (Opp.) и *Putealicerias* (*Putealicerias*) *krakoviense ogivale* (Tsyt.).

Анализируя приведенный список фауны, мы видим, что здесь кроме руководящих форм зоны *Macrocephalites macrocephalus* нижнего келловя (представители семейства *Macrocephalitidae*) имеются и виды, встречающиеся обычно выше этой зоны. Такими являются: *Kepplerites* (*Kepplerites*) *keppleri* (Opp.), *Cadoceras* (*Cadoceras*) *elatmae* (Nik.) и *Homeoplanulites* (*Parachoffatia*) *funatus* (Opp.). Следовательно в данной свите, как в Верхней Раче, так и Южной Осетии можно выделить два биостратиграфических уровня.

Верхи свиты, по-видимому, можно датировать средним келловеем на основании находок характерных для данного подъяруса форм: *Putealicerias* (*Putealicerias*) *cf. punctatum* (Stahl) и *P. (Zietenicerias) krakoviense ogivale* (Tsyt.).

Более высокие горизонты келловя у с. Кемулта не обнажаются.

В Западной части Гагра-Джавской зоны — в Абхазии, так же как и в Раче, келловей представлен, главным образом, глинисто-песчанистой фацией и трансгрессивно налегает на более дневные отложения.

Литологически келловейские отложения сходны с таковыми Верхней Рачи и Юго Осетии.

Типичный разрез келловейских отложений имеется в ущелье р. Бзыбь (6-ой км дороги на оз. Рица). Здесь снизу вверх следуют:

1. Мелкообломочный конгломерат, зеленовато-серый с гальками порфирита . . . . . 1—5 м

2. Мелкозернистые, серые песчанистые глины с многочисленными остатками моллюсков и растений. И. Р. Кахадзе (1947) указывает на нахождение: *Partchiceras subobtusum* (Kudern), *Thysanolythoceras adeloides* (Kudern.), *Dolikephalites subcompresus* (Waag.), *Macrocephalites cf. transiens* (Waag.), *Indocephalites caucasicus* (Djan.), *Choffatia* (*Choffatia*) *tsessiense* (Djan.) *Homeoplanulites* (*Parachoffatia*) *aff. funatus* (Opp.), *Astarte episcopalis* Lor. и др. Здесь же Н. Г. Химшиашвили (1962, 1967) найдены руководящие формы нижнего *Indosphinctes* (*Indosphinctes*) *pseudopa-*

tina (Par. et Bonar.) *Lima subrigidula* (Schlip.) и среднего келловоя *Putealicerias* (*Putealicerias*) *lugeoni* (Tsyт.), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *compressus* (Quenst.), *L. (L.) pavlovi* (Tsyт.) и др. Мощность . . . . . 60—120 м

3. Серые известковистые песчаники верхнего оксфорда . . . . . 40 м

Из приведенного списка фауны, видно, что в слое, 2 наряду с типичными представителями зоны *Macrocephalites macrocephalus* встречаются формы, которые в Западной Европе характеризуют зону *Sigaloceras calloviense* (J. Callomon, 1964) или ее эквивалент — зону *Dolikephalites gracilis* (E. Cariou, S. Elmi et al., 1971). Такими видами являются: *Homeoplanulites* (*Parachoffatia*) *aff. funatus* (Opp.), *Indosphinctes* (*Indosphinctes*) *pseudopatina* (Par. et Bon.), а также найденные нами *Indosphinctes* (*Indosphinctes*) *choffati* (Par. et Bonar.), *Choffatia* (*Grossouvria*) *chanasiense* Mang.

Таким образом, в слое 2 могут быть выделены нижний и средний подъярусы келловоя; средний келловей на зоны не подразделяется.

В верхней части представлены руководящие формы верхнего келловоя и нижнего оксфорда: *Camptonectes viridunensis* (Buv.), *Lima laeviuscula* (Sow.), *L. tumida* Roem., *L. streitbergensis* (d'Orb.), *Trigonia perlata* (Sow.).

Келловейские отложения хорошо охарактеризованы фауной также в среднем течении р. Бзыби, у хут. Решава и в верховьях р. Баклановки. Из характерных форм нижнего келловоя Н. Г. Химшиашвили (1962) указывает *Macrocephalites canizarroi* (Gemm.), *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *Camptokephalites lamellosus* (Sow.), *Indosphinctes* (*Indosphinctes*) *pseudopatina* (Par. et Bonar.), *Dolikephalites subcompressus* (Waag.).

Нами же, кроме перечисленных форм, определены: *Camptokephalites colchicus* (Djan.) и *Choffatia* (*Choffatia*) *resuperroi* (Gemm.).

Таким образом, на основании многочисленных находок представителей семейства макроцефалитид в разрезе у хут. Решава в толще песчанистых глин устанавливается зона *Macrocephalites macrocephalus* нижнего келловоя. Лону *Keplerites gowerianus* на основании находки *Choffatia* (*Choffatia*) *resuperroi* (Gemm.) можно выделить с определенной долей условности. Средний келловей устанавливается здесь на основании *Macrocephalites transiens* (Waag.) и *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *compressum* (Quenst.). К сожалению, верхний келловей не охарактеризован аммонитами.

Примечательный разрез отложений находится в ущелье р. Адзага. Здесь на порфиритовую свиту средней юры налегает (контакт не виден):

1. Песчанистые глины, серые, с прослоями песчаников. В верхней части прослои песчаников увеличиваются . . . . . 200 м.

2. Глинисто-известковистые песчаники, с прослоями известковисто-песчанистых глин . . . . . 30 м.

Из первой толщи Н. Г. Химшиашвили (1957) указывает: *Pleurocephalites tumidus* (Rein.), *Camptokephalites colchicus* (Djan.), *Macrocephalites transiens* (Waag.), *Putealicerias* (*Putealicerias*) *lugeoni* (Tsyт.), *Oxytoma con-*

soriensis Cot., *Camptonectes viridunensis* (Buv.), *Cuculaea roederi* (Lor.), *C. corallina* (Lyc.), *Ctenostreon proboscideum* (Sow.), *Entolium demissum* (Phill.), *Aequiptecten subinaequicostatus* Kas., *A. fibrosus* (Sow.), *A. fibrosodichotomus* Kas., *Chlamys nattheimensis* Lor., *C. adzagensis* Khim., *Modiolaria bipartita* Pcel., *Pholadomya protei* (Roem.), *P. purchisoni* (Sow.), *P. hemocardia* Roem. *Pinna sansfootensis* Ark., *Trigonia reticulata* (Sow.), *Pleuromya varians* (Ag.), *Gomiomya litterata* Ag., *Exogira nana* (Sow.).

Нами в низах данной толщи найдены *Macrocephalites canizarroi* (Gemm.), *Pleurocephalites subtumidus* (Waag.), *Dolikephalites subcompressus* (Waag.), *Kepplerites* (*Gowericerias*) *gowerianus* (Sow.), *Indosphinctes* (*Indosphinctes*) *luseyensis* Mang. Все эти формы указывают на наличие в толще обеих зон нижнего келловея, а *Macrocephalites transiens* (Waag.), *Putealicerias* (*Putealicerias*) *lugeoni* (Tsyт.), а также найденная нами *Putealicerias* (*Putealicerias*) *metomphalum multicosatum* (Tsyт.) — на наличие среднего келловея.

Верхняя часть толщи захватывает и низы оксфорда, на что указывают такие формы, как *Camptonectes viridunensis* Buv., *Trigonia reticulata* Ag. и др.

Толща 2 фаунистически не охарактеризована. На основании стратиграфического положения Н. Г. Химшиашвили (1957) относит ее к оксфорду.

Таким образом, как видно из приведенных разрезов, в Грузии палеонтологически достаточно хорошо обосновано наличие всех трех подъярусов келловея, однако выделение отдельных зон возможно не во всех разрезах.

Зона *Macrocephalites macrocephalus* палеонтологически наиболее хорошо охарактеризована и устанавливается почти во всех разрезах Рачи, Юго-Осетии и Абхазии.

Зона *Kepplerites gowerianus* выделяется также во всех изученных разрезах, однако палеонтологически обоснована слабее, чем предыдущая.

Мощность отложений нижнего келловейского подъяруса колеблется в широких пределах, в Раче составляет 150—300 м, в Абхазии приблизительно 50—70 м, а в Южной Осетии уменьшается до 20—25 м.

Средний келловей в Грузии устанавливается, главным образом, на основании находок представителей подсемейства *Hecticoceratinae*. Найдены здесь *Putealicerias* (*Putealicerias*) *metomphalum* (Bonar.) и его подвиды, а также *P. (P.) svevum* (Bonar.), *P. (Zietenicerias) evolutum* (Leé), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *compressum* (Quenst.), *L. (L.) pavlovi* (Tsyт.) и др.

Новые исследования показали, что выделение в Грузии зоны *Reineckeia апсера*, которая объединяет обе зоны среднего келловея Западной Европы, не обосновано: во-первых представители рода *Reineckeia* в Грузии не встречаются; во-вторых, соотношение фаун среднего келловея в разрезах неясно. По нашему мнению правильнее будет не расчленять средний келловей на зоны, а характеризовать их как слои с *Putealicerias metomphalum*.

Мощность отложений среднего келловея — 40—130 м.

Более высокие зоны келловея охарактеризованы только в Верхней Раче. Здесь на основании находок *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), *Q. henrici* Douv., *Euaspidoceras ferrugineus* Jeann., *Putealicerias* (*Putealicerias*) *bisulcatum* (Spath) и др. устанавливаются обе зоны верхнего келловея — *Peltoceras athleta* и *Quenstedtoceras lamberti*.

Мощность отложений верхнего келловея колеблется в пределах 10—70 м.

В заключение следует отметить, что фауна аммонитов в разрезах келловейских отложений Грузии распределена неравномерно как по горизонтали, так и во времени, что мешает точно провести границу не только между упомянутыми зонами, но и между подъярусами.

Схема зонального деления келловейских отложений Грузии представляется в следующем виде (табл. 24).

В Азербайджанской части Южного склона Большого Кавказа до последнего времени палеонтологически охарактеризованные келловейские отложения не были известны (Э. И. Шихалибеги, 1952) и лишь недавно В. Б. Агаевым и Г. М. Гусейновым (1970) в Белоканском районе в карбонатно-терригенной толще, относимой ранее к нижнему мелу, были обнаружены келловейские аммониты хорошей сохранности.

У шоссе на дороге (источник Бешбулаг) снизу вверх следуют:

1. Глины с линзами пелитоморфных известняков . . . . . 7 м
2. Глины с крупными конкрециями, в которых обнаружены довольно хорошей сохранности *Keplerites* (*Keplerites*) *kepleri* (Opp.), а также *Macrocephalites* sp. indet. и *Calliphyloceras manfredi* (Opp.). . . . . 22 м
3. Глины, песчаники, известняки и конкреции с *Homeoplanulites* (*Parachoffatia*) *funatus* (Opp.), *Perisphinctes* sp., *Phylloceras plicatum* (Neum.) и многочисленные двустворки . . . . . 16 м

Перекрываются келловейские отложения с небольшим угловым несогласием красновато-фиолетовыми песчаниками, которые В. Б. Агаев и Г. М. Гусейнов (1970) условно относят к оксфордскому ярусу.

На основании находок аммонитов из родов *Keplerites*, *Macrocephalites* и др. Эти слои можно достоверно отнести к келловею, однако более дробное деление не представляется возможным.

В пределах малого Кавказа келловейские отложения развиты вдоль осевых полос синклиналий и имеют довольно широкое распространение (А. Т. Асланян, 1949, 1958; М. Р. Абдулкасумзаде, 1963; Н. Р. Азарян, 1963; Н. Р. Азарян, В. Т. Аконян, Г. А. Чубарян, 1970; М. Р. Абдулкасумзаде, Н. Р. Азарян, Т. А. Гасанов 1972). Однако, как было отмечено выше, они бедны фауной аммонитов и поэтому расчленить их на зоны не представляется возможным.

Келловейские отложения фаунистически относительно хорошо охарактеризованные, известны в Алавердском районе, где они представлены, в

основном, песчаниками, глинистыми сланцами, туфопесчаниками и туфобрекчиями. Мощность отложений около 200 м. В этих отложениях А. Т. Асланяном (1958) и Н. Р. Азаряном (1963) обнаружены *Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.), *Pleurocephalites tumidus* (Rein.) и *Керплеритес* sp., которые достоверно указывают на келловейский возраст вмещающих их отложений.

В Иджеванском районе, в верховьях р. Тали-гет и в бассейне р. Аксибара из пиритоносных глин А. Т. Асланян (1958) указывает на нахождение келловейских *Macrocephalus macrocephalus* (Schloth.), *Choffatia* (*Choffatia*) *gascensis* (Djan.), *Orionoides orionoides* (Djan.). Это позволило констатировать наличие нижнего и среднего келловоя в этом районе.

В северо-восточной части Малого Кавказа келловейские отложения широко развиты в пределах Дашкесанского синклинория (М. Р. Абдулкасумзаде, 1963), где они согласно перекрывают бат (Т. А. Гасанов, 1973). Представлены они здесь туфобрекчиями, туфоконгломератами, аргиллитами и глинами. Мощность около 350 м.

На данной территории рассматриваемые отложения согласно немногочисленной, однако руководящей фауне аммонитов расчленены на три подъяруса (М. Р. Абдулкасумзаде, В. Б. Агаев, Г. М. Гусейнов, 1972).

Нижний подъярус представлен переслаиванием аргиллитов, туфопесчаников и туфобрекчий: *Macrocephalites canizargoi* (Gemm.), *M. ex gr. macrocephalus* (Schloth.), *M. compressus* (Quenst.), *M. ex gr. madagascariensis* Lem. и др. Мощность 3 м.

Средний подъярус состоит из чередования туфоалевролитов, туфопесчаников, гравелитов. *Reineckea anceps* (Rein.), *Putealicerias* (*Putealicerias*) *metomphalum* (Bonar.), *P. (Zietenicerias) bipartitum* (Quent.), *Sowerbyceras, tietzei* (Till) и др. Мощность 60—300 м.

Верхний подъярус состоит из туффитов, алевролитов и известковистых конгломератов: *Peltoceras athleta* (Phill.), *P. athletoides* (Lor.), *Lunuloceras* (*Sublunuloceras*) cf. *dynastes* (Spath.) Мощность 17 м.

Таким образом, несмотря на довольно высокую степень различия подразделений келловоя отдельных регионов Кавказа на подродовом уровне (см. гл. VI), имеющиеся сходные комплексы аммонитид дают основание для корреляции этих осложнений.

В таблице 24 дано сопоставление зональных схем келловейских отложений отдельных регионов Кавказа.

#### СХЕМА БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОГО РАСЧЛЕНЕНИЯ КЕЛЛОВЕЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КАВКАЗА ПО АММОНИТАМ

Суммируя вышеизложенные факты, основанные на изучении разрезов, распространения в них аммонитов и использования всех доступных нам литературных источников, можно отметить, что биостратиграфическая схема келловоя Кавказа по аммонитам насчитывает 8 подразделений: Мас-

rocephalites macrocephalus, Keplerites gowerianus, Kosmoceras jason, Erymnoceras coronatum (Erymnoceras coronatum, Kosmoceras pollux), Peltoceras athleta и Quenstedtoceras lamberti. Из них два подразделения (Keplerites gowerianus и Kosmoceras pollux) соответствуют лонам, а остальные зонам (J. Callomon, 1964). Отложения почти всех подразделений хорошо охарактеризованы фауной аммонитов.

Нижнекелловейский подъярус устанавливается во многих районах Кавказа, однако на биостратиграфические зоны подразделяется лишь в Абхазии, Верхней Раче и Юго-Осетии. Зона Macrocephalites macrocephalus характеризуется наличием следующих форм аммонитов: Macrocephalites macrocephalus (Schloth.), M. madagascariensis Lem., M. canizarroi (Gemm.), Indocephalites caucasicus (Djan.), Pleurocephalites tumidus (Rein.), Dolikephalites subcompressus (Waag.), D. typicus balkarensis (Ilyin.).

Лона Keplerites gowerianus — Keplerites (Keplerites) kepleri (Opp.) K. (Gowericeras) gowerianus (Sow.), Homeoplanulites (Parachoffatia) funatus (Opp.), Choffatia (Choffatia) prorsicostata (Siem), C. (C.) recuperroi (Gemm), C. (Grossouvria) chanasiense Mang., Cadoceras (Cadoceras) modiolare (d'Orb.) C. (C.) elatmae (Nik.) и др.; на Северном Кавказе найдены многочисленные Sigaloceras calloviense (Sow.).

Нижняя граница зоны Kosmoceras jason среднего келловей проводится по массовому появлению Kosmoceras (Gulielmiceras) jason (Rein.), K. (G.) gulielmii (Sow.), K. (Kosmoceras) baylei Tint., Reineceia anceps (Rein.) и др. Данная зона палеонтологически хорошо охарактеризована в Дагестане и Кабардино-Балкарии.

Зона Erymnoceras coronatum, перекрывающая зону Kosmoceras jason, характеризуется следующим зональным комплексом: Erymnoceras coronatum (d'Orb.), E. doliforme (Rom.), E. baylei Jeann., Rollierites minuendum Roll., Putealicerias (Putealicerias) metomphalum (Bonar.), Kosmoceras (Kosmoceras) obductum (Buck.), K. (K.) crassum Tint. и др.

Отмеченная зона в Дагестане (Т. А. Ломинадзе, А. С. Сахаров, 1969) объединяет две лона Erymnoceras coronatum и Kosmoceras pollux.

Верхний келловей подразделяется на две зоны Peltoceras athleta и Quenstedtoceras lamberti. Первая зона выделяется в Верхней Раче, Кабардино-Балкарии, Дагестане. Характеризуется она присутствием Peltoceras athleta (Phill.), P. borissiaki Amann., P. angulosum (Quenst.), Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.), Lunuloceras (Sublunuloceras) dynastes (Spath.) и др.

В отложениях верхней зоны встречаются: Quenstedtoceras lamberti (Sow.), Q. leachi (Sow.), Q. flexicostatum (Phill.), Vertumniceras damoni (Nik.), V. caucasicum Lom., Eboraciceras rybinscianum (Nik.), Euaspidocegas ferrugineum Jeann., E. hirsutum (Bayle) и др. (Верхняя Рача, Дагестан).

Ниже приводится предполагаемая схема биостратиграфического деления келловейских отложений Кавказа по аммонитам и делается попытка корреляции со смежными регионами, а также с некото-

Таблица 24

Сопоставление зональных схем келловейских отложений отдельных регионов Кавказа

Ярус	Подъярус	Северный склон Кавказа	Южный склон Кавказа	Малый Кавказ
Келловей	Верхний	Quenstedtoceras lamberti	Quenstedtoceras lamberti	Слой с
		Peltoceras athleta	Peltoceras athleta	Peltoceras athleta
	Средний	Erymnoceras coronatum	Слой с	Слой с
		Kosmoceras jason	Putealicerias metomphalum	Reineckeia anceps
	Нижний	Слой с	Kepplerites gowerianus	Слой с
		Macrocephalites macrocephalus	Macrocephalites macrocephalus	Macrocephalites canizarroi

Схема корреляции келловейских отложений Кавказа со смежными регионами и некоторыми областями Западной Европы

Англия Callomon, 1964		Франция Cariou, Elmi, 1971		ФРГ Zeiss, 1977	Русская платформа Сазонов, Стефанов, 1965	Крым Муратов, Снегирова, Успенская, 1972	Кавказ Ломинадзе, 1978		Туркмения Аманшизов, 1962а
Q uested- toce- r lamberti		Quensted- toce- r lamberti		Q uestedtoce- r lamberti	Q unstedtoce- r lamberti	Q uenstedto- ce- r lamberti	Q uensted- toce- r lamberti		Q uenstedto- ce- r lamberti
Peltoceras athleta		Peltoceras athleta	Collotia colloti- forme Hecticoceras tresense	Peltoceras athleta	Peltoceras athleta	Peltoceras athleta	Peltoceras athleta		Peltoceras athleta
Erymno- ce- r corona- tum	Kosmoceras grossovvei Kosmoceras obductum	Erymnoceras coronatum	Kosmoceras grossovvei Kosmoceras obductum	Erymnoceras coronatum	Erymnoceras coronatum	Erymnoceras coronatum	Erymno- ce- r corona- tum	Kosmoceras pollux Erymnoceras coronatum	Erymnoceras coronatum
Ko,mo- ce- r jason	Kosmoceras jason Kosmoceras medea	Ko, moceras jason	Kosmoceras jason Kosmoceras medea	Kosmoceras jason	Kosmoceras jason Cadoceras milachevici	Reineckeia anceps	Kosmo- ce- r jason		Reineckeia anceps
Sigaloc- ce- r callo- viense	Sigaloceras enodatum Sigaloceras calloviense Proplanulites koenigi	Dolikepha- lites gracilis	Indosphinctes patina Hecticoceras michalskii Proplanulites koenigi	Sigaloceras calloviense	Sigaloceras calloviense Cadoceras elatmae	Sigaloceras calloviense	Kepple- rites goweria- nus		Sigaloceras calloviense
Macroce- phalites macroce- phalus	Kamptokephalites kamptus Macrocephalites macrocephalus	Macrocephal- lites macro- cephalus	Kamptokephalites kamptus Euliatimorphites bullatus	Macrocephal- lites macrocephal- lus	M. macro- cephalus Arcticoceras ischmae	Macrocephal- lites macrocephal- lus	Macrocephalites macrocephalus		

рыми областями Западной Европы, зональные комплексы аммонитов которых наиболее близки кавказским (таблица 25).

