

В. П. КАЗАКОВА

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ
НЕКОТОРЫХ ТОАРСКИХ,
ААЛЕНСКИХ И
НИЖНЕБАЙОССКИХ
АММОНИТОВ ИЗ
НАДСЕМЕЙСТВА
HILDOCERATACEAE
HYATT

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1971

В. П. КАЗАКОВА

Валентин Юрьевич

Казаков

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ
НЕКОТОРЫХ ТОАРСКИХ,
ААЛЕНСКИХ И
НИЖНЕБАЙОССКИХ
АММОНИТОВ ИЗ
НАДСЕМЕЙСТВА
HILDOCERATACEAE HYATT

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1971

УДК 564.581 : 56(116.3)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета*

2-10-1

Б. З. 56—1971 — № 26

ВВЕДЕНИЕ

В течение 1962—1966 гг. автор занимался изучением различных представителей надсемейства *Hildocerataceae* Hyatt, 1867. Аммониты нашей коллекции происходят из тоарских, ааленских и нижнебайосских отложений Центрального Дагестана и северного склона Центрального и Западного Кавказа (от р. Белой на западе до р. Ардон на востоке). Коллекция была составлена в результате работ Дагестанской экспедиции МГУ и ВНИИГаза (1952—1954 гг.), Кавказской экспедиции МГУ (1956—1960 гг.) и тематической партии ВНИИГаза под руководством Н. В. Живаго. Сборы принадлежат как автору, так и сотрудникам этих экспедиций: Н. В. Безносову, Н. В. Живаго, Г. П. Леонову, Ю. Г. Леонову, Д. И. Панову, В. Т. Фролову и др.

В начале работ над материалом задача ограничивалась изучением развития лопастной линии видов, принадлежащих нескольким различным родам, сменявшимся во времени. Позже были привлечены данные по изменчивости поперечного сечения раковины и ребристости, прежде всего характера изгиба ребер, совпадающих с направлением линий нарастания раковины. Последнему принципу при характеристике родов придавал особенно большое значение Бакмен (Buckman, 1886—1907, Suppl. стр. II). Мы использовали этот принцип Бакмена только частично, измеряя угол изгиба ребер, параллельных линиям нарастания, в пределах их внутренней ветви (см. разд. «Терминология», рис. 2).

Вопрос о таксономическом значении орнаментации, параллельной линиям нарастания раковины, является очень важным и сам по себе может служить темой специального исследования; в нашей работе мы его касаемся только вскользь (см. раздел «Терминология»).

Мы стремились, чтобы размеры, при которых снята лопастная линия, поперечное сечение и ребра, полностью совпадали. Однако это не всегда удавалось выдержать: расхождение обычно составляет доли миллиметра и не бывает более одного миллиметра. Материал, находившийся в нашем распоряжении, труден для изучения внутреннего строения; трудности связаны с характером раковины (инволютные или полуинволютные формы) и степенью сохранности (сидеритовые ядра или раковины, заполненные сидеритом). Поэтому в последовательном изучении материала прежде всего лопастной линии имеются пробелы¹.

¹ Буквой со звездочкой (рис. 4, а^{*}) на схемах отмечены сечения оборотов, при которых лопастная линия не снималась, или лопастные линии, для которых нет соответствующего сечения оборота. Буквой с кружком (г°) обозначались сечение и ребра жилой камеры.

Тем не менее нам кажется, что результаты изучения имеют некоторый интерес.

При зарисовке лопастной линии главное внимание обращалось на особенности заложения, развития и смещения умбиликальных лопастей. При изображении ребер по возможности без искажения давался изгиб внутренней части ребер, наиболее четко видимой на ранних стадиях развития (пояснение употребляемых терминов см. рис. 1 и 2). Во

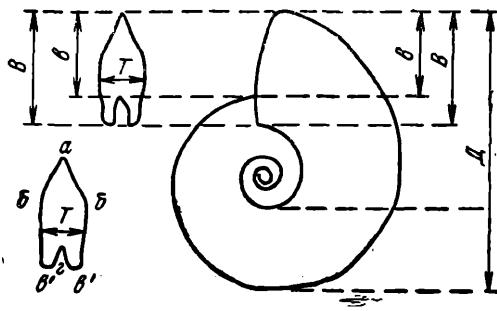


Рис. 1. Схема элементов поперечного сечения и основных измерений раковины аммонита:

D — диаметр раковины; *B* — внешняя высота оборота; *b* — внутренняя высота оборота; *T* — толщина оборота; *a* — брюшная, или вентральная, — внешняя сторона оборота; *бб* — боковые стороны оборота; *б''* — стенка пупка; *г* — спинная, или дорзальная, — внутренняя сторона оборота

всех случаях, когда в тексте речь идет о высоте оборота, имеется в виду внутренняя высота *b* (см. рис. 1); исключения оговариваются особо.

Порядок изложения материала соответствует систематике, принятой в «Основах палеонтологии», а также в труде Аркелла, Кюммеля и Райта (*Treatise on Invertebrate Paleontology...* 1957). В работе рассмотрены некоторые рода Бакмена (1887—1907, Suppl.), которые понимаются в настоящее время в составе более широких родов (см. «Основы палеонтологии»; Моллюски—Головоногие II, 1958; *Treatise on Invertebrate...*, 1957). Согласно Риберу (*Rieber, 1963*), род *Costileioceras* Maubèuge, 1950 понимается как подрод рода *Staufenia* Ромпескј, 1906.

В табл. 1 показано распределение по зонам изучавшихся форм и некоторых узких родов Бакмена в соответствии с зональным делением Аркелла для Северо-Западной Европы (Аркелл, 1961).

В таблицах аммониты сгруппированы по признаку предполагаемых родственных связей (или конвергентного сходства на ранних стадиях развития²), а также родственных связей, которые, как нам кажется, устанавливаются с большей долей уверенности³.

Основные выводы даны в конце работы в виде отдельной главы.

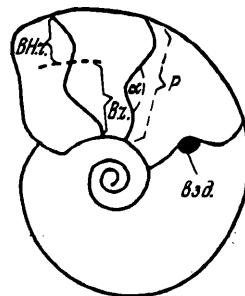


Рис. 2. Пояснение

некоторых буквенных обозначений:

P — ребра, параллельные линиям нарастания раковины; *в. ч.* — внутренняя часть (ветвь) ребер; *вн. ч.* — внешняя часть (ветвь) ребер; *а* — угол изгиба в пределах внутренней части ребер; *вэд.* — вздутия или бугорки в месте внутреннего изгиба ребер

² Табл. I.

³ Табл. II, III, IV; в табл. V этот принцип не выдерживается.

Таблица 1

Ярусы и аммонитовые зоны юры Северо-Западной Европы (Аркелл, 1961)

В табл. 2, 3, 4, 5 в разделе «Выводы» даны величины внутренней высоты и толщины оборотов, при которых впервые обнаружено наличие или наблюдалось заложение умбиликальных лопастей разного ранга у представителей различных родов и видов.

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Нами принята индексация элементов лопастной линии, разработанная В. Е. Руженцевым; исключение составляют индексы a и a' , которые имеют значение индексов свободного пользования, и употреблялись в тех случаях, когда возникновение и развитие лопасти было явно связано с определенным характером сечения раковины, что оговаривалось каждый раз особо.

Индексы, возможность употребления которых допустима, взяты в кружки и помещены над принимаемыми индексами.

При обозначении параметров и элементов раковины были использованы термины, предложенные Г. Я. Крымгольцем (1960). Некоторые обозначения взяты из работы В. В. Друщица 1956 г. (см. рис. 1, стр. 4).

Нами употреблялись также термины внутренняя часть (внутренняя ветвь) и внешняя часть (внешняя ветвь) ребер; угол в пределах внутренней части ребер; вздутия (или бугорки) в месте внутреннего перегиба ребер⁴. Пояснение этих терминов см. на рис. 2, стр. 4.

НАДСЕМЕЙСТВО HILDOCERATACEAE HYATT, 1867

СЕМ. HILDOCERATIDAE HYATT, 1867

РОД HILDOCERAS HYATT, 1867

Hildoceras sublevisoni Fuc.

Табл. I, фиг. 1, 1a

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения оборотов и характера ребер изображены на рис. 3, 4, 5. У изученных нами представителей вида этого рода лопасть U^2 закладывается при $\vartheta \sim 1$ мм; $t \sim 1,5$ мм; лопасть U^3 , остающаяся недоразвитой, закладывается при $\vartheta \sim 2-2,6$ мм, $t \sim 3$ мм. При увеличении размеров ($\vartheta \sim 8,5$ мм, $t \sim 8$ мм) заложения новых лопастей не происходит (рис. 5, ex).

Лопасти $UU^1 \dots I$ с увеличением размеров раковины постепенно становятся трехраздельными. Дорзальная лопасть на всех наблюдавшихся стадиях двузубчата. Полученная формула лопастной линии $(V_1V_1)UU^1U^2 : (U^3)I(D_1D_1)$ (рис. 3, 4, 5) аналогична приведенной в работе Н. В. Безносова (Безносов, 1960, рис. 3) и в работе Шиндельвольфа (Schindewolf, 1963, фиг. 159), но отличается от приведенной в статье Зальфельда (Salfeld, 1919, табл. III).

Среди представителей изучавшегося вида по характеру поперечного сечения выделяются две разности, условно названные *А* и *Б*. Первая из них изображена на табл. I, фиг. 1, 1a. У вздутых форм *А* на

⁴ Ребра, параллельные линиям роста раковины, Бакмен называл «радиусом» (1887—1907, Suppl, стр. III). В зависимости от отношения этого радиуса к прямой, проведенной на боковой стороне оборота от центра аммонита через внутренний конец радиуса, этот автор выделял ряд типов радиусов, характерных для различных родов.

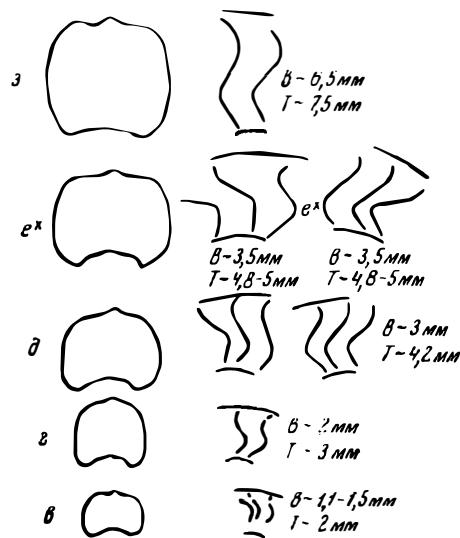
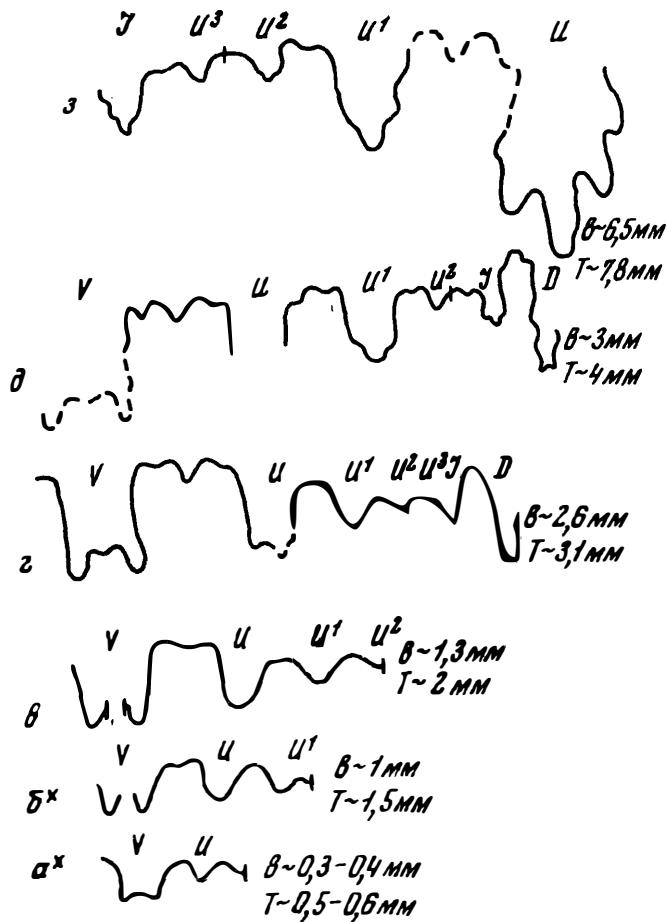


Рис. 3. *Hildoceras sublevisoris* Fuc. Обр. 184, форма А. Северный Кавказ; балка Б. Шоапа.
Средний тоар. (α^x ув. ~ 29 раз; 5^x — ∂ ув. $\sim 15-16$ раз; 3 ув. $\sim 9-10$ раз; 8 — e^x ув.
 $3,3-4$ раза; 5 ув. $\sim 2,7-3,3$ раза)

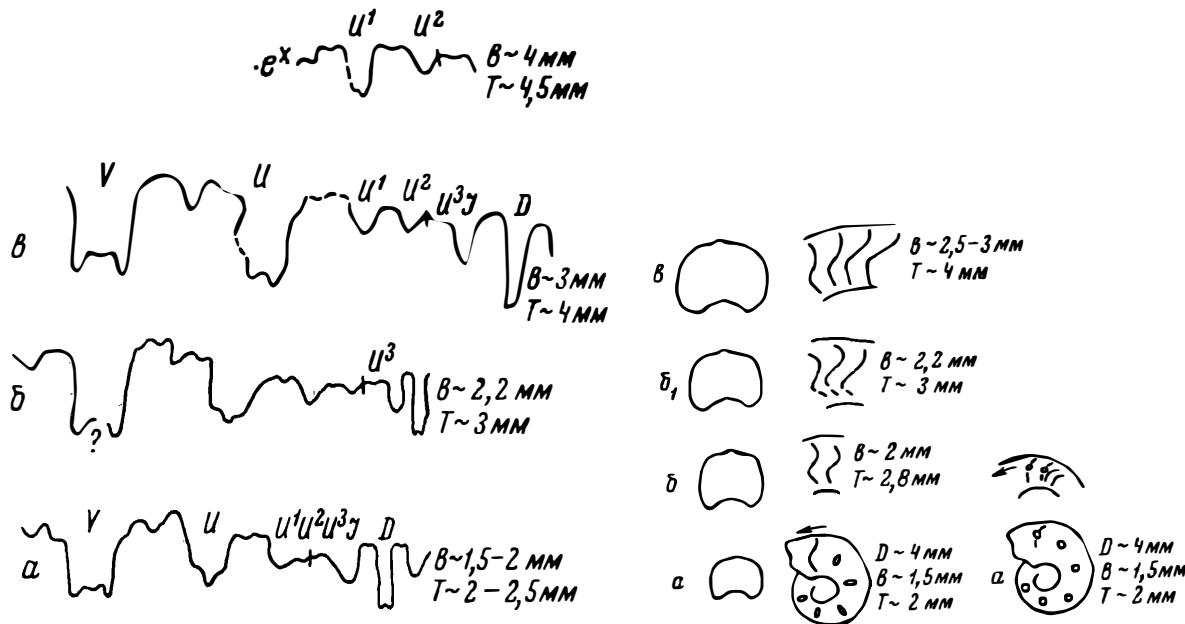


Рис. 4. *Hildoceras* sp. Обр. 2. Северный Кавказ; Айгамугадон у с. Фараскат. Средний тоар.
(*a*—*с* — ув. 10—12 раз; *e^x* ув. ~ 14 раз; *a*—*в* ув. 3,3—4 раза)

протяжении всего развития толщина оборота превышает внутреннюю v и внешнюю B высоту (рис. 3, 4). У уплощенной формы B — внешняя высота B на определенной стадии превышает толщину; внутренняя высота v становится равной толщине (рис. 5, δ), а затем, по-видимому, также превышает ее. До этого момента характер сечения оборотов

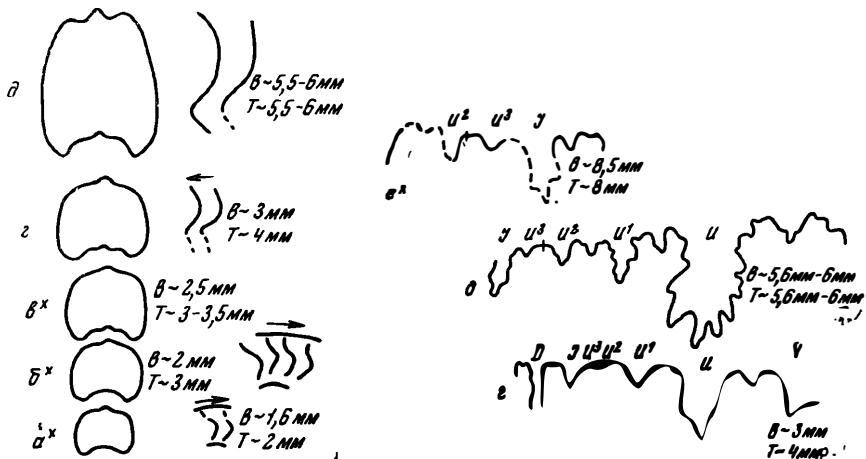


Рис. 5. *Hildoceras sublevisoni* Fuc. Обр. 183, форма Б. Северный Кавказ; балка Б. Шоана. Средний тоар ($g - e^x$ ув. 9—10 раз; $a^x - g$ ув. $\sim 3,3-4$ раз; δ ув. $\sim 2,7$ раза)

и лопастной линии при соответствующих размерах у форм A и B одинаков (рис. 3, $v-\delta$; 4, $a-v$ и 5, a^x-g). С превышением высоты над толщиной у формы B седла становятся более широкими и рассеченными, чем у форм A даже при больших размерах, что особенно хорошо видно на седле U^1/U^2 (рис. 3, z , 5, δ).

Наблюдения требуют проверки на большем материале.

Изменение характера ребристости наблюдалось на нескольких экземплярах. У некоторых из них при $v \sim 1,5$ мм, $t \sim 2$ мм в середине боковой стороны при увеличении примерно в 4 раза намечаются как бы вздутия (рис. 4, a). Эти вздутия (бугорки) располагаются на резком перегибе еле заметной внутренней ветви ребер. Величина угла в месте этого перегиба, естественно обращенного вперед, у большинства ребер около $120-110^\circ$, иногда 100 , редко 80 и 130° ⁵.

При наличии вздутий на соответствующей стадии развития ребра еле заметны или не видны совсем (рис. 4, a). При размерах $v \sim 2$ мм, $t \sim 3$ мм вздутия, если они присутствовали, исчезают, и при больших размерах ни разу не наблюдались. Угол изгиба внутренней части ребер в общих чертах сохраняется на всех стадиях развития (рис. 3, 4, 5).

РОД GRAMMOCERAS HYATT, 1867

Grammoceras thouarsense d'Orbigny, 1843

Табл. I, фиг. 2, 2а, 3, 3а, 4, 4а

Некоторые стадии развития лопастной линии, сечения оборотов и характера ребер изображены на рис. 6, 7, 8. У изученных представителей лопасть U^2 закладывается при $v \sim 1,8$ мм, $t \sim 2$ мм (рис. 6, v); ло-

⁵ Возможно, эти отклонения связаны с искажением при зарисовке.

пасть U^3 уже существует при $v \sim 3,8-4$ мм, $t \sim 4$ мм (рис. 7, в, 8, в). В отличие от большинства представителей рода *Hildoceras* у *Grammoceras thouarsense* при $v \sim 5-6$ мм, $t \sim 5-5,5$ мм закладывается лопасть U^4 , остающаяся недоразвитой (рис. 7, г, д, 8, д). Эта лопасть более ясно выражена у некоторых из развернутых экземпляров (рис. 7, д, 8, д), о которых речь будет ниже. Лопасти $UU^1 \dots J$ в процессе онтогенеза становятся трехзубчатыми. Дорсальная лопасть на протяжении всего наблюдавшегося развития остается двузубчатой.

Итак, формула лопастной линии *Grammoceras thouarsense* при размерах, указанных на рис. 6, ж, 7, г, д, 8, д ($V_1V_1)UU^1U^2(U^4) : U^3J(D_1D_1$).

Таким образом, эта формула почти полностью, если не касаться деталей, отвечает формуле, приводимой Шинdevольфом (1963, стр. 313, фиг. 170 б, с) для вида *Grammoceras quadratum* Haug. Этот вид упомянутый автор относит к роду *Pseudogrammoceras*, что вряд ли оправдано, если такой род следует выделять вообще.

При $v \sim 2$ мм, $t \sim 3$ мм на одном экземпляре удалось наблюдать слабо заметные внутренние части ребер с почти таким же углом изгиба, как и на ранних оборотах у развернутых форм из рода *Hildoceras*. Угол в месте перегиба около 120° (рис. 6, г). В процессе онтогенетического развития происходит небольшое выполаживание этого внутреннего изгиба ребер и на боковой стороне более четкой становится внешняя ветвь ребер с изгибом, обращенным назад. Степень выполаживания указанного изгиба на взрослых стадиях различных экземпляров различна (табл. I, фиг. 2, 3, 4).

Характер сечения молодых оборотов *Grammoceras thouarsense* в некоторой степени близок к таковому представителей рода *Hildoceras*, но киль у *Grammoceras thouarsense* появляется на более поздних стадиях развития (рис. 3, в и 6, в), что уже отмечалось Хайеттом (Нуатт, 1869).

Среди изученных экземпляров этого вида по характеру поперечного сечения выделяются две разности, условно названные *А* и *Б*. У форм *А* (табл. I, фиг. 2, 2а, 3, 3а) на протяжении всего развития толщина оборота превышает внутреннюю и, по-видимому, внешнюю высоту (рис. 6); возможно, в конце концов становясь равной последней. У форм *Б* (табл. I, фиг. 4, 4а) в процессе онтогенеза внутренняя высота достигает размеров толщины, а затем ее размеры превышают толщину, не говоря уже о высоте внешней (рис. 7, 8). Именно у этих форм лопасть U^3 закладывается несколько раньше, чем у форм *А*, а лопасть U^4 более четко выражена, хотя и остается недоразвитой (рис. 7, д; 8, д). Кроме того, у формы, изображенной на рис. 8, д, седло U^2/U^4 расчленяется.

Так же как и у форм *Б* из рода *Hildoceras* (рис. 5, д), в данном случае на определенной стадии седла становятся более широкими и рассеченными (рис. 7, д, 8 д) по сравнению с соответствующими стадиями формы *А* (рис. 6, ж); у развернутых форм *Б* *Grammoceras thouarsense* это впервые замечено и наиболее четко выражено на седле U^1/U^2 при внутренней высоте около 6 мм, превысившей толщину, равную 5,5 мм (рис. 7, д).

Интересно, что характер указанного седла формы *Б* *Grammoceras thouarsense* при близких размерах (рис. 7, д) почти полностью аналогичен таковому формы *Б* из рода *Hildoceras* (рис. 5, д).

Формы *А* и *Б*, которые мы относим к виду *Grammoceras thouarsense* d'Orb., происходят из одного местонахождения примерно в одинаковом количестве (16—17); возможно, их различия вызваны половым диморфизмом (Makowski, 1962). Однако размеры тех и других форм примерно одинаковы. Не исключена возможность, что указанные признаки

должны укладываться в рамки обычной индивидуальной изменчивости. Решение этого вопроса требует дополнительного материала и специальных исследований.

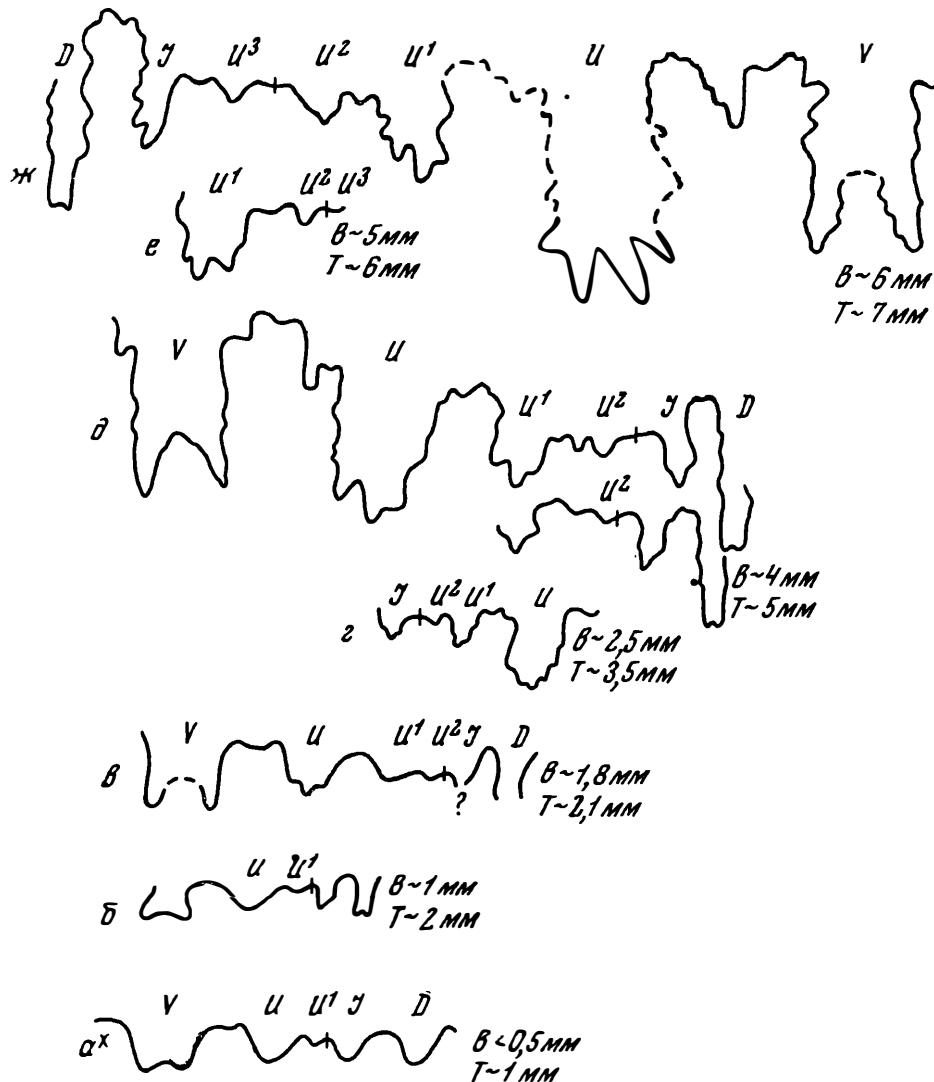


Рис. 6. *Grammoceras thouarsense* d'Orb. Обр. 107к8III, форма А. Северный Кавказ; р. Уруп у станицы Преградной. Верхний тоар (a^x ув. ~ 22 раз; б, в ув. $\sim 15-17$ раз, г — ж ув. $\sim 9-10$ раз)

Pseudogrammoceras fallaciosum Bayle, 1878

Табл. I, фиг. 5, 6

В последнее время некоторые авторы (Станкевич, 1964; Ростовцев, 1965), вслед за Бакменом (Buckman, 1887—1907) и Яненшем (Janensch, 1902), очень узко понимают объем видов, тяготеющих к виду *Pseudo-*

grammoceras fallaciosum Bayle. Мы склонны принимать более широкий объем этого вида и, во всяком случае, рассматривать в его составе в качестве подвидов *Pseudogrammoceras cotteswoldiae* S. Buckm. и *Pseudogrammoceras bingmanni* Denckmann, как это сделали на основе биометрического изучения Перрэн и Теобальд (Perrin, Théobald, 1961).

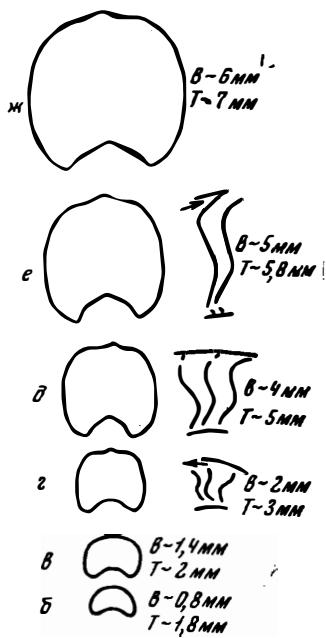


Рис. 6 (продолж.) *Grammoceras thouarsense* d'Orb. Обр. 107кIII, форма А. Северный Кавказ; р. Уруп у станицы Преградной. Верхний тоар (б — г ув. \sim 3,3—4 раза; д — ж ув. \sim 2,7 раза)

хорошо выражена (рис. 9, в). При $v \sim 8$ мм, $t \sim 7$ мм у шва еще намечается лопасть U^4 . На протяжении всего развития описываемого вида эта лопасть так и остается недоразвитой. Но по сравнению с *Grammoceras thouarsense* по-иному ведут себя углубления, закладывающиеся на седле U^1/U^2 , названные нами a и a' . Оба эти углубления наблюдаются уже при $v \sim 8$ мм, $t \sim 7$ мм (рис. 9, д); одно из них (a) является результатом обычного расщепления седла U^1/U^2 и заложилось при $v \sim 3$ мм, $t \sim 4$ мм (рис. 9, в). Другое (a') закладывается значительно позже. В дальнейшем, когда внутренняя высота превышает 13 мм, a' увеличивается почти до размеров лопасти U^2 (рис. 9, ж^х); при $v > 20$ мм примерно таких же размеров достигает углубление a (рис. 9, з^х). В результате лопасти U^2 , a и a' образуют как бы одну широкую трехзубчатую лопасть (рис. 9, ж^х, з^х). Подобный характер развития лопастной линии, а именно значительное увеличение размеров лопастей, названных нами a и a' , мы связываем со значительным превышением высоты над толщиной раковины. Ибо, пока это превышение отсутствует (рис. 9, а — г), лопастная линия вида, о котором идет речь, при близких размерах (рис. 9, г) очень по-

изучавшаяся форма далеко не типична: с *Pseudogrammoceras fallaciosum cotteswoldiae* S. Buckm. ее сближает сравнительно узкий пупок и быстро нарастающие обороты; тенденция к соединению ребер, которая наблюдается у нашей формы, больше свойственна *Pseudogrammoceras fallaciosum bingmanni* Denckmann; наличие ребер не одного ранга по резкости, при тенденции к соединению допускает возможность сравнения описываемой формы с видом *Pseudogrammoceras doerntense* Denckmann (Buckman, 1887—1907, стр. CLIII). Тем не менее, с нашей точки зрения, ее с достаточной уверенностью можно рассматривать в составе широко понимаемого вида *Pseudogrammoceras fallaciosum* Bayle. Экземпляры из нашей коллекции наиболее близки к экземплярам, изображенным под названием *Grammoceras fallaciosum cotteswoldiae* Buckman в работах Теобальда и Муэна (Théobald et Moine, 1959, табл. III, фиг. 5) и Перрена и Теобальда (Perrin, Théobald, 1961, табл. I, фиг. 2а, 4в, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11).

Некоторые стадии развития лопастной линии, попоперечного сечения раковины и характера ребер представлены на рис. 9 (стр. 16, 17). При размерах $v \sim 2,5$ мм, $t \sim 3$ мм закладывается лопасть U^3 (рис. 9, б); при $v \sim 3$ мм, $t \sim 4$ мм она уже сравнительно

хожа на лопастную линию формы *B Grammoceras thouarsene* (рис. 8, *в*, *г*), а на более ранних стадиях даже на лопастную линию *Hildoceras* (см. рис. 3, *б*, *в* и рис. 9, *а*; рис. 4, *в*, рис. 5, *г* и рис. 9, *в*).

Если отвлечься от особенностей строения лопастной линии на поздних оборотах (лопасти *а* и *а'*), связанных, как уже упоминалось, прежде всего с характером сечения раковины, то формула лопастной линии нашего вида будет выглядеть обычным для рода *Grammoceras* образом ($V_1V_1)UU^1U^2(U^4) : U^3I(D_1D_1)$. Обозначив же лопасть *а* индексом U^4 , а лопасть *а'* — индексом U^5 , получим формулу, резко отличную от таковой видов рода *Grammoceras*, да и вообще всех представителей сем. *Hildoceratidae*. Однако, как нам кажется, это не будет свидетельствовать о принадлежности рассматриваемой здесь формы к

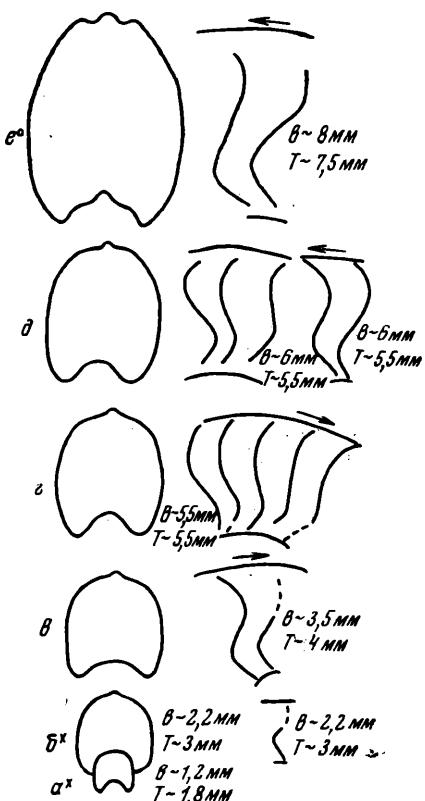
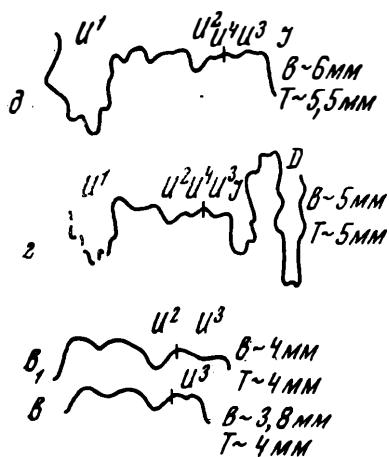


Рис. 7. *Grammoceras thouarsense* d'Orb. обр. 107к8IV, форма Б. Северный Кавказ; р. Уруп у станицы Преградной. Верхний тоар (*в*, *в1* ув. ~ 13 раз; *г* — *д* ув. 9—10 раз; *а'* — *в* ув. $\sim 3,3$ —4 раза; *г* — *е*⁰ ув. $\sim 2,7$ раза)

иному семейству, а является отражением коррелятивной связи характера сечения оборотов и характера лопастной линии. Как уже отмечалось, толщина оборота изученного экземпляра нарастает медленнее высоты: уже при $t \sim 5,5$ мм внутренняя высота достигает величины толщины (рис. 9, *г1*).

Сечение ранних оборотов описываемого вида (рис. 9, *а*, *а'*) отличается от такового представителей рода *Hildoceras* (рис. 3, *в*; 4, *а*). Это сечение близко к сечению на соответствующей стадии одного из развернутых экземпляров *Grammoceras thouarsense* (рис. 6, *б*). На следующих стадиях характер поперечного сечения *Pseudogrammoceras fallaciosum* (рис. 9, *в*—*г*) напоминает соответствующие стадии формы Б *Grammoceras thouarsense* (рис. 7, *в*—*д*; 8, *б*, *г*). При сходстве сечения раковина первого из названных видов на этих стадиях характеризуется наличием дополнительных ребер, что у *Grammoceras thouarsense* наблюдается много реже (рис. 7, *г*). На последних стадиях, когда высота

значительно превышает толщину, резко выступают признаки рассматриваемого вида (рис. 9, *д, е*).

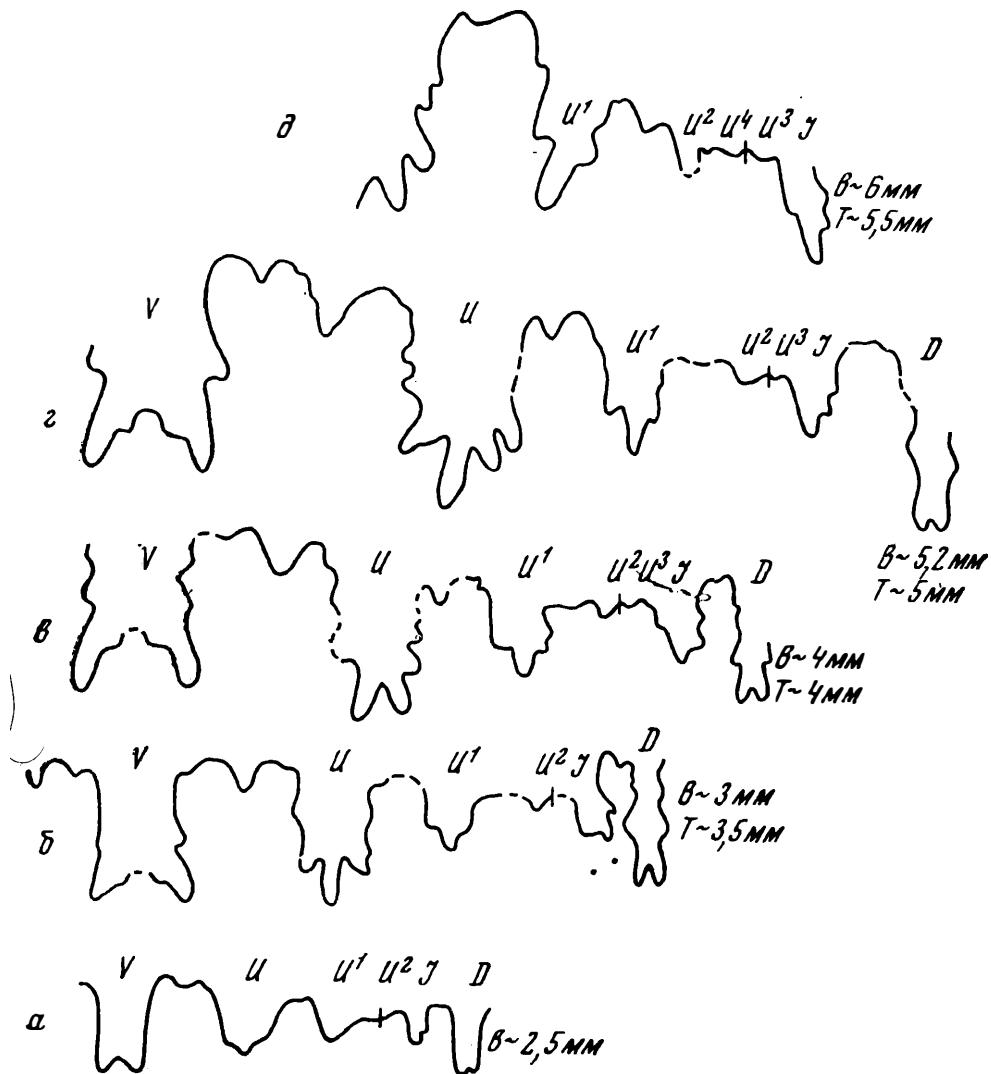


Рис. 8. *Grammoceras thouarsense* d'Orb. Обр. 107к8I, форма Б. Северный Кавказ; *р*. Уруп у станицы Преградной. Верхний тоар (а ув. ~10—12 раз; обр. 107к8I!, б — д ув. ~10—12 раз)

Из нескольких развернутых экземпляров на молодых оборотах только одного из них (рис. 9, *а*) удалось обнаружить при $D \sim 2,5$ — 3 мм (до $D \sim 4,5$ мм) слабо заметные ребра, по характеру изгиба более или менее близкие наблюдающимся при соответствующих размерах у *Hildoceras* sp. и *Grammoceras thouarsense*.

Молодые обороты двух других экземпляров при $D \sim 4$ мм несут уже более пологие ребра.

При $B \sim 3$ мм, $T \sim 3,5$ мм впервые замечены не прикрепляющиеся к главным промежуточные или дополнительные ребра (рис. 9, *в*). На по-

следних оборотах различия между главными и дополнительными ребрами слабо изгибающимися ребрами (рис. 9, *e*). В отличие от *Hildoceras* sp. и *Grammoceras thouarsense* ребра у *Pseudogrammoceras fallaciosum* с возрастом постепенно значительно выполаживаются (рис. 9, *a*—*e*).

Выше уже говорилось о том, что Шинdevольф (Schindewolf, 1963, стр. 315) и другие авторы считают возможным сохранить род *Pseudogrammoceras*. На нашем материале трудно оценить ранг таксономического значения особенностей ребристости на ранних оборотах (рис. 9, *a*—*d*) и строения раковины вообще (в том числе и лопастной линии) на поздних оборотах нашего экземпляра. Не исключена возможность, что описанный вид следует относить к роду *Grammoceras*, и род *Pseudogrammoceras* рассматривать в составе последнего, как это сделал Аркелл (Treatise on Invertebrate..., 1957 стр. L261). С родом *Grammoceras*, что уже указывалось, нашу форму связывает характер изгиба внутренней ветви ребер на ранних стадиях развития (рис. 9, *a*), как, впрочем, хотя и в меньшей степени, с родом *Hildoceras*. Ранние стадии развития лопастной линии *Grammoceras* и *Pseudogrammoceras* также очень близки. Правда, лопасти U^2 и U^3 закладываются у последнего несколько раньше, чем у *Grammoceras thouarsense* (см. стр. 83, табл. 2).

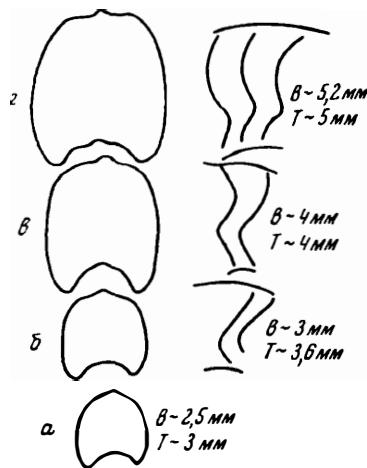


Рис. 8 (продолж.) *Grammoceras thouarsense* d'Orb. Обр. 107к81, 107к811. Северный Кавказ; р. Уруп у станицы Преградной. Верхний тоар (*a*—*г* ув. ~ 3,3—4 раза)

СЕМ. GRAPHOCERATIDAE BUCKMAN, 1905

РОД LEIOCERAS HYATT, 1867

Leioceras opalinum Reinecke, 1818

Табл. IV, фиг. 1, 2, 2а

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения оборотов и характера ребер представлены на рис. 10 (стр. 18, 19).

Лопасть U^3 закладывается рано: она уже существует при $v \sim 1$ — $1,2$ мм, $t \sim 1,5$ мм (рис. 10, *a*). При $v \sim 1,5$ мм, $t \sim 2$ мм закладывается лопасть U^4 (рис. 10, *б*). Лопасть U^5 уже существует при $v \sim 3$ мм, $t \sim 2,8$ мм (рис. 10, *г*). Примерно при этих же размерах закладывается лопасть U^6 .

Лопасти с четными индексами смещаются на внешнюю сторону, с нечетными — на внутреннюю, что, по Шинdevольфу (Schindewolf, 1963, стр. 355), свойственно всему надсемейству. Внутренняя часть лопастной линии не всегда направлена по радиусу (рис. 10, *б*—*г*).

Уже на ранних стадиях удлинение лопастной линии идет как за счет увеличения числа лопастей, так и за счет увеличения и рассечения седла (рис. 10, *a*—*д*). При рассечении умбиликальных лопастей и внутренней лопасти чаще хорошо развиваются два зубца, а третий остается недоразвитым, поэтому часто эти лопасти имеют вид двузубчатых.

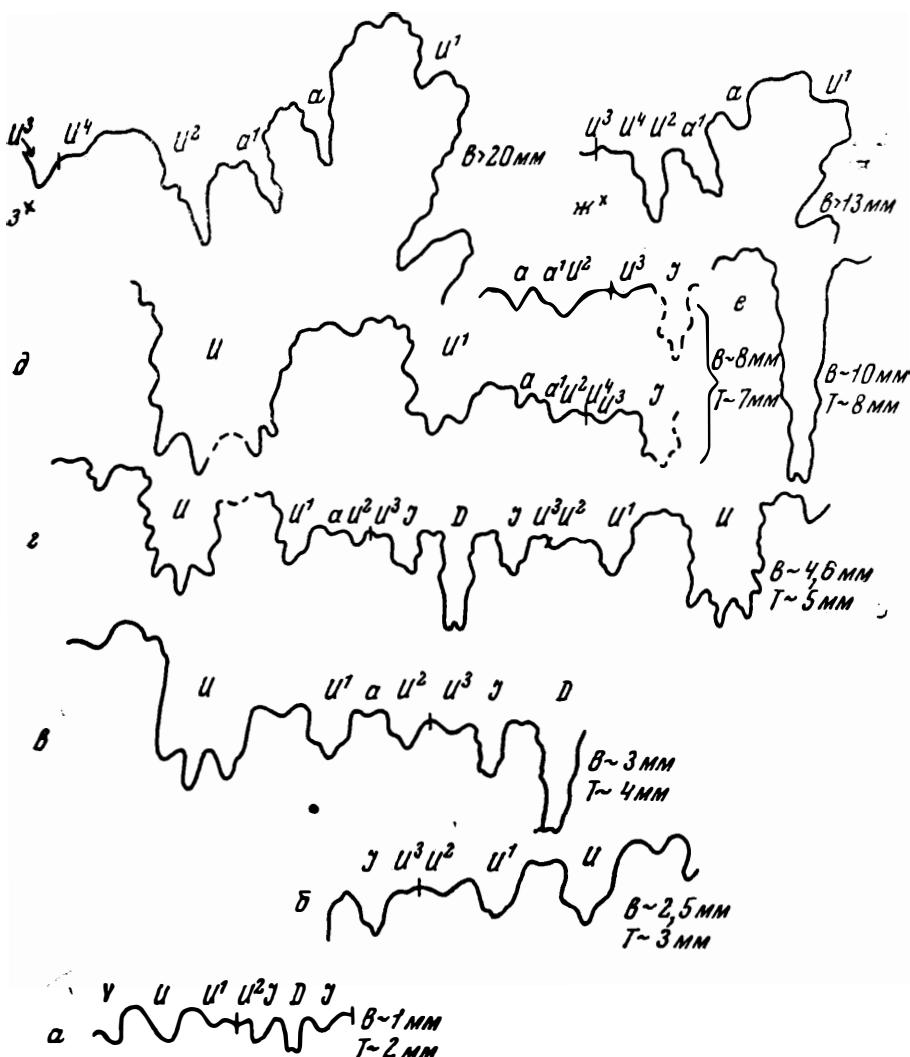


Рис. 9. *Pseudogrammoceras fallaciosum* Bayle. Обр. 1075/8. Северный Кавказ; р. Гитче-Каштансу. Верхний тоар (а ув. ~20 раз; б, в ув. ~14 раз; г — з^х ув. ~9—10 раз)

Шиндельвольф (Schindewolf, 1923) отмечает, что у *Leioceras opalinum* указанные лопасти принимают вид двузубчатых за счет увеличения зубца, обращенного к дорзальной стороне. На рис. 10, *а*—*д* видно, что двузубчатость может возникать и за счет увеличения зубца, обращенного в сторону вентральной части раковины. Двузубчатость дорзальной лопасти в онтогенезе не наблюдалась.

При размерах $b \sim 4$ мм, $t \sim 3$ мм формула лопастной линии имеет

вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^6 : U^5U^3JD$ (рис. 10, δ). Схема развития лопастной линии нашего экземпляра *Leioceras opalinum* близка к соответствующим схемам для *Leioceras opalinum* и *Leioceras comptum*, изображенным на фиг. 183 и 184 в работе Шиндельвольфа (Schindewolf, 1963). Полученная схема отличается от схемы развития лопастной линии первого из этих видов, приведенной на фиг. 182 упомянутой работы, а также на фиг. 6 работы Рибера (Rieber, 1963). Эти схемы сходны со схемой возможного развития лопастной линии экземпляра, относимого нами к виду *Leioceras comptum* Reip. (рис. 11), характеризуемого ниже.

Изменение характера сечения раковины в процессе развития показано на рис. 10, δ — ж^o . Преобладание внутренней высоты над толщиной устанавливается при размерах $v \sim 2,5$ — 3 мм, $t \sim 2$ — $2,5$ мм. К этому моменту закладывается лопасть U^6 (рис. 10, g_1).

У исследованного экземпляра почти вертикальная стенка пупка появляется на жилой камере при $v \sim 10$ мм, $t \sim 5$ мм (рис. 10, ж^o).

Впервые удалось наблюдать ребра на ядре при $v \sim 2,5$ — 3 мм, $t \sim 2$ — $2,5$ мм (рис. 10, δ). Изгиб этих ребер в пределах внутренней части сравнительно мал: у большинства угол в месте перегиба достигает 140° (реже 150°). При указанных размерах на боковой стороне наблюдаются сравнительно хорошо выраженные внутренняя и внешняя ветви ребер, как это свойственно и взрослым экземплярам. Дополнительные ребра были впервые замечены с того момента, как внутренняя высота стала преобладать над толщиной оборота (рис. 10, δ , ж).

Leioceras comptum Reinecke, 1818

Табл. IV, фиг. 3, 4, 4а

Некоторые стадии развития лопастной линии, сечения оборотов и характер ребер представлены на рис. 11 (стр. 20).

Лопасть U^3 закладывается рано. В отношении дальнейшего развития лопастной линии наш материал допускает две трактовки. Согласно одной из них при размерах $v \sim 1,8$ — 2 мм, $t \sim 2$ — $2,2$ мм уже существует лопасть U^4 . Раньше, чем у *Leioceras opalinum*, почти одновременно с лопастью U^4 , закладывается лопасть U^5 (при $v \sim 2$ мм, $t \sim 2,5$ мм).

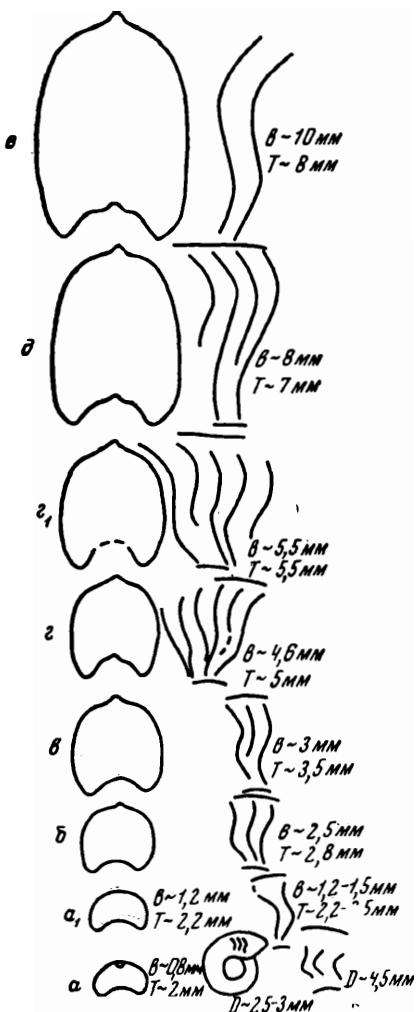


Рис. 9 (продолж.) *Pseudogrammoceras fallaciosum* Bayle. Обр. 1075/8. Северный Кавказ; р. Гитче-Каштану. Верхний тоар (a — e ув. $\sim 3,3$ раза; g — h ув. $\sim 2,7$ раза)

Лопасть U^6 как будто бы уже существует при $v \sim 3,4$ мм, $t \sim 3,5$ мм (рис. 11, г). Так же как у *Leioceras opalinum*, лопасти с четными индексами смещаются на внешнюю, с нечетными — на внутреннюю сто-

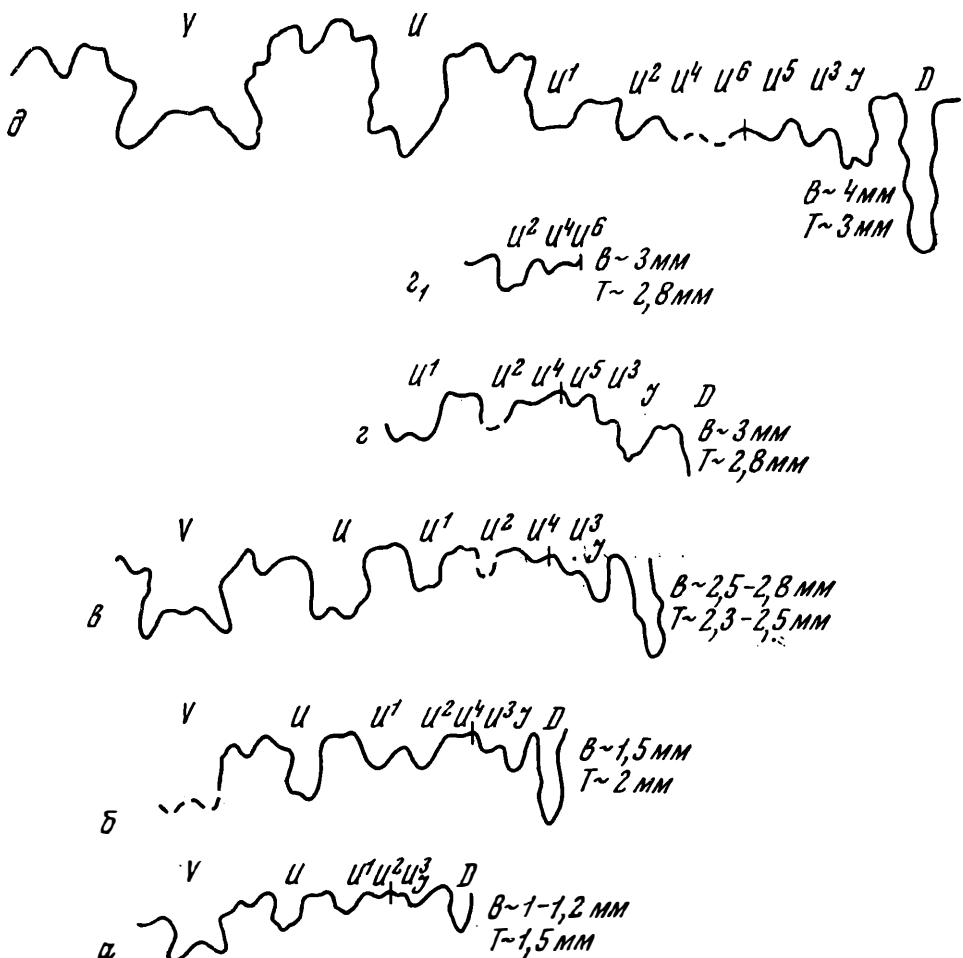


Рис. 10. *Leioceras opalinum* Reip. Обр. 58к8. Северный Кавказ; р. Хусса Кардоникская близ с. Детское. Нижний аален (а — д ув. ~ 14 раз)

рону. На ранних стадиях развития наблюдалась двузубчатая дорзальная лопасть (рис. 11, б, в).