Корреляция отложений облегчается тем обстоятельством, что смежные с Кавказом регионы (Туркмения, Русская платформа, Крым), а также многие районы Западной Европы (Польша, ФРГ, Франция, Англия), обнаруживают довольно высокую степень сходства подразделений келловея на подродовом уровне (табл. 26), подсчитанной по формуле Престона (F. Preston, 1962).

Т а б л и ц а 26

Ярус	Подъярус	К/Т	К/Р	К/Кр	К/П	К/Г	К/Ф	К/А
Келловей	Нижний	0,14	0,25	0,25	0,21	0,24	0,27	0,17
	Средний	0,03	0,14	0,07	0,26	0,27	0,26	0,29
	Верхний	0,07	0,21	0,18	0,27	0,41	0,35	0,37

Условн. обозн. К — Кавказ, Р — Русская платформа, Кр — Крым,  
Т — Туркмения, П — Польша, Г — Германия,  
Ф — Франция, А — Англия.

## ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

Изучение раковины келловейских аммонитид, анализ изменчивости в онтогенезе лопастной линии, скульптуры, формы раковины и внутренних структур с применением методов математической статистики, позволили выделить признаки, характерные для таксонов различных рангов и обосновать филогенетическую систематику келловейских аммонитид.

Подтверждается предположение, что предками кадоцератин были представители подсемейства *Arctoceratitinae*, происшедшие от *Sphaeroceratinae*. Предками космоцератид являются представители семейства *Macroceratitidae*. Гектикоцератины возникли от *Oppeliinae*. Дальнейшее их развитие идет, по-видимому, по направлению *Ochetoceratinae*, *Distichoceratinae* и *Taramelliceratinae*. Представители подсемейства *Erymnoceratinae* возникли от *Proplanulitinae*. Филогенетический ряд имеет следующий вид: *Proplanulitinae* — *Erymnoceratinae* — *Pachyceratinae*.

Морфо-функциональный анализ строения протоконха, первого и последующих оборотов и связанных с ними структур, исследованных с помощью сканирующего электронного микроскопа показал, что в постэмбриональном периоде аммониты проходили четыре возрастные стадии: младенческую, детскую, юношескую и взрослую, которые устанавливаются на основании анализа строения стенки раковины, лопастной линии, скульптуры, формы раковины и т. д.

Анализ строения раковины келловейских аммонитид позволил установить корреляционные связи между отдельными органами: а) формы с крупными протоконхами имеют соответственно и крупные размеры цекума и аммонителлы; б) минимальное число септ свойственно аммонитам с уплощенными и скульптурированными раковинами. У таких форм формирование раковины шло быстрее, чем у форм с низкими оборотами; в) у скульптурированных раковин лопастная линия бывает более простой, чем у форм с более простой скульптурой; г) аммониты, обладающие широкими оборотами, имеют более широкий сифон; д) в общем формы с низкими и менее скульптурированными оборотами характеризуются меньшей индивидуальной изменчивостью признаков внутреннего строения (коэффициент вариации).

Восстановление экологических условий существования и образа жизни келловейских аммонитид, а также батиметрического профиля келловейского морского бассейна, позволило предполагать, что келловейские аммонитиды принадлежали, в основном, к двум жизненным формам: нектонной и нектобентосной. Большинство из них были

обитателями мелководных областей моря с наиболее благоприятными условиями на глубинах, не превышающих 100 м. В расселении аммонитид решающим является температурный (климатический) фактор.

Тафономические наблюдения показали, что захоронение аммонитид в большинстве случаев происходило близ места их обитания, что позволяет отдельные группы аммонитов использовать для восстановления биономических условий морских бассейнов.

Изучение систематики, филогенетических связей и экологических условий существования келловейских аммонитид Кавказа позволили обосновать биостратиграфические рубежи различных рангов. Предполагается в келловейских отложениях Кавказа выделить зоны: *Macrocephalites macrocephalus*, *Keplerites gowerianus*, *Kosmoceras jason*, *Egymnoceras coronatum*, (*Egymnoceras coronatum*, *Kosmoceras pollux*), *Peltoceras athleta* и *Quenstedtoceras lamberti*. Из перечисленных биостратонов зоны *Keplerites gowerianus* и *Kosmoceras pollux* являются местными (или лонами).

Проведена корреляция отложений келловейского возраста Грузии, Северного Кавказа и Малого Кавказа с другими регионами (Туркмения, Русская платформа, Крым, Польша, ФРГ, Франция, Англия) путем установления изохронности сравниваемых комплексов аммонитид. Сопоставление зональных схем облегчалось тем обстоятельством, что смежные с Кавказом регионы, а также многие районы Западной Европы, обнаруживают довольно высокую степень сходства подразделений келловей на подродовом уровне, подсчитанной по формуле Престона (F. Preston, 1962).

## THE CALLOVIAN AMMONITIDA OF THE CAUCASUS

### S u m m a r y

The study of the shell of the Callovian Ammonitida, the analysis of the variation in the ontogenesis of the lobe line, sculpture, shape of the shell and all internal signs using methods of mathematical statistics allowed us to distinguish the signs characteristic from the taxons of the different ranges and to ascertain the phylogenetic taxonomy of the Callovian Ammonitida.

The supposition that ancestors of the Cadoceratinae were the representatives of the subfamily Arctocephalitinae, which came from Sphaeroceratinae was confirmed. The ancestors of the Kosmoceratidae are the representatives of the family Macrocephalitidae. The Hecticoceratinae came from Oppeliinae. Probably their subsequent development proceeds in the direction of the Ochetoceratinae, Distichoceratinae and Taramelliceratinae.

The representatives of the subfamily Erymnoceratinae came from Proplanulitinae. The phylogenetical range has the following aspect: Proplanulitinae—Erymnoceratinae—Pachyceratinae.

The morpho-functional analysis of the structure of the protoconch, the first and following whorls and elements of the structure connected with them, the lobe line, sculpture and shape of the shell, investigated by using the scanning electronic microscope, showed that in the postembrional period the ammonites passed through 4 age stages: infantile, nursery, juvenile and adult.

The analysis of the shell structure of the Callovian Ammonitida allowed the correlation between the separate organs to be established: a) the individuals with large protoconches have correspondingly large sizes of the coecum and the ammonotella; b) the minimal quantity of the septs, peculiar to the ammonites with flattened and sculptured shell. In this type the formation of the shell proceeds more quickly than on the ones with low whorls; c) the lobe line of the strongly sculptured shell is simpler, than one in the shell with the poor sculpture; d) ammonites with wide whorls have wider siphons; e) in general individuals with low and less sculptured whorls are characterized by lesser individual variability of the signs of the internal structure (coefficient of the variations).

The reconstruction of the ecological conditions of the existence and behaviour of the Callovian Ammonitida and the bathimetric section of the Callovian marine basin allowed us to suppose, that Callovian Ammonitida in general, belonged to the two vital forms: nectonic and nectobentonic. The large majority of them inhabited shallow areas of the sea with favourable conditions at depths not exceeding 100 metres. The temperature (climatic) factor was decisive in settling of the Ammonitida.

Taphonomic observations shows that in the majority of cases the Ammonitida were buried near to the places they inhabited. This circumstance makes possible to use different individual groups of the Ammonitida for reconstruction of the bionomic conditions of the marine basins.

Study of the taxonomy, the phylogenetical connections and the ecological conditions of the Callovian Ammonitids of the Caucasus made it possible to ascertain biostratigraphical limits of the different ranges. Thus zones may be distinguished in the Callovian deposits of the Caucasus: *Macrocephalites macrocephalus*, *Kepplerites gowerianus*, *Kosmoceras jason*, *Erymnoceras coronatum* (*Erymnoceras coronatum* and *Kosmoceras pollux*), *Peltoceras athleta* and *Quenstedtoceras lamberti*. Of these biostratons *Kepplerites gowerianus* and *Kosmoceras pollux* are local (lones).

Correlations of the Callovian deposits of Georgia, the Norther Caucasus and Lesser Caucasus with other regions (Turkmenia, the Russian platform, Crimea, Poland, the Federal Republic of Germany, France and England) by the establishment of the Ammonites has been carried out.

Comparison of the zonal schemes was made easier by the fact that regions adjacent to the Caucasus, as well as many areas of Western Europe, display quite a high degree of similarity in the Callovian subdivisions on the subgenetic level, calculated according to Preston,s formula (1962).

## ЛИТЕРАТУРА

- Абдулкасумзаде М. Р. 1963. Стратиграфия и фауна верхнеюрских отложений северо-восточного Малого Кавказа. Баку, 1—106.
- Абдулкасумзаде М. Р., Агаев В. Б., Гусейнов Г. М., 1972. Зональное расчленение верхнеюрских отложений Азербайджана. Уч. зап. Аз. ГУ, сер. геол.-географ. наук, № 5, 40—43.
- Абдулкасумзаде М. Р., Азарян Н. Р., Гасанов Т. А., 1972. Малый Кавказ и Южное Закавказье. В кн. «Стратиграфия СССР, Юрская система», 197—216.
- Агаев В. Б. 1966. Стратиграфия среднеюрских отложений северо-восточного Азербайджана и южного Дагестана. Баку, 1—179.
- Агаев В. Б., Гусейнов Г. М., 1970. О наличии келловея на Большом Кавказе Азербайджана. Уч. зап. Аз. ГУ, № 4, 94—95.
- Азарян Н. Р. 1963. Стратиграфия и фауна юрских отложений Алавердского рудного района Армянской ССР. Ереван, 1—224.
- Азарян Н. Р. 1978. О прижизненных повреждениях и патологии раковин аммонитов. Изв. АН Арм. ССР, науки о Земле, 2, 8—12.
- Азарян Н. Р., Акопян В. Т., Чубарян Г. А., 1970. Юрская система. В сб. «Геология СССР», т. XIII, М. 51—80.
- Акимушкин И. И. 1963. Головоногие моллюски морей СССР. Москва, 1—234.
- Аманниязов К. 1962 а. Стратиграфия и аммониты верхнеюрских отложений Туаркыра. Ашхабад, 1—110.
- Аманниязов К. 1962 б. Эримноцерасы из среднего келловея Туаркыра. Тр. Инт. геол. АН Туркм. ССР, т. IV, 136—164.
- Аркелл В. 1961. Юрские отложения Земного шара. Москва, 1—777.
- Асланян А. Т. 1949. Стратиграфия юрских отложений северной Армении. Ереван.
- Асланян А. Т. 1958. Региональная геология Армении. Ереван, 1—427.
- Барсков И. С. 1973. Вопросы изучения структуры скелета цефалопод. Бюлл. МОИП, отд. геол., № 4, 97—108.
- Барсков И. С. 1975а. Структура раковины и эволюция онтогенеза цефалопод. Моллюски. Их систематика, эволюция и роль в природе. Авторефераты докл. Москва, 171—173.
- Барсков И. С. 1975б. Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии. Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология, № 6. ВИНТИ, 5—59.
- Безносков Н. В. 1960. К систематике юрских Ammonitida. Палеонт. ж., № 1, 29—44.
- Безносков Н. В., Шевырев А. А., 1956. О прижизненных повреждениях раковин у юрских аммонитов. Вест. МГУ, сер. физ.-мат. и ест. наук, № 6, 123—130.
- Бендукидзе Н. С. 1964. Верхняя юра. Геология СССР, т. X, М. 82—112.
- Бендукидзе Н. С. 1967. Геология южной полосы верхнеюрских отложений Рачи. Фонды ГИН АН Груз. ССР, 1—150.
- Богословская М. Ф. 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей. Палеонт. ж., № 1, 49—57.
- Богословский Б. И. 1969. Девонские аммоноидеи. 1. Агониятиты. Москва, 1—320.

- Бодылевский В. И. 1926. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik. Ежегод. Русск. палеонт. общества, т. V, часть, I, 61—94.
- Бодылевский В. И. 1960. Келловейские аммониты Северной Сибири. Зап. Ленингр. Горного Инст., т. XXXVII, вып. 2, 49—82.
- Булынникова С. П., Гольберт А. В., Климова И. Г. и др. 1978. Палеобиофауны нефтегазоносных волжских и неокомских отложений Западно-Сибирской плиты. Тр. Сибирск. НИИ геологии, геофизики и минерального сырья, вып. 248, 1—86.
- Вахания Е. К. 1976. Юрские отложения Грузии. Тр. ВНИГНИ, Груз. отд., вып. 207, 1—412.
- Гасанов Т. А. 1973. Средняя юра Азербайджана. Баку, 1—163.
- Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. Москва, 1—565.
- Давиташвили Л. Ш. 1961. Теория полового отбора. М., 1—523.
- Давиташвили Л. Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси, 1—228.
- Давиташвили Л. Ш. 1972. Учение об эволюционном прогрессе. Тбилиси, 1—303.
- Демин Н. Н. 1956. Геологическая карта Северного Кавказа, лист К—38—28—В, Фонды СКГУ, Есентуки.
- Джанелидзе А. И. 1946. К вопросу о механизме образования септ в раковине *Ammonoidea*. Сообщ. АН ГССР, т. VII, № 9—10, 597—599.
- Динер К. 1934. Основы биостратиграфии. М—Л—Н, 1—271.
- Долуденко М. П., Сванидзе Ц. И. 1969. Позднеюрская флора Грузии. Москва, 1—102.
- Дробышев Д. В. 1931. Хребер Лёс в Даргинском округе Дагестана. Тр. Глав. геол.-разв. упр., вып. 86, 1—43.
- Дробышев Д. В. 1931. Очерк месторождений гипса в Дагестане. Изв. Глав. геол.-разв. упр., т. 50, вып. 22, 347—361.
- Дробышев Д. В. 1934. Геологическое строение Дагестанской АССР и ее полезные ископаемые. Мат. I конф. изуч. произв. сил Дагестанской АССР, СОПС АН СССР, вып. 2, 20—25.
- Дробышев Д. В. 1939. Геологическое строение района от р. Чирах-Чай до Самура в южном Дагестане. Тр. геол. и полезн. ископ. Северного Кавказа, вып. IV, 29—64.
- Друщиц В. В. 1956. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. Изд. МГУ, I—147.
- Друщиц В. В. 1976. Строение раковины и стадии онтогенеза аммонитов по данным электронной микроскопии. В сб. «Эксперимент, эколог. морских беспозвоночных», Владивосток, 57—59.
- Друщиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. 1976. Эволюция септальных трубок у аммоноидей. Палеонт. ж., № 1, 41—56.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. 1973. Состояние изученности внутреннего строения раковины аммоноидей. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 48, вып. 6, 144—145.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. 1974. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцеаратид и литоцератид. Палеонт. ж. № 1, 41—53.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. 1975. Строение элементов скелета раннемеловых аммонитов в сканирующем микроскопе и их систематическое значение. Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Автореф. докл., сб. 5, 174—176.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. 1976. Внутреннее строение раковины рода *Ptychoceras d'Orbigny*. ДАН СССР, т. 230, № 5, 1210—1213.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Ломинадзе Т. А. 1976. Строение протоконха и фрагмокона у некоторых келловейских родов аммонитов (*Pseudocadoceras*, *Cadoceras*, *Kosmoceras*). Сообщ. АН ГССР, т. 81, № 2, 497—500.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Ломинадзе Т. А. 1977. Особен-

- ности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов. Палеонт. ж., № 3, 19—29.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Михайлова И. А. 1977. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. Палеонт. ж., № 2, 57—69.
- Друщиц В. В., Хиами Н. 1969. Некоторые вопросы изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов. Тез. докл. совещ. по проблеме «Пути и закономерн. развития животных и раститель. организмов», 26—30.
- Друщиц В. В., Хиами Н. 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. Палеонт. ж., № 1, 35—47.
- Захаров Ю. Д. 1971. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммонойд раннего мезозоя. Палеонт. ж., № 1, 27—36.
- Захаров Ю. Д. 1972. Формирование цекума и просифона у аммонойд. Палеонт. ж., № 2, 64—70.
- Захаров Ю. Д. 1974. Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммонойд. Палеонт. ж., № 1, 30—41.
- Захаров Ю. Д. 1977. Особенности географической дифференциации морских беспозвоночных раннего триаса. В сб. «Эволюция органического мира Тихоокеанского пояса», 63—88.
- Захаров Ю. Д. 1978. Раннетриасовые аммонойды Востока СССР, «Наука», М., 1—224.
- Зуев Г. В. 1966. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Киев, «Наукова думка», 1—146.
- Зуев Г. В. 1971. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. Изд. «Наукова думка», 1—219.
- Иванов А. Н. 1945. К вопросу о так называемой «профетической фазе» в эволюции *Kosmocerasatidae*. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. XX(1—2), 11—31.
- Иванов А. Н. 1960. О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudoceras*. Сб. трудов. по геол. и палеонт. Коми филиала АН СССР, 378—392.
- Иванов А. Н. 1971 а. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. Уч. зап. Ярославского пединст. Геол. и палеонт., вып. 87, 79—119.
- Иванов А. Н. 1971 б. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих. Уч. зап. Ярославск. пединст. Геол. и палеонт., вып. 87, 127—130.
- Иванов А. Н. 1971 в. О некоторых возрастных изменениях раковин аммонитов. Бюлл. МОИП, отд. геол., 46, № 2, 155.
- Иванов А. Н. 1973. К вопросу о планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. Тез. XIX сесс. ВПО, Л., 25—26.
- Иванов А. Н. 1975. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро, макро и мегаконхов. Яросл. пединст., сб. трудов, вып. 142, 5—57.
- Иванова И. Н. 1973. Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления, Изд. «Наука», М., 1—153.
- Иловайский Д. И., Флоренский К. П. 1941. Верхнеюрские аммониты бассейнов рек Урала и Илека. Мат. к познанию геол. строения СССР, нов. сер., вып. 1 (15), 1—195.
- Иофф Н. А. 1962. Эмбриология беспозвоночных. Москва, 1—263.
- Кагарманов А. Х. 1967. Вопросы определения глубин морей геологического прошлого и их эволюция. Зап. Ленингр. горного инст., т. 53, вып. 2, 29—31.
- Казакова В. П. 1971. Результаты изучения некоторых тоарских, ааленских и нижнебайосских аммонитов надсемейства *Hidocerataceae* Hyatt. Изд. МГУ, 1—91.
- Казанский П. А. 1909. Материалы к изучению фауны юрских отложений Дагестана. Изв. Томского технолог. инст. т. 16, № 4, 1—101.
- Камышева-Елпатьевская В. Г. 1951. О прижизненных повреждениях раковин юрских аммонитов. Уч. зап. Саратовск. универс., вып. геол., т. XXVIII, 212—226.