При размерах $v \sim 4$ мм, $t \sim 4$ мм формула лопастной линии при данной трактовке имеет вид $(V_1 V_1) U U^1 U^2 U^4 : U^6 : U^5 U^3 ID$. Однако на изученном экземпляре допустима и даже более вероятна иная интерпретация характера развития лопастной линии, что показано индексами, заключенными в кружки на рис. 11, г, д. В таком случае формула лопастной линии будет иметь вид $(V_1 V_1) U U^1 U^2 U^2 : U^4 : U^5 U^3 ID$. Судя по характеру лопасти U^2 на рис. 11, в, подобный способ развития лопастной линии, пожалуй, даже более вероятен. В таком случае лопасть, примыкающая ко шву, имеет совсем иное генетическое значение, чем в случае первой трактовки. На возможность подобного развития лопастной линии, но

только у вида *Leioceras opalinum*, указывали Шиндельвольф и Рибер (Schindewolf 1963, стр. 236, фиг. 182; Rieber, 1963, стр. 22, фиг. 6). Если только что изложенный способ увеличения элементов лопастной линии у нашего экземпляра *Leioceras comptum* имеет место, а это, по-видимому, так, и если тут не играют роль различия в понимании объема данного вида, то в развитии лопастной линии двух близких видов *L. opalinum* и *L. comptum* существуют одинаковые вариации (данные упомянутых авторов и наши).

Одним из способов укрепления возраставшей в высоту раковины, возможно, было более глубокое расчленение лопасти U^2 по сравнению с лопастью U^1 , в результате чего образовалась широкая двузубчатая лопасть ($U_1^2 U_1^2$) (рис. 11, g , d — индексы, взятые в кружки). Из других особенностей строения и развития изученного нами экземпляра отметим, что внутренняя часть лопастной линии не всегда направлена по радиусу (рис. 11, b , g). Так же как у *L. opalinum*, умбрикальные лопасти и лопасть I иногда имеют вид двузубчатых за счет неравномерного увеличения не только дорзально, но и вентрально направленных зубцов.

Изменение сечения раковины в онтогенезе показано на рис. 11, a^x — e . Преобладание внутренней высоты над толщиной устанавливается, по-видимому, несколько позже, чем у *L. opalinum*. У нашего экземпляра высота v превысила толщину при $v > 4$ мм, $t > 4$ мм.

Характер ребер впервые удалось наблюдать при $v \sim 2,2$ мм, $t \sim 2,5$ — 3 мм (рис. 11, v). Они имеют очень пологий изгиб внутренней ветви: так же как у *L. opalinum*, угол в месте перегиба этой ветви достигает 140—150°. При $v \sim 2,2$ мм, $t \sim 2,5$ — 3 мм на боковой стороне хорошо развита не только внутренняя, но и внешняя часть ребер, как это имеет место у взрослых экземпляров.

Признаки появления дополнительных ребер как будто бы заметны при $v \sim 2,2$ мм, $t \sim 2,5$ — 3 мм. Дополнительные ребра хорошо развиты при $v \sim 7,5$ мм, $t \sim 5$ мм.

Наши наблюдения не противоречат выводам Рибера (Rieber, 1963, стр. 35) о том, что *Leioceras comptum* Rein., родственно связан с видом *Leioceras opalinum* Rein.⁶.

Об этой связи свидетельствуют: 1) общность развития лопастной линии (и даже, возможно, одинаковые вариации в этом развитии); 2) общий характер ребристости и прежде всего сравнительно малый угол в месте перегиба внутренней ветви ребер уже на ранних оборо-

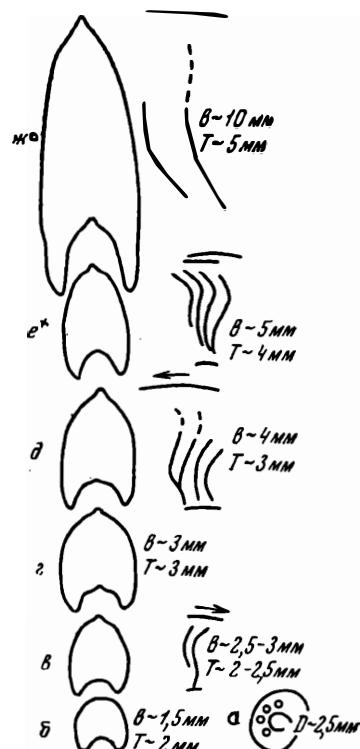


Рис. 10 (продолж.) *Leioceras opalinum* Rein. Обр. 59к8. Северный Кавказ; р. Хусса Кардоникская близ с. Детское. Нижний аален (а—д ув $\sim 3,3$ — 4 раза; е^х, ж^х ув $\sim 2,7$ раза)

⁶ Но, конечно, не решают вопроса о том, имели ли оба вида общего предка или являются членами единого филогенетического рода.

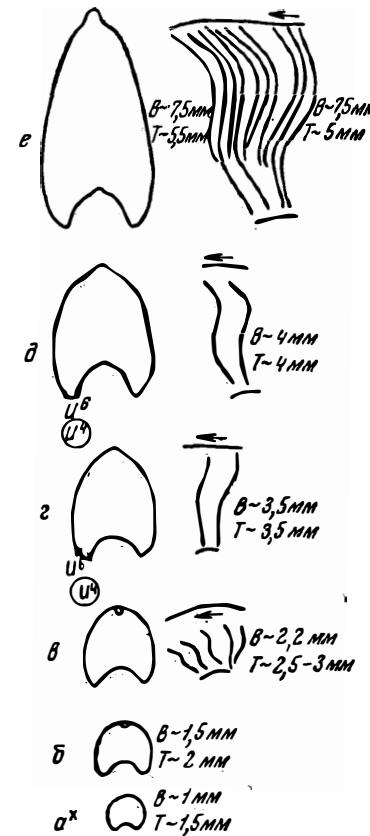
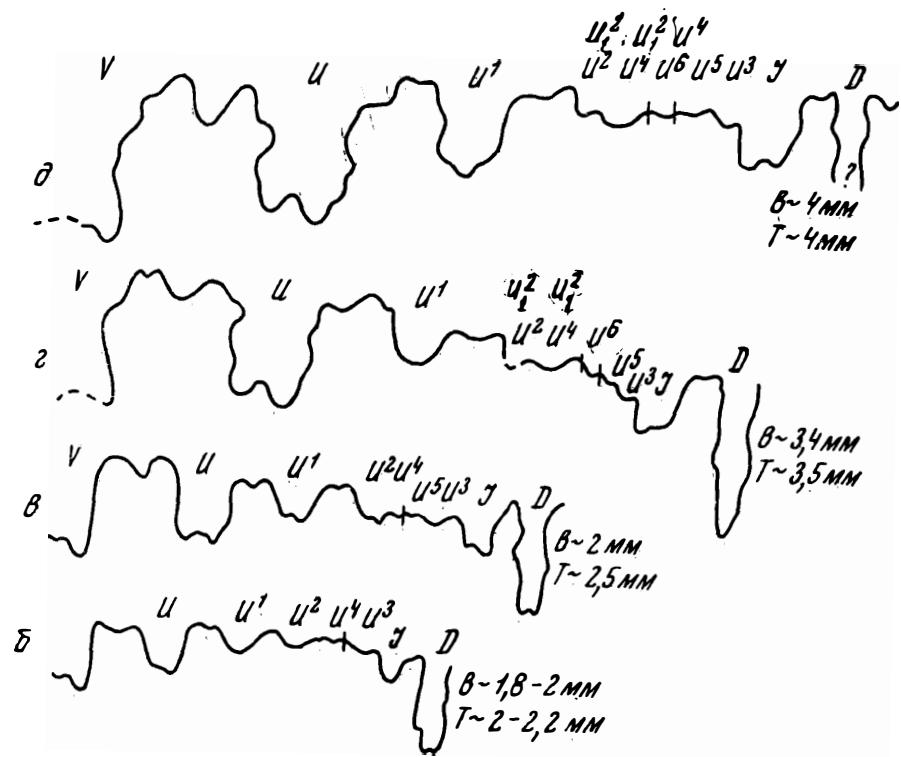


Рис. 11. *Leioceras comptum* Rein. Обр. 8. Северный Кавказ (точный адрес неизвестен). Аален (δ — δ ув. $\sim 3,3-4$ раза, e — e ув. $\sim 2,7$ раза)

так; 3) близкий облик поперечного сечения при размерах $v \sim 1,5$ мм, $t \sim 2$ мм (рис. 10, б и 11, б).

Основными отличиями представляются: 1) более раннее расчленение лопасти U^2 , так же как и заложение лопасти U^5 у *Leioceras comptum* (рис. 11 и 10, б—г). Интересно, что это происходит, когда толщина ранних оборотов *Leioceras comptum* еще преобладает над высотой ($v \sim 2$ мм, $t \sim 2,5$ мм); у *L. opalinum* лопасть U^5 закладывается между размерами $v \sim 2,5$ — $2,8$ мм, $t \sim 2,3$ — $2,5$ мм и $v \sim 3$ мм, $t \sim 2,8$ мм (рис. 10, в, г); 2) преобладание внутренней, а следовательно, и внешней высоты над толщиной у *L. opalinum* наступает на более ранних стадиях развития, чем у *L. comptum* (рис. 10, в—д и 11, в, г); 3) появляющаяся у *Leioceras comptum* на более ранних стадиях развития несколько более четко оформленная стенка пупка (рис. 11, г, д); 4) намечающийся хотя и слабо у *L. comptum* перегиб боковой стороны кentralной (внешний край), особенно заметный на поздних оборотах (рис. 11, е), что уже отмечалось Рибером (Rieger, 1963, стр. 35); 5) заметно собирающиеся в пучки резко выраженные ребра у взрослых экземпляров *L. comptum*.

Как нам кажется, эти особенности строения раковины *L. comptum* по сравнению с таковой *L. opalinum* свидетельствуют, с одной стороны, о ее большей прочности — устойчивости по отношению к внешним воздействиям уже на ранних стадиях развития: более раннее расчленение, чем у *L. opalinum*, лопасти U^2 , а также более раннее заложение лопасти U^5 , с другой стороны, возможно, о ее меньшей плавучести: появление выраженного перегиба боковой стороны кentralной, преобладание высоты над толщиной на более поздних стадиях развития (по наблюдениям Рибера, высота представителей вида *L. comptum* в среднем меньше, чем *L. opalinum* (Rieger, 1963, стр. 35)). Все сказанное позволяет высказать в очень осторожной форме предположение о несколько лучшей приспособленности *L. comptum* к жизни в мелководье начиная уже с ранних стадий при некоторой потере способности к активному передвижению в воде (характер сечения, собирающиеся в пучки ребра). *Leioceras comptum* Rein., встречаясь в зоне *Leioceras opalinum*, поднимается в выше расположенную зону *Tmetoceras scissum* согласно зональному делению Аркелла (Аркелл, 1961, стр. 21)⁷.

По нашим данным (Казакова, 1963, стр. 29), на Северном Кавказе *Leioceras comptum* Rein. встречается вместе с *Leioceras opalinum* Rein. выше слоев, в которых обнаружен только последний из названных видов; причем первый вид резко преобладает количественно, что, возможно, связано с мелководностью фаций, к которым, по нашим представлениям, *Leioceras comptum* был более приспособлен. Не исключена возможность того, что названные далеко не полностью причины обусловили более позднее вымирание, или, во всяком случае, более позднее сокращение численности вида *Leioceras comptum* Rein. по сравнению с *Leioceras opalinum* Rein. и притом не только на Северном Кавказе.

Наши рассуждения имеют под собой какую-то основу и в том случае, если верно предположение, что два вида, о которых идет речь, обитали если не в одних, то в близких условиях, и в том — если их совместное нахождение было вызвано иными обстоятельствами: например большей способностью к передвижению форм вида *Leioceras opalinum* или посмертным переносом их из близких ореалов обитания.

⁷ Этот вопрос в ином аспекте рассматривался в статье В. П. Казаковой (1964, стр. 78).

Staufenia (Costileioceras) sinon Bayle, 1878

Табл. IV, фиг. 5, 5а

Некоторые стадии развития лопастной линии, сечения оборотов раковины и характера ребер представлены на рис. 12, 12¹ и 13. Так же как у *Leioceras opalinum* и *Leioceras compactum*, лопасть U^3 заклады-

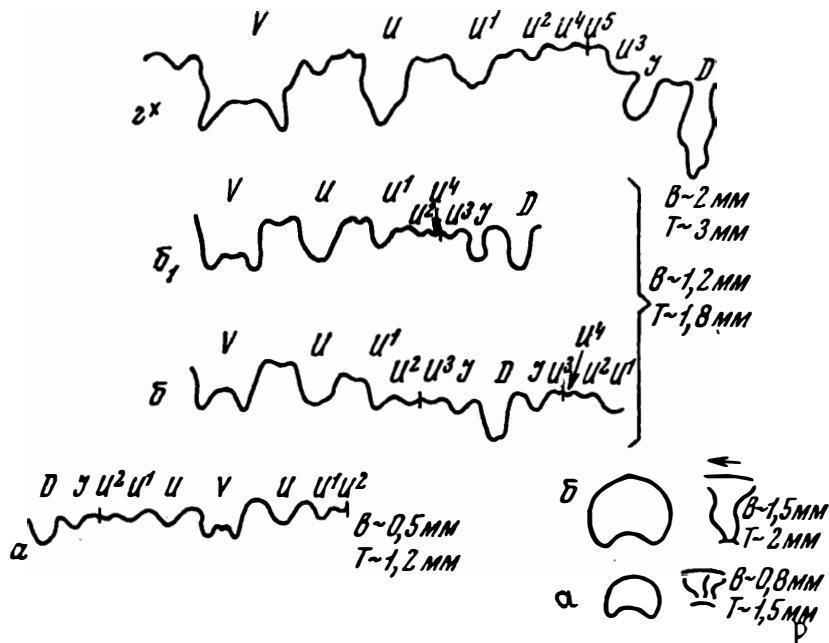


Рис. 12'. *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle. Обр. 4033/33а₁. Северный Кавказ; р. Бардагарлы-кол. Верхний аален (а, g^x — ув. ~14 раз; а, g — ув. ~5—6 раз)

вается рано: при $в \sim 1$ мм, $т \sim 1,2$ мм эта лопасть уже существует. При мерно при этих же размерах закладывается лопасть U^4 (рис. 12, а);

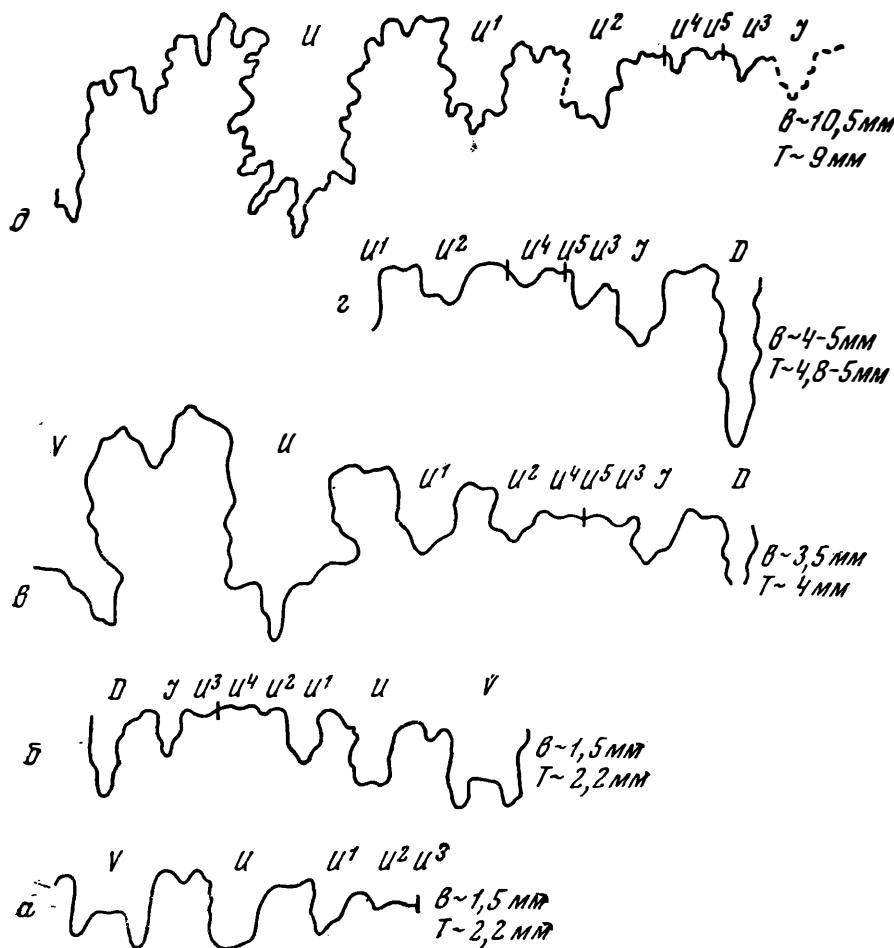
при $в \sim 1$ мм, $т \sim 2$ мм последняя присутствует у всех развернутых экземпляров. При $в \sim 2$ мм, $т \sim 3$ мм наблюдалась лопасть U^5 (рис. 12', g^x). Лопасть U^4 , как обычно, смещается на внешнюю сторону. Возникновение лопасти U^5 примерно совпадает с началом оформления стенки пупка (рис. 13, в). Вначале шов сечет эту лопасть пополам (рис. 12' g^x , 13, в). В дальнейшем, когда стенка пупка становится более четко выраженной, она как бы захватывает в свои пределы лопасть U^4 и все еще половину лопасти U^5 (рис. 13, г). И, наконец, на поздних оборотах

Рис. 12. *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle. Обр. 4033/33а. Северный Кавказ; р. Бардагарлы-кол. Верхний аален (а — в ув. ~14 раз; а, б в ув. ~3,3—4 раза)

она как бы захватывает в свои пределы лопасть U^4 и все еще половину лопасти U^5 (рис. 13, г). И, наконец, на поздних оборотах

так лопасть U^5 , как и лопасть U^4 , полностью располагается в границах хорошо развитой стенки пупка (рис. 13, ∂).

Внутренняя часть лопастной линии не всегда направлена по радиусу (рис. 12', g^x). Двузубчатая дорзальная лопасть на ранних стадиях развития наблюдалась в единственном случае (рис. 12', b). Все умбили-



Изменение характера сечения в онтогенезе показано на рис. 12', 13. При толщине 5 мм внутренняя высота равна 5 мм . Преобладание внутренней высоты над толщиной наступает сравнительно поздно (рис. 13, g , d), (см. также Rieber, 1963, стр. 77, фиг. 15, K, V). На ранних стадиях впервые удалось наблюдать характер ребер при $v \sim 0,8 \text{ мм}$, $t \sim 1,5 \text{ мм}$ (рис. 12', a). При этих размерах в виде тонких штрихов наиболее хорошо видны внутренние ветви ребер с достаточно пологим углом в месте перегиба (130—140°).

При $v \sim 1,5 \text{ мм}$, $t \sim 2 \text{ мм}$ ребра имеют вид, свойственный взрослым экземплярам: на боковой стороне хорошо выражены не только внутренняя, но и внешняя ветвь ребер (рис. 12', b). При $v \sim 3,5 \text{ мм}$, $t \sim 4 \text{ мм}$ угол в месте перегиба внутренней ветви ребер достигает 140°, а при $v \sim 5 \text{ мм}$, $t \sim 5 \text{ мм}$ — 150° (рис. 13, b , g).

Таким образом, угол перегиба в пределах внутренних ветвей ребер на более поздних стадиях несколько выполаживается (рис. 13, b , g), что особенно заметно при больших размерах раковины (рис. 13, d , e').

Обращает на себя внимание сходство изгиба ребер на молодых оборотах *Leioceras comptum* Rein. и *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle (рис. 11, b , g , d и рис. 13, b , g , e'), хотя у последнего вида они значительно грубее. Облик поперечного сечения раковины обоих только что упомянутых видов в общих чертах близок на некоторых стадиях, но у описываемого вида несколько позже, чем у *Leioceras comptum*, внутренняя высота становится равной толщине, а затем превышает ее.

Интересно отметить, пожалуй, наибольшее сходство очертаний сечения раковины рассматриваемого вида при $v \sim 10,5 \text{ мм}$, $t \sim 9 \text{ мм}$ (рис. 13, d) и сечения *Leioceras comptum* при $v \sim 4 \text{ мм}$, $t \sim 4 \text{ мм}$ (рис. 11, d)⁸. Обращает также на себя внимание, что размеры, при которых закладываются лопасти U^4 и U^5 , близки у обоих видов. Однако

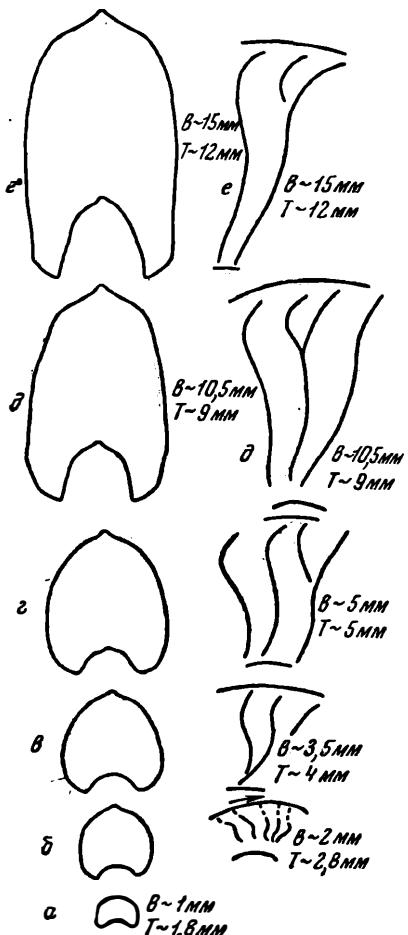


Рис. 13 (продолж.) *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle. Обр. 877/26. Северный Кавказ; р. Гитче-Каштансу. Верхний алан (а — г — ув. ~ 3,3—4 раза; δ — ув. ~ 2 раза; e' — ув. ~ 1,3 раза)

у *Leioceras comptum* уже при $v \sim 3,4 \text{ мм}$, $t \sim 3,5 \text{ мм}$ наблюдается дальнейшее усложнение лопастной линии (рис. 11, g), а у описываемого вида во всяком случае до размеров $v \sim 10,5 \text{ мм}$, $t \sim 9 \text{ мм}$, лопасть U^5 является лопастью наиболее высокого порядка. Возможно, это связано

⁸ Правда, при небольшом количестве развернутых форм, возможно, это случайное совпадение.

с разным способом укрепления раковины: раковина *Staufenia (Costileioceras) sinon* обладает грубыми ребрами, в то время как раковина *Leioceras comptum* значительно более тонкоребриста.

Наши данные о сходных чертах строения раковины на ранних стадиях развития двух вышеуказанных видов позволяют присоединиться к мнению Рибера (Rieber, 1963, стр. 71), согласно которому корни родов *Staufenia* и *Ludwigia* следует искать среди группы видов *Leioceras comptum* Rein. Это кажется нам допустимым для первого из названных родов и не может считаться окончательно решенным для второго.

Staufenia (Costileioceras) opalinoides Mayer, 1864

Табл. IV, фиг. 6, 7

К этому виду в свете данных Гольдера (Hölder, 1958) и Рибера (Rieber, 1963, стр. 41) мы условно относим формы, определявшиеся нами ранее, как *Ludwigia tolutaria* Dum. в соответствии с работой Гоффмана (Hoffmann, 1913). На основании северокавказского материала, обработанного Е. Н. Меланхолиной в 1960 г., мы также пришли к выводу (Казакова, 1963), что формы, описанные Гоффманом под названием *Ludwigia tolutaria* Dum. (Hoffmann, 1913, табл. 4, фиг. 4—12, табл. 5, фиг. 5—9), не имеют отношения к виду Дюмортье (Dumortier, 1874, табл., фиг. 3 и 4, стр. 255). Понимание объема и родовой принадлежности указанного вида Майера в упомянутой работе Рибера нам кажется вероятным. Однако вопрос этот, с нашей точки зрения, не может считаться решенным окончательно, так как Горн (Horn, 1909, стр. 21), например, ставит в синонимику описанного им вида *Leioceras acutum* Qu⁹ майеровский вид *Ammonites opalinoides* только частично: *Amm. opalinoides* (part.).