- Камышева-Елпатьевская В. Г., Николаева В. П., Троицкая Е. А. 1959. Стратиграфия и фауна юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. Тр. ВНИГРИ, вып. 137, 5—227.]
- Кармишина Г. И. 1975. Остракоды плиоцена юга европейской части СССР, Саратов, 1—332.
- Кахадзе И. Р. 1947. Грузия в юрское время. Тр. ГИН АН СССР, сер. геол., т. III (VIII), 1—371.
- Князев В. Г. 1975. Аммониты и зональная стратиграфия нижнего оксфорда Севера Сибири. Новосибирск, 1—102.
- Крымгольц Г. Я. 1960. Методика определения мезозойских головоногих. Ленинград, 1—89.
- Крымов Б. Ф. 1960. Келловейские отложения Терско-Ассинской площади ЧИАССР. Тр. ГрозНИИ, вып. 8, 20—29.
- Крымов Б. Ф. 1961. К литолого-стратиграфической характеристике отложений келловейского яруса Чечено-ингушетской АССР. Тр. ГрозНИИ, вып. IX, 3—21.
- Кузнецов И. Г. 1937. Геологическое строение части Западной Грузии в пределах Рачи, Лечхума и Имеретии. XVII Межд. Геол. Конгр., экскурс. по Кавказу, Груз. ССР. Запад. часть. Москва.
- Леонов Г. П., Живаго Н. В. 1961. О некоторых вопросах стратиграфии верхнеюрских отложений Дагестана. Вопр. стратигр. и регион. геол., вып. 192, 20—57.
- Леонов Г. П., Логинова Г. А. 1956. Основные черты геологического развития Дагестана в эпоху верхней юры и валанжина. Уч. зап. МГУ, вып. 176, 87—104.
- Логинова Г. А. 1959. Келловейские отложения западной и центральной частей северного склона Кавказа. Тр. Всес. НИИ природного газа, вып. 7 (15), 88—101.
- Логинова Г. А. 1964. Основные черты геологического развития центральной части Северного Кавказа в эпоху верхней юры. Вопр. региональной геол., 97—106.
- Логинова Г. А. 1970. Стратиграфия верхнеюрских отложений центральной части Северного Кавказа. Вест. МГУ, геологи, № 5, 66—76.
- Логинова Г. А. 1971. Нижне и среднекелловейские отложения центральной части Северного Кавказа. Вест. МГУ, геология № 5, 42—52.
- Логинова Г. А. 1972. К вопросу о региональном стратиграфическом расчленении верхнеюрских отложений Северного Кавказа. Вест. МГУ, геология, № 3, 37—39.
- Логинова Г. А. 1975. Нижне-среднекелловейские отложения Горного Дагестана. Вест. МГУ, геология № 6, 46—54.
- Ломинадзе Т. А. 1966а. Об асимметрии перегородочной линии у верхнеюрских аммонитов. ДАН СССР, т. 171, № 5, 1101—1192.
- Ломинадзе Т. А. : 1966б. К вопросу о филогенетических связях подсемейства Nesticoceratinae. Сообщ. АН СССР, т. X III, № 2, 395—401.
- Ломинадзе Т. А. 1967. Келловейские макроцефалитиды Грузии и Северного Кавказа. Тбилиси, 1—208.
- Ломинадзе Т. А. 1970а. Среднекелловейские эримноцерасы Северного Кавказа. Фауна мезозоя и кайнозоя Грузии и ее геисторическое значение. Тр. Инст. палеобиологии АН СССР, 70—97.
- Ломинадзе Т. А. 1970б. К вопросу о миграции некоторых родов аммонитов в келловейский бассейн Северного Кавказа. Сообщ. АН СССР, т. 57, № 2, 501—504.
- Ломинадзе Т. А. 1971. О прижизненных повреждениях раковин некоторых юрских аммонитов. Сообщ. АН СССР, т. 63, № 2, 497—500.
- Ломинадзе Т. А. 1975а. Келловейские гектикоцератины Северного Кавказа, Тбилиси, 1—96.
- Ломинадзе Т. А. 1975 б. К вопросу о происхождении и филогенетическом развитии космоцератид. Общие вопр. эволюц. палеоб. т. VIII, Инст. палеобиологии АН СССР, 37—49.

- Ломинадзе Т. А. 1975 в. Новые находки раковин юрских аммонитов с травматическими прижизненными повреждениями. Сообщ. АН ГССР, т. 77, № 1, 229—231.
- Ломинадзе Т. А. 1976. К вопросу о систематическом положении семейства Pachyceratidae. Сообщ. АН ГССР, т. 84, № 3, 745—748.
- Ломинадзе Т. А. 1977. К изучению онтогенетического развития перегородочной линии Cadoceratinae. Изв. АН ГССР, сер. биол. т. 3, № 4, 326—331.
- Ломинадзе Т. А. 1978. Келловейские аммонитиды Кавказа. Автореф. докт. дисс., Тбилиси, 1—38.
- Ломинадзе Т. А. 1979. Типы усложнения лопастной линии келловейских аммонитид. Сообщ. АН Груз. ССР, т. 94, № 3, 733—736.
- Ломинадзе Т. А. 1980а. Корреляционные связи между отдельными элементами структуры и пределы изменчивости некоторых признаков внутреннего строения аммонитов. Изв. АН ГССР, сер. биол., т. 6, № 2, 185—188.
- Ломинадзе Т. А. 1980б. Последовательность формирования первичных скелетных элементов у аммонитид. Изв. АН ГССР, сер. биол., т. 6, № 3, 381—384.
- Ломинадзе Т. А., Сахаров А. С. 1969. Типовой разрез среднекелловейских отложений Горного Дагестана. Сообщ. АН ГССР, т. 57, № 3, 597—600.
- Ломинадзе Т. А., Сахаров А. С. 1971а. К хорологии аммонитов рода *Kosmoceras* Северо-Восточного Кавказа в среднее келловейское время. Сообщ. АН ГССР т. 64, № 2, 489—492.
- Ломинадзе Т. А., Сахаров А. С. 1971б. Экология келловейских аммонитов северного Кавказа. Уч. зап. Аз. ГУ, сер. геолог.-географ. наук, № 4, 16—25.
- Мазарович А. Н. 1923. К истории юрских и нижнемеловых морей Среднего Поволжья. Сб. Ярославского Гос. универ., вып. 2.
- Максимова С. В., Осипова А. Н. 1950. Опыт палеоэкологического исследования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала. Тр. ПИН АН СССР, т. XXX.
- Мацкевич М. М. 1965. К итогам изучения келловейских отложений северо-восточного Кавказа. Тр. ГрозНИИ, вып. XVIII, 55—70.
- Мацкевич М. М., Сахаров А. С. 1963. О взаимоотношении сланцевой и карбонатной юры и строение келловейского яруса горных районов Чечено-Ингушской АССР. Тр. ГрозНИИ, вып. XIV, 20—48.
- Меледина С. В. 1973. Аммониты и зональная стратиграфия байоса-бата Сибири. Новосибирск, 1—146.
- Меледина С. В. 1977. Аммониты и зональная стратиграфия келловей Сибири. Изд. «Наука», Москва, 1—288.
- Миллер Р. Л., Кан Дж. С. 1965. Статистический анализ в геологических науках. Москва, 1—480.
- Михайлова И. А. 1973. Систематическое положение и объем рода *Diadochoceras* Hyatt. Палеонтол. журн., № 2, 65—77.
- Михайлова И. А. 1973. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumayr (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*). Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 48, вып. 3, 81—101.
- Михайлова И. А. 1978. Типы просутуры и примасутутры меловых аммонитов. Палеонтол. журн., № 1, 78—93.
- Михайлова И. А. 1980. Об онтогенезе представителей *Anahoplites* Hyatt. Вест. МГУ, сер. геол., 4, 3, 79—85.
- Муратов М. В., Снегирева О. В., Успенская Е. А. 1972. Средиземноморский геосинклинальный пояс. Крым. В кн. «Стратиграфия СССР. Юрская система», 143—154.
- Несис К. Н. 1975 а. Эволюция жизненных форм современных головоногих моллюсков. Тр. И-та океанологии, т. 101, 124—142.
- Несис К. Н. 1975б. Экологическая эволюция головоногих моллюсков. Моллюски. Их система. Эволюция и роль в природе. АН СССР. V Всес. совещ. по изуч. моллюсков. М. 152—155.

- Никитин С. Н. 1878. Аммониты группы *Amaltheus funatus* Phill. Bull. Soc. Nat. Moscou, t. 53, 81—155.
- Никитин С. Н. 1881. Юрские образования между Рыбинским, Мологою и Мышкиным. Мат. для геол. России, т. X, 201—328.
- Никитин С. Н. 1884. Общая геологическая карта России. Лист 56-й. Тр. геол. ком., т. 1, № 2, 1—153.
- Никитин С. Н. 1885. Общая геологическая карта России. Лист. 71. Кострома. Тр. геол. ком., № 8, 1—218.
- Никитин С. Н. 1886. Географическое распространение юрских осадков в России. Горный журн., № 10.
- Николаева В. П. 1956. Новый род *Mojarowskia* семейства *Kosmoceratidae*. Мат. по палеонт. ВСЕГЕИ: Сб. «Новые семейства и роды», Ленинград.
- Николаева В. П. 1966. К вопросу о систематике и филогении семейства *Kosmoceratidae* Haug. 1887. Вopr. геологии южного Урала и Поволжья, вып. 3, часть II, 209—229.
- Никшич И. И. 1915. Юрские отложения бассейна р. Белой на северном склоне Кавказа. Изв. Геол. Ком., т. XXXIV, № 4, 509—538.
- Нуцубидзе К. Ш. 1942. Верхнеюрские брахиоподы Верхней Рачи и Юго-Осетии. Фонды ГИН АН СССР.
- Объяснительная записка к стратиграфической схеме юрских отложений Северного Кавказа. 1973. Москва, «Недра», 1—192.
- Основы палеонтологии. 1958. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Моллюски-головоногие. II, 1—178.
- Павлов А. П. 1965. Нижний мел России и его фауна. В кн. «Сравнительная стратигр. бореального мезозоя Европы». Москва, 204—288.
- Пайчадзе Т. А. 1973. Стратиграфия и фауна верхнеюрских отложений Юго-Осетии. Тр. ГИН АН СССР, нов. сер., вып. 41, 1—92.
- Парышев А. В. 1968. О новом виде представителя рода *Quenstedtoceras* из келловей Каневских дислокации. Геол. журн. АН УССР. т. 28, 1, 109—112.
- Парышев А. В. 1972. О случае аномалии раковины раннекелловейского аммонита. Палеонтол. сб., № 9, вып. I, 52—53.
- Пац В. М. 1939. Краткий геологический очерк бассейна р. Шаро-Аргун на Северном Кавказе. Тр. по геол. и полезн. ископ. Северного Кавказа, вып. 4, 109—122.
- Перна Э. Я. 1914. Об образе жизни гониатитов. Геол. вестн., I, № 1, 6—14.
- Попов С. В. 1977. Микроструктура раковины и систематика кардиид. Изд. «Наука», М., 1—124.
- Попов Ю. Н. 1959. Биологическое и систематическое значение септы и лопастной сутуры аммонидей. Палеонт. ж., № 4, 41—46.
- Пчелинцев В. Ф. 1931. Материалы по изучению верхнеюрских отложений Кавказа. Тр. ГГРУ, вып. 91, 1—170.
- Рауп Д., Стенли С. 1974. Основы палеонтологии. Изд. «Мир», М., 1—390.
- Реймент Р. А. 1961. Факторы определяющие распространение раковины головоногих в геологическом прошлом. Палеонт. ж., № 4, 12—18.
- Ренгартен В. П. 1931. Горная Ингушетия. Тр. Глав. геол.-разв. упр., вып. 63, 1—195.
- Ренгартен В. П. 1947. Верхнеюрские отложения. Геология СССР, т. IX. Северный Кавказ, 155—170.
- Ростовцев К. О., Буряк В. П. 1958. Геологическое строение Восточно-Кубанского (Лабинского) прогиба и перспектива нефтегазоности. Фонды СКГУ, Есентуки.
- Ротките Л. М. 1970. Космоцерасы келловейских отложений Литвы и Латвии. Палеонт. и стратигр. Прибалтики и Белоруссии, № 2, 125—159.
- Руженцев В. Е. 1939. Значение онтогенеза для естественной систематики аммонитов. Изв. АН СССР, отд. биол., № 1, 13—32.

- Руженцев В. А. 1946. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. Изв. АН СССР, отд. биол., № 6, 675—706.
- Руженцев В. Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммонитов. Москва, 1—328.
- Руженцев В. Е. 1962. Аммониты. Общая часть в справ. «Основы палеонтологии», 243—333.
- Сазонов Н. Т. 1955. Новые данные по систематике верхнеюрских аммонитов. Автореф. докл. Бюлл. МОИП, отд. геол., № 4, 117.
- Сазонов Н. Т. 1957. Юрские отложения центральных областей Русской платформы. Москва, 1—154.
- Сазонов Н. Т. 1965. Новые данные о келловейских, оксфордских и киммериджских аммонитах. Фауна мезоз. и кайнозоя Европейской части СССР и Средней Азии. Тр. ВНИГНИ, 3—49.
- Сазонов Н. Т., Стефанов Ю. 1965. Корреляция схем стратиграфии отложений верхней юры Болгарии и СССР в пределах Северного Кавказа, Крыма, Преддубруджинского прогиба и Русской платформы. Карпато-Балканск. геол. ассоц. XII конгресс, доклады, часть II, секц. стратигр., литол. и палеонт., т. I, 115—122.
- Сахаров А. С. 1964а. О строении келловейского яруса в районе перевала Герцёв в ЧИАССР. Тр. ГрозНИИ, вып. XVII, 83—90.
- Сахаров А. С. 1964б. Некоторые результаты изучения стратиграфии келловейского яруса Северной Осетии. Тр. ГрозНИИ, вып. XVII, 91—108.
- Сахаров А. С. 1965а. К стратиграфии келловейских и оксфордских отложений Горной Ингушетии. Тр. ГрозНИИ, вып. XVIII, 76—88.
- Сахаров А. С. 1965б. О миграции аммонитов родов *Cadoceras* и *Macrocephalites* в раннекелловейский бассейн Северного Кавказа и о среде их обитания. Тр. ГрозНИИ, вып. XVIII, 89—94.
- Сахаров А. С., Минин А. И. 1970. Использование переотложенных комплексов руководящих ископаемых (на примере келловейских аммонитов Горной Ингушетии) для правильной интерпретации стратиграфии района. Тр. СевКавНИПИ Нефть, вып. VII, 21—27.
- Смородина Н. 1926. О генетических взаимоотношениях аммонитов семейства *Cardioceratidae*. Изв. ассоц. научн.-исслед. инст.-ов, МГУ, т. I, вып. 1—2, 97—114.
- Собецкий В. А. 1977. Двустворчатые моллюски позднемеловых платформенных морей Юго-Запада СССР. Тр. Палеонтолог. ин-та, т. 159, 1—256.
- Соколов Д. Н. 1912. К аммонитовой фауне Печерской юры. Тр. Геол. Ком., н. сер., вып. 76, 1—65.
- Соколова Е. И. 1950. Космоцератиды из верхнеюрских отложений Мангышлака. Тр. ВНИГРИ вып. 49, 93—155.
- Справочник по экологии морских двустворок. 1966. Изд. «Наука», Москва, 1—349.
- Станкевич Е. С. 1964. Аммониты юрских песчано-глинистых отложений Северо-Западного Кавказа. Москва-Ленинград, 1—98.
- Тодрия В. А. 1974. Стратиграфия верхнеюрских эпиконтинентальных отложений Рачи и Юго-Осетии по микрофауне. Дисс. на соиск. уч. степ. канд. геол.-минерал. наук. Фонды ГИН АН СССР, 1—178.
- Троицкая Е. А. 1955. Систематическое значение перегородочной линии верхнеюрских аммонитов. Уч. зап. СГУ, т. 45, 59—62.
- Троицкая Е. А. 1964. Повышение эффективности локомоции аммонитов в процессе их исторического развития. Тр. VII сессии ВПО, 91—96.
- Химшиашвили Н. Г. 1955. О келловейских отложениях Рачи и Юго-Осетии. Сообщ. АН СССР, т. 16, № 8, 621—626.
- Химшиашвили Н. Г. 1957. Верхнеюрская фауна Грузии. Тбилиси, 1—313.
- Химшиашвили Н. Г. 1961. Связь верхнеюрской фауны моллюсков Грузии с таковой Северного Кавказа. Тр. Инст. палеоб. АН СССР, т. VI, 123—212.

- Химшиашвили Н. Г. 1962. Зональное расчленение верхнеюрских отложений Грузии. Стратиграфия юрской системы. Докл. сов. геологов к I Межд. колл. по юрской системе, 273—286.
- Химшиашвили Н. Г. 1967. Позднеюрская фауна моллюсков Крымско-Кавказской провинции. Тбилиси, 1—168.
- Цагарели А. Л., Химшиашвили Н. Г. 1974. Зоны верхней юры Грузии и их корреляция с западноевропейскими зонами. Вопросы стратигр. верхней юры. Мат. Межд. симпозиума, Москва, 1967, ГИН АН СССР, 45—48.
- Церетели И. Д. 1968. Батские аммониты Грузии. Тбилиси, 1—100.
- Чихачев П. К. 1933. Аммонитиды келловейских отложений Северного Кавказа, Тр. Всес. геол.-разв. Объед. НКТП СССР, вып. 104, 1—34.
- Шевырев А. А. 1960. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 35, № 1, 69—78.
- Шевырев А. А. 1962. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммонитоидей. Палеонт. ж., № 2, стр. 21—33.
- Шевырев А. А. 1968. Триасовые аммонитоидеи юга СССР. Москва. 1—246.
- Шихалибейли Э. Ш. 1952. Юрская система. Большой Кавказ. Геология Азербайджана. Баку, 119—153.
- Шульга-Нестеренко М. И. 1926. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. IV (1—2), 81—99.
- Янин Б. Т. 1974. Способы переноса и переотложений остатков организмов. Тез. докл., XX сессии ВПО, 48—50.
- Abich H., 1862. Sur la structure et la géologie du Daghestan. Mém. de l'Acad. Imp. des Sci. de St. Peterb., t. IV, № 10, 1—32.
- Arkell W. 1939. The Ammonites Succession at the Woodham Brick Company's Pit, Ake-man street station, Bucking and its bearing on the classification of the Oxford Clay. Quart. J. Geol. Soc., London, № 378, 135—221.
- Arkell W. 1950. A classification of the Jurassic Ammonites. J. Paleont., v. 24, № 3, 354—364.
- Arkell W. 1957. Treatise on Invertebrate Paleontology. Mesozoic Ammonoidea. Part L, Mollusca 4, 1—490.
- Basse E. (in Piveteau J.). 1952. Traité de Paléontologie. Paris., 461—688.
- Bayer U. 1970. Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise. N. J. Geol. Paläont. Abh., v. 135, H. 1, 19—41.
- Bayle E. 1878. Fossiles principaux des terrains in Explic. carte géol. de la France, v. IV (Atlas), 1—158.
- Beurlen K. 1961. Einige Beobachtungen über die Verbreitung gesammerten Cephalopoden-Gehäuse. N. J. Geol. u. Pal. Monasttsh., № 1, 6—10.
- Biedermann W. 1914. Physiologie des Stütz- und Skelettsubstanzen. 319—1185; in Wintestain H., Handbuch der Vergleichenden Physiologie, Jena.
- Birkelund T. 1967. Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites). Dansk. Geol. Foren, Bd. 17, H. I, 95—101.
- Birkelund T., Hansen H. 1968. Early shell growth and structure of the septa and the siphonular tube in some maastrichtian ammonites. Medd. Dansk. Geol. Foren., 18, № 1, 71—78.
- Birkelund T., Hansen H. 1974. Shell ultrastructure of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleodea and their taxonomic implication. Biol. Ser. Dan. Vid. Selsk., Bd. 20, № 6, 1—34.
- Birkelund T., Hansen H. 1975. Further remarks on the postembryonic Hypophylloceras shell. Bull. Geol. Soc. Denm., 24, № 1—2, 87—92.
- Bonarelli G. 1894. Hecticoceras novum genus Ammonidarum. Bull. Soc. Malacol. Ital., v., XVIII, 73—105.
- Branco W. 1879—1880. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte d. fossilen Cephalopoden. Paläontographica, Bd. 26, 25—50; Bd. 27, 12—81.