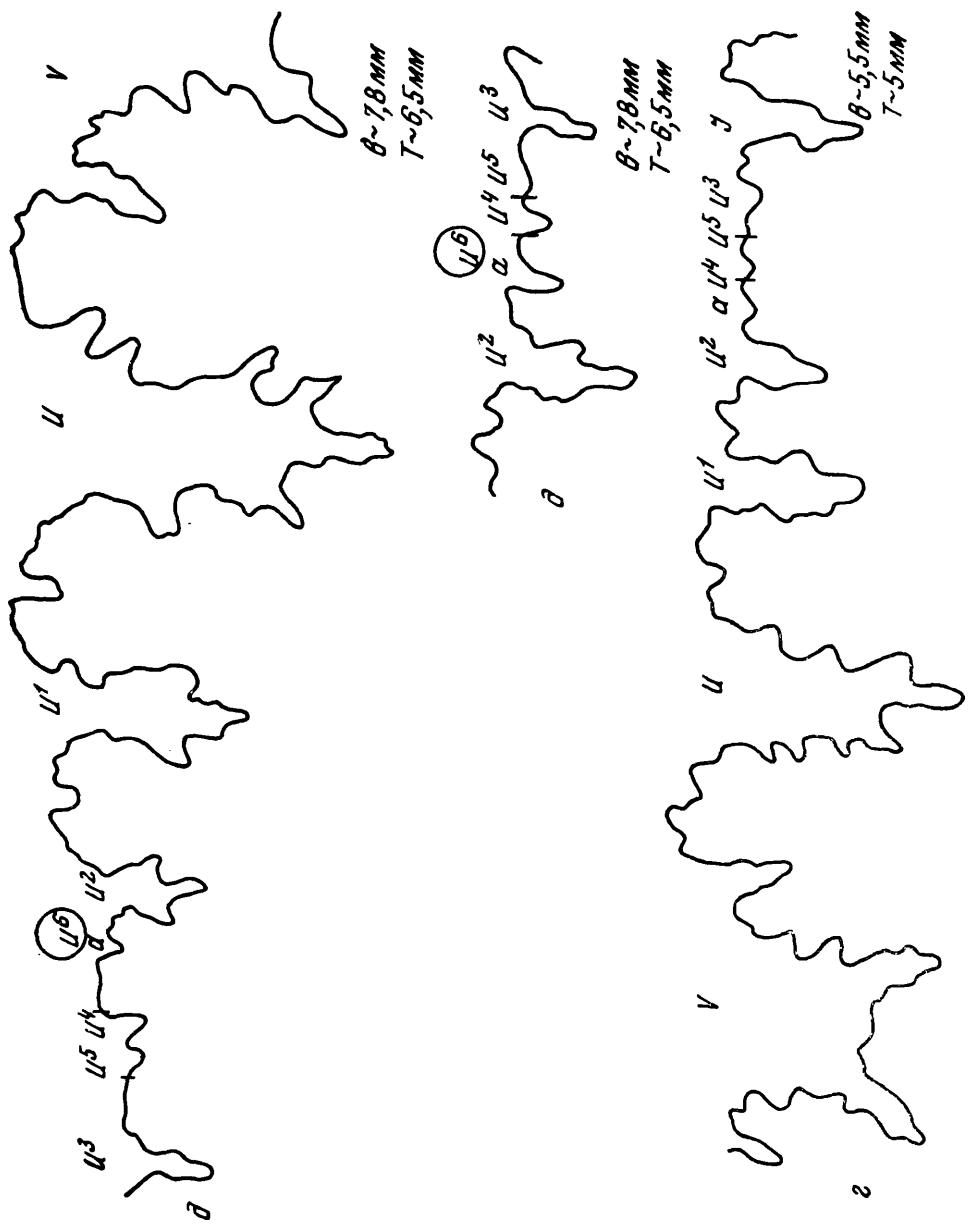
Дюмортье (Dumortier, 1874, стр. 276) в качестве синонима вида *Ammonites opalinoides* Mayer рассматривает только вид *Ammonites murchisonae acutus*, изображенный Квенштедтом в работе 1858 г. (Quenstedt, 1858, табл. 46, фиг. IV).

Были изучены два экземпляра, отнесенные к этому виду. Оба они встречены в тех же слоях, что и *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle, хотя описываемый вид обычно количественно преобладает над последним в стратиграфически более высоких слоях.

Один из них (табл. IV, фиг. 6) по некоторым признакам стоит ближе к первому члену филогенетического ряда *Staufenia (Costileioceras) sinon* — *Staufenia (Staufenia) staufensis*, установленному еще Гоффманом¹⁰ (Hoffmann, 1913, стр. 196) и подтвержденному в последнее время, правда в несколько ином плане, Рибера (Rieber, 1963, стр. 38, 39, 42, 70). Более высокое сечение оборотов, крышеобразная вентральная сторона, более узкий пупок и сравнительно менее грубая ребристость заставляют нас описывать эту форму в рамках данного вида. Как будет видно из дальнейшего, не исключена возможность, что ее следует включать в состав вида *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle. Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения раковины и характера ребер указанной формы представлены на рис. 14.

⁹ Этот вид Квенштедта рассматривается Рибера также в составе *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer.

¹⁰ Гоффман относил эти виды к роду *Ludwigia*.



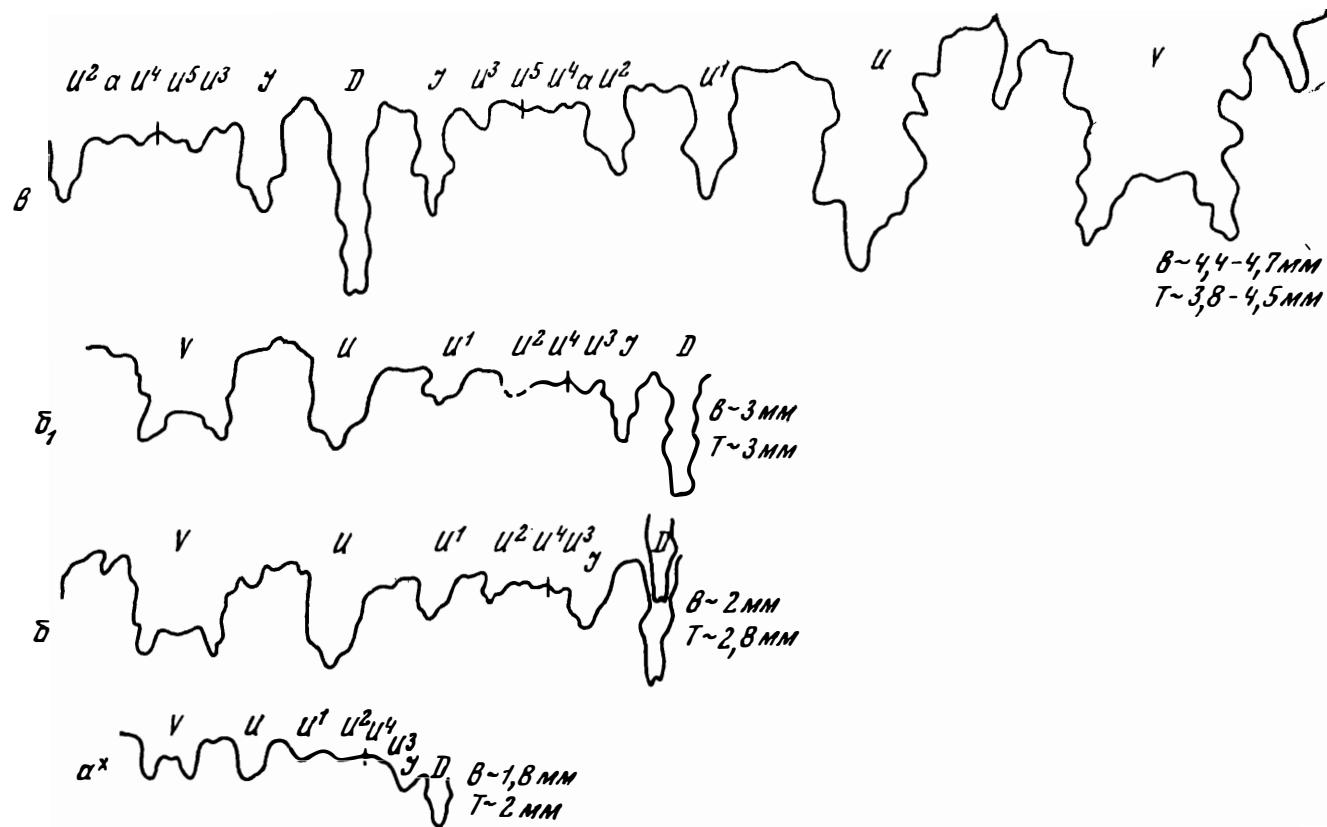


Рис. 14. *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer. Обр. 4033/33a₂. Северный Кавказ; р. Гитче-Каштансу. Верхний аален (α^x — δ — ув. ~ 14 раз)

Так же как у *Leioceras opalinum*, *Leioceras comptum* и *Staufenia (Costileioceras) sinon*, лопасти U^3 и U^4 у этого экземпляра закладываются сравнительно рано — при близких размерах раковины (рис. 10, б; 11, б; 12, б; 14, а^х). Лопасть U^5 возникает довольно поздно, примерно при тех же размерах, что и у *Staufenia (Costileioceras) sinon*, но когда внутренняя высота уже превышает толщину (рис. 14, в). Эта лопасть в пределах одной и той же линии с левой стороны располагается симметрично по отношению ко шву, а с правой — полностью смещена на внутреннюю сторону раковины (рис. 14, в). Лопасти более высокого порядка, как и у *Staufenia (Costileioceras) sinon*, в области шва не образуются. Все это сближает нашу форму с только что упомянутой. Однако у этой формы развивается своеобразная лопасть, названная нами условно a , она закладывается на селе U^2/U^4 почти одновременно с лопастью U^5 ; вероятно, по времени заложения ей может быть придан индекс U^6 .

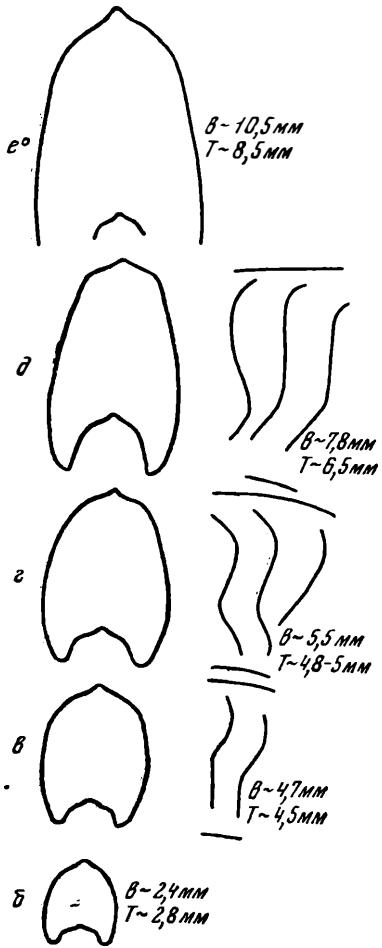


Рис. 14 (продолж.) *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer. Обр. 4033/33a₂. Северный Кавказ; р. Гитче-Каштан-су. Верхний аален (б — г — ув. ~ 3,3—4 раза; д, е^о — ув. ~ 3,3 раза)

При $v \sim 4,4$ мм, $t \sim 3,8$ мм лопасть a четко выражена на правой части лопастной линии и еле намечается на левой (рис. 14, в). В дальнейшем она быстро увеличивается. При размерах $v \sim 7,8$ мм, $t \sim 6,5$ мм величина лопасти a в правой части линии превышает величину ранее заложившейся в области шва лопасти U^4 . Последняя в этой части линии располагается на уже имеющейся при указанных размерах стенке пупка (рис. 14, д). В левой части линии на стенке пупка располагается не только лопасть U^4 , но и лопасть U^5 (рис. 14, д). На ранних стадиях развития наблюдалась двузубчатая дорзальная лопасть (рис. 14, б, в). Формула лопастной линии при $v \sim 7,8$ мм, $t \sim 6,5$ мм (рис. 14, е), оформленная уже при $v \sim 5,5$ мм, $t \sim 5$ мм (рис. 14, г), будет иметь вид

$$(V_1 V_1) \overset{\text{u}}{U} U^1 U^2 a : U^4 U^5 : U^3 ID.$$

Второй из развернутых экземпля-

ров (табл. IV, фиг. 7) имеет более высокие обороты и более тонкую ребристость, чем предыдущий, он, несомненно, является следующим членом филогенетического ряда *Staufenia (Costileioceras) sinon* — *Staufenia (Staufenia) staufensis* и принадлежит к виду, описываемому под названием *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer. Так же как и у ранее рассмотренных представителей родов *Leioceras* и *Staufenia*, лопасти U^3 и U^4 уже наблюдаются при $v \sim 1,5$ мм, $t \sim 2$ мм (рис. 15, б). Лопасть U^5 возникает при $v \sim 2$ мм, $t \sim 2,5$ мм (рис. 15, в).

т. е. значительно раньше, чем у типичного представителя вида *Staufenia (Costileoceras) sinon* (рис. 13, в), а также у только что описанной формы (рис. 14, в). Эта лопасть занимает неодинаковое положение по

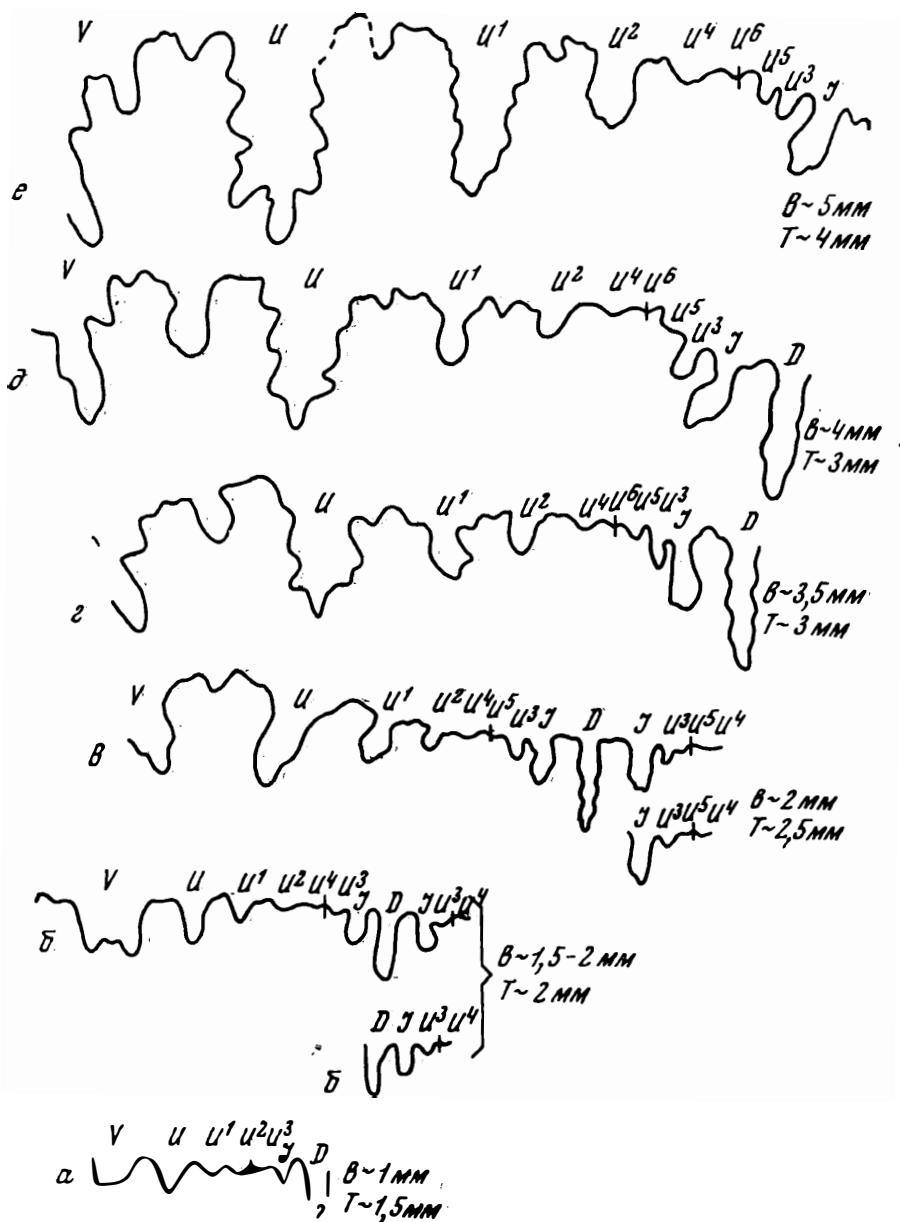


Рис. 15. *Staufenia (Costileoceras) opalinoides* Mayer. Обр. 4033/33а₃. Северный Кавказ; р. Гитче-Каштансу. Верхний аален. (а—е ув.— ~14 раз)

отношению ко шву в правой и левой частях линии, только в данном случае шов делит ее пополам в правой части лопастной линии, а в левой она смещена на внутреннюю сторону раковины (рис. 15, в). На следую-

щих лопастных линиях U^5 и в правой части оказывается на внутренней стороне. Дальнейшее увеличение числа лопастей идет обычным для надсемейства порядком. В отличие от *Staufenia (Costileioceras) sinon* и только что описанной формы данного вида, которая характеризуется промежуточными признаками, у этого экземпляра при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3,5$ мм в области шва закладывается лопасть U^6 (рис. 15, г). При $v \sim 5$ мм, $t \sim 4$ мм образования новых лопастей не происходит (рис. 15, д).

Двузубчатая дорзальная лопасть на ранних стадиях развития не наблюдалась. Таким образом, при $v \sim 5$ мм, $t \sim 4$ мм формула лопастной линии у второй из развернутых форм будет иметь вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^6U^5U^3ID$.

Как бы мы ни рассматривали форму (табл. IV, фиг. 6; рис. 14), названную нами промежуточной — в составе одного из вышеупомянутых видов¹¹ или как одно из промежуточных звеньев между ними, — оказывается, что у весьма близкого родственных форм способ увеличения числа элементов лопастной линии может быть различным, а следовательно, и формулы лопастной линии различными.

Включив эту форму в состав вида *Staufenia (Costileioceras) opalinoides*, мы попытались объяснить наблюдавшееся явление тем, что непосредственным предком этого вида является *Costileioceras sinon*, у которого лопасти более высокого порядка, чем лопасть U^5 , если и закладываются, то достаточно поздно. У происшедшего от него вида *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* (рис. 15)¹² укрепление раковины с более высоким сечением идет за счет более раннего (при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3,5$ мм) появления лопасти U^6 обычным способом в области шва; вероятно, при больших размерах в этой области могут закладываться лопасти и более высоких порядков. Если же в силу каких-то причин, как и у предковой формы *Staufenia (Costileioceras) sinon*, образование лопастей у шва завершается возникновением лопасти U^5 , то на седле U^2/U^4 воз-

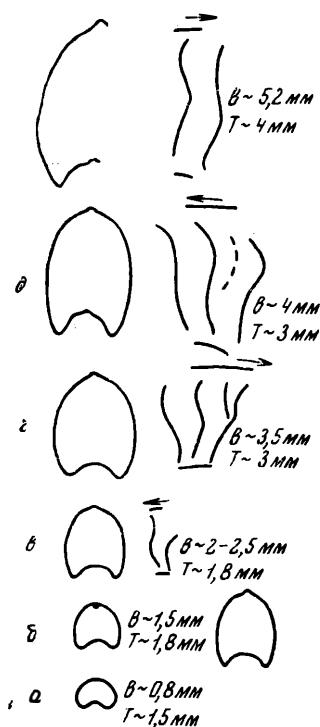


Рис. 15 (продолж.) *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer. Обр. 4033/33а. Северный Кавказ; р. Гитче-Каштансу. Верхний аален. (а—е —ув. $\sim 3,3-4$ раза)

в высоту и теряющей грубую ребристость раковины, что, в свою очередь, возможно, было связано с несколько возросшей плавучестью

¹¹ *Staufenia (Costileioceras) sinon* или *Staufenia (Costileioceras) opalinoides*. В таком случае особенности строения ее раковины, в том числе и лопастной линии, считаются признаками индивидуальной изменчивости.

¹² Во всяком случае в том его объеме, который частично отвечает объему *Ludwigia tolutaria* Dum. в понимании Гофмана (Hoffmann, 1913).

вида. Последнее можно допустить, если вспомнить, что *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* является членом филогенетического ряда, крайнее звено которого *Staufenia (Staufenia) staufensis* Oppel представляет собой ярко выраженный оксикон. Подобное сечение раковины обычно связывают с большей способностью к передвижению в толще воды (Динер, 1934; Руженцев, 1960; Давиташвили, 1949; Arkell, 1949). Из рассмотренного примера, как нам кажется, следует, что изменение характера заложения лопастей во всяком случае не всегда свидетельствует о новом роде, как это утверждает А. А. Шевырев (1960, стр. 77), а может наблюдаться внутри одного и того же рода и даже вида¹³.

Формула лопастной линии первого экземпляра $(V_1V_1)UU^1U^2aU^4:U^5:U^3ID$; второго — $(V_1V_1)UU^1U^2U^4\overset{u^6}{U^6}U^5U^3ID$.

Изменение характера сечения оборотов в процессе развития первого из описанных экземпляров показано на рис. 14. Превышение внутренней высоты над толщиной происходит при размерах (рис. 14, в, г), близких к тем, при которых то же явление наблюдается у *Staufenia (Costileioceras) sinon* (рис. 13, г). В дальнейшем это превышение увеличивается; вентральная сторона приобретает четко выраженную крышеобразность, особенно на жилой камере, что в значительно меньшей степени свойственно для *Staufenia (Costileioceras) sinon* (см. рис. 13, е^о и 14, е^о).

У второй из рассмотренных форм изменение сечения показано на рис. 15. Превышение внутренней высоты над толщиной в данном случае наступает значительно раньше (рис. 15, в). Четко выраженная крышеобразная вентральная сторона наблюдается при $v \sim 5,2$ мм, $t \sim 4$ мм (рис. 15, е).

Изгиб ребер на ранних и поздних стадиях развития двух описанных экземпляров *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* аналогичен изгибу ребер *Staufenia (Costileioceras) sinon* при соответствующих размерах. Так же как у последнего вида, угол изгиба в пределах внутренней ветви ребер от 130—140° — на внутренних оборотах, приближается к 150° — на внешних.

Как уже указывалось, первая из только что описанных форм достаточно условно отнесена к виду *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Мауг. Возможно, она не является членом упоминавшегося филогенетического ряда, а относится к боковой ветви, у представителей которой способ укрепления возраставших в высоту оборотов оказался «небудачным».

РОД *LUDWIGIA* BAYLE, 1878

Ludwigia murchisonae Sowerby, 1829

Табл. I, фиг. 7, 7а

Некоторые черты развития лопастной линии поперечного сечения оборотов и характера ребер представлены на рис. 16. Примерно при $v \sim 1,5$ мм, $t \sim 2,5$ мм закладывается лопасть U^3 (рис. 16, а). При $v \sim 3,8$ мм, $t \sim 4$ мм лопасть U^4 уже существует и в правой части линии намечается U^5 (рис. 16, б). В работе Шинdevольфа (1963, стр. 330, 331) есть указание на то, что у представителей рода *Ludwigia*, в частности у *Ludwigia bradfordensis* Buckman, лопастная линия развивается

¹³ Или членов одного филогенетического ряда.

таким же способом, как и у представителей подсемейства *Leioceratinae*. Судя по нашему экземпляру, который мы относим к виду *Ludwigia murchisonae* Sow., это верно только для ранних стадий развития раковины, при внутренней высоте и толщине не превышающих 5 мм. При этих размерах у нашей формы развивается четко выраженная стенка пупка, на которой остается лопасть U^4 , никак не смещающаяся при увеличении размеров (рис. 16, в—д, см. также работу Рибера (Rieber,

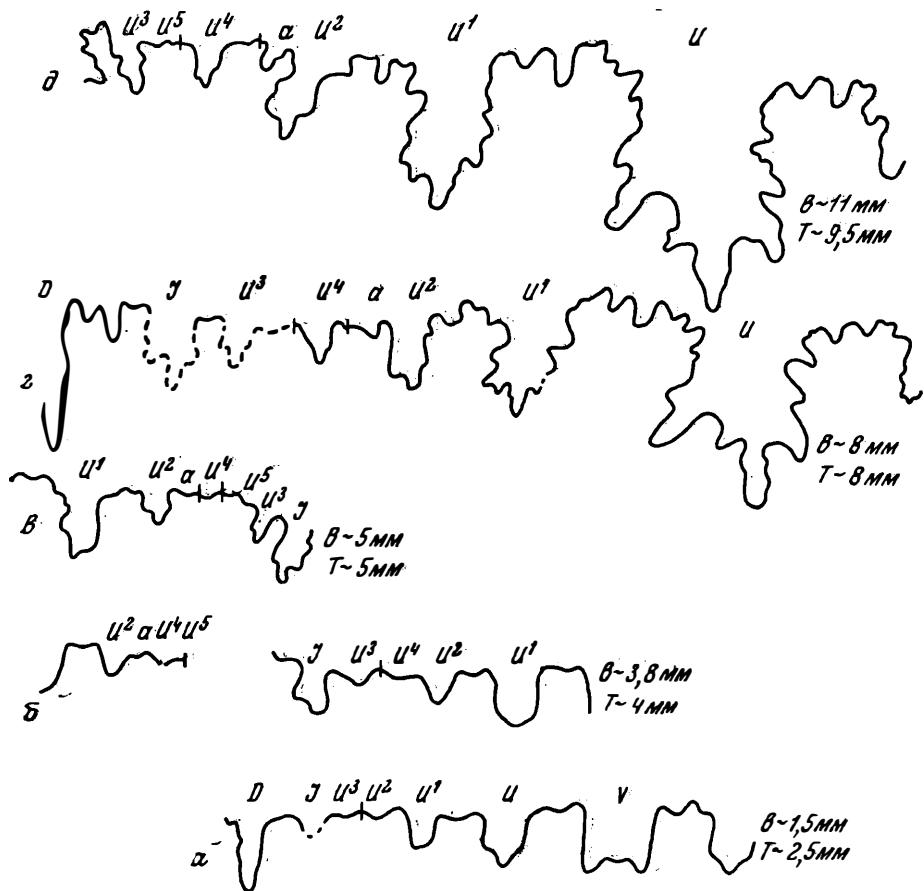


Рис. 16. *Ludwigia murchisonae* Sow. Обр. 2034. Дагестан; р. Аварское Койсу у с. Датуна. Верхний аален. (а—в—ув. ~ 14 раз; г, д—ув. ~ 9 —10 раз)

1963, фиг. 14, д). Лопасть U^5 остается недоразвитой. На поздних обработках (рис. 16, г, д) обычное углубление, образовавшееся на седле U^2/U^4 при $v \sim 3,8$ мм, $t \sim 4$ мм одновременно с возникновением лопасти U^5 у шва (рис. 16, б), увеличивается в размерах быстрее аналогичного углубления на седле U^1/U^2 и принимает вид лопасти, заложившейся обычным способом в области шва (рис. 16, д). Эту лопасть мы условно обозначили буквой a , как и в предыдущих подобных случаях отступив тем самым от принятой индексации, стремясь этим подчеркнуть ее особенно тесную связь с формой раковины. Полученная формула лопастной линии при $v \sim 8$ мм, $t \sim 8$ мм имеет вид $(V_1V_1)UU^1U^2aU^4U^5U^3ID$; эта формула сохраняет тот же вид и при $v \sim 11$ мм, $t \sim 9,5$ мм. При обозначении лопасти, названной a , обычным индексом, а это, по-види-

мому, должен быть индекс U^5 , формула приняла бы частный, вероятно не выдержаный и для рода *Ludwigia*, характер.

Изменение сечения раковины в онтогенезе показано на рис. 16. Характер сечения оборотов *Ludwigia murchisonae* при $v \sim 1,5$ мм, $t \sim 2,5$ —3 мм (рис. 16, а) несколько напоминает характер сечения *Grammoseras thouarsense* при $v \sim 1,4$ мм, $t \sim 2,2$ мм (рис. 6, в), однако у *Ludwigia murchisonae* при этих размерах уже есть киль. Еле заметные ребра

удалось наблюдать впервые при $v \sim 1,8$ мм, $t \sim 3,2$ мм (рис. 16, а₁). При этих размерах ребра имеют четко выраженную внутреннюю часть, в пределах которой хорошо виден изгиб, обращенный вперед. Подобный характер ребер наблюдается и при размерах $v \sim 3,8$ мм, $t \sim 4$ мм (рис. 16, б). Изгиб ребер во внутренней части достаточно резкий: величина угла в месте перегиба достигает 120, реже 110°; т. е. приблизительно той же величины, что и соответствующий угол на внутренних оборотах *Grammoseras thouarsense* (рис. 6, д; 7, в; 8, б) и *Hildoceras* (рис. 3, г—е^х; 4, б; 5, б^х), только у последнего часть ребер имеет еще больший изгиб.

На поздних оборотах угол изгиба в пределах внутренней ветви основных ребер у *Ludwigia murchisonae* несколько выполаживается, появляются дополнительные ребра (рис. 16, г, д).

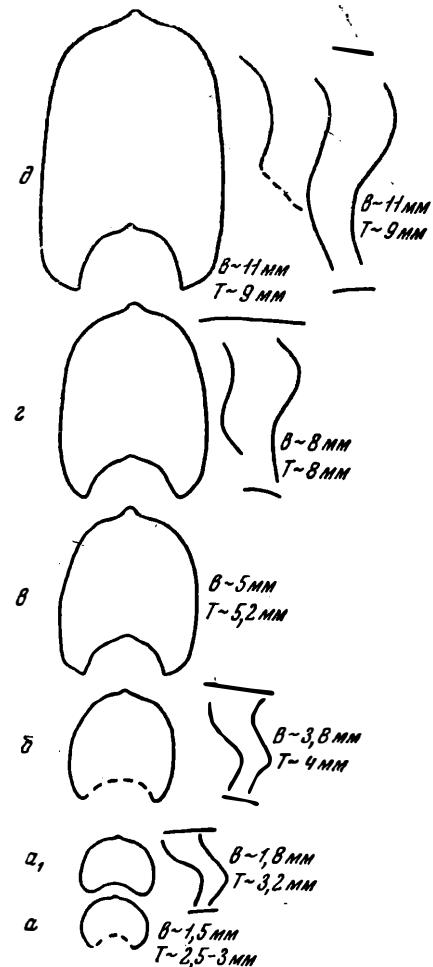


Рис. 16 (продолж.) *Ludwigia murchisonae* Sow. Обр. 2034. Дагестан; р. Аварское Койсу у с. Датуна. Верхний аален. (а—в—ув. $\sim 3,3$ —4 раза; г—д—ув. $\sim 2,7$ раза)

кальных лопастей происходит здесь обычным порядком: на внешнюю сторону смещаются лопасти с четными индексами, на внутреннюю — с нечетными. Последней при размерах $v \sim 5$ мм, $t \sim 4,5$ мм (рис. 17, з) закладывается лопасть U^6 , остающаяся в пределах возникшей к этому времени стенки пупка.

Ludwigia bradfordensis S. Buckman, 1881

Табл. I фиг. 13, 13а, 13б, 14

Изученные формы наиболее близки (особенно фиг. 14) к изображенным Рибером (Rieber, 1963, табл. 5, фиг. 5) под названием *Ludwigia bradfordensis* S. Buckman.

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения и характера ребер рассматриваемого экземпляра представлены на рис. 17.

Заложение и смещение умбили-

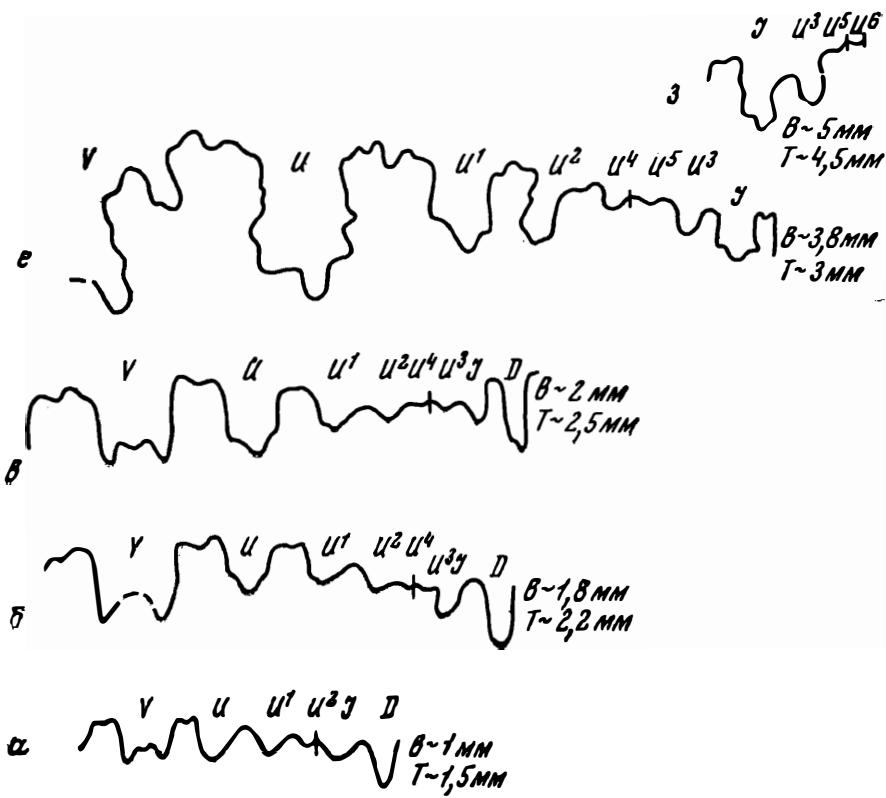
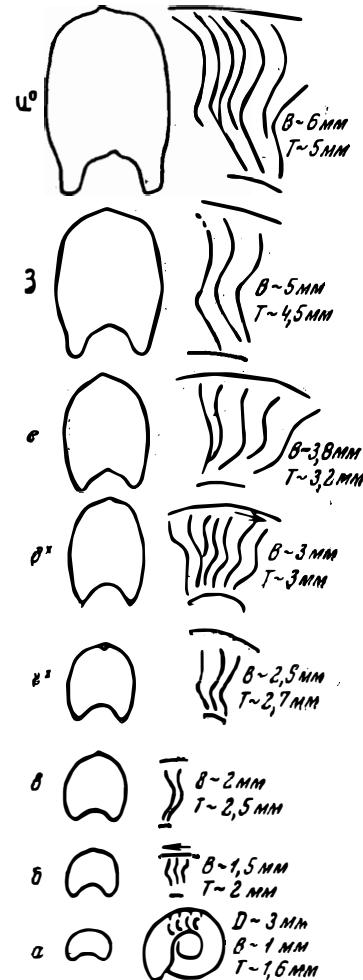


Рис. 17. *Ludwigia bradfordensis* S. Vicksp. Обр. 2129. Дагестан; р. Қазикумух-
ское Койсу в районе с. Цудахар. Верхний аален. (а — з — ув. \sim 14 раз,
а — u^o — ув. \sim 3,3—4 раза)



По сравнению с развитием лопастной линии формы, относимой нами к *Ludwigia murchisonae* Sow., рассматриваемый экземпляр отличается несколько более ранним заложением соответствующих лопастей (рис. 16, *a*; 17, *b*).

В остальном характер лопастной линии формы, о которой идет речь, очень близок к таковому нашего экземпляра *Ludwigia murchisonae* Sow., до момента оформления у последней стенки пупка, на которой остается лопасть U^4 . Стенка пупка у *Ludwigia bradfordensis* закладывается сравнительно поздно ($v \sim 5$ мм, $t \sim 4,5$ мм), и на ней остается возникающая почти одновременно лопасть U^6 .

Двуязычная дорзальная лопасть в онтогенезе не наблюдалась, хотя намек на нее как будто есть (рис. 17, *b*). Формула лопастной линии при размерах $v \sim 5$ мм, $t \sim 4,5$ мм имеет вид $(V_1 V_1 UU^1 U^2 U^4 : (U^6) : U^5 U^3 ID$. Некоторые лопастные линии в своей внутренней части идут не по радиусу.

Изменение поперечного сечения раковины в развитии показано на рис. 17. Внутренняя высота начинает превышать толщину при $t \sim 3,2$ мм (рис. 17, *e*).

При $v \sim 1$ мм, $t \sim 1,6$ мм на боковых сторонах развиты довольно резко изгибающиеся ребра (рис. 17, *a*), в основном наблюдались внутренние части ребер. Угол в месте перегиба в пределах внутренней ветви ребер, как и у *Ludwigia murchisonae* и представителей рода *Grammoceras*, на ранних оборотах колеблется около 120° (иногда достигая

Дополнительные ребра впервые замечены при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм, т. е. когда внутренняя высота достигает толщины (рис. 17, *d*). При $v \sim 3,8$ мм, $t \sim 3,2$ мм ребра имеют вид, свойственный взрослым экземплярам (рис. 17, *e*).

Приведенные, хотя и ограниченные данные, как нам кажется, не свидетельствуют в пользу выделения самостоятельного рода *Brasilia*, генотипом которого является вид *Leioceras bradfordense* S. Buckm. 1887 (Buckman, 1887—1907, табл. IV, фиг. 5, 6; стр. 22, Suppl. табл. 17, фиг. 28, стр. LXXX; Treatise on Invertebrates, 1957, стр. L 263).

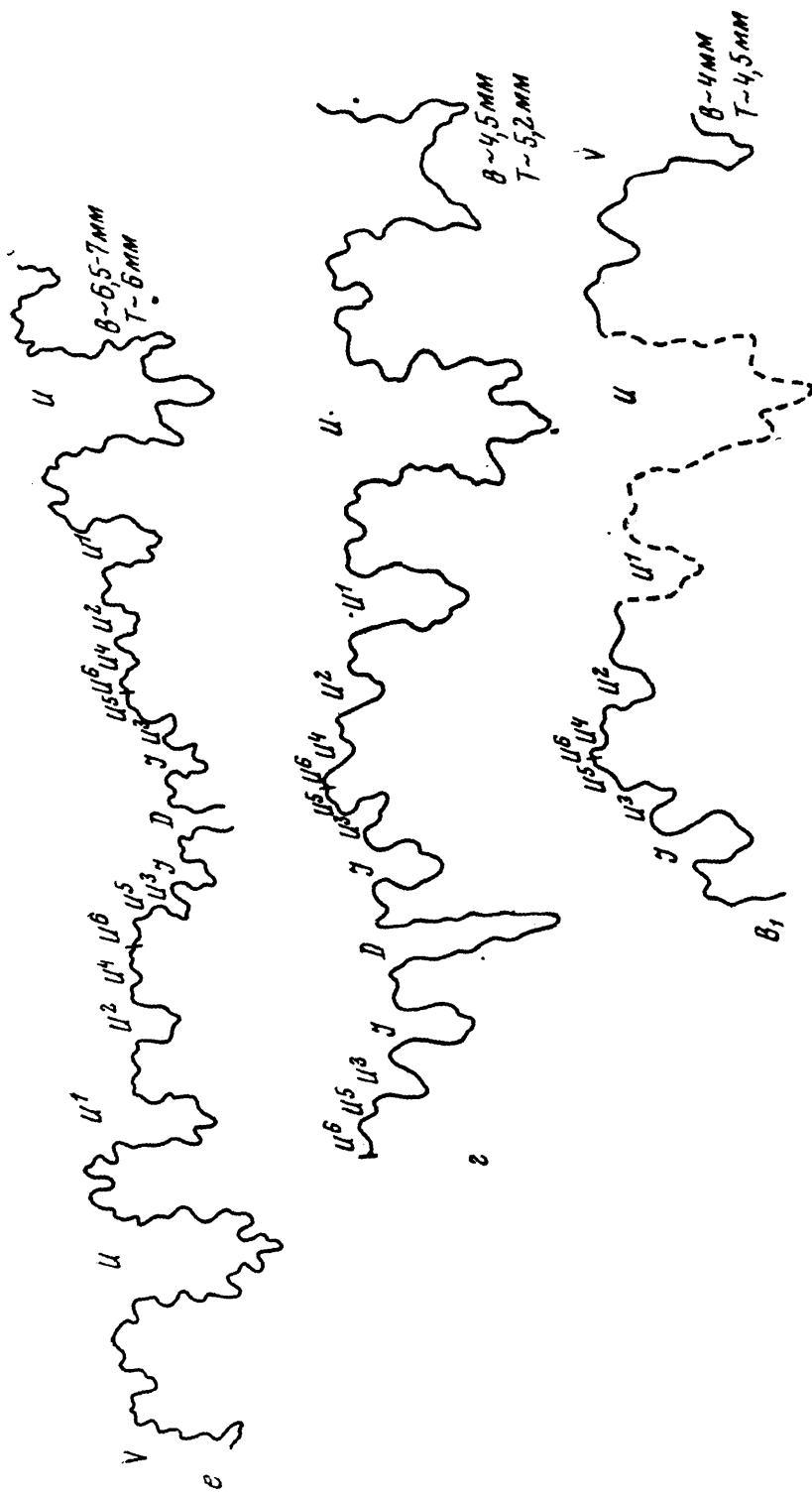
Ludwigia tolutaria Dumortier, 1874

Табл. I, фиг. 11, 11a

Образец полностью отвечает виду, изображенному Дюмортье (Dumortier, 1874, табл. LI, фиг. 3 и 4, стр. 255, 256).

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения оборотов и характера ребер представлены на рис. 18.

На ранних оборотах лопастная линия впервые наблюдалась при $v \sim 2$ мм, $t \sim 3$ мм (рис. 18, *b*); при этих размерах закладывается лопасть U^5 (рис. 18, *b*). При $v \sim 3$ мм, $t \sim 3,8$ мм на шве возникает остающаяся недоразвитой лопасть U^6 (рис. 18, *b*). Умбрикальные лопасти более высоких порядков при размерах $v \sim 6,5—7$ мм, $t \sim 6$ мм отсутствуют; при $t \sim 7$ мм начинается жилая камера. Хорошо выраженная стенка пупка возникает только у начала жилой камеры: при $v \sim 6,5—7$ мм, $t \sim 7$ мм (рис. 18, *e*) эта стенка еще отсутствует. Поэтому в отличие от *Ludwigia murchisonae* (рис. 16) смещение умбрикальных лопастей идет таким же способом, как и у развернутой нами фор-



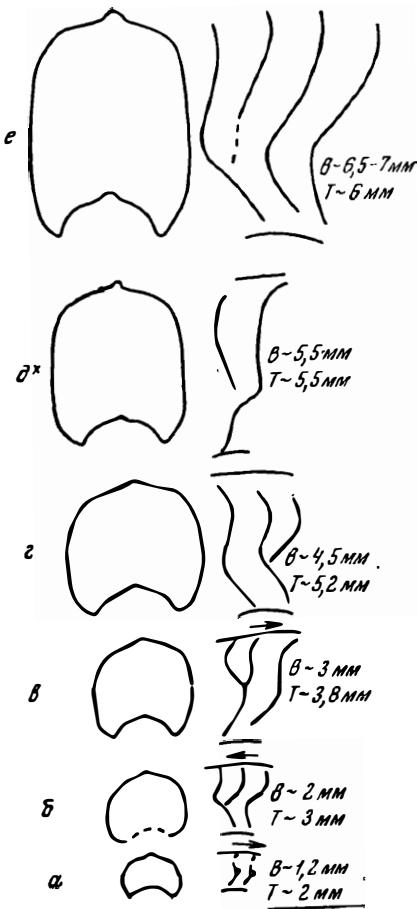
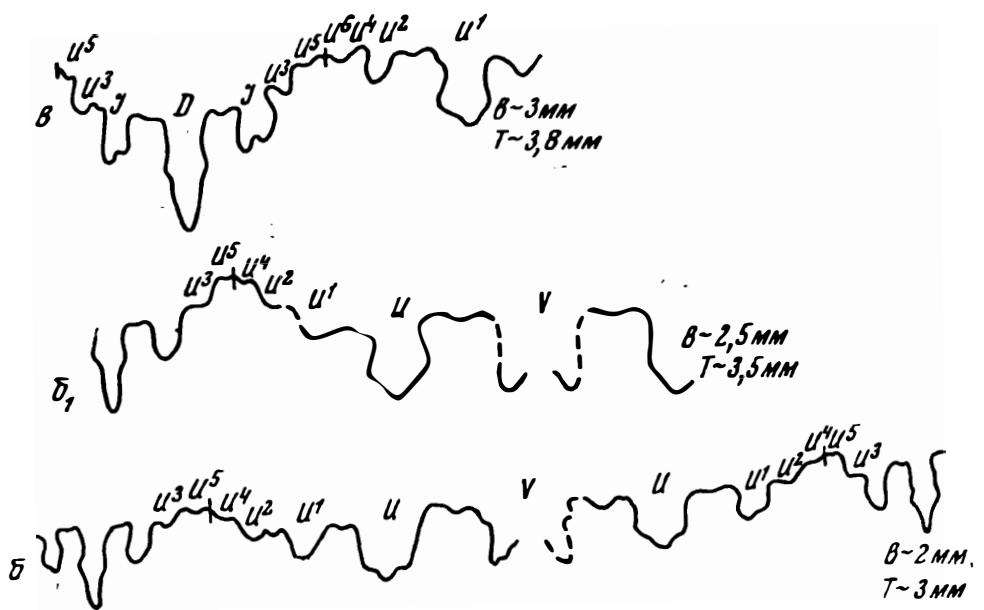


Рис. 18. *Ludwigia tolutaria* DUM. Обр. 2149. Дагестан; район с. Ирганай. Верхний аален.
(δ — 2 — ув. \sim 14 раз; e — ув. \sim 9—10 раз a — e — ув. \sim 3,3—4 раза)

мы *Ludwigia bradfordensis* S. Buckm.: лопасти с четными индексами смещаются на внешнюю сторону раковины, с нечетными — на внутреннюю; лопасть U^6 остается на пупковом шве. Двузубчатая дорзальная лопасть в процессе онтогенеза не наблюдалась. Умбиликальные лопасти расчленены сравнительно слабо. Все зарисованные лопастные линии располагаются не по радиусу, а как бы приподнимаются и с внешней, и с внутренней стороны раковины по направлению ко шву (рис. 18, б—е).

Формула лопастной линии при $v \sim 6,5-7$ мм, $t \sim 6$ мм имеет вид $(V_1 V_1) UU^1 U^2 U^4 U^6 U^5 U^3 ID$. Таким образом, эта формула по общему виду, если не вдаваться в детали строения отдельных лопастей, аналогична формуле, полученной для *Ludwigia bradfordensis* S. Buckm. Разница заключается в том, что лопасть U^6 , являющаяся лопастью наиболее высокого порядка у обеих форм, возникает при разных размерах: у *Ludwigia bradfordensis* эта лопасть образуется при $v \sim 5$ мм, $t \sim 4,5$ мм, а у *Ludwigia tolutaria* — при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3,8$ мм. У нас недостаточно данных, чтобы решить вопрос: связано ли это только с характером оберотов раковины, или здесь отражена большая приспособленность организма при всех прочих равных условиях противостоять внешним (механическим?) воздействиям.

Характер сечения на молодых оберотах *Ludwigia tolutaria* Dum. (рис. 18, а, б) практически аналогичен такому *Ludwigia murchisonae* (рис. 16, а), а следовательно близок сечению оберотов *Grammoceras thouarsense* на некоторых стадиях развития (см. описание *Ludwigia murchisonae*).

При $v \sim 1,2$ мм, $t \sim 2$ мм на боковых сторонах изученного экземпляра наблюдались вздутия (буторки), которыми как будто заканчиваются слабо заметные прямые ребра; внешние ветви ребер практически не заметны (рис. 18, а). При $v \sim 2$ мм, $t \sim 3$ мм вздутия уже не наблюдаются и ребра имеют вид, свойственный взрослым экземплярам: впервые наблюдались характерные для поздних оберотов дополнительные ребра (18, б).

Изгиб внутренней части ребер достаточно резкий: угол в месте перегиба достигает обычно 120° (рис. 18, а—д^х), затем становится несколько более пологим (рис. 18, е). Характер ребер на молодых оберотах нашего экземпляра, особенно угол в месте перегиба внутренней части ребер (рис. 18, а, б) и общий облик сечения близки к таковому на молодых оберотах верхнетоарского вида *Grammoceras thouarsense* (рис. 6, в—д; 7 б^х, в), не говоря уж о верхнеаленском виде *Ludwigia murchisonae* (рис. 16, а, а₁), а также вышеописанном виде *Ludwigella flexilis* S. Buckm. (рис. 19, а^х, б; рис. 20, б, в^х). У представителей среднетоарского рода *Hildoceras* большинство ребер на ранних стадиях имеет более крутой угол в месте перегиба внутренней ветви. Таким образом, вид *Ludwigia tolutaria* Dum. по общему характеру сечения и ребристости на ранних оберотах близок к таким формам, как *Ludwigia murchisonae* Sow., *Ludwigella flexilis* S. Buckm. (см. ниже), а также особенно по характеру ребер, в меньшей степени по характеру сечения напоминает ранние стадии развития *Grammoceras thouarsense* d'Orb. и представителей рода *Hildoceras*. Как уже отмечалось при характеристике *Staufenia* (*Costileioceras*) *opalinoides* Mayег, рассматриваемый вид не имеет никакого отношения к формам, изображенным и описанным Гофманом под названием *Ludwigia tolutaria* Dum. (Hoffmann G. 1913, табл. 4, фиг. 4—12; табл. 5, фиг. 5—9). Об этом уже писал Рибер, на которого мы ссылались (стр. 25).

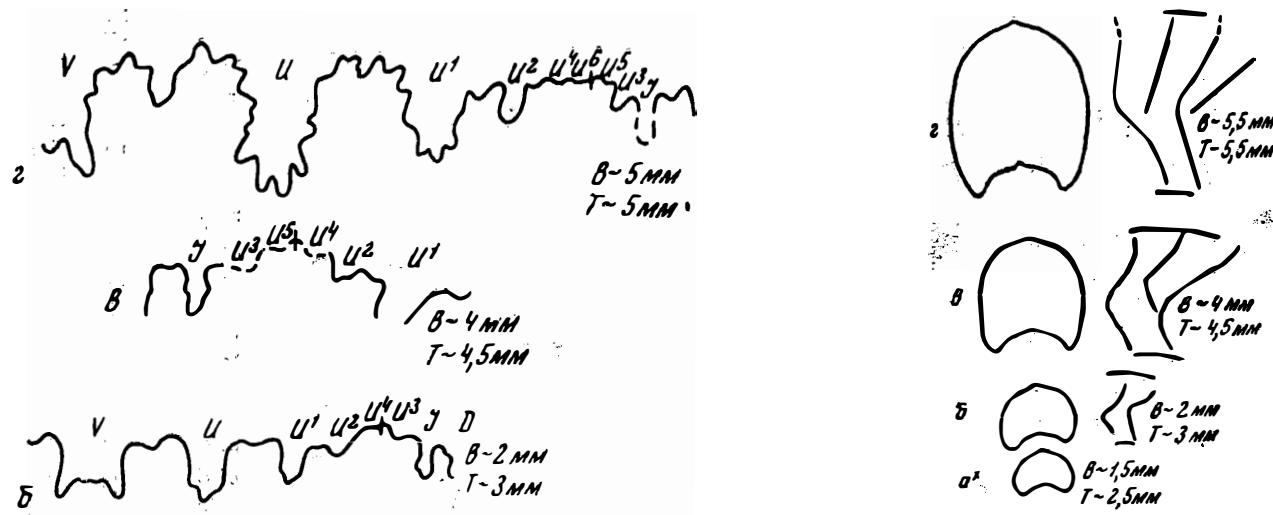


Рис. 19. *Ludwigella flexilis* S. Buckm. Обр. 2035. Дагестан, р. Аварское Койсу, район с. Датуна. Верхний аален. (б — г — ув. ~9—10 раз; a^x — г — ув. ~3,3—4 раза)

Ludwigella flexilis S. Buckman

Табл. I, фиг. 12, 12а

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения раковины и характера ребер изображены на рис. 19 и 20. При $v \sim 3$ мм, $t \sim 4$ мм уже существует лопасть U^5 ; при $v \sim 5$ мм, $t \sim 5$ мм наблюдается лопасть U^6 ; при $v \sim 7$ мм, $t \sim 6$ мм начинается жилая камера и возникновение новых лопастей не происходит. Смещение лопастей идет обычным порядком: на внешнюю сторону смещаются лопасти с четными индексами, на внутреннюю — с нечетными, так как стенка пупка выражена слабо.

Двузубчатая дорзальная лопасть в онтогенезе этих форм не наблюдалась.

Некоторые лопастные линии как бы приподняты у шва: их внутренняя и внешняя части направлены не по радиусу (рис. 19, б, в; 20, г).

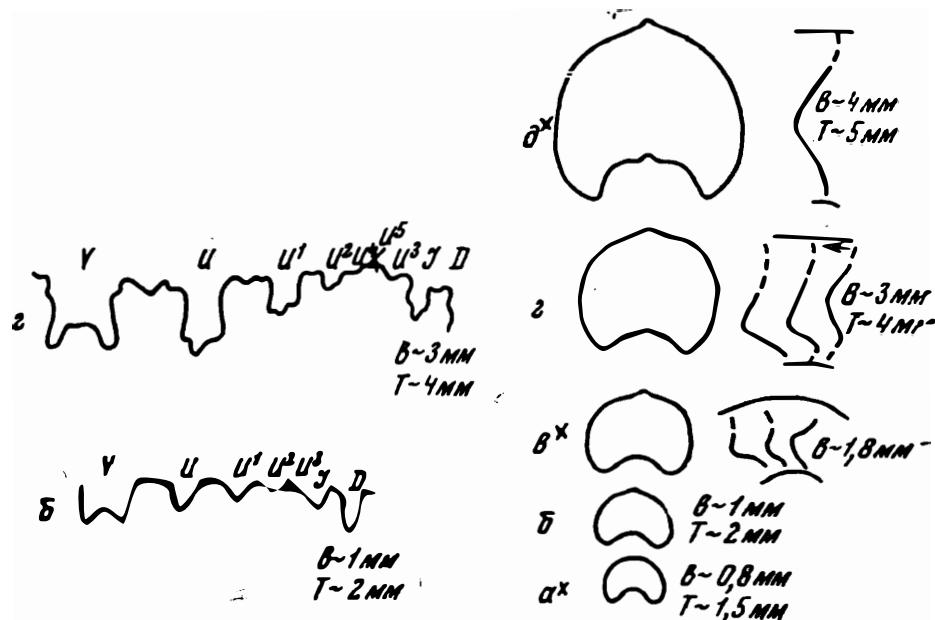


Рис. 20. *Ludwigella flexilis* S. Buckm. Обр. 2005. Дагестан; р. Андийское Койсу, у с. Гигатли Урух. Верхний аален. (б. г — ув. $\sim 9-10$ раз; α^x — δ^x — ув. $\sim 5-6$ раз

Формула лопастной линии при $v \sim 5$ мм, $t \sim 5$ мм ($V_1V_1)UU^1U^2U^4$: U^5U^3ID .