- Breistroffer M. 1947. Notes de nomenclature paléozoologique. P. V. mém. Soc. Sc. Dauphiné, 26-e année, № 195, Grenobl (Biron), 1—5.
- Brinkmann R. 1929 a. Statistisch-Biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. Abh. Ges. Wiss. Göttingen. Math. Phys. Kl., N. F., v. XIII, № 3, 1—249.
- Brinkmann R. 1929b. Monographie der Gattung Kosmoceras. Abh. Ges. Wiss. Göttingen. Math. Phys. Kl., N. F., v. XIII, № 4, 1—123.
- Bruguiere H. 1798. Encyclopédie méthodique.
- Buch L. 1832. Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den alteren Gebirgsschichten vorkommen und über Goniatiten insbesondere. Abh. Akad. Wiss., Berlin, 3—56.
- Buckman S. 1909—1930. Yorkshire Type Ammonites. 1—790.
- Callomon J. 1955. The ammonite succession in the Lower Oxfordclay and Kelloways Beds of Kidlington, Oxfordshire and the zones of the callovian stage. Phil. Trans. Royal Soc., London, № 664, 215—264.
- Callomon J. 1959. The ammonite zones of the Middle Jurassic beds of East Greenland. Geol. Mag., v. 96, № 6, 505—512.
- Callomon J. 1963a. The Jurassic Ammonite Faunas of East Greenland. Separatum Experimentia, 19, 289, Basel (Schweiz.), 1—6.
- Callomon J. 1963b. Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. Trans. of the Leicester Lit. and Phil. Soc., v. LVII, 1—56.
- Callomon J. 1964. Notes on the Callovian and Oxfordian Stages. Colloque du Jurassique, Luxemburg (1962), 269—291.
- Cariou E. 1971. Caractères de la faune et subdivision du Callovien supérieur en Poitou (France). Ann. Inst. Géol. Publ. Hung., v. LIV, f. 2, 451—464.
- Cariou E., Elmi S., Mangold C., Thierry J., Tintant H. 1971. Zones de l'étage callovien en France (province submediterranéenne). Bull. Soc. Géol. de France, f. 6, 38—45.
- Chamberlain J., Westermann G. 1976. Hydrodynamic properties of cephalopod shell ornament. Paleobiology, v. 2, N 4, 316—331.
- Codaccioni A. 1955. La navigation des ammonites. Inform. sci., 10, № 5, 161—165.
- Coven R., Gertman R., Wiggett G. 1973. Camouflage patterns in Nautilus and implications for cephalopod paleobiology. Lethaia, v. 6, № 2, 211—215.
- Crickmay C. 1930. Fossils from Harrison Lake area. British Columbia. Canad. Nat. Mus. Bull., t. 63, 33—66.
- Denton E., Gilpin-Brown J. 1961. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). J. mar. biol. Ass. U. K., v. 41, № 2, 365—381.
- Denton E., Gilpin-Brown J. 1966. On the buoyancy of the Pearly Nautilus. J. mar. biol. Ass. U. K., v. 46, 723—759.
- Denton E., Gilpin-Brown J. 1973. Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. Adv. mar. Biol., v. VII.
- Djanelidzé A. 1933. Matériaux pour la Géologie du Radcha. Bull. de l'Inst. Géol. de Géorgie, v. I, f. I, 1—80.
- Douvillé H. 1890. Cours de Paléontologie professé à l'Écol. des. Mines (Autographie), Paris.
- Douvillé R. 1912. Étude sur les Cardicératidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements. Mém. Soc. Géol. France, Pal., t. XIX, f. 2, mém. 45, 1—77.
- Douvillé R. 1913. Esquisse d'une classification phylogénique des Oppeliidaés. Bull. la Soc. Géol. de France, 4 ser., t. XIII, 12, 56—57.
- Douvillé R. 1915. Études sur des Cosmocératidés. Mém. pour. l'expl. de la carte géol. détaillée de la France, 1—69.
- Elmi S. 1967. Les Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. Doc. Labo. Géol. Sci. Lyon, № 19, f. 3, 509—845.

- Erben H. 1962. Über den Prosiphon die Prosutura und die Ontogenie der Ammonoidea. *Paläontol. Z.*, 36, № 1—2, 99—108.
- Erben H. 1964. Die Evolution der ältesten Ammonoidea. Lief. I, *N. J. Geol. und Paläontol. Abh.*, 120, № 2, 107—212.
- Erben H. 1972. Mikro- und Ultrastruktur abgedeckter Hohlelemente und die Connexionen des Ammoniten-Gehäuses. *Paläontol. Z.*, 46, № 1—2, 6—19.
- Erben H., Flajs G., Siehl A. 1969. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochlearer Cephalopoden. *Paläontographica*, A 132, № 1—3, 1—54.
- Fischer P. 1887. *Manuel de Conchyliologie et de Paleontologie conchyologique*. Paris, 1—1369.
- Geczy B. 1958. Über das Absterben und die Einbettung der Ammoniten. *Ann. Univ. Sci., Budapest., ser. geol.*, № 2, 93—98.
- Geczy B. 1960. On the way of life of the neoammonoids. *Bull. Hung. Geol. Soc.*, 90, 200—203.
- Geczy B. 1965. Pathologische Jurassische Ammoniten aus Bakony-Gebirge. *Ann. Univ. Sci., Budapest, ser. geol.*, 9, 1—15.
- Grabau A. 1910. Paleontology and Ontogeny. *Paleont. Record*, 54—57.
- Grandjean F. 1910. Le siphon des Ammonites et des Belemnites. *Bull. Soc. Géol. France*, 4 sér., t. 10, 496—519.
- Guex J. 1967. Contribution à l'étude des blessures chez les Ammonites. *Bull. des Lab. de Géol., Min., Géophys. et du Musée Géol. de l'Univ. de Lausanne*, № 165, 1—16.
- Guex J. 1968. Sur deux conséquences particulières des traumatismes du manteau des ammonites. *Bull. des Lab. de Géol., Min., Géophys. et du Musée Géol. de l'Univ. de Lausanne*, № 175, 1—6.
- Haas O. 1955. Revision of the Jurassic ammonite fauna of Mount Hermon, Syria. *Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist.*, v. 108, Art. I, New York, 1—210.
- Hahn W. 1971. Die Tullitidae, Sphaeroceratidae und Clydoniceratidae (Ammonoidea) des Bathonicus im südwestdeutschen Jura. *Jh. Geol. Landesamt, Baden-Württemberg*, 13, 65—122.
- Haug E. 1887. Über die «Polymorphidae», eine neue Ammoniten-Familie aus dem Lias. *N. J. f. M.*, Bd. II, 89—163.
- Heptonstall W. 1970. Buoyancy control in Ammonoids. *Lethaia*, v. 3, № 4, 317—328.
- Hölder H. 1956. Über Anomalien an Jurassischen Ammoniten. *Paläont. Z.*, 30, № 1—2, 95—107.
- Hölder H. 1970. Anomalien an Moluschenschalen, insbesondere Ammoniten und deren Ursachen. *Paläontol. Z.*, 44, № 3—4, 182—195.
- Hyatt A. 1872. Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology. *Bull. of the Mus. of Comp. Zool.*, v. III, № 5, 71—102.
- Hyatt A. 1877. Genetic relations of Stephanoceras. *Proceed. Boston Soc. Nat. Hist.*, bd. XVII, 360—401.
- Hyatt A. (in Zittel K.). 1900. *Text Book of Paleontology*, I-re edit. Cephalopodes. V. 1, 502—592.
- Imlay R. 1953. Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, p. 1, 2, 249 A, 1—39.
- Imlay R. 1957. Paleogeology of Jurassic Seas in the Western Interior of the United States. *Geol. Soc. Amer.*, mem. 67, 469—504.
- Imlay R. 1961. Late Jurassic, Ammonites from the Western Sierra Nevada, California. *Prof. paper U. S. Geol. Surv.*, № 374, D, 1—30.
- Jeannot A. 1951. Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. *Beitr. zur. Geol. der Schweiz. Geotechnische*, ser. 13, Bd. 5, 1—240.
- Kauffman E., Kesling R. 1960. An upper cretaceous ammonite bitten by a mosasaur. *Contr. from the Mus. of Pal. Univ. of Michigan*, v. XV, № 29, 193—248.

- Keupp H. 1976. Neue Beispiele für den Regenerationsmechanismus bei verletzten und Kranken Ammoniten. *Paläont. Z.*, 50, № 1, 70—77.
- Kilian W., Reboul P. 1909. Les Cephalopodés néocrétaqués des Iles Seymour et Snow Hill. *Wiss. Ergebn. Schwedischen Südpolar Exped. 1901—1903*, Bd. III, Lief. 6, 1—75.
- Kobayashi T. 1954. A contribution toward Paleo-Flumenology, science of the oceanic current in the past, with a description of a new Miocene Aturia from Central Japan. *Jap. J. Geol., Geogr.*, v. 25, 35—36.
- Kovács L. 1956. Die charakteristischen Züge der Lebensweise der Ammoniten mit Hinsicht auf die Faziesbestimmung. *Bányamernés földmérőmunkák Karok Közl. Műsz. egyet. Karok, Sopron*, № 19, 227—247.
- Kuhn O. 1939. Die Ammoniten des fränkischen Calloviums. *N. Acta Leopoldina, N. F.*, VI, № 43, 451—528.
- Kulicki C. 1947. Remarks on the embryogeny and postembryogenal development of ammonites. *Acta Pal. Polonica*, v. XIX, № 2, 201—224.
- Kulicki C. 1975. Structure and mode of origin of the ammonite proseptum. *Acta Pal. Polonica*, v. XX, № 4, 535—542.
- Kulicki C. 1979. The Ammonite shell: its structure, development and biological significance. *Pal. Polonica*, № 39, 97—142.
- Kullman J., Wiedmann J., 1970. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. *The Univ. of Kansas, Pal. contr.*, 15, paper 47, 1—32.
- Kummel B., Lloyd R. 1955. Experiments on relative streamlining of coiled cephalopod shells. *L. of Paleont.*, v. 29, № 1, 159—170.
- Lemoine P. 1910—1911. Ammonites du Jurassique supérieur du cercle d'Aanalava (Madagascar). *Ann. de Paléont.*, v. V—VI, 137—168.
- Lerman A. 1965. On rates of evolution of unit characters and character complexes. *Evolution*, v. 19, № 1, p. 16—25.
- Levinton S. 1974. Tropic groups and evolution in bivalve molluscs. *Paleontology*, 17, 579—585.
- Makowski H. 1952. La fauna calloviense de Lukow Pologne. *Pal. Polonica*, № 4, 1—64.
- Makowski H. 1962. Problem on sexual dimorphism. *Pal. Polonica*, № 12, 1—87.
- Malinowska L. 1967. Biostratigraphia osadków dolnego i środkowego oksfordu o bzezenia gór swietokrzyskich. *Inst. geol., Bull. 209, Zb. strat.-pal. w Polsce*, t. III, 53—103.
- Mangold C. 1970. Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura meridional au Bathonien et au Callovien. *Doc. des Lab. de Géol. de la Fac. des Sci. de Lyon*, № 41 f. 2, 1—231.
- Model O. 1914. *Eim Reitz. z. Kenntn. Ammonitenfauna der Macroceph. d. Nord-West Francon. Erlangen.*
- Moret L. 1953. *Manuel de Paléontologie animale. Musson*, 1—759.
- Munier-Chalmas M. 1873. Sur le de phragmstraam des cephalopodes at sur les rapports zoologiques es Ammonites avec les Spirules. *C. I. Acad. Sci.*, t. 77, № 1, 1557—1559.
- Mutvei H. 1964. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in noncephalopod moluscs. *Arkiv. Zool.*, Bd. 16, № 14, 221—278.
- Mutvei H. 1967. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Bd. 129, № 2, 157—166.
- Mutvei H. 1972. Ultrastructural studies on Cephalopos shell. Part I. The septa and siphonal tube in Nautilus. Part II. Orthoconic Cephalopods from the Pennsylvanian Buchorn Asphalt. *t. Bull. of the Geol. Inst. of the Univ. Uppsala, N. S.*, v. 3, 237—272.
- Mutvei H. 1975. The mode of life in ammonoids. *Paläont. Z.*, 49, № 3, 196—202.
- Mutvei H., Reymont R. 1973. Buoyancy control and siphoncle function in Ammonoids. *Palaentology*, v. 16, part 3, 623—636.

- Neumayr M. 1875. Die Ammonit.—d. Kreide u. d. Systematic d. Ammonitiden. Zeitsch. d. Geol. Ges., Vol. XXVII, 854—942.
- Neumayr M. 1876. Die Ornathenthone von Tschulkowo und die Stellung des Russischen Jura. Benecke's Geogn. — Pal. Beitr., Bd. II, H. 3, 321—348.
- Neumayr M. 1883. Über klimatische Zonen während der Jura und Kreidezeit. Denks. Akad. Wiss. Wien. Math-Nat., 47, 1.
- Neumayr M., Unlig V. 1892. Über die von H. Abich im Kaukasus gesammelten Jurafossilien. Denks. Akad. Wiss. Math.—Nat. Cl., Bd. 54, 1—122.
- Nikitin S. 1881. Der Jura der Umgegend von Elatma. Nouv. Mém. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, v. XIV, 83—133.
- Nikitin S. 1885. Der Jura der Umgegend von Elatma. Nouv. mém. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, v. XV, 43—66.
- Noetling F. 1906. Die entwicklung von *Indoceras baluchistanense* Noetling. Geol. und Pal. Abh., N. F., Bd. 8, Jena, 1—96.
- Oppel A. 1862—1863. Über Jurassische Cephalopoden. Paläont. Mitt. Mus. Kgl., Bayr. Staat., № 3, 127—266.
- d'Orbigny A. 1842—1849. Paleontologie Francaise. Terrain Jurassiques: 1—642.
- Palframan G. 1966. Variation and ontogeny of some oxfordian Ammonites: *Taramelliceras richei* (Loriol) and *Creniceras reggeri* (Oppel), from Woodham, Buckinghamshire. Paleontology, v. 9, Part 2, 290—311.
- Palframan D. 1967a. Mode of early shell growth in the Ammonite *Promicroceras marstonense* Spath. Nature, v. 216, № 5120, 1128—1131.
- Palframan D. 1967b. Variation and ontogeny of some Oxford Clay ammonites: *Distichoceras bicostatum* (Stahl) and *Horioceras bougieri* (d'Orbigny) from England. Palaeontology, v. 10, part 1, 60—94.
- Palframan D. 1969. Taxonomy of sexual dimorphism in Ammonites: Morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt). Intern. Union of Geol. Sci., ser. A, № 1, 126—151.
- Pompeckj J. 1900. The Norwegian north polar expedition. II. The Jurassic fauna of Cape flora, Franz. Josef Land. Christiania sci. results, 1—95.
- Preston F. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, № 3, 410—432.
- Quenstedt F. 1849. Die Cephalopoden. Petrefakt. Kd. Deutschl., I Abt., Bd 1.
- Quenstedt F. 1858. Der Jura. Tübingen, 1—842.
- Quenstedt F. 1886—1887. Die Ammoniten des Schwäbischen Jura, II, Bd., Der Braune Jura, Stuttgart, 441—816.
- Reeside J. 1919. Some American Jurassic Ammonites of the genera *Quenstedtoceras*, *Cardioceras* and *Amoeboceras*, family *Cardioceratidae*. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., v. 118, 1—64.
- Reinecke J. 1818. *Maris protogaei Nautilus et Argonautas, vurga corna ammonis*. Coburg, 1—90.
- Reyment R. 1970. Vertically inbedded cephalopod shells some factors in the distribution of fossil cephalopods, 2. Paleogeogr., Paleoclimat., Paleocool., № 2, 103—111.
- Reyment R. 1973. Factors in the distribution of fossil Cephalopoda. Part 3. Bull. Geol., Univ., Uppsala, N. S., 4, 7—41.
- Rollier L. 1922. Phylogenie des Ammonites. Ecl. Geol. Helv., t. 17, 358—360.
- Roman F. 1930. Étude sur le Callovien de la du Rhone. Jurassiques moyen de la Volte-sur-Rhone. Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, XIV, II, 167—249.
- Schindewolf O. 1923. Über die Ausgestaltung der Lobenslinie bei den Neoammonoidea WdKd. zbl. Mineral., Geol. und Pal., Bd. 24, 1—360.
- Schindewolf O. 1936. Paläontologie. Entwicklungslehre und Genetic. Berlin, 29—46.
- Schindewolf O. 1954. On development, Evolution and Terminology of ammonoid sutur line. Bull. of the Mus. of comparative Zoology, v. 112, № 3, 217—237.

- Schindewolf O. 1957. Die Lobenlinie im System der Ammonoidea. N. Jahr. für Geol. und Paläont., 433—443.
- Schindewolf O. 1961—1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abh. Math.-Nat. Kl. Akad. Wiss. und Liter., № IV, Lief. III, 1963, 261—406; Lief. IV, 1965, 511—640.
- Schlothheim E. 1831. Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. Tas. für die gesante Miner., 7, 3.
- Scott G. 1940. Paleontological factors controlling the distribution and mode of life of cretaceous ammonoids of Texas area. J. of Pal., v. 14, № 4, 299—323.
- Seebach K. 1694. Der Hannoversche Jura. Berlin.
- Seilacher A. 1960. Episoans as a key ammonoid ecology. J. Pal., 34, № 1, 189—199.
- Siemiątkowska-Gizejewska M. 1974. Stratigraphy and paleontology of the Callovian in the southern and western margins of the Holy Cross Mts. Acta geol. Polonica, v. 24, № 2, 365—406.
- Smith J. 1901. The larval coil of Baculites. Amer. Naturalist, v. 35, № 409, 39—49.
- Sowerby J. 1812—1846. The mineral conchology of Great Britain, v. 1—7. 1—648.
- Spath L. 1919. Notes on Ammonites. Geol. Mag., v. 56, 27—35; 65—74; 115—122.
- Spath L. 1924. On the Blake collection of ammonites from Kachh, India. Mem. of the geol. surv. of India, N. S., v. IX mem. I, 1—29.
- Spath L. 1925. Jurassic Cephalopod from Madagascar. Bull. Amer. Pal., v. II, № 44, 145—170.
- Spath L. 1932. The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland). Medd. om Grönland, v. 87, № 7, 1—158.
- Spath L. 1927—1933. Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh. Paleont. Indica, v. IX, mem. 2, part 1—VI, 1—945.
- Staff H., Reck K. 1911. Lebensweise der zweischaler des Solnhofen lithographischen Sciefers. Sitz. Nat. Fr., Berlin.
- Takahashi H. 1969. Stratigraphy and ammonite fauna of the Jurassic System of the Southern Kitahami Massif, Northeast Honshu, Japan. Sci. Rept. Tohoku Univ., ser. 2, v. 41, № 1, 1—93.
- Tanabe K., Fucuda Y., Obata J. 1980. Ontogenetic Development and Functional Morphology in the Early Growth-Stages of Three Cretaceous Ammonites. Bull. of the National Sci. Mus., Ser. C (Geol. and Pal.), v. 6, № 1, 9—26.
- Theobald N. 1958. Quelques malformations chés les ammonites. Ann. sci. Univ. Besanson. Géol., № 8, 19—28.
- Theobald N., Barbier J. 1958. Les Erymnoceras callovien moyen des environs de Besanson. Ann. sci. de l'Univ. de Besanson, 2-e ser., Geol., N 8, 43—73.
- Thierry J. 1975. Ontogenese de la ligne de suture et origine des Mayaitidae Spath, 1928 (Ammonitina, Stephanocerataceae) del Oxfordian moyen de la province Indo-Malgaches. C. R. Acad. Sci., Paris, t. 280, ser. D, 1543—1546.
- Thierry J. 1976. Paléobiogéographie de quelques Stephanocerataceae (Ammonitina) du jurassique moyen et superieur; une conformation avec la theorie mobilite. Géobios, № 9, fasc. 3, 291—331.
- Thierry J. 1978. Le genre Macrocephalites au callovien inferieur (Ammonites, Jurassique moyen). Mém. Géol. de l'Univ. de Dijon, 4, 1—490.
- Tintant H. 1963. Les Kosmocerotidés du callovien inferieur et moyen d'Europe occidentale. Publ. de l'Univ. de Dijon, t. XXIX, 1—500.
- Tozer E. 1972. Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. Paleontology, 15, № 4, 637—654.
- Tsytovtich X. 1911. Hecticoceras du callovien de Chézery. Mém. Soc. Pal., Suisse, v. 37, 1—53.
- Waagen W. 1869. Die Formenreiche der Ammonites radiatus. Beneckes Geol. Pal. Beitr., Bd., 2, 179—256.