Сечение оборотов на ранних стадиях развития (рис. 19, α^x —б; 20, а—г) очень близко сечению оборотов *Ludwigia murchisonae* Sow. и *Ludwigia tolutaria* Dum. при соответствующих размерах (рис. 16, а, α_1 и 18, а, б) и более отдаленно напоминает сечение *Grammoceras thouarsense* (ср. рис. 6, в и 19, α^x), если не принимать во внимание отсутствующий у *Grammoceras thouarsense* при этих размерах киль.

У описанного вида наблюдаются формы, у которых внутренняя высота на последних стадиях развития достигает размеров толщины

(табл. I, фиг. 12; рис. 19, *г*). Эти формы условно названы нами формами *Б*. У других форм этого вида внутренняя высота так и не достигает размеров толщины (рис. 20, *д^х*). Эти формы условно обозначены буквой *А*. Отличия в строении лопастной линии этих форм установить не удалось.

У *Ludwigella flexilis*, так же как и у перечисленных форм из рода *Grammoceras* и *Ludwigia*, при $в \sim 2$ мм, $т \sim 3$ мм наблюдаются ребра, резко изгибающиеся в своей внутренней части. Угол в месте перегиба в пределах внутренней ветви ребер при этих размерах достигает преимущественно 110 — 100° и даже 90° (рис. 19, *б*; 20, *в^х*), и только у некоторых ребер на более поздних оборотах указанный угол приближается к 120° (рис. 19, *в*, *г*). Таким образом, угол, о котором идет речь, и на ранних, и на поздних стадиях развития описываемого вида несколько круче, чем у ранее рассмотренных представителей рода *Ludwigia*. Если сравнивать с тоарскими формами, то по крутизне угла на ранних оборотах данный вид ближе стоит к представителям рода *Hildoceras*, чем все остальные уже рассмотренные виды. Даже при некотором вы полаживании на поздних оборотах внутренней ветви ребер соответствующий угол у *Ludwigella flexilis* все же остается крутym. Тем не менее мы считаем более естественным рассматривать этот вид, как и другие виды рода *Ludwigella*, в составе рода *Ludwigia*.

***Ludwigella* sp.**

Табл. I, фиг. 8

Ранние стадии развития лопастной линии одного из видов узкого рода *Ludwigella* представлены на рис. 21, *б*, *д*, где обращает на себя внимание двузубчатая дорзальная лопасть. Стадии превращения ее в однозубчатую на более поздних оборотах наблюдать не удалось.

Характер поперечного сечения на молодых оборотах и изгиб в пределах внутренней ветви ребер на протяжении большей части развития (рис. 21, *б*—*е*) близок к таковым при соответствующих размерах других представителей этого рода, а также рода *Ludwigia* (ср. рис. 16, 18, 19, 20, 21, 22).

***Ludwigella rufa* S. Buckman**

Табл. I, фиг. 9, 9а, 10, 10а,

Лопастная линия этого вида не изучалась.

Изменение в процессе онтогенеза поперечного сечения и характера ребристости (в основном изгиба внутренней ветви ребер), насколько удалось заметить, в общих чертах не отличается от других представителей рода *Ludwigella*, и в какой-то степени *Ludwigia* (как уже упоминалось, у представителей последнего рода изгиб в пределах внутренней ветви ребер даже на ранних оборотах несколько меньше).

***Ludwigella* cf. *tenuis* S. Buckman**

Табл. I, фиг. 15, 15а, 15б

Условно к роду *Ludwigella* мы относим экземпляр, некоторые черты развития лопастной линии, поперечного сечения оборотов и ребер

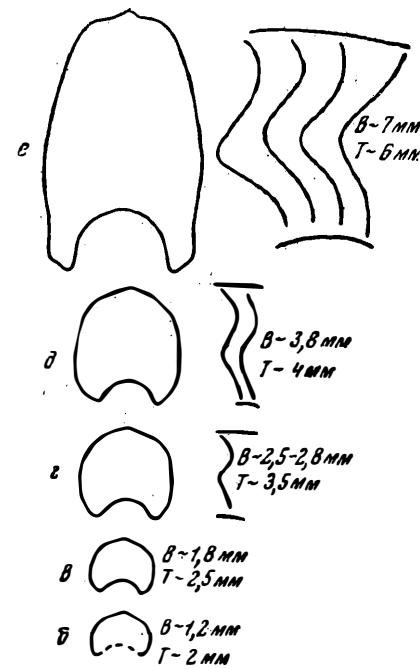
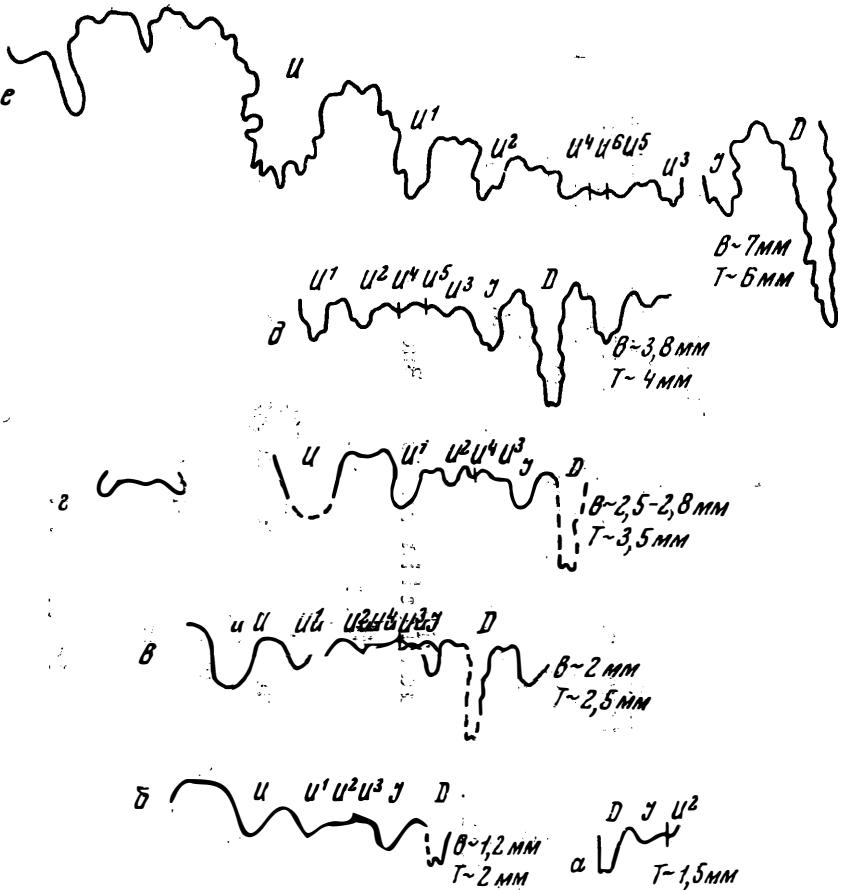


Рис. 21. *Ludwigella* sp. Обр. 2141°. Дагестан; район с. Кудутль. Основание байоса? (б, в — ув. ~ 14 раз; г, д — ув. $\sim 9-10$ раз; е — ув. ~ 7 раз б — е — ув. $\sim 3,3-4$ раза)

которого представлены на рис. 22. Этот экземпляр предварительно не был сфотографирован; он оказался единственным в коллекции, и поэтому его изображение отсутствует в прилагаемых таблицах. Этот вид обладает сравнительно объемлющими оборотами и тонкими достаточно резко изгибающимися ребрами. По этим и ряду других внешних признаков он близок к форме, изображенной Бакменом (1887—1907, Suppl., табл. XX, фиг. 37, 38) под названием *Ludwigella tenuis* S. Вискт. Изображение этой формы из работы указанного автора и воспроизведено нами (табл. I, фиг. 15, 15a, 15b).

Лопастную линию удалось зарисовать только начиная с размеров $v \sim 4$ мм, $t \sim 3$ мм. При этих размерах единственная умбиликальная лопасть U^3 располагается с внутренней стороны от шва, остальные пять умбиликальных лопастей наблюдаются с внешней стороны от шва. Три из них уверенно индексируются — UU^1U^2 ; вопрос об индексации двух лопастей близ шва на нашем материале не может быть решен однозначно.

Лопасть, располагающаяся непосредственно за лопастью U^2 в сторону шва, может быть обозначена индексом U^4 , тогда следующая за этой последней лопасть должна получить индекс U^5 , и, следовательно, обычный для хильдоцератаций порядок заложения и смещения умбиликальных лопастей оказывается нарушенным: лопасть U^5 с нечетным индексом смещается не на внутреннюю, а на внешнюю сторону.

В этой трактовке лопастная линия при $v \sim 4$ мм, $t \sim 3$ мм будет иметь вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^5 : U^3ID$ (рис. 22, б), а при $v \sim 8$ мм, $t \sim 6$ мм — $(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^5 : U^6 : U^7U^3ID$ (рис. 22, в). При увеличении размеров раковины число основных элементов лопастной линии не возрастает (рис. 22, г, д). Однако это не единственное решение вопроса, которое допускает имеющийся материал: возможно, лопасть, обозначенная U^4 , заложилась не в области шва, а на седле U^2/U^4 ¹⁵. Подобный порядок заложения лопастей был точно установлен на примере *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer (рис. 14). Лопасть, развиившаяся на седле U^2/U^4 , была обозначена тогда а.

Если этот порядок заложения лопастей имеет место и в данном случае, то лопасть, обозначенную U^4 , следует обозначить а, при этом лопасть, обозначенная U^5 , должна будет получить индекс U^4 , а индекс U^5 в таком случае сменит индекс U^7 лопасти, расположенной с внутренней стороны непосредственно у шва. Это и показано на рис. 22, в—д индексами, заключенными в кружки.

Связывая появление лопасти, названной а, с быстро возрастающими в высоту оборотами раковины и отвлекаясь от нее как от видового признака, получим при $v \sim 4$ мм, $t \sim 3$ мм обычную для хильдоцератаций формулу $(V_1V_1)UU^1U^2aU^4 : U^3ID$ (рис. 22, б), а при $v \sim 8$ мм, $t \sim 6$ мм — $(V_1V_1)UU^1U^2aU^4 : U^6 : U^5U^3ID$ (рис. 22, в). Во всяком случае, какой бы из двух возможных вариантов развития лопастной линии нашего экземпляра мы ни приняли, оба они отражают коррелятивную связь быстро возрастающих в высоту оборотов раковины (табл. I, фиг. 15 и рис. 22, б—д) и укрепляющих ее перегородок.

Сравнительно скучные данные о характере сечения и изгиба ребер на ранних стадиях развития тем не менее свидетельствуют о близости описываемого вида к виду *Ludwigella flexilis* (рис. 19 и 20). Нет никаких данных исключать рассматриваемый вид из рода *Ludwigella*, хотя формула лопастной линии при принятии любого из рассмотренных вариантов отличается от таковой *Ludwigella flexilis* (стр. 40).

¹⁵ Точно установить это не удалось.

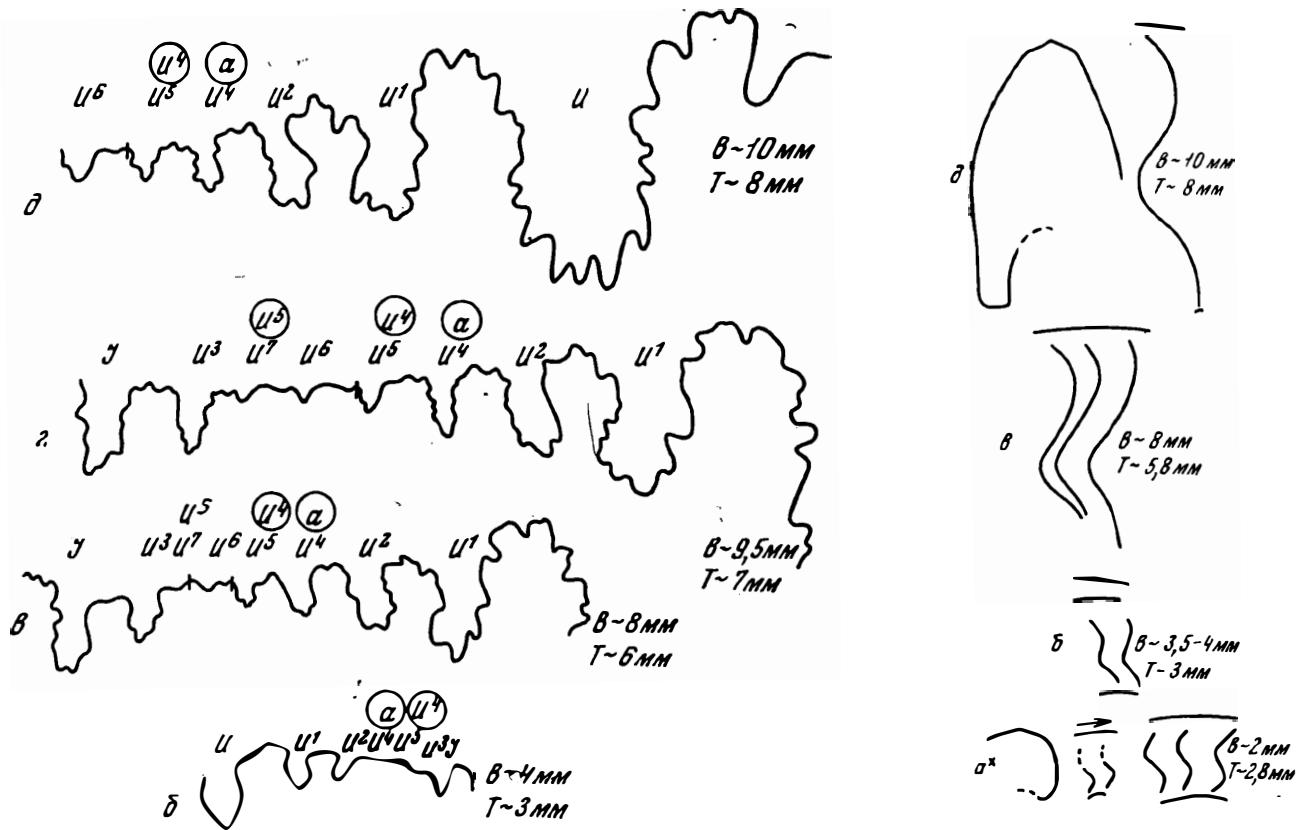


Рис. 22. *Ludwigella* cf. *tenuis* S. Buckm. Обр. 33. Дагестан р. Андийское Койсу у с. Гигатли Урух. Основание байоса? (б — δ — ув. $\sim 9-10$ раз; α^x — θ — ув. $\sim 3,3-4$ раза; δ — ув. $\sim 2,7$ раза)

РОД GRAPHOCERAS S. BUCKMAN, 1898¹⁶

Нами был изучен ряд видов, относящихся к родам Бакмена: *Braunsina*, *Graphoceras*, *Platygraphoceras?*, *Deraoceras?* Эти очень узко понимаемые их автором рода в настоящее время, с нашей точки зрения, правильно рассматриваются в составе единого рода *Graphoceras* S. Buckman (Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L264). В «Основах палеонтологии» («Основы палеонтологии». Моллюски — Головоногие, II, стр. 72) род *Graphoceras* S. Buckman, 1898 включен в объем рода *Ludwigia* Bayle, 1878.

Мы будем описывать наш материал в рамках перечисленных родов Бакмена и попытаемся с большей или меньшей полнотой показать то общее, что позволяет их объединять в один род *Graphoceras* и выделять из рода *Ludwigia*.

РОД BRAUNSINA S. BUCKMAN, 1902

Braunsina aff. *fastigata* S. Buckman,¹⁷

Табл. II, фиг. 1-7, 9, 9а

К узкому роду *Braunsina* Бакмена достаточно уверенно относятся сравнительно многочисленные (10—12) развернутые нами экземпляры, из которых только часть изображена на табл. II. Все эти формы обладают ясно выраженным внешними признаками (размеры, характерentralной стороны, пупок, ребристость и прежде всего изгиб ребер), по которым хорошо отличаются от других представителей семейства.

При сравнительно небольших размерах среди этих форм выделяются более крупные, названные формами *A* (табл. II, фиг. 1, 1а, 1б, 2, 4, 4а и 4б), с несколько более резко выраженной ребристостью; устье одной из форм *A* намечаются боковые ушки (табл. II, фиг. 2). Формы, названные *B*, имеют сравнительно меньшие размеры (табл. II, фиг. 3). Особенности раковины форм *A* и *B*, возможно, связаны с половым диморфизмом. Но, в отличие от наблюдений Маковского (Makowski, 1962), устье с боковыми ушками наблюдается у форм более крупных.

Видовая принадлежность определена с некоторой долей условности, так как из известных нам изображений и описаний видов этого рода, принимавшегося Бакменом, формы из нашей коллекции более всего походят на изображение вида *Braunsina fastigata* S. Buckm. (Buckm., 1887—1907, Suppl., табл. XX, фиг. 1—3). Возможно, форму, помещенную на табл. II, фиг. 5 и 5а нашей работы, следует определять как *Graphoceras cf. debile* S. Buckm.¹⁸.

Некоторые черты развития лопастной линии, поперечного сечения оборотов и характера ребер изученных экземпляров с разной степенью полноты представлены на рис. 23—32¹⁹.

¹⁶ В объеме, принимаемом Аркеллом (Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L 264), с исключением из этого рода рода *Ludwigella* S. Buckman, 1901 (см. разд. «Выводы»).

¹⁷ Возможно, что не все описанные под этим видовым названием формы относятся к данному виду, но точное решение этого вопроса не входило в задачу автора.

¹⁸ Под этим названием указанная форма помещена в соответствующих таблицах, приведенных в работе.

¹⁹ Лопастная линия, поперечное сечение оборотов и характер ребристости изучались у форм, изображенных на табл. II, фиг. 3 (рис. 26); табл. II, фиг. 4 (рис. 29); табл. II, фиг. 5 (рис. 25); табл. II, фиг. 9 (рис. 24); у остальных изображенных форм (табл. II, фиг. 1, фиг. 2) устанавливалось только наличие бороздки на centralной стороне молодых оборотов (см. описание поперечного сечения раковины, стр. 53).

Лопасти U^2 и U^3 закладываются сравнительно рано: примерно при $v \sim 1$ мм, $t \sim 1,5-2$ мм (рис. 23, a^x ; 24, a ; 25, b ; 26, b^x ; 27, a^x ; 29, b).

Возникновение лопасти U^4 наблюдалось в интервале: $v \sim 1,5-2,8$ мм; $t \sim 2-3$ мм (рис. 26, b^x ; 27, b^x ; 28, b^x ; 30, b ; 32, b^x). В единственном случае лопасть U^4 заложилась почти одновременно с запоздавшей образоваться лопастью U^3 при $v \sim 1,8$, $t \sim 2,2$ мм (рис. 28, b^x); в другом, тоже единственном случае, также почти одновременно с одной стороны возникли лопасти U^2 и U^3 , с другой — лопасти U^4 и U^5 (рис. 29, b , b^x).

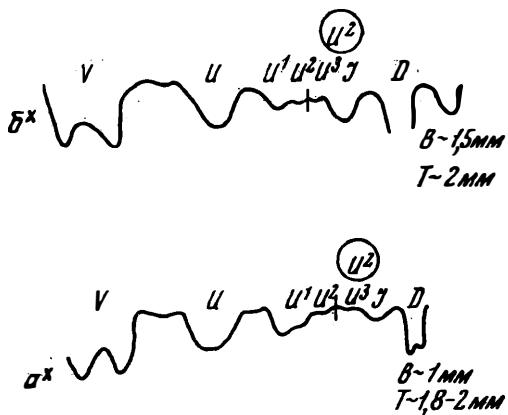


Рис. 23. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckm. Обр. 2147/Д. Дагестан: район с. Ирганай. Основание байоса? (a^x , b^x — ув. ~ 14 раз)

(рис. 23, 24, 25, 27), иногда лопаостей U^3 и U^4 (рис. 28, b^x)²⁰. Как уже указывалось, на одном экземпляре наблюдалось образование почти

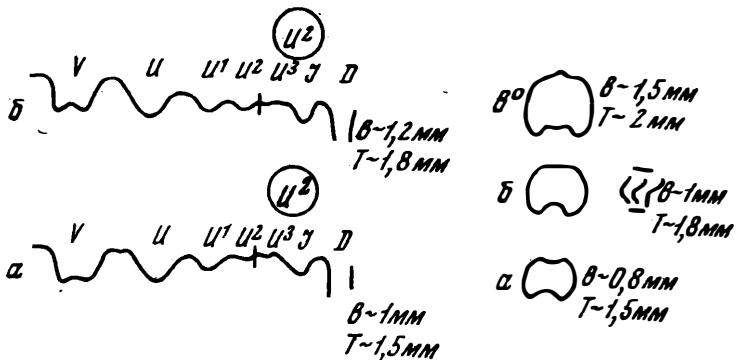


Рис. 24. *Braunsina* sp. Молодь. Обр. 2146'. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (a , b — ув. ~ 14 раз; a^x , b^x — ув. ~ 5 раз)

при соответственно одних и тех же размерах лопаостей U^2-U^3 и U^4-U^5 (рис. 29, см. табл. 4).

²⁰ Как уже указывалось в разделе «Терминология», в данном случае и при описании представителей других узких родов Бакмана допускаемые индексы лопастей, близких по времени заложения, на схемах и в формулах лопастных линий расположены выше принятых индексов и взяты в кружок.

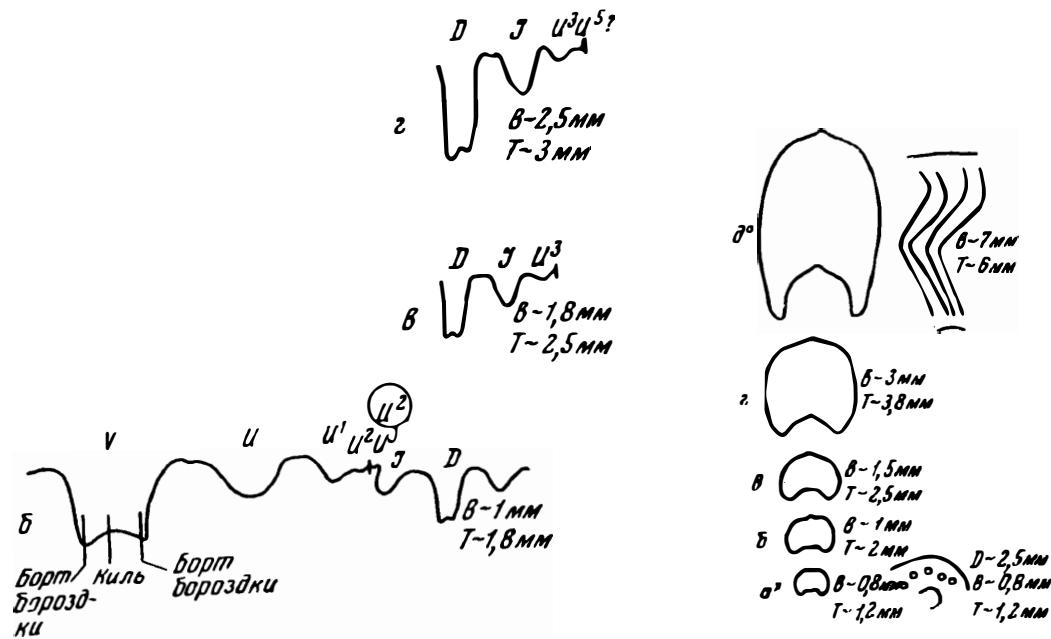


Рис. 25. *Graphoceras* cf. *debile* S. Buckm. Обр. 2147/Д. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (б — ув. 25 раз; в, г — ув. ~15—18 раз; а^х — г — ув. ~3,3—4 раза; з^о — ув. ~2,7 раза)

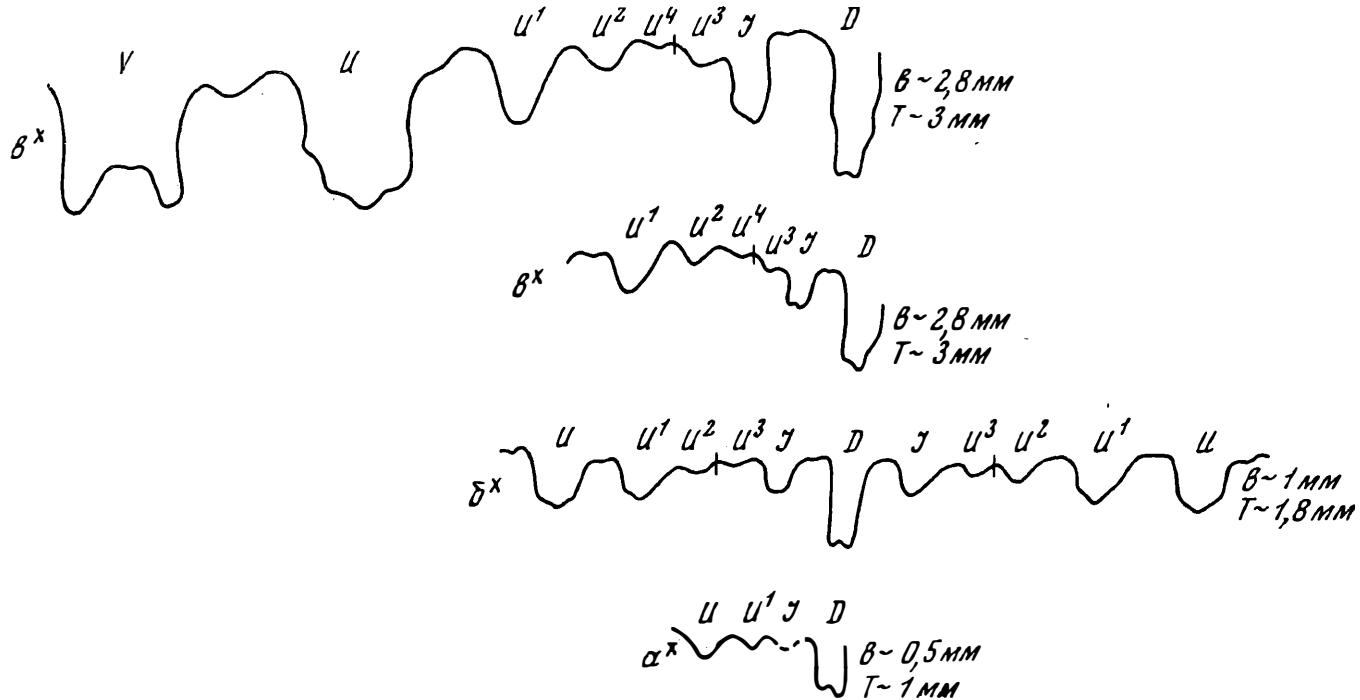


Рис. 26. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckm. Обр. 2146''. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (a^x — a^x — ув. ~ 12 раз)