- Waagen W. 1870. Über die Ansatzstelle der Haftmuskeln beim Nautilus und den Ammonites. Paläontographica, Bd. 17, 8 Lief.
- Wagner G. 1936. Riffbildung als Masstab Geologischer Zeiträume. Aus der Heimat., 49, 157—160.
- Walther I. 1897. Über die Lebensweise fossiler Meerestiere. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Gesellschaft. XLIX, Bd. 2, 209—273.
- Weber E. 1957. Gedanken zur biologischen Deutung der Schalenkulptur, zur Lebensentfaltung und zum Lebensbild der Jüngeren skulpturtragenden Ammoniten (Mezo und Neoammonoidea). Z. Deutsch. Geol. Ges., 109, n 2, 389—398.
- Wedekind R. 1935. Einführung in die Grundlagen der historischen Geologie.
- Weissner W. 1895. Beiträge Kenntnes der Gattung Quenstedtoceras. Z. Deutsch Geol. Ges., Bd. XLVII, 307—331.
- Westermann G. 1956. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. N. J. Geol. und Pal., Bd. 103, H. 1/2, 233—270.
- Westermann G. 1964. Evolution and taxonomy of Pachyceratidae and Mayaitidae, as suggested by septal patterns (Jurassic Ammonitina). Inter. Geol. Congr., New Delhi, Report. 22d ses., part VIII, ses. 8, Paleont. and Strat., 1—15.
- Westermann G. 1971. Forma, Structure and Function of shell and siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids. Life Sci. Contr. R. Ontario. Mus., № 78, 1—39.
- Westermann G. 1973. Strength of concave septa and depth limits of fossil cephalopods. Lethaia, v. 6, 383—403.
- Westerman G. 1975. Architecture and buoyancy of simple cephalopod phragmacones and remarks on Ammonites. Paläontol. Z., 49, № 3, 223—234.
- Wetzel W. 1959. Über Ammoniten-Larven. N. Jahr. Geol. und Paläontol. Abh., 107, № 2, 240—252.
- Wetzel W. 1956. Über einige umstrittene Bath-Ammoniten nebst paläobiologischen Bewerbungen über die Neoammoniten. N. Jb. Geol. Paläontol. Abh., 124, № 1, 84—102.
- White M. 1936. Mytilus. Mem. Typical British marine plants and animals, 31.
- Zeiss A. 1956. Hecticoceras und Reineckeia im Mittel und Ober — Calloviens von Blumberg. Sudbaden. Bayer. Akad. Wiss. Abh. N. F., H. 80, 1—101.
- Zeiss A. 1959. Fossilium Catalogus. I. Animalia, Part 96. Hecticoceratinae, 1—143.
- Zeiss A. 1974. Die Calloviene-Ammoniten Äthiopiens und ihre zoogeographische Stellung. Paläont. Z., Bd. 48, № 3/4, 269—282.
- Zeiss A. 1977. Jurassic stratigraphy of Franconia. Stuttg. Beitr. zur Natur. serie B (Geol. und Pal.), № 31, 1—32.
- Ziegler B. 1963. Ammoniten als faunalfossilien. Paläontol. Z., 37, 1/2, 96—102.
- Ziegler B. 1967. Ammoniten Ökologie am Beispiel des Oberjura. Sond. aus der Geol. Rund. Bd. 56, 439—464.
- Zieten C. 1830—1833. Die Versteinerungen. Württembergs. Stuttgart, 1—102.
- Zittel K. 1884. Handbuch der Paläontologie. München.
- Zittel K. 1903. Grundzüge der Paläontologie. 1—558.

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

### Таблица I

*Cadoceras* (*Cadoceras*) sp., № 1131

1. Цекум и начало сифона (x 400).
2. Кромка и примасепта, прикрепленная к просепте (x 2000).
3. Кромка и примасепта, прикрепленная к просепте (x 3000).
4. Кромка и муральная часть просепты, деталь 2,3 (x 3000).
5. Про-и примасепта с вентральной стороны (x 2000).
6. Стенка протоконха в сегменте  $240^\circ$  (x 2000).

### Таблица II (продолжение табл. I)

1. Стенка протоконха у цекума (x 2000).
2. Стенка раковины в начале первого оборота (x 5000).
3. Стенка раковины в начале первого оборота (x 2000).
4. Стенка раковины на третьем обороте (x 2000).
5. Прохоанитовая септальная трубка на третьем обороте (x 400).
6. Вентральная часть септальной трубки, деталь 5 (x 900).

### Таблица III (продолжение табл. I)

1. Первичный валик (x 280).
2. Первичный валик (x 1000).
3. Вентральная часть септальной трубки на третьем обороте, деталь табл., II, фиг. 5 (1500).
4. Дорсальная часть септальной трубки, деталь табл. II, фиг. 5 (x 1500).

### Таблица IV

*Pseudocadoceras* sp., № 1145.

1. Цекум (x 350).
2. Цекум и начало сифона (x 250)
3. Стенка цекума (x 5000).

4. Прикрепление фиксатора к стенке протоконха ( x 1500).
5. Третья септа и септальная трубка на первом обороте (x 2000).
6. Стенка раковины после первичного пережима (x 2400).

Т а б л и ц а V (продолжение табл. IV)

1. Стенка раковины в начале второго оборота (x 3000).
2. Стенка раковины 1/4 первого оборота (x 4000).
3. Стенка раковины в середине второго оборота (x 2500).
4. Прикрепление септы к стенке раковины третьего оборота ( x 600).
5. Стенка раковины второго оборота на расстоянии  $330^\circ$  (x 3000).

Т а б л и ц а VI (продолжение табл. IV).

1. Прикрепление септы к стенке раковины второго оборота (x 750).
2. Септальная трубка на третьем обороте (x 350).
3. Аннулярные отложения и септальная трубка, деталь 2 (x 1000).
4. Манжета и конец аннулярных отложений, деталь 2 (x 1000).
5. Деталь 2 (x 5000).

Т а б л и ц а VII

*Pseudocadoceras* sp., № 1146

1. Цекум (x 500).
2. Стенка раковины на втором обороте (x 3000).
3. Стенка раковины в середине второго оборота (x 3000).
4. Стенка раковины на четвертом обороте (x 1600).
5. Прохоанитовая септальная трубка, манжета и аннулярные отложения на четвертом обороте ( x 1400).
6. Прохоанитовая септальная трубка, манжета и аннулярные отложения на пятом обороте (x 650).

Т а б л и ц а VIII (продолжение табл. VII)

1. Манжета, аннулярные отложения септальной трубки на пятом обороте, деталь табл. VII, фиг. 6 (x 2000).
2. Прохоанитовая септальная трубка, манжета и аннулярные отложения на шестом обороте ( x 600).
3. Септальная трубка и аннулярные отложения, деталь 2 (x 1600).
4. Манжета, деталь 2 (x 3000).
5. Аннулярные отложения, деталь 2 (x 3000).
6. Первичный валик и первичный пережим (x 300).

Т а б л и ц а IX (продолжение табл. VII)

Первичный валик (x 1500).

Т а б л и ц а X

*Pseudocadoceras* sp., № 1147

1. Цекум и начало сифона (x 320).
2. Кромка и просепта, деталь I (x 2000).
3. Септа в начале первого оборота (x 1500).
4. Стенка раковины и вентральная часть прохоанитовой септальной трубки на третьем обороте (x 700).
5. Стенка раковины на четвертом обороте (x 1400).

Т а б л и ц а XI

*Pseudocadoceras* sp., № 1148

1. Стенка раковины в середине второго оборота (x 3000).
2. Стенка раковины на втором обороте (x 1500).
3. Стенка раковины в конце второго оборота (x 3000).
4. Стенка раковины на четвертом обороте (x 1000).
5. Прохоанитовая септальная трубка на третьем обороте (x 500).
6. Септа на втором обороте (x 5000).
7. Септа на третьем обороте (x 1500).

Т а б л и ц а XII

*Sigaloceras* sp., № 1110

1. Протоконх и первый оборот (x 100).
2. Цекум, протоконх и начало сифона (x 500).
3. Стенка протоконха, цекум и протоконх (x 500).
4. Апикальный конец протоконха (x 500).
5. Прикрепление просепты к стенке протоконха с вентральной стороны (x 2000).
6. Просепта с дорсальной стороны (x 2000).

Т а б л и ц а XIII (продолжение табл. XII)

1. Строение стенки протоконха до цекума (x 5000).
2. Стенка протоконха около цекума (x 5000).
3. Стенка протоконха за цекумом (x 5000).

4. Стенка протоконха на расстоянии  $90^\circ$  от фиг. 3 (x 5000).
5. Второй оборот, сифон (x 400).
6. Первичный валик и пережим (x 250).

Т а б л и ц а XIV (продолжение табл. XII)

Первичный валик

Т а б л и ц а XV (продолжение табл. XII)

1. Деталь первичного валика (x 5000).
2. Конец первичного валика (x 5000).
3. Стенка раковины после первичного валика (x 5000).
4. Конец аммонителлы (x 5000).
5. Стенка раковины второго оборота на расстоянии  $90^\circ$  (x 500).
6. Стенка второго оборота (x 5000).

Т а б л и ц а XVI (продолжение табл. XII)

1. Стенка второго оборота на расстоянии  $90^\circ$  от табл. XV, фиг. 6 (x 5000).
2. Прикрепление септы к стенке второго оборота (x 2000).
3. Стенка раковины в начале второго оборота (x 3000).
4. Стенка раковины в середине второго оборота (x 3000).
5. Прохоанитовая септальная трубка на втором обороте (x 2000).
6. Деталь 5 (x 3000).

Т а б л и ц а XVII (продолжение табл. XII)

1. Прохоанитовая септальная трубка на третьем обороте (x 1000).
2. Деталь 1 (x 2000).
3. Деталь 1 (x 3000).
4. Септальная трубка на четвертом обороте (x 500).
5. Строение наружных бугорков (x 50).
6. Строение стенки между бугорками (x 750).

Т а б л и ц а XVIII (продолжение табл. XII)

1. Строение бугорка (x 350).
2. Вершина бугорка (x 1000).
3. Деталь 2 (x 3000).
4. Строение стенки между бугорками (x 1000).
5. Прикрепление септы к предыдущему обороту между бугорками (x 150).

Т а б л и ц а XIX

*Kosmoceras* sp., № 1101.

1. Фиксатор, цекум и протоконх (x 300).
2. Цекум и начало сѳона (x 700).
3. Начало сифона, просепта и кромка (x 1000).
4. Стенка протоконха (x 5000).
5. Прохоанитовая септальная трубка на четвертом обороте (x 350).
6. То же (x 450).

Т а б л и ц а XX

*Kosmoceras* sp., № 1105

1. Цекум (x 650).
2. Первичный валик и пережим (x 700).
3. Стенка раковины у третьей септы (x 850).
4. Стенка раковины в начале первого оборота на расстоянии 30° от третьей септы (x 3000).
5. Кромка (x 3000).
6. Стенка раковины в середине первого оборота (x 1500).

Т а б л и ц а XXI (продолжение табл. XX)

1. Стенка раковины в начале второго оборота (x 3000).
2. Стенка раковины в середине второго оборота (x 6000).
3. Стенка раковины в конце второго оборота (x 6000).
4. Стенка раковины в начале третьего оборота (x 3000).
5. Стенка раковины в середине третьего оборота (x 3000).
6. Стенка раковины в конце третьего оборота (x 3000).

Т а б л и ц а XXII (продолжение табл. XX)

1. Первичный валик (x 1500).
2. Стенка раковины в середине четвертого оборота (x 1500).
3. Стенка раковины в конце четвертого оборота (x 5000).

Т а б л и ц а XXIII

1. *Egymnoceras doliforme* (Rom.), р. Черек Балкарский, средний келловей (x 3).
2. *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., с. Елатьма, р. Ока, средний келловей (x 3).
3. *Lunuloceras (Lunuloceras) compressum* (Quenst.), р. Гега, средний келловей (x 1).
4. *Cadoceras (Rondiceras) tschefkini* (d'Orb.), с. Елатьма, р. Ока, средний келловей (x 3).
5. *Quenstedtoceras* sp., (H. Makowski, 1962).

Т а б л и ц а XXIV

1. *Sigaloceras enodatum* (Nik.), с. Елатъма, р. Ока, средний келловей (х 1).
2. *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *pollucinum* Teiss., с. Голотль, р. Аварское Койсу, средний келловей (х 1).
3. *Putealicerias* (*Putealicerias*) *svevum* (Bonar.). р. Чегем, средний келловей (х 1)
4. *Putealicerias* (*Zietenicerias*) *tsytovitchae* (Zeiss), с. Голотль, р. Аварское Койсу, средний келловей (х 1).
5. *Kepplerites* (*Kepplerites*) *keppleri* (Opp.), г. Белаканы, у источника Бешбулаг, нижний келловей (х 1).

Т а б л и ц а XXV

1. *Egypnoceras avarense* Lom., с. Голотль, р. Аварское Койсу, средний келловей (х 1).
2. *Rollierites tsudakharense* Lom., с. Цудахар, р. Казикумухское Койксу, средний келловей (х 1).

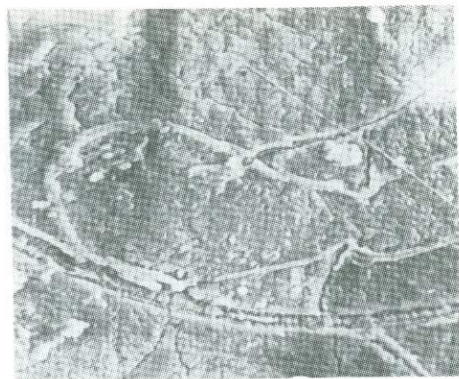
Т а б л и ц а XXVI

1. *Pleurocephalites subtumidus* (Waag.), обр. 39, Северный Кавказ, басс. р. Лабы, лев. приток р. Ходзь, у ст. Баговской, келловей.
2. *Indocephalites diadematus* (Waag.), обр. Н240/3, Северный Кавказ, басс. р. Черек Балкарский, келловей.
3. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *modioare* (d'Orb.), обр. 30, Грузия, у с. Цеси, келловей.
4. *Perisphinctes* sp. 1, обр. И—10, Грузия, у с. Цона, келловей (?).
5. *Perisphinctes* sp. 2, обр. 36 б, Северный Кавказ, басс. р. Белой, келловей.

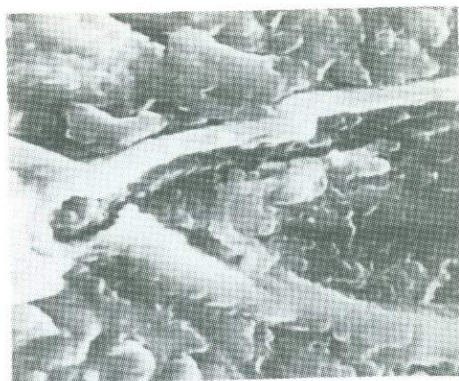
Т а б л и ц а XXVII

1. *Flabellisphinctes* cf. *falcisculptus* (Loczy), обр. 680, Северный Кавказ, р. Аварское Койсу, келловей.
2. *Perisphinctes* sp. ind., обр. 1159, Грузия, с. Цона, келловей (?).
3. *Putealicerias* (*Zietenicerias*) *laubei* (Neum.), обр. 1062, Северный Кавказ, вост. склон г. Ашаба, лев. приток р. Ходзь, келловей.

ТАБЛИЦЫ



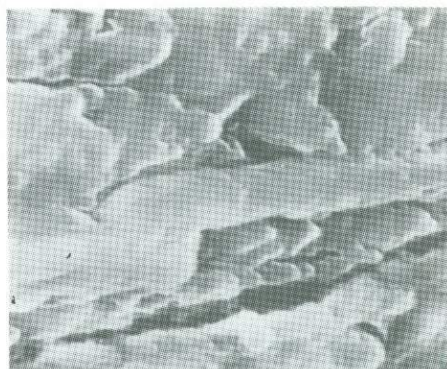
1



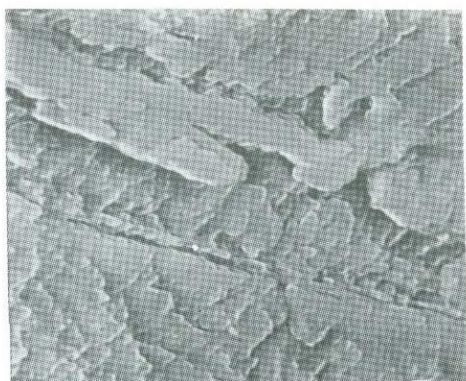
2



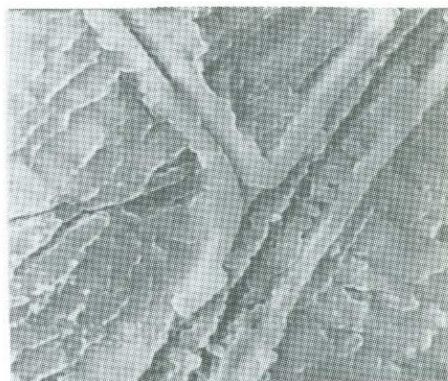
3



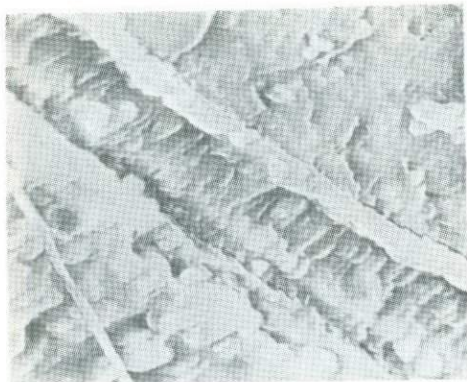
4



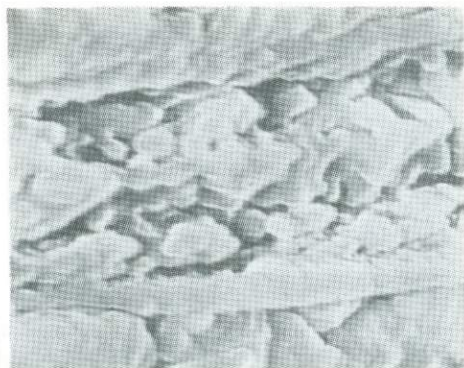
5



6



I



2



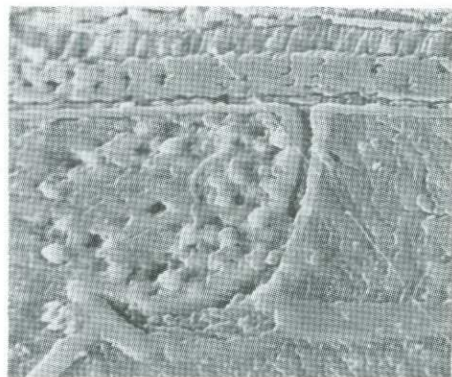
3



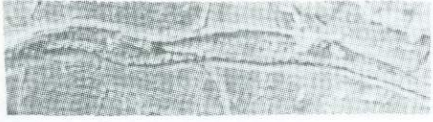
4



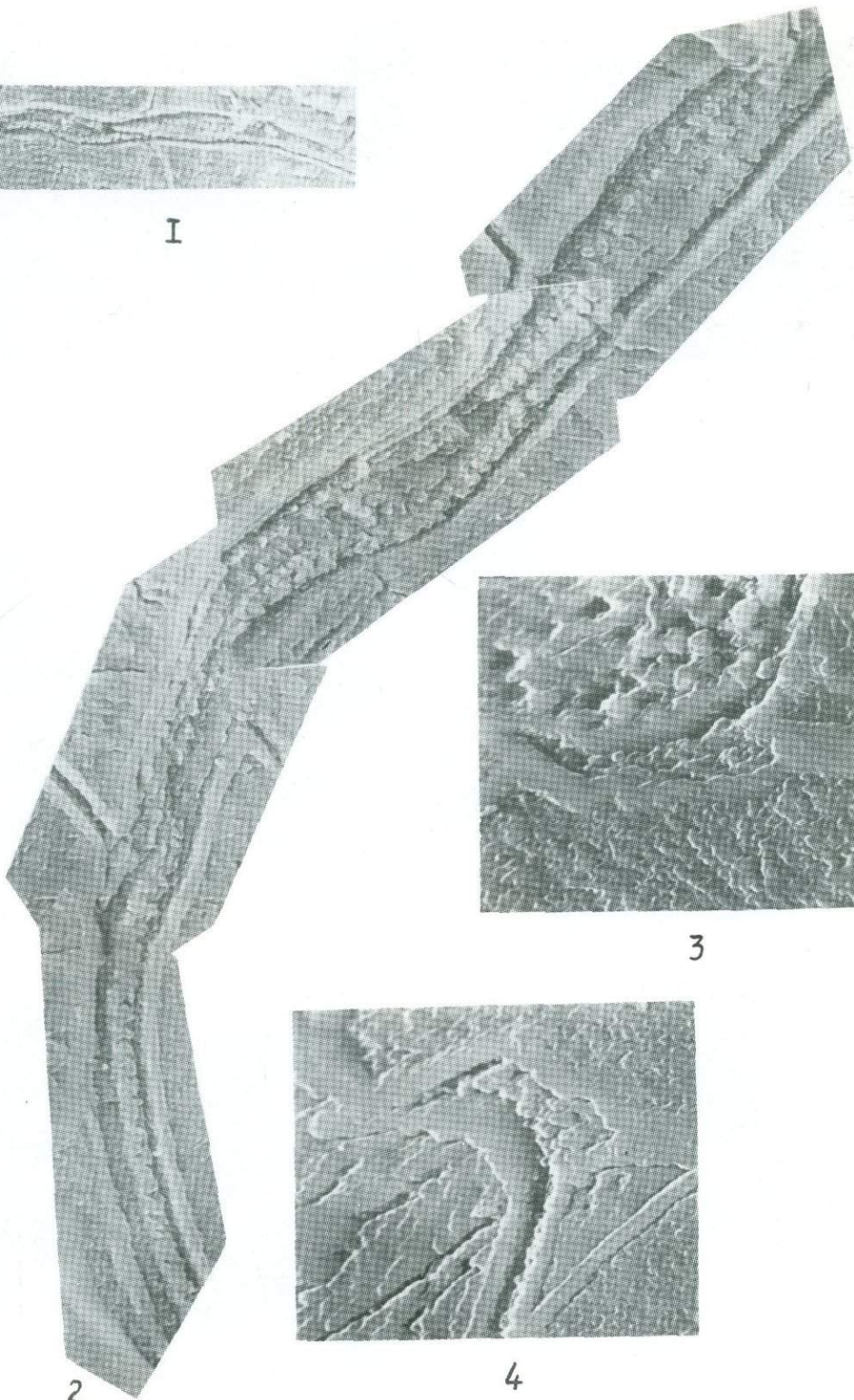
5



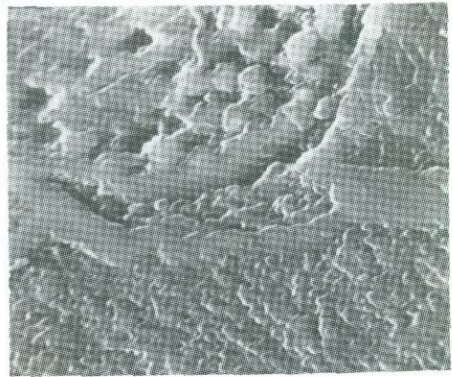
6



I



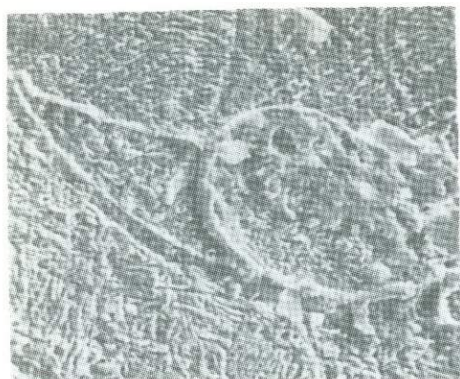
2



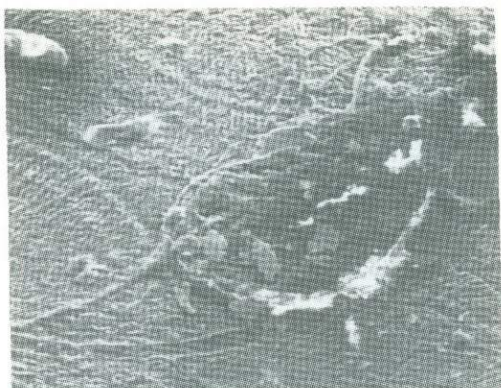
3



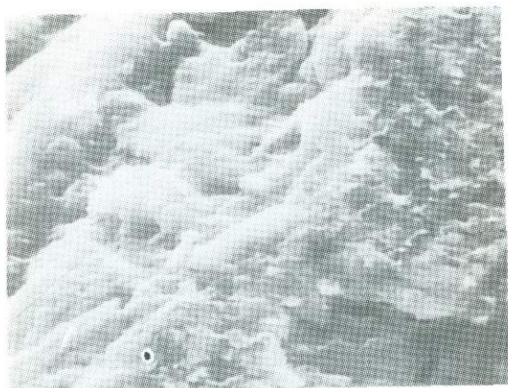
4



1



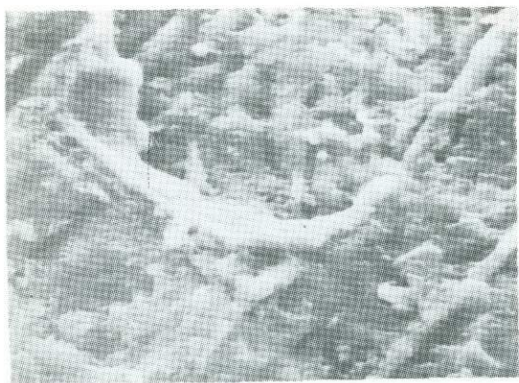
2



3



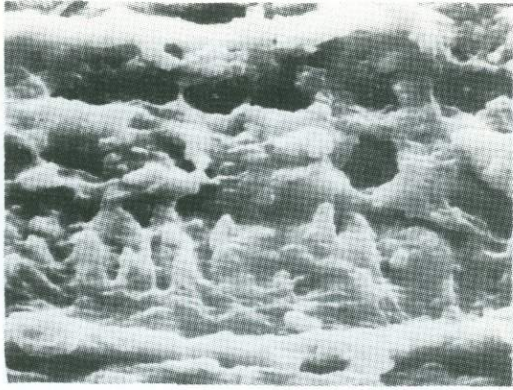
4



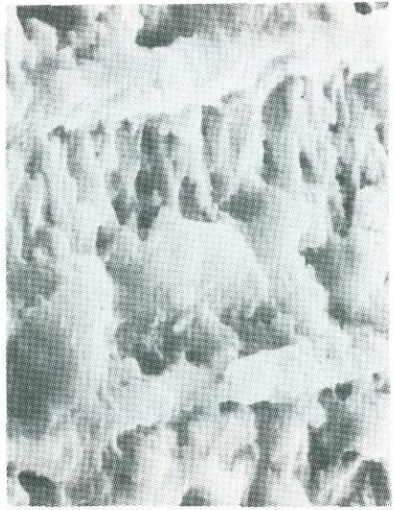
5



6



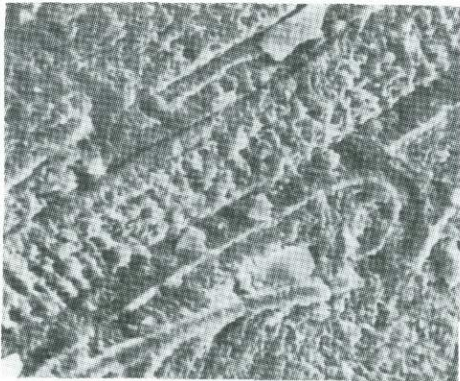
I



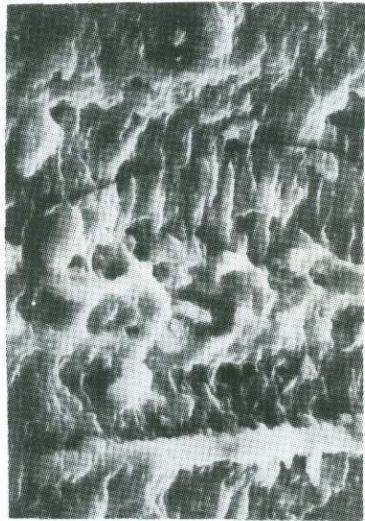
2



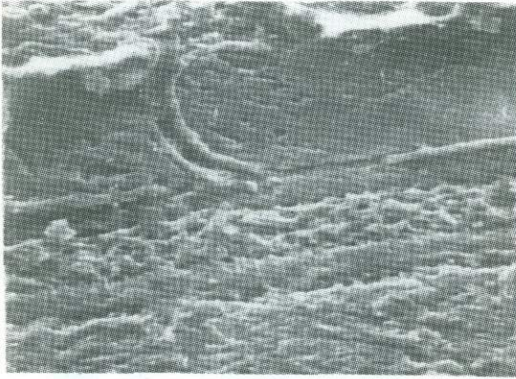
3



4



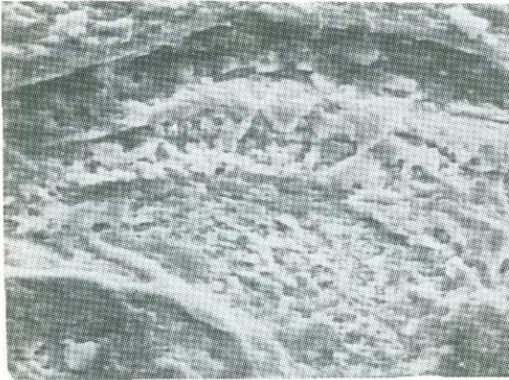
5



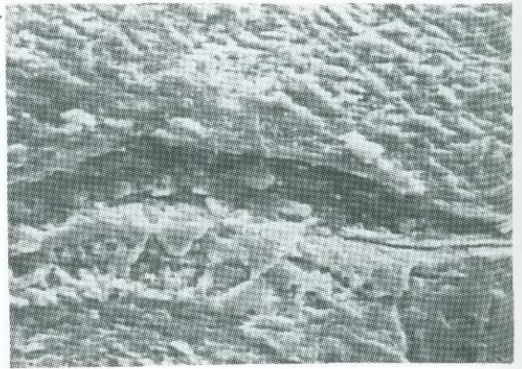
I



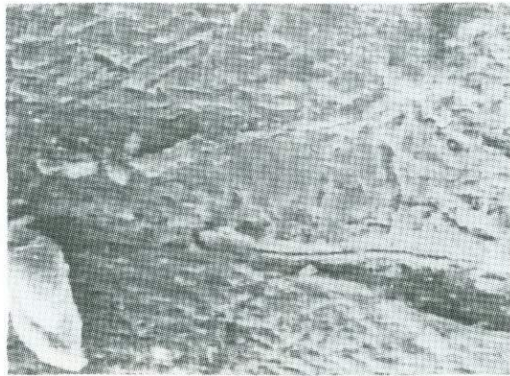
2



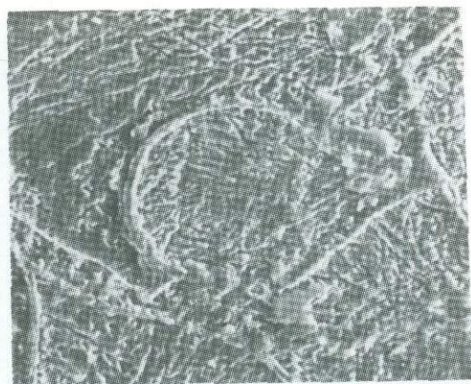
3



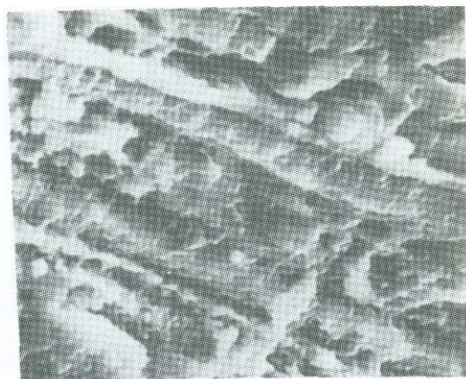
4



5



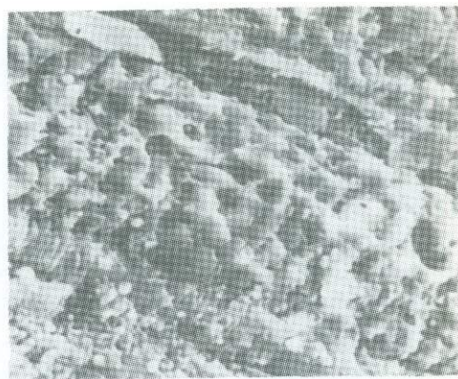
I



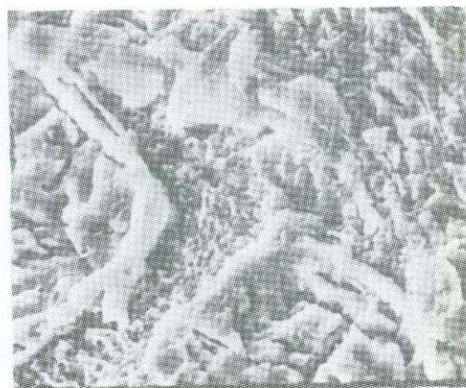
2



3



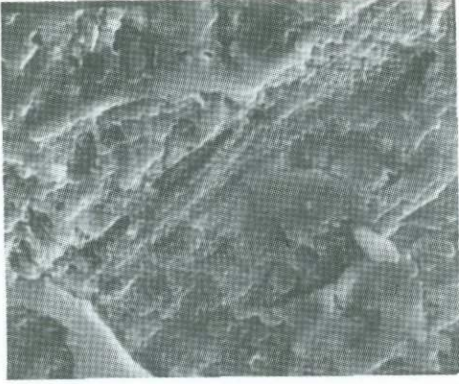
4



5



6



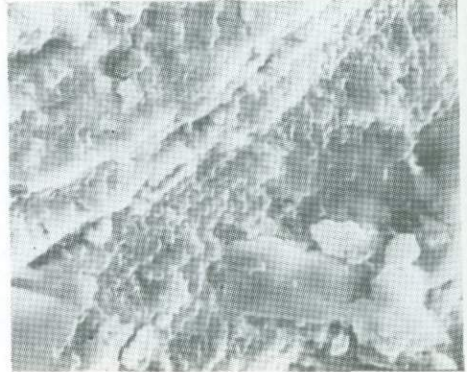
I



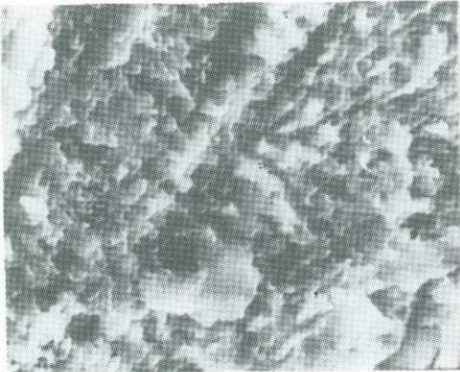
2



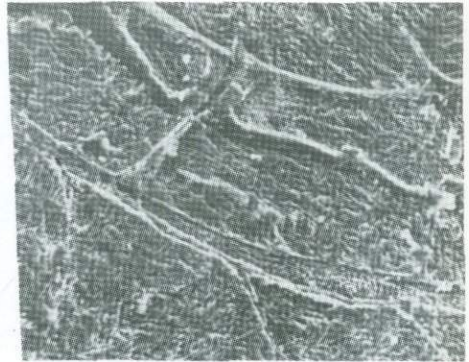
3



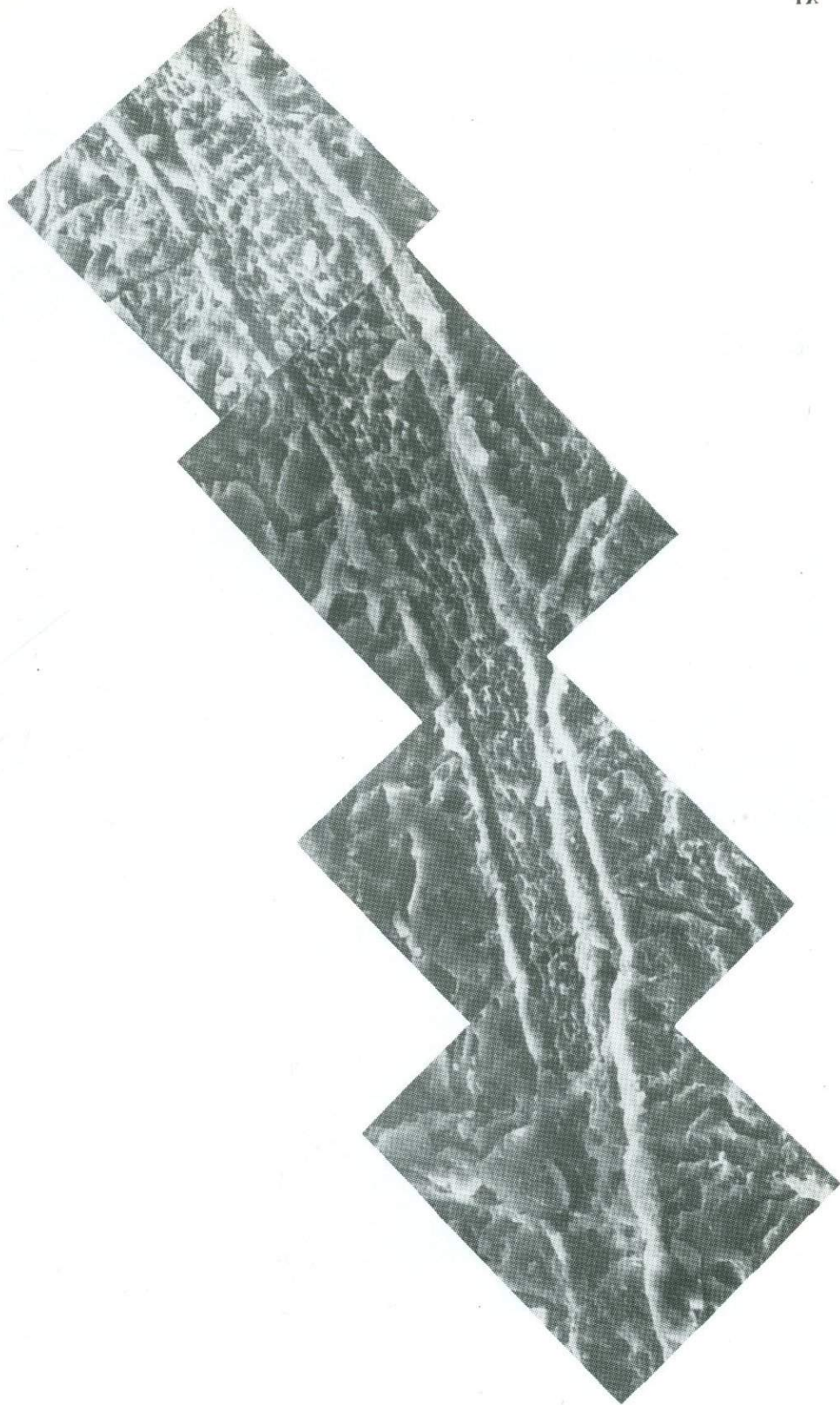
4

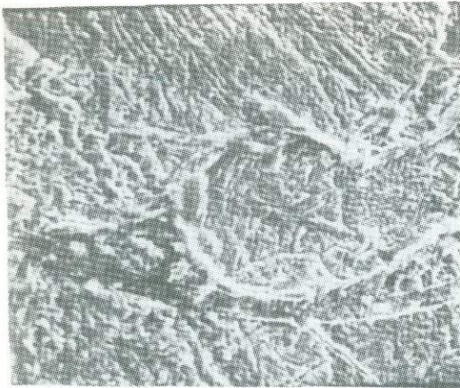


5

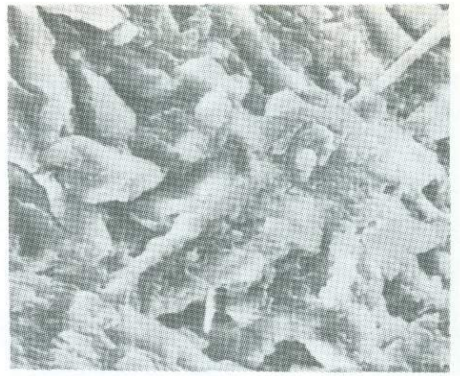


6

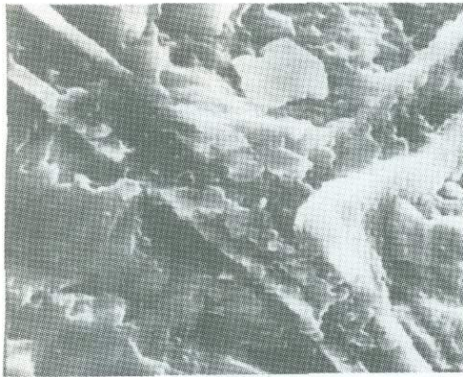




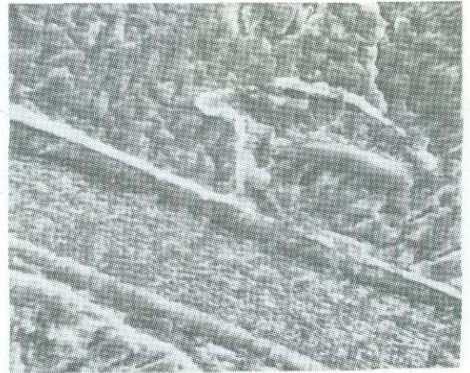
I



2



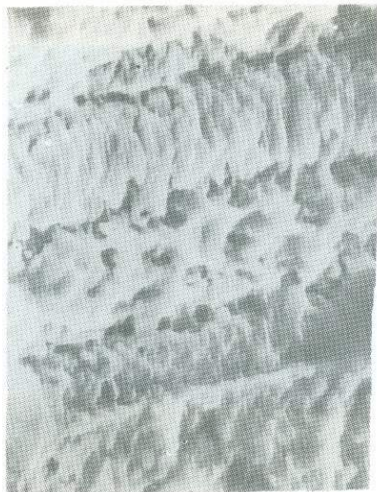
3



4



5



I



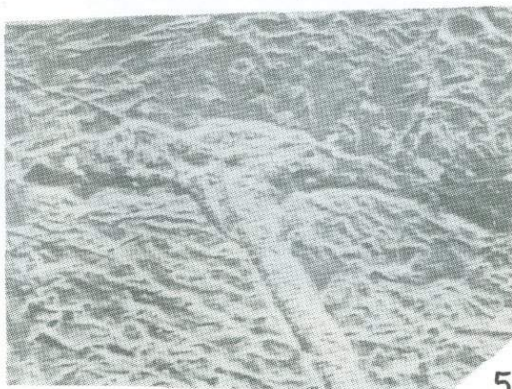
2



4



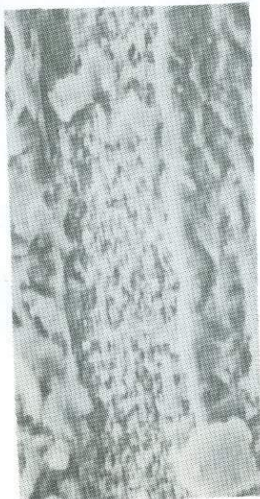
3



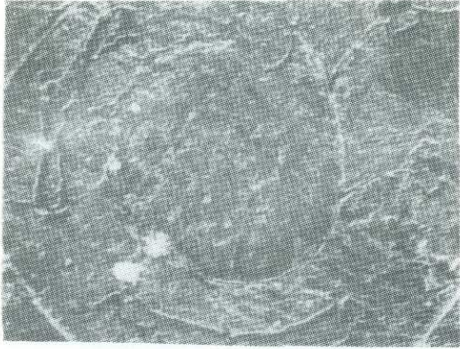
5



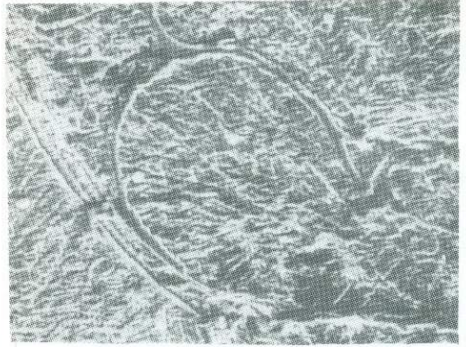
6



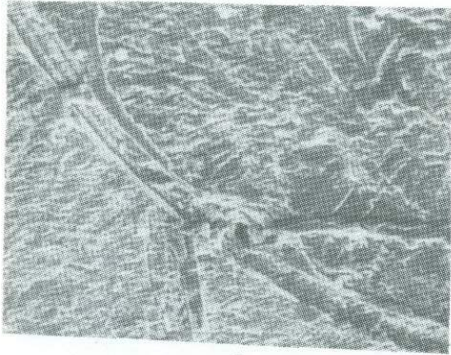
7



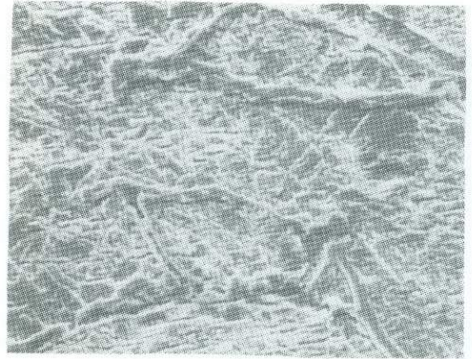
I



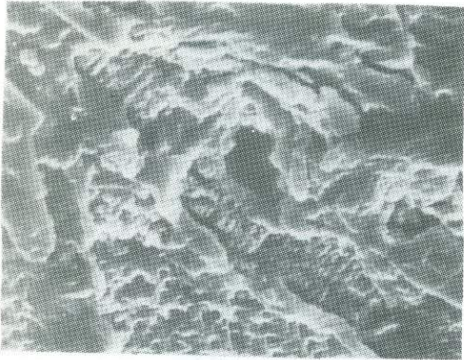
2



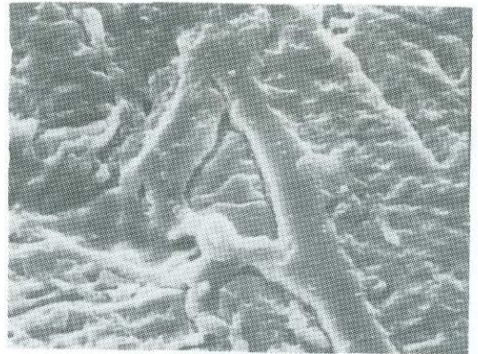
3



4



5



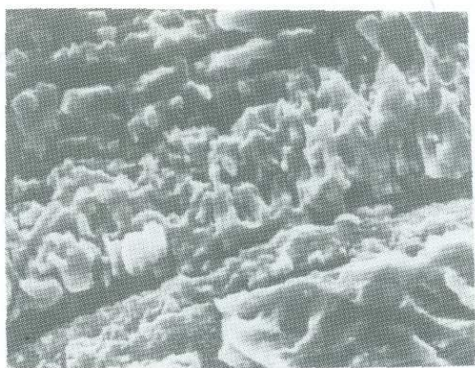
6



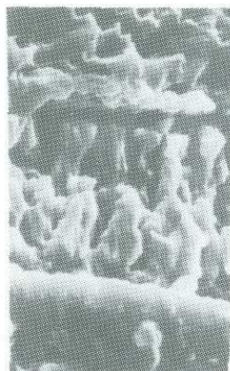
I



2



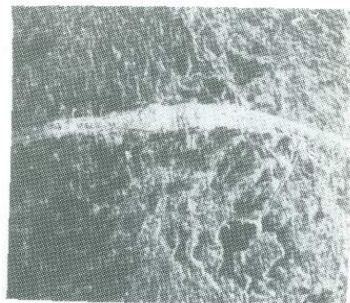
3



4

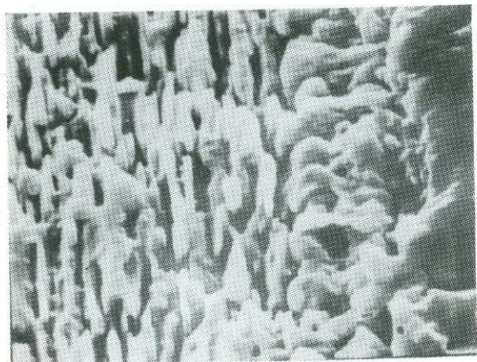


5

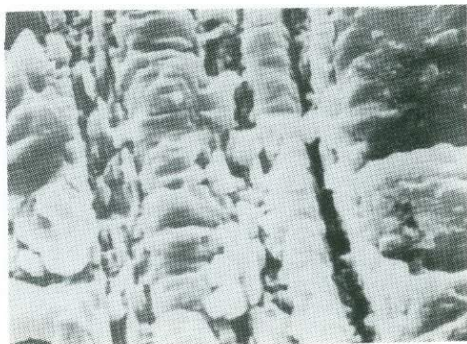


6

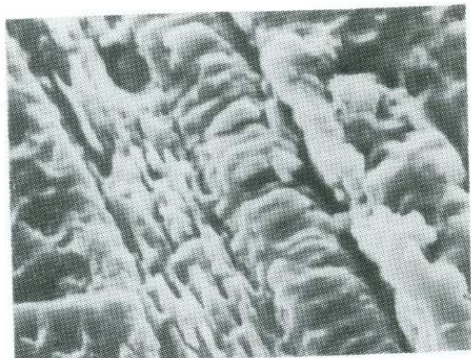




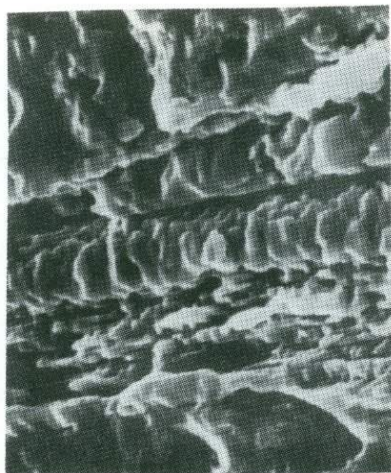