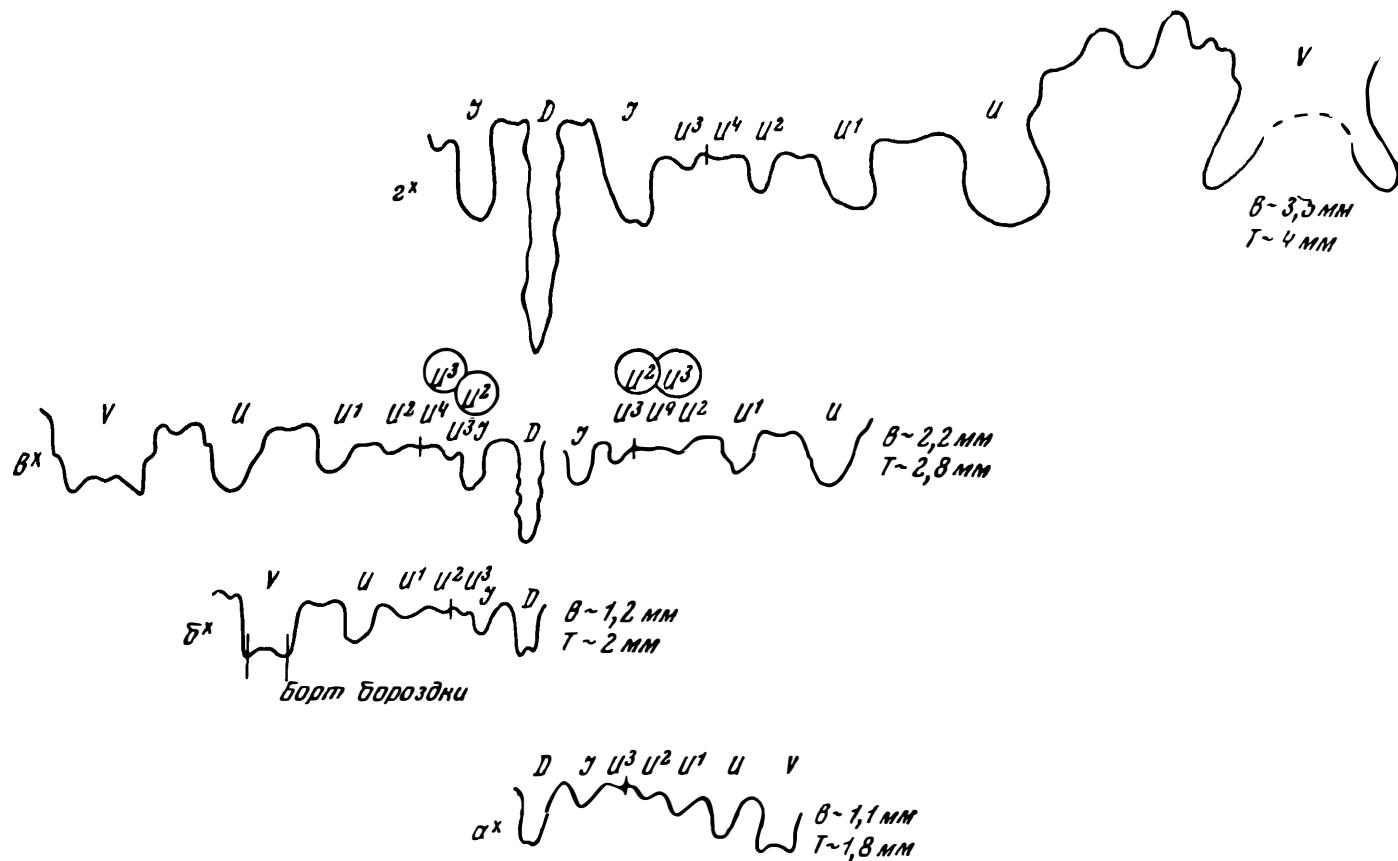


Рис. 27. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckm. Обр. 2147/ДIV. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (α^x — δ^x —
ув. ~ 14 раз; ε^x —ув. ~ 10 — 12 раз)

В дальнейшем лопасти более низкого порядка U^2 , U^3 , U^4 увеличиваются в размерах медленнее заложившихся почти одновременно с ними лопастей более высокого порядка, соответственно U^3 , U^4 , U^5 . Почти у всех изучавшихся форм дорзальная лопасть в онтогенезе проходит стадию двузубчатой (рис. 23, a^x ; 25, b , v , g ; 26; 27, a^x , b^x ; 28, a^x , b^x , v^x ; 29, b , v , g ; 32, b^x , v^x). Внутренняя часть лопастной линии не всегда направлена строго по радиусу (рис. 26, v^x ; 29, g ; 30, g , d).

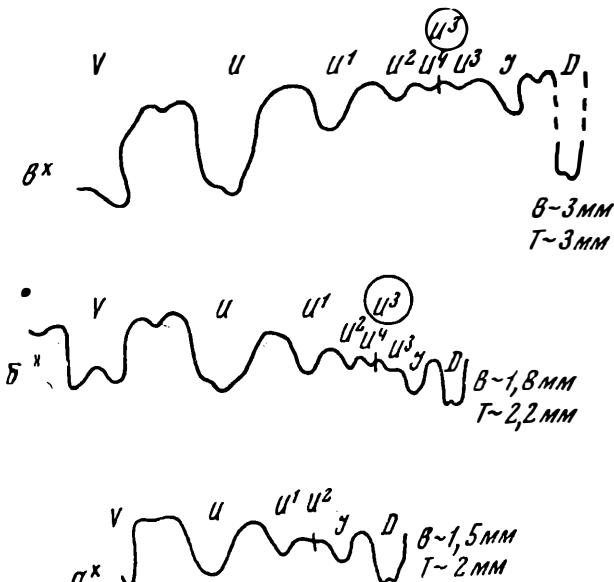


Рис. 28. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckm. Обр. 2141*.
Дагестан; район с. Кудутль. Основание байоса? (a^x —
 v^x — ув. ~ 14 раз)

Формула лопастной линии в различных случаях может быть записана следующим образом: при $v \sim 1-1,5$ мм, $t \sim 1,8-2$ мм —
(V_1V_1) $UU^1U^2 : \overset{\widehat{U^3}}{U^3}ID$ (рис. 23, 24, 25); при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм —
(V_1V_1) $UU^1U^2\overset{\widehat{U^4}}{U^4} : U^3I(D_1D_1)$ (рис. 28, v^x); при $v \sim 2,2$ мм, $t \sim 2,8$ мм —
(V_1V_1) $UU^1U^2\overset{\widehat{U^4}}{U^4}U^3IDU^3 : \overset{\widehat{U^4}}{U^4}U^2U^1U$ (рис. 27, v^x)²¹; при $v \sim 2,5-2,8$ мм, $t \sim 3$ мм — (V_1V_1) $UU^1U^2U^4 : U^3ID$ (рис. 26, v^x , 32, v^x); при $v \sim 3,5$ мм, $t \sim 4$ мм — (V_1V_1) $UU^1U^2U^4 : U^5U^3ID$ (рис. 30); при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм — (V_1V_1) $UU^1U^2U^4(U^6) : U^5U^3I(D_1D_1)$ (рис. 29, g).

Связь такого различного числа элементов лопастной линии при близких размерах и сходной форме поперечного сечения с характером последнего установить не удалось.

Особенности сечения оборотов в онтогенезе показаны на рис. 24, $a - \theta^\circ$; 25, $a^x - \theta^\circ$; 29, $a^x - \theta^\circ$; 30, $a^x - \theta^\circ$. При толщине около 3,5—4 мм последняя еще превосходит внутреннюю высоту $v \sim 3-3,5$ мм

²¹ В этой формуле (а следовательно, и в лопастной линии) обращает на себя внимание неодинаковое положение лопасти $U^4\overset{\widehat{U^3}}{U^3}$ по отношению ко шву в правой и левой частях линии.

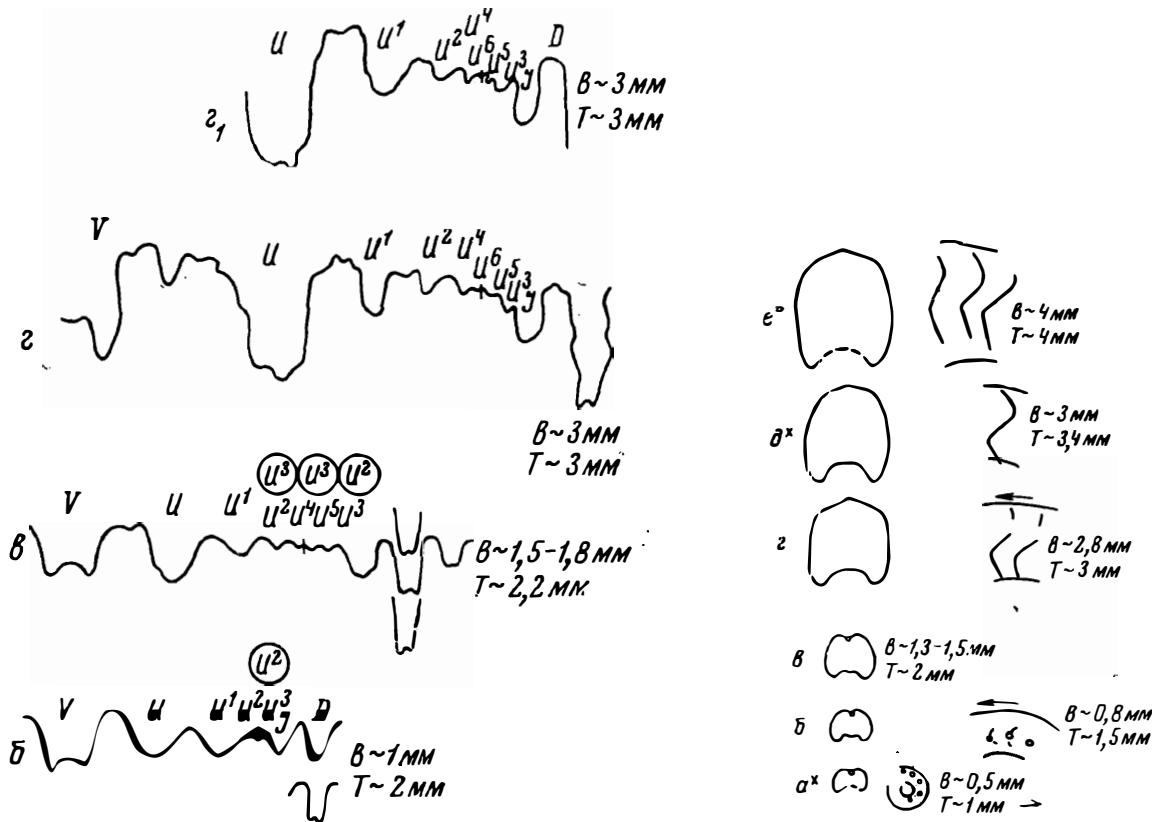


Рис. 29. *Braunsina aff. fastigata* S. Buckm. Обр. 2141? Дагестан; район с. Кудутль. Основание байоса? ($g-z$ — ув. ~ 14 раз; $a^x - e^\circ$ — ув. $\sim 3,3-4$ раза)

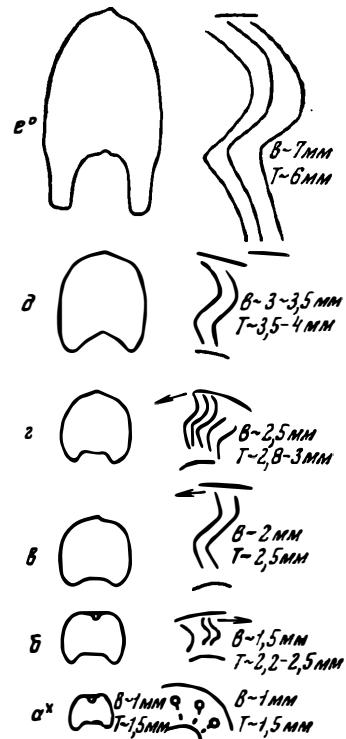
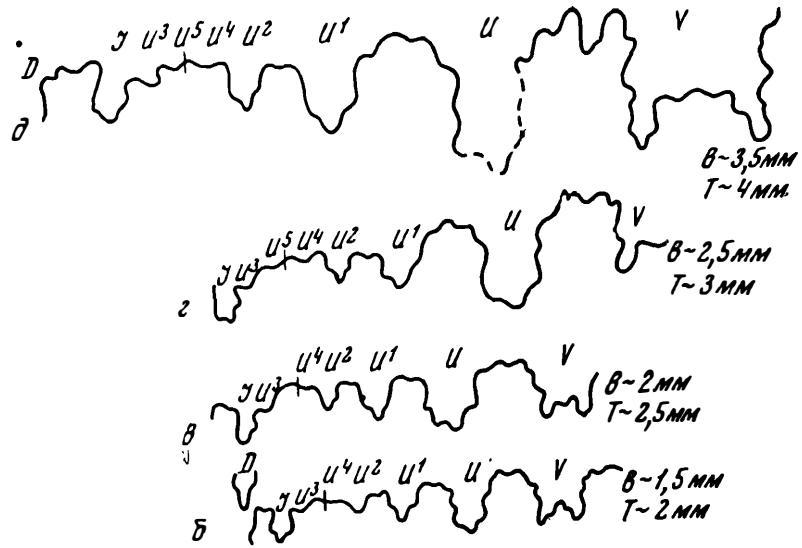


Рис. 30. *Braunsina* sp. Обр. 2145. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (б — д — ув. ~ 14 раз
 a^x — д — ув. $\sim 3,3$ —4 раза; e^o — ув. $\sim 2,6$ раза)

(рис. 30, δ). Внутренняя высота становится равной толщине только при размерах около 4 $мм$ уже на жилой камере (рис. 29, e°).

На других образцах жилая камера характеризуется превышением внутренней высоты над толщиной (рис. 25, δ° ; 30, e°). И только в единственном случае, когда мы имеем дело с молодью, внутренняя высота жилой камеры меньше ее толщины (рис. 24, v°).

Примечательной чертой изученных представителей рода *Braunsina* S. Vicktm. является присутствие вентральной бороздки на ранних стадиях развития раковины, в середине которой находится киль (рис. 24, 25, 29, 30 и др.).

Вентральная бороздка с более или менее резко выраженным килем посередине впервые замечена при $v \sim 0,8 \text{ мм}$, $t \sim 1,2-1,5 \text{ мм}$ (рис. 24, a ; 25, a). Иногда при этих и несколько меньших размерах киль в середине бороздки отсутствует (возможно, не был замечен) (рис. 29, a° , b). На более поздних оборотах при $v \sim 1-1,5 \text{ мм}$, $t \sim 2 \text{ мм}$ (рис. 24, b ; 25, b ; 30, b) бороздка постепенно выползивается и борта ее сглаживаются. При $v \sim 1,5-2 \text{ мм}$, $t \sim 2-2,5 \text{ мм}$ бороздка полностью исчезает, и вентральная сторона приобретает обычный крышеобразный вид, с килем посередине.

У большинства исследованных экземпляров киль, наблюдавшийся в середине вентральной бороздки на ранних стадиях, непосредственно переходит в киль, располагающийся на крышеобразной вентральной стороне более поздних оборотов (рис. 24, v° ; 25, $v-\delta^\circ$; 29, $g-e^\circ$; 30, $v-e^\circ$). Но у трех из наблюдавшихся форм развитие идет иным путем: в онтогенезе бороздка выползивается и как бы смещается на одну из сторон, киль, располагавшийся в ее середине, исчезает, один из бортов бороздки становится килем, при этом смещается в сторону также и вентральная лопасть (рис. 32, a° - g°).

Насколько удалось установить, четко выраженная стенка пупка возникает на жилой камере (рис. 25, δ° , рис. 30, e°). Эта стенка не обособлена от боковой стороны у экземпляра, изображенного на табл. II, фиг. 9 и 9а (рис. 24, v°), и слабо выражена у экземпляра, изображенного на табл. II, фиг. 4, 4а, 4б. Первый из них представляет собой молодь, по-видимому, описываемого вида²², второй, возможно, тоже недостаточно зрелый экземпляр.

Изменение характера орнаментации представлено несколькими примерами (рис. 24, b ; 25, $a^\circ-\delta^\circ$; 29, $a^\circ-e^\circ$; 30, $a^\circ-e^\circ$).

В некоторых случаях на боковых сторонах самых ранних из наблюдавшихся оборотов были замечены бугорки (рис. 25, a° ; 29, a° , b ; 30, a°). В двух образцах на этой стадии ребра совсем не были обнаружены (рис. 25, a° ; 29, a°). На одном из экземпляров эти последние отмечены в виде тонких штрихов на несколько более поздней стадии с сохранившимися в месте перегиба в пределах внутренней ветви бугорками или вздутиями (рис. 29, b).

На рис. 30, a° видно, что иногда бугорки или вздутия наблюдаются в конце еле заметных прямых слабо наклоненных ребер (штрихов)²³.

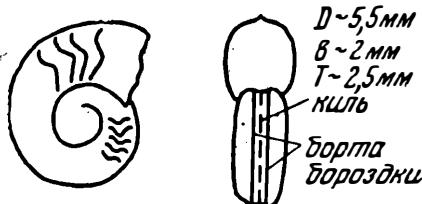


Рис. 31. *Deraoceras cf. formosum*. S. Vicktm., внутренние обороты. Обр. 2147/Д. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (ув. ~4 раза)

²² Происходят из одного местонахождения с взрослыми формами.

²³ Возможно, что эти бугорки также располагаются в месте перегиба слабо выраженных ребер (штрихов).

Следует отметить, что бугорки, там где они присутствуют, исчезают раньше, чем вентральная бороздка, и сменяются резко изгибающимися в своей внутренней ветви ребрами (рис. 30, б; 29, б, в). Угол изгиба ребер внутренней ветви достигает преимущественно 100° , реже 110° как на ранних, так и на поздних оборотах (рис. 24, б; 25, б⁰; 29, г— e° ; 30, б— e°).

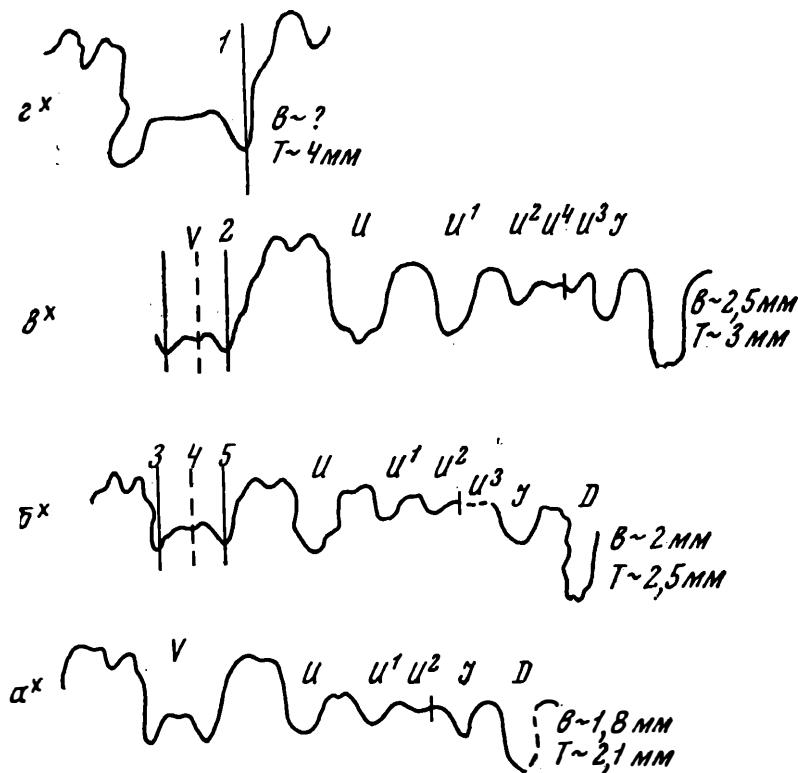


Рис. 32. *Braunsina aff. fastigata* S. Buckm. Обр. 2147/Д". Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (α^x — γ^x — ув. ~ 15—18 раз). 1 — борт бороздки, ставший килем; 2 — борт бороздки, становящийся килем; 3 — оглаженный борт бороздки; 4 — слабо заметный киль; 5 — выдающийся борт бороздки

Как уже упоминалось, в коллекции имеется молодь, по-видимому, описанного вида. Один из таких экземпляров изображен на табл. II фиг. 9, 9а; рис. 24. Он обладает хорошо выраженной вентральной бороздкой, ничем не отличающейся от вентральной бороздки на ранних оборотах взрослых форм (рис. 24, а, б). Угол в месте изгиба внутренней ветви ребер полностью отвечает таковому на ранних стадиях развития взрослых особей (рис. 24, б; 30, б). Его лопастная линия, так же как и у последних, характеризуется близким по времени заложением умбрикальных лопастей U^2 и U^3 (рис. 24, а, б). Но экземпляр обладает жилой камерой (рис. 24, в⁰), которая отличается от жилой камеры взрослых экземпляров отсутствием стенки пупка и преобладанием толщины над внутренней высотой, что уже отмечалось.

РОД *GRAPHOCERAS* S. BUCKMAN, 1898²⁴

РОД *PLATYGRAPHOCERAS* S. BUCKMAN, 1902

Род *Braunsina* по своим внешним признакам, как правило, сравнительно хорошо отличается от родов *Graphoceras* S. Buckman и *Platygraphoceras* S. Buckman. Два последних рода характеризуются рядом общих признаков и поэтому трудно различимы.

Основными признаками, по которым Бакмен отделял род *Platygraphoceras* от рода *Graphoceras*, является уплощенно крышеобразная вентральная сторона и более сжатая раковина у видов первого из названных родов и крышеобразная вентральная сторона и менее сжатая раковина у видов второго при практически одинаковом изгибе ребер (1887—1907, Suppl., стр. XCIV, фиг. 56 и стр. XCV, фиг. 58)²⁵.

В нашей коллекции имеются формы, которые могут быть отнесены по внешним признакам к этим узким родам Бакмена. Однако среди них существуют, с одной стороны, обладающие крышеобразной вентральной стороной, но сравнительно сжатыми оборотами вплоть до жилой камеры (табл. II, фиг. 10, 11, 11a; рис. 33); с другой стороны, формы с уплощенной вентральной стороной на последней стадии развития, но сравнительно вздутыми оборотами (табл. II, фиг. 12, 12a; табл. III, фиг. 1, 1a; рис. 34, 35; табл. III, фиг. 2, 3, 3a). На некоторых образцах видно, что слабо крышеобразная вентральная сторона смещается уплощенной на последних оборотах (особенно на жилой камере) (табл. II, фиг. 12, 12a; табл. III, фиг. 1, 1a, рис. 35, 2⁶). Поэтому описание изученных форм в составе одного или другого из названных родов является в значительной степени условным.

Graphoceras sp.₂

Табл. II, фиг. 10, 11, 11a

Некоторые черты изменения в онтогенезе лопастной линии, сечения оборотов и характера ребер экземпляра *Graphoceras* sp., изображенного на фиг. 11, 11a, представлены на рис. 33. Наиболее раннюю стадию развития лопастной линии удалось наблюдать при $v \sim 1,5$ мм; при этих размерах, так же как и у представителей рода *Braunsina*, уже существует лопасть U^4 , по-видимому, судя по размерам, заложившаяся почти одновременно с лопастью U^3 , что и отражено индексом, взятым в круглую скобку²⁶ (рис. 33, a^x, б).

В дальнейшем при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3,8$ мм лопасть U^3 становится заметно больше лопасти, получившей индекс U^4 , и появляется лопасть U^5 . Смещение лопастей при этих размерах идет довольно распространенным для хильдоцератаций способом: умбрикальные лопасти с четными индексами смещаются на внешнюю сторону раковины, с нечетными — на внутреннюю. В онтогенезе намечается стадия двузубчатой дорзальной лопасти (рис. 33, б).

Формула лопастной линии при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3,8$ мм имеет вид

$(V_1V_1) \overset{\widehat{U^3}}{U} \overset{\widehat{U^4}}{U^1} U^2 U^4 \overset{\widehat{U^5}}{U^1} U^3 ID$. Дальнейшее развитие лопастной линии проследить не удалось.

²⁴ Здесь рассматривается, как уже упоминалось, род *Graphoceras* в том объеме, как понимал его Бакмен (1887—1907, Suppl. стр. LXXVII-XCV, XCIX).

²⁵ То есть угол изгиба в пределах внутренней ветви ребер достигает примерно 100° (прим. авт.).

²⁶ См. раздел «Терминология».