I



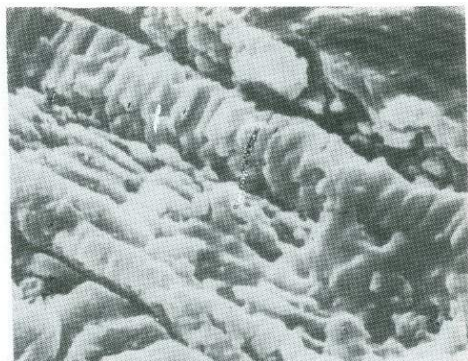
2



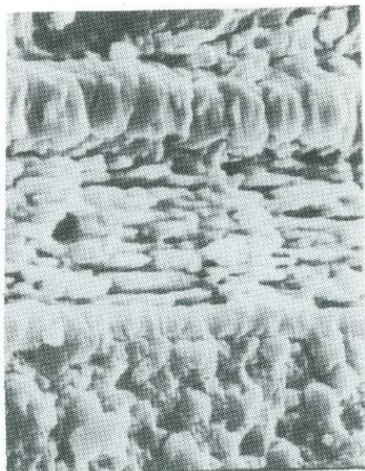
3



4



5



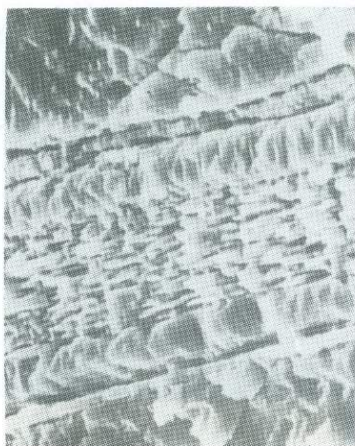
6



I



2



3



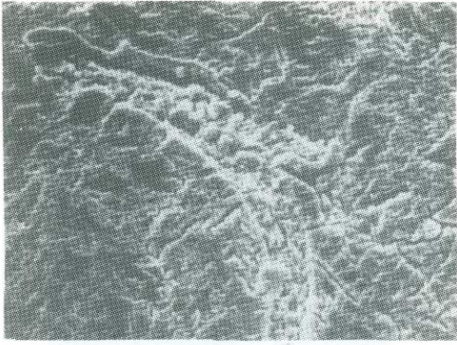
4



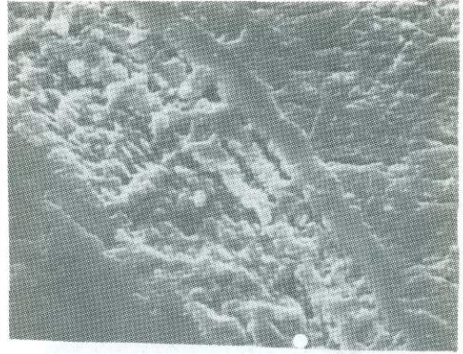
5



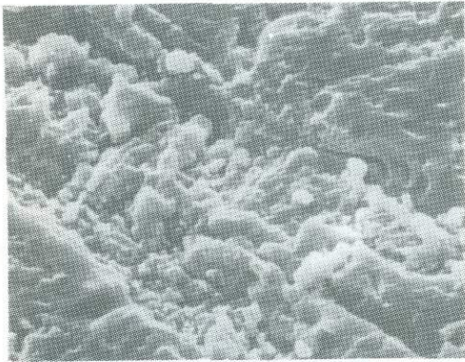
6



I



2



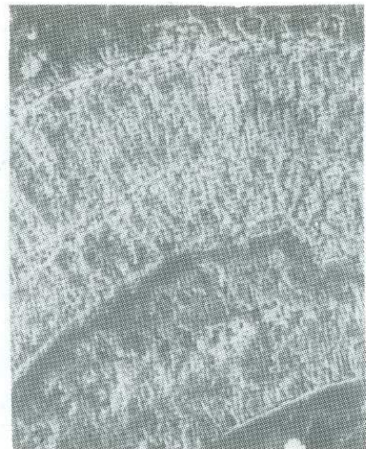
3



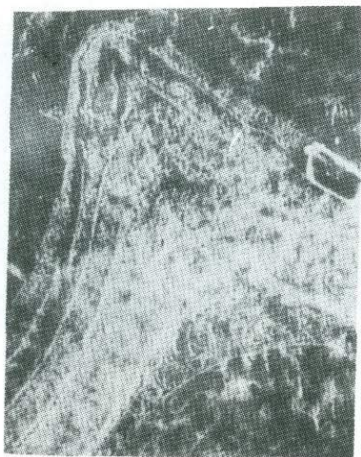
4



5



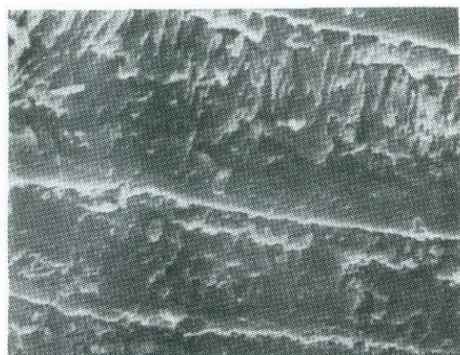
6



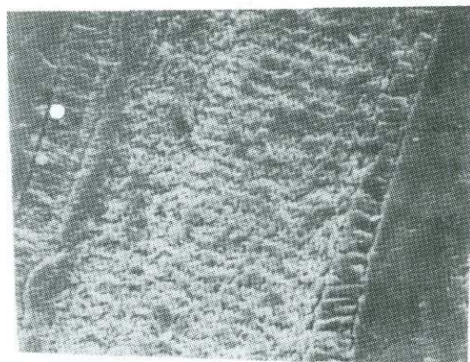
1



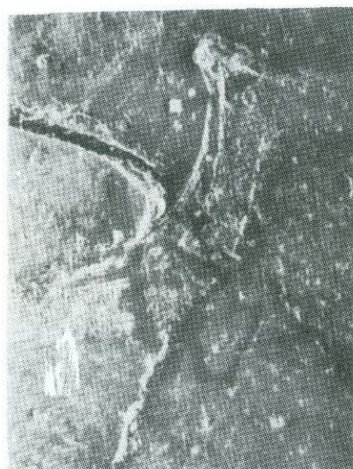
2



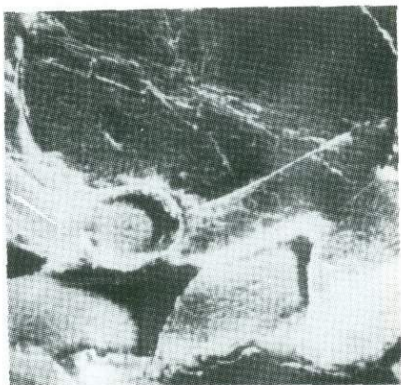
3



4



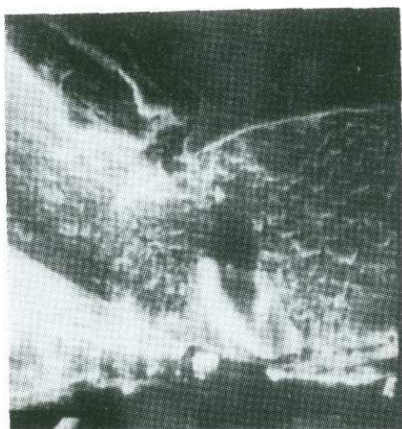
5



I



2



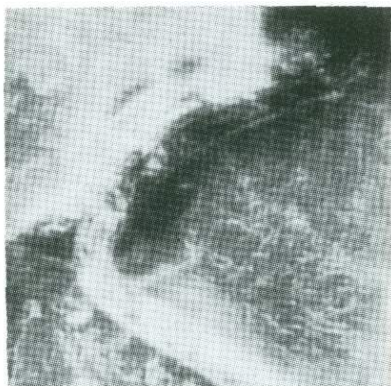
3



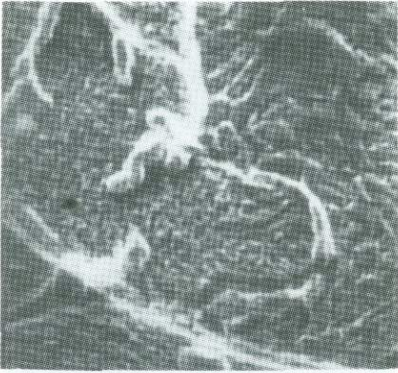
4



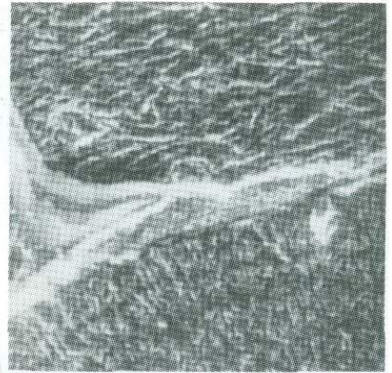
5



6



I



2



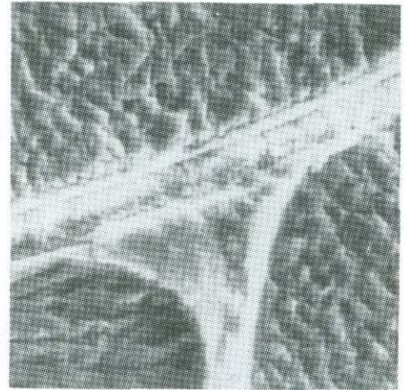
3



4



5



6



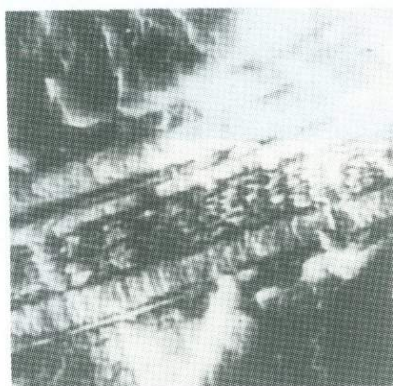
I



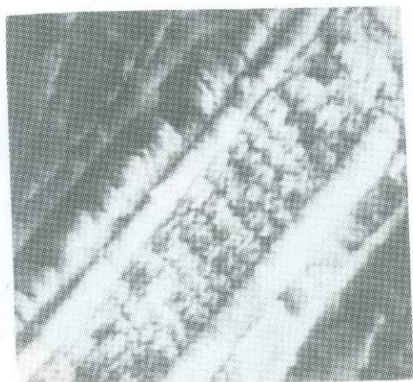
2



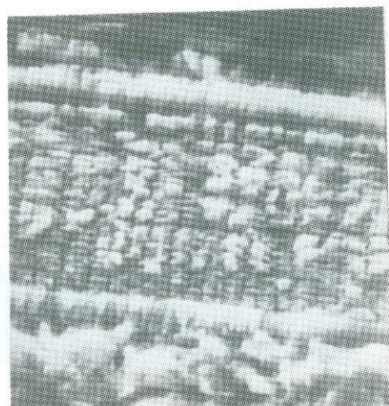
3



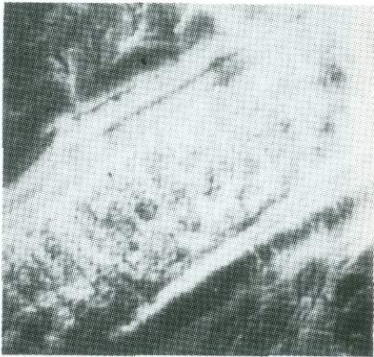
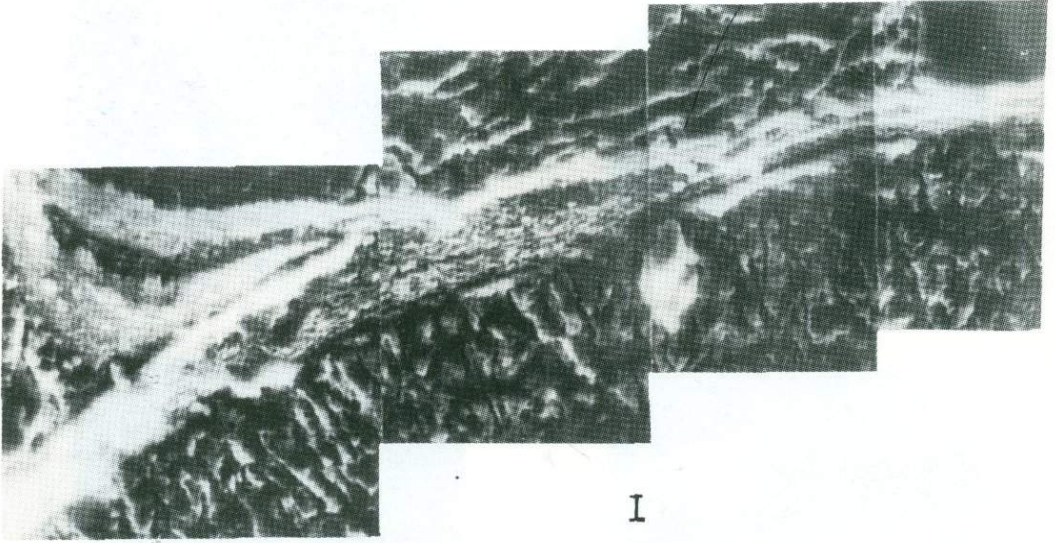
4



5



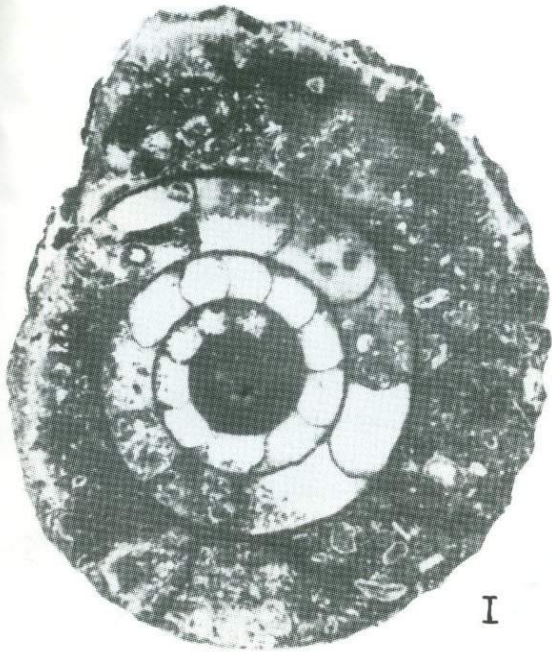
6



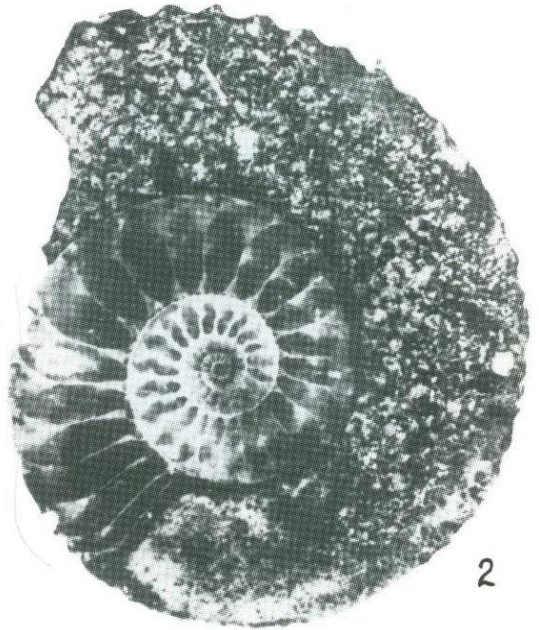
2



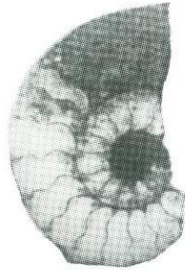
3



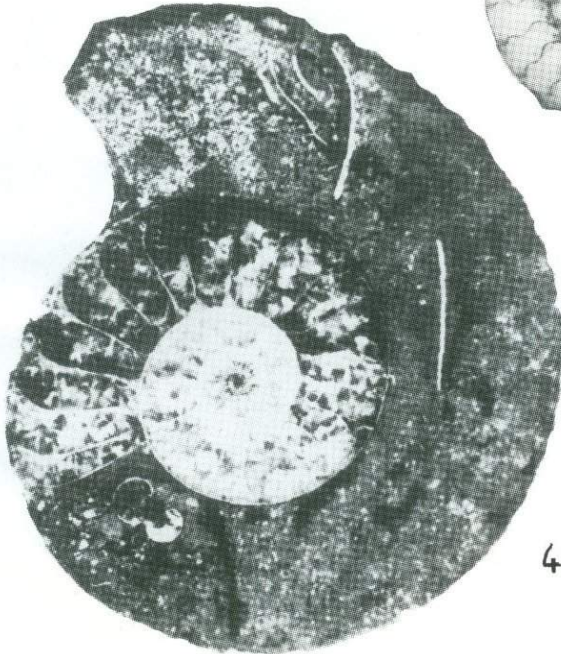
I



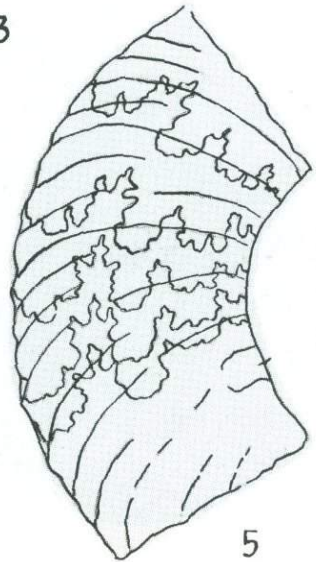
2



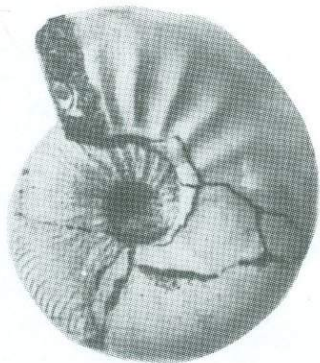
3



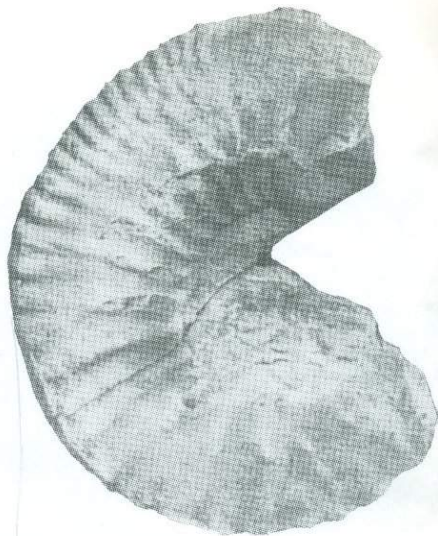
4



5



I



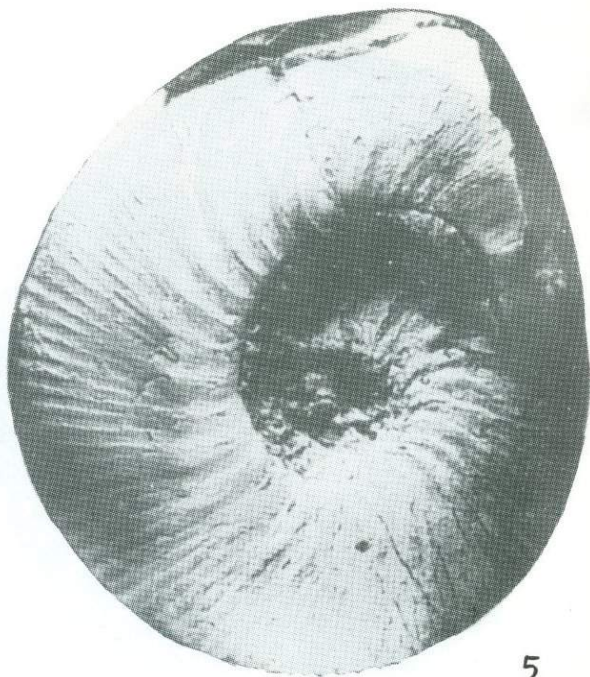
2



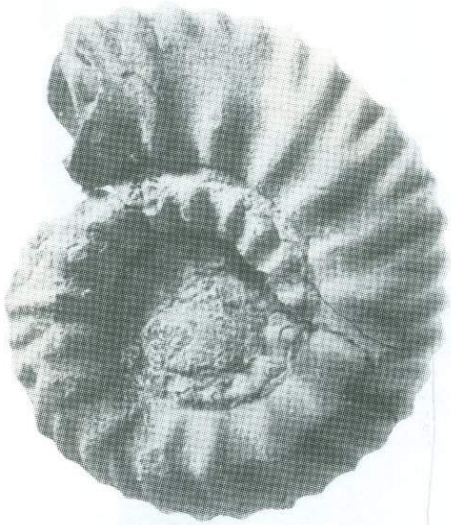
3



4



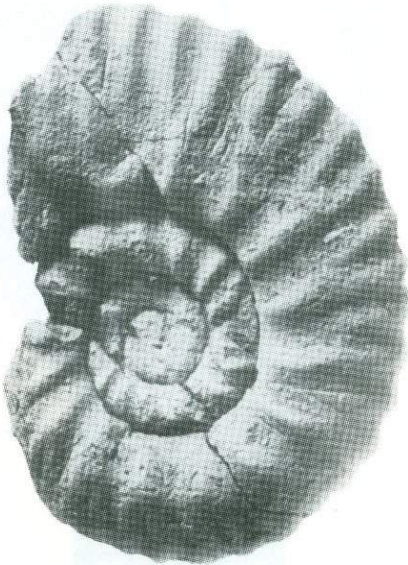
5



Ia



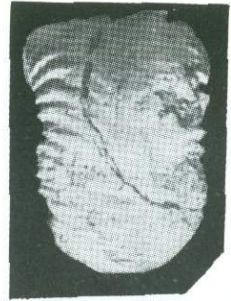
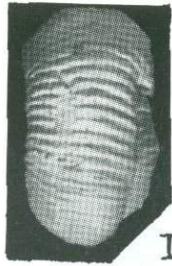
I6



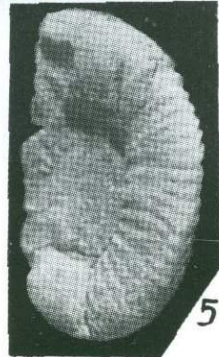
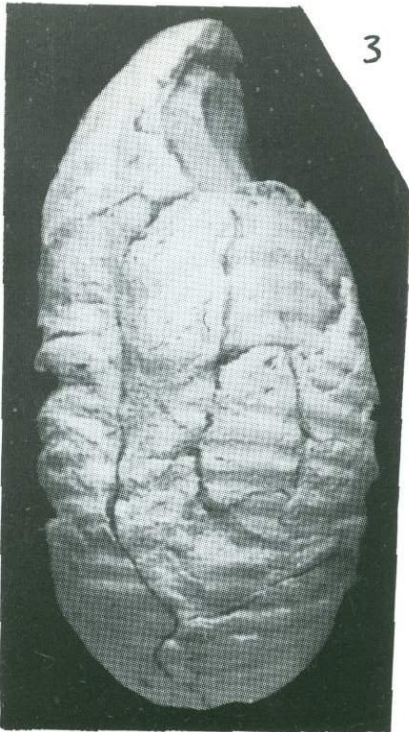
2a

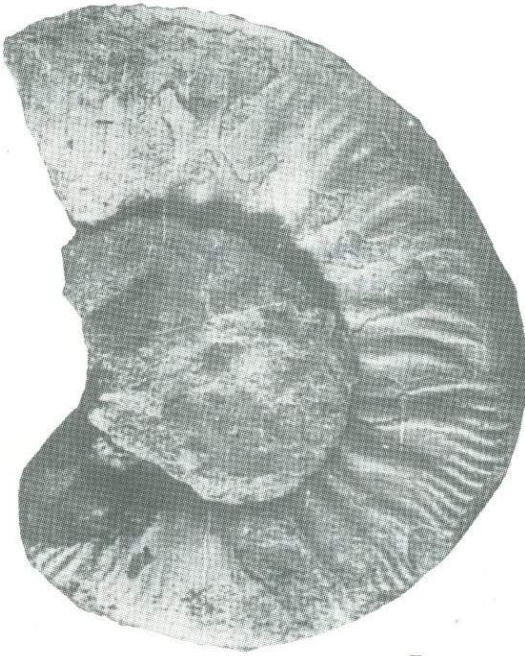


26

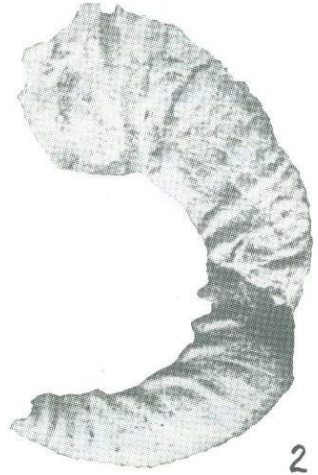


IB





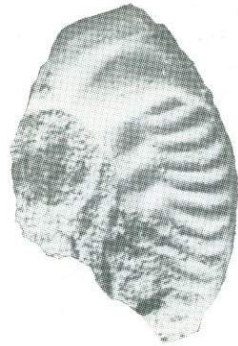
I



2



3a



3b

## О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение . . . . .	5
<b>Глава I.</b>	
Материал, терминология и методика исследований . . . . .	7
Материал . . . . .	7
Терминология . . . . .	7
Методика исследований . . . . .	8
<b>Глава II</b>	
Изменение основных признаков раковины келловейских аммонитид в онтогенезе . . . . .	12
Строение фрагмокона и микроструктура скелетных образований по данным электронной микроскопии . . . . .	16
Лопастная линия . . . . .	43
Скульптура . . . . .	63
Форма раковины и поперечного сечения оборотов . . . . .	67
<b>Глава III</b>	
Закономерности развития признаков внутреннего строения келловейских аммонитид и их таксономическое значение . . . . .	73
Закономерности развития признаков внутреннего строения . . . . .	73
Корреляционные связи между отдельными структурами и пределы изменчивости некоторых признаков внутреннего строения . . . . .	88
Возрастные стадии постэмбрионального развития аммонитид . . . . .	89
Таксономическое значение признаков внутреннего строения . . . . .	93
<b>Глава IV</b>	
Экология келловейских аммонитид Кавказа . . . . .	99
Условия захоронения . . . . .	99
Образ жизни . . . . .	103
Является ли асимметрия лопастной линии признаком донного образа жизни аммонитид? . . . . .	110
Прижизненные повреждения раковины келловейских аммонитид . . . . .	112
Среда обитания . . . . .	117
<b>Глава V</b>	
Принципы систематики и филогенетические связи . . . . .	132
Принципы систематики . . . . .	132
Систематика и филогенетические связи . . . . .	136
<b>Глава VI</b>	
Биостратиграфический очерк келловейских отложений Кавказа . . . . .	197
Распределение аммонитид в келловейских отложениях Кавказа . . . . .	199
Северный Кавказ . . . . .	213
Закавказье . . . . .	234
Схема биостратиграфического расчленения келловейских отложений Кавказа по аммонитам . . . . .	244
Основные выводы . . . . .	249
Summary . . . . .	251
Литература . . . . .	253
Объяснения к таблицам . . . . .	267
Таблицы . . . . .	273

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского  
совета Академии наук Грузинской ССР

•  
ИБ 1802

Редактор Н. Г. Химшиашвили  
Редактор издательства Л. К. Кобидзе  
Техредактор Э. Б. Бокерия  
Корректор Н. В. Мамулашвили

Сдано в набор 31.8.1982; Подписано к печати 23.12.1982; Формат  
бумаги 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>; Бумага № 1; Печатных л. 23,8; Уч-издат. л. 20,1;

УЭ 01031;

Тираж 1000;

Заказ 2821;

Цена 2 руб. 60 коп.

---

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19  
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

---

საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19  
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

Ломинадзе Тамаз Арчилович  
КЕЛЛОВЕЙСКИЕ АММОНИТИДЫ КАВКАЗА

ლომინაძე თამაზ არჩილის ძე  
პავკასიის კალკონური ამონიტიდები

Рецензенты: Г. А. Мчедлидзе — доктор биол. наук,  
И. Д. Церстели — канд. геол.-минер. наук

4725