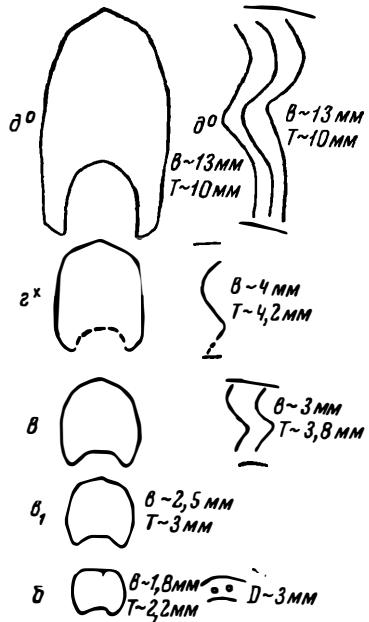
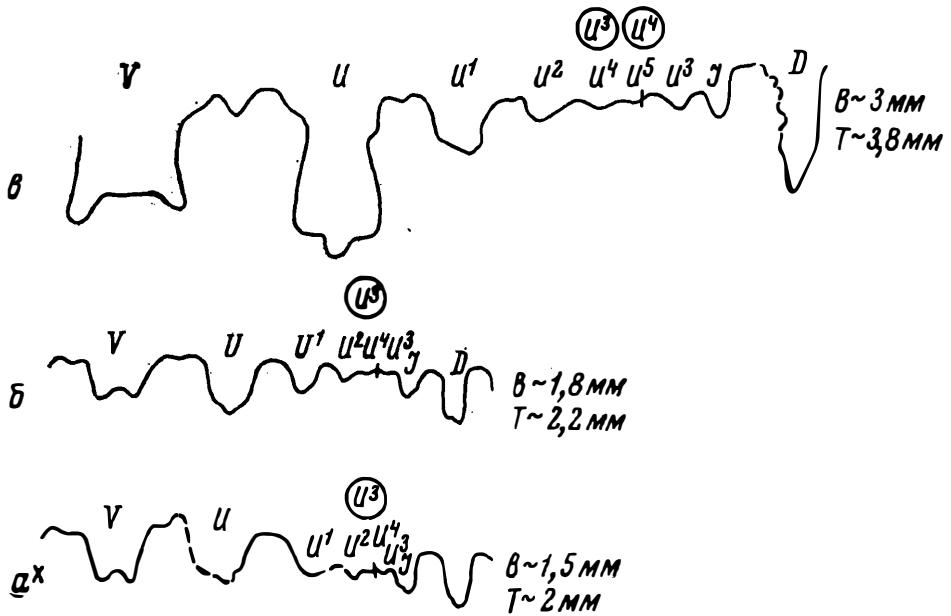


Рис. 33. *Graphoceras* sp.2 Обр. 124б. Дагестан, район с. Кумух. Основание байоса? (a^x — в — ув. ~ 14 раз;
 δ — ε^x — ув. $\sim 3,3$ —4 раза; δ^o — ув. $\sim 1,3$ раза)

Изменение поперечного сечения в онтогенезе показано на рис. 33, б— δ^o . Так же как для представителей рода *Braunsina*, для вида, понимаемого нами в составе рода *Graphoceras*, характерно присутствие вентральной бороздки на ранних стадиях развития раковины. Впервые четкая, узкая, довольно глубокая бороздка замечена при $t \sim 1,2$ мм; в середине бороздки наблюдается еле заметный киль. При $t \sim 1,8$ мм характер бороздки и киля сохраняется²⁷. При $v \sim 1,5$ — $1,8$ мм, $t \sim 2$ — $2,2$ мм бороздка резко выполаживается, почти уплощается, киль в середине четко виден. При этих размерах на одной из боковых сторон наблюдались слабые бугорки (рис. 33, б). При $v \sim 2,5$ мм, $t \sim 3$ мм бороздка полностью исчезает; вентральная сторона очень слабо крышеобразна (почти плоская); в середине ее заметен киль (33, в₁). В дальнейшем характер поперечного сечения изменяется мало, если не считать, что при $t \sim 4$ мм внутренняя высота достигает тех же размеров (рис. 33, г^х). Скорость возрастания последней по отношению к толщине на более поздних оборотах увеличивается, и на жилой камере внутренняя высота (не говоря уже о внешней) значительно превышает толщину (рис. 33, δ^o). Одновременно с нарастанием высоты оборотов идет процесс превращения уплощенной вентральной стороны в крышеобразную (рис. 33, в₁— δ^o), что как раз свойственно роду *Graphoceras* в понимании его автора.

Характер орнаментации, за исключением исчезновения бугорков (вздутий), о которых уже говорилось, и появления резко изгибающихся ребер, особых изменений в процессе онтогенеза не претерпевает (рис. 33, б— δ^o).

Хорошо развитые ребра впервые наблюдались при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3,8$ мм (рис. 33, в). При этих размерах они четко выражены на внешней большей части боковых сторон и ослаблены до штрихов на внутренней. Угол в месте перегиба в пределах внутренней ветви ребер достигает ста или немногим более градусов, редко доходя до 110^o . Как уже указывалось, этот угол сохраняется и на внутренней ветви ребер жилой камеры (рис. 33, δ^o).

Экземпляр, изображенный на табл. II, фиг. 10 (*Graphoceras* sp.), относится, по-видимому, к другому виду, чем выше описанный; изменения в онтогенезе строения его раковины не изучались; было установлено только наличие вентральной бороздки на ранних стадиях развития.

Platygraphoceras ?sp.

Табл. II, фиг. 12, 12а; табл. III, фиг. 1, 1а, 2, 3, 3а, 4, 4а, 46

К этому роду мы условно относим формы, характеризующиеся таким же резким изгибом ребер, как и представители рода *Graphoceras*, и уплощенной вентральной стороной, хотя их сравнительно вздутые обороты не отвечают определению рода *Platygraphoceras* Бакменом (Букстап, 1887—1907, Suppl. стр. XCIII). Общий характер орнаментации форм, отнесенных нами к роду *Platygraphoceras*? из-за их уплощенной вентральной стороны на последнем обороте, очень близок к орнаментации *Graphoceras decorum* S. Buckman (1887—1907, табл. VIII, фиг. 3, 4; Suppl., табл. XV, фиг. 19) и к *Graphoceras? inclusum* S. Buckman

²⁷ Сечение оборотов на двух указанных стадиях зарисовать не удалось.

(1887—1907, Suppl., табл. XV, фиг. 15—17). Как будет указано ниже, на отдельных стадиях близко и сечение оборотов.

Не исключена возможность, что различия между этими двумя родами следует рассматривать как половой диморфизм.

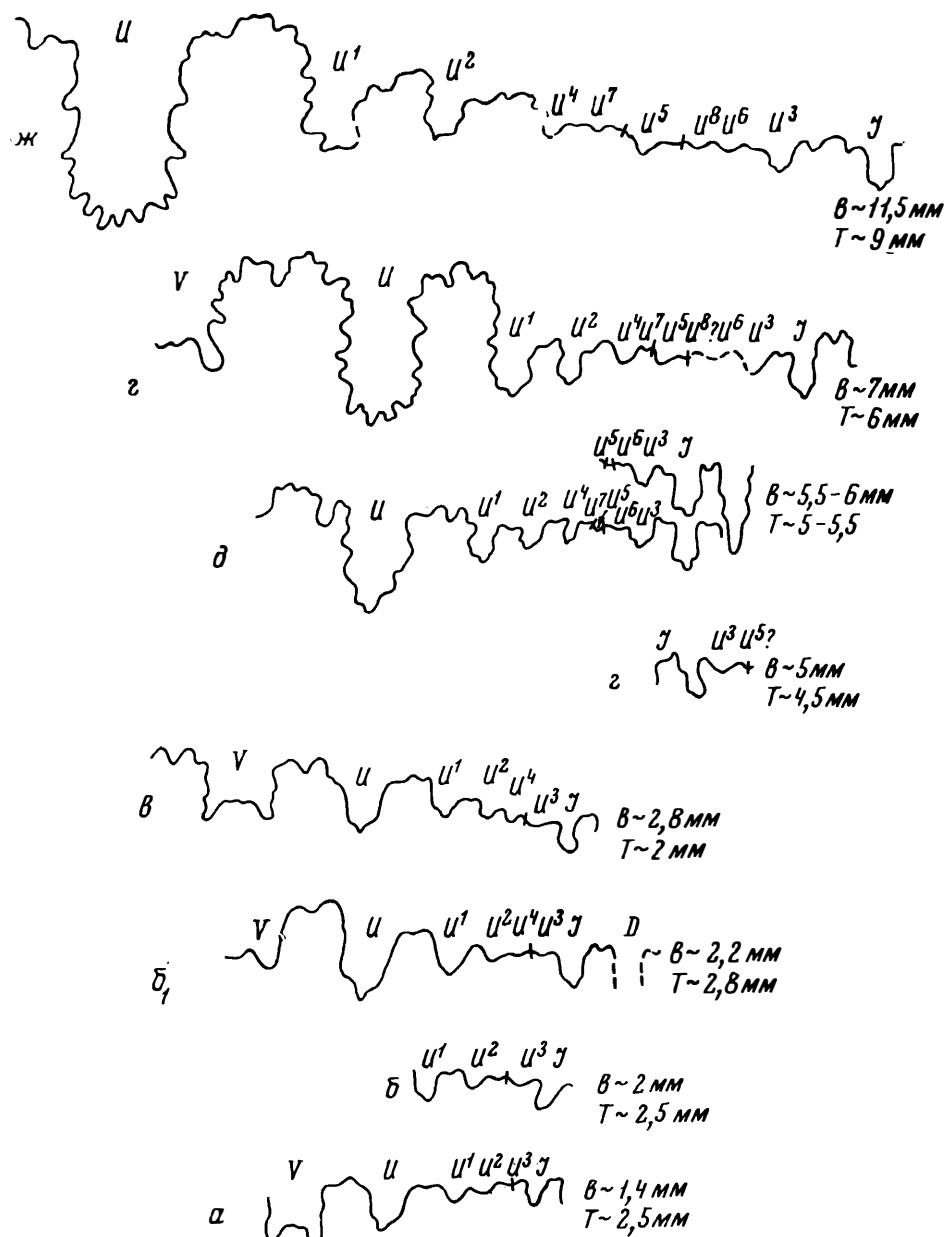


Рис. 34. *Platygraphoceras?* sp. Обр. 2141 № 1. Дагестан; район с. Кудутль. Основание байоса? (a—v — ув. ~ 14 раз; г, д — ув. ~ 9—10 раз; е, ж — ув. ~ 7 раз)

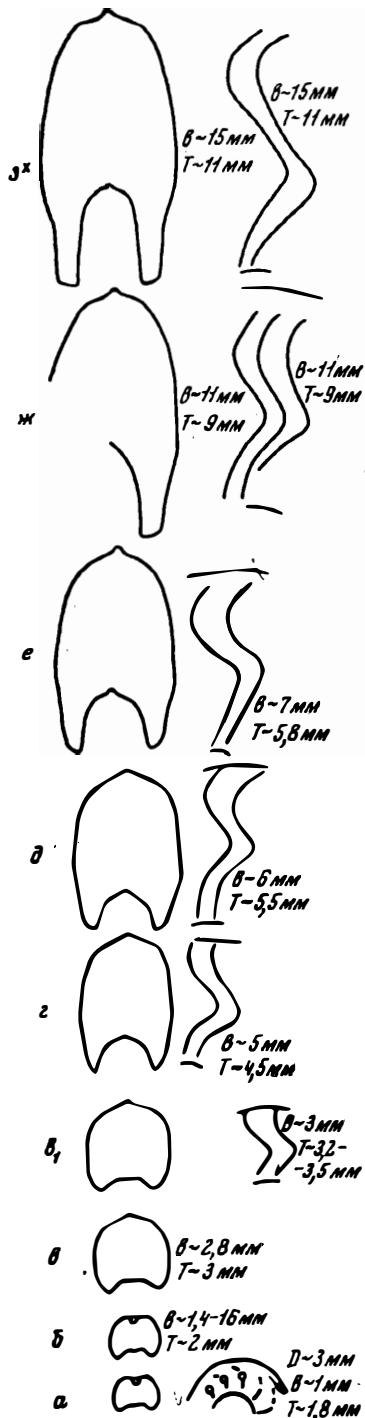
Характер ребер, четко выраженных только на внешней трети боковых сторон, сближает описываемые формы с представителями рода *Toxolioceras* (Buckman 1887—1907, Suppl., табл. XVIII, фиг. 1).

Однако наши формы характеризуются значительно более резким углом изгиба внутренней ветви ребер на ранних оборотах и иными особенностями онтогенеза.

Схемы развития лопастной линии, по-перечного сечения и орнаментации изучались только у форм, изображенных на фиг. 1, 1а и фиг. 4, 4а, 4б табл. III²⁸, и представлены соответственно на рис. 35 и рис. 34. У формы, изображенной на табл. III, фиг. 4, 4а, 4б, со слабо крышеобразной вентральной стороной на поздних оборотах²⁹ (рис. 34, з^х) лопастная линия впервые наблюдалась при $v \sim 1,4$ мм, $t \sim 2,5$ мм (рис. 34, а). При этих размерах уже существует умбрикальная лопасть U^3 . Лопасть U^4 закладывается при $v \sim 2$ мм; $t \sim 2,5$ мм (рис. 34, б, б₁). При $v \sim 5$ мм, $t \sim 4,5$ мм на шве наблюдается лопасть U^5 . Смещение лопастей происходит обычным порядком, и формула лопастной линии при этих размерах, по-видимому, имеет вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^5U^3ID$ (рис. 34, в, г). При $v \sim 5,5$ –6 мм, $t \sim 5$ –5,5 мм в области шва наблюдаются три слабо развитые лопасти, из которых, вероятно, лопасть U^5 (рис. 34, д) остается на оформленвшейся к этому времени стенке пупка. Индексация лопастей U^6 и U^7 достаточно условна и принята в таком виде только потому, что лопасть, расположенная с внутренней стороны от лопасти U^5 , больше по размерам лопасти, расположенной с внешней стороны. При увеличении размеров раковины, а следовательно и стенки пупка, лопасть U^5 не смещается: она остается в пределах этой стенки, укрепляя ее (рис. 34, е, ж).

Формула лопастной линии при $v \sim 11,5$ мм, $t \sim 9$ мм имеет вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^4(U^7):U^5:(U^8)U^6U^3ID$. Лопасти U^7 и U^8 остаются недоразвитыми.

Рис. 34 (продолж.) *Platygraphoceras?* sp.
Обр. 2141 № 1. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса? (а – в – ув. $\sim 3,3$ –4 раза; г – е – ув. $\sim 2,7$ раза;
ж – ув. ~ 2 раза; з^х – ув. $\sim 1,3$ раза)



²⁸ У остальных экземпляров (табл. II, фиг. 12, 12а; табл. III, фиг. 2, фиг. 3, 3а) было установлено только наличие вентральной бороздки на ранних стадиях развития.

²⁹ Жилая камера не сохранилась.

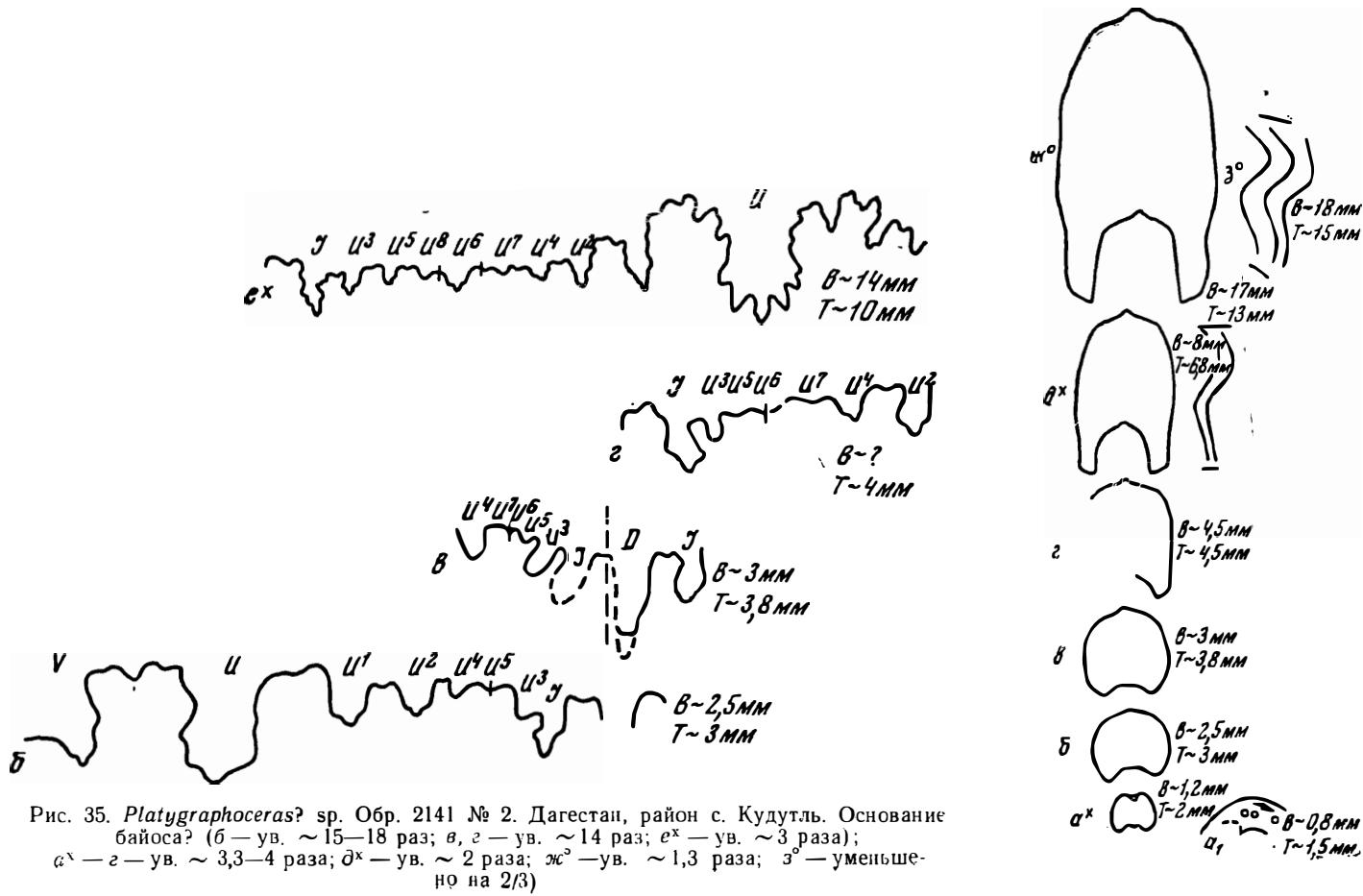


Рис. 35. *Platygraphoceras?* sp. Обр. 2141 № 2. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса? (б — ув. ~ 15 —18 раз; в, г — ув. ~ 14 раз; δ^x — ув. ~ 3 раза); α^x — г — ув. $\sim 3,3$ —4 раза; δ^x — ув. ~ 2 раза; χ^x — ув. $\sim 1,3$ раза; з^о — уменьшено на 2/3)

Дорзальная лопасть на ранних стадиях развития не наблюдалась.

У формы, изображенной на табл. III, фиг. 1, 1a, сохранилась жилая камера и у нее резко выражена уплощенная вентральная сторона.

Некоторые черты развития лопастной линии, сечения оборотов и характера ребер представлены на рис. 35.

Лопастная линия впервые наблюдалась при $v \sim 2,5$ мм, $t \sim 3$ мм (рис. 35, б). При этих размерах в области шва уже существует лопасть U^5 , и формула имеет вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^5U^3ID$. Однако в данном случае лопасть U^5 смещается на внутреннюю сторону (рис. 35, в), так как при соответствующих размерах ограниченная от боковой стороны стенка пупка еще отсутствует (рис. 35, в').

Далее лопастную линию удалось снять только при $v \sim 14$ мм, $t \sim 10$ мм, от чего, конечно, пострадала строгая индексировка лопастей. При этих размерах уже четко выражена стенка пупка, оформленная значительно раньше (рис. 35, г). В пределах этой стенки, как и в предыдущем случае (рис. 34, д—ж), располагается не сместившаяся лопасть (рис. 35, е'). В данном случае это, по-видимому, будет лопасть U^6 , возможно, в связи с ее более ранним заложением (ср. рис. 34, д и 35, в).

Такая интерпретация развития элементов лопастной линии приведет к следующей формуле ее при $v \sim 14$ мм, $t \sim 10$ мм: $(V_1V_1)UU^1U^2U^4(U^7) : U^6 : (U^8)U^5U^3ID$ ³⁰. Таким образом, правильный порядок смещения умбиликальных лопастей с четными индексами на внешнюю, а с нечетными — на внутреннюю сторону, как и в первом случае, нарушается, что связано с характером сечения раковины (появление обособленной от боковой стороны стенки пупка) и что, с нашей точки зрения, никоим образом не свидетельствует о новом роде и, вероятно, даже виде.

Изменение сечения оборотов в онтогенезе показано на рис. 34 и 35.

Характер внутренних оборотов форм, о которых идет речь, полностью отвечает таковым формы, описанной под названием *Graphoceras* sp. (табл. II, фиг. 11, 11a, рис. 33, стр. 56).

На рис. 34а³¹ видно, что при $v \sim 1$ мм, $t \sim 1,8$ мм на вентральной стороне имеется еще сравнительно глубокая вентральная бороздка с килем посередине. При $v \sim 1,4$ — $1,6$ мм; $t \sim 2$ мм эта бороздка значительно выполаживается (рис. 34, б) и, наконец, полностью исчезает: вентральная сторона становится слабо крышеобразной (почти плоской), увенчанной килем, развившимся на продолжении киля вентральной бороздки (рис. 34, в, в'). На более поздних оборотах внутренняя высота начинает преобладать над толщиной и, как уже указывалось, постепенно оформляется обособленная стенка пупка (рис. 34, г, д). Вентральная сторона становится более заметно крышеобразной (рис. 34, е, ж)³², а затем вновь начинает несколько уплощаться (рис. 34, з'). На боковых сторонах ранних оборотов, когда вентральная бороздка еще достаточно резко выражена, наблюдались вздутия, расположенные в месте перегиба (с углом около 100° , иногда 110°) слабо заметных штрихов, представляющих собой внутреннюю ветвь ребер взрослых экземпляров (рис. 34, а).

³⁰ Двузубчатая дорзальная лопасть наблюдалась в единственном случае (рис. 35, в) и то, возможно, в результате протравливания.

³¹ Форма, изображенная на табл. III, фиг. 4, 4a, 4b.

³² Уже отмечалось (стр. 57), что на стадии развития, представленной на рис. 34, е, ж, сечение и характер ребер описываемого экземпляра чрезвычайно близки к таковым формы, изображенной Бакменом под названием *Graphoceras? inclusum* S. Buckman (1887—1907, Suppl. табл. XV, фиг. 15—17).

На более поздних стадиях ³³ орнаментация представлена резко изгибающимися в своей внутренней ветви ребрами с углом изгиба, достигающим 100° (рис. 34, ϑ_1). При увеличении размеров раковины величина этого угла практически не меняется (рис. 34, ϑ — ϑ^x).

Изменения в онтогенезе поперечного сечения оборотов и характера ребристости формы, изображенной на табл. III, фиг. 1, 1a, ничем не отличаются от предыдущей, если не считать того, что они представлены менее полно (рис. 35, α^x — ϑ^x , ϑ^x). Обращает на себя внимание достаточно выпущенная вентральная сторона на жилой камере (рис. 35, ϑ^x).

РОД *DEPAOCERAS* S. BUCKMAN, 1902

Deraoceras? cf. *formosum* S. Buckman

Табл. II, фиг. 8, 8a

К этому виду условно отнесен экземпляр, часть раковины которого изображена на табл. II, фиг. 8, 8a. От вышеописанных видов, рассматривавшихся в рамках узких родов Бакмена — *Braunsina*, *Graphoceras* и *Platygraphoceras*, эта форма отличается несколько меньшим изгибом ребер на поздних оборотах. Собирающиеся на жилой камере в пучки ребра вместе с меньшим углом изгиба в их внутренней части в зрелой стадии (Buckman, 1887—1907, Suppl. табл. XXIX, фиг. 38) ³⁴ позволяют, как уже указывалось, условно сравнивать наш экземпляр с видом *Deraoceras formosum* S. Buckm. (1887—1907, табл. X, фиг. 1, 2).

Онтогенетическое развитие экземпляра, о котором идет речь, нами не изучалось.

На вентральной стороне молодых оборотов установлена бороздка, исчезающая в процессе развития (см. рис. 31 на стр. 53).

Итак, все изучавшиеся виды, с большей или меньшей долей условности отнесенные к родам *Braunsina* S. Buckman, 1902, *Graphoceras* S. Buckman, 1902, *Platygraphoceras* S. Buckman, 1902 и *Deraoceras* S. Buckman, 1902, характеризуются рядом постоянных признаков:

1) наличием вентральной бороздки с килем посередине на ранних стадиях развития ($\vartheta \sim 0,8$ —1 мм, $t \sim 1,2$ —1,8 мм); ее вы полаживанием ($\vartheta \sim 1,2$ —1,8 мм, $t \sim 2$ —2,2 мм) вплоть до полного исчезновения ($\vartheta \sim 2$ —2,5 мм, $t \sim 3$ мм) и формированием обычной крышеобразной вентральной стороны. Основные параметры оборотов (внутренняя высота — ϑ и толщина — t), при которых вентральная бороздка существует, затем вы полаживается и вентральная сторона становится крышеобразной, у представителей всех указанных родов примерно одни и те же;

2) все формы характеризуются одним и тем же углом (около 100°) ³⁵ в месте перегиба в пределах внутренней ветви ребер ³⁶;

3) чаще, чем у видов, относящихся к другим родам, на ранних оборотах наблюдались вздутия (буторки) на боковых сторонах;

4) умбиликальные лопасти U^2 и U^3 или U^3 и U^4 , U^4 и U^5 (последние два случая единичны) закладываются почти одновременно. У видов,

³³ Промежуточные стадии развития ребер наблюдать не удалось.

³⁴ На ранних оборотах, согласно Бакмену, представители этого рода имеют резкий изгиб внутренней ветви ребер, близкий к таковому видов, относящихся к родам *Braunsina*, *Graphoceras*, *Platygraphoceras* (S. Buckman, 1887—1907, стр. XVIII, фиг. 35, а, в).

³⁵ Отклонение до 110° , возможно, вызвано некоторым искажением при зарисовке.

³⁶ Представители рода *Deraoceras* характеризуются этой величиной угла только на ранних стадиях развития, что уже отмечалось выше.

отнесенных к роду *Platygraphoceras*, подобное явление не наблюдалось. И вообще это последнее положение требует проверки;

5) чаще, чем у представителей других графоцератид, наблюдается двураздельная спинная лопасть в онтогенезе.

Все перечисленные особенности, присущие формам, по своим внешним признакам, отвечающим видам родов *Braunsina*, *Graphoceras*, и в какой-то степени *Platygraphoceras* и *Depaoceras* (Buckman, 1887—1907, Suppl. стр. XCIX, XCV, XCIII, LXXVII), не случайны. С нашей точки зрения, они позволяют рассматривать эти формы как виды единого рода *Graphoceras*, а указанные рода — как синонимы последнего, что и сделано Аркеллом (Treatise on Invertebrate., 1957, стр. L 264).

Неизвестно, насколько устойчивым окажется отмеченное нами сочетание признаков для рода *Graphoceras* при испытании этого сочетания на большем материале, поэтому все сказанное относительно характерных признаков³⁷ рода *Graphoceras* следует рассматривать в качестве постановки вопроса.

РОД DARELLIA S. BUCKMAN, 1898³⁸

Darellia aff. *concinna* S. Buckman

Табл. V, фиг. 1, 2, 3, 3а

Формы из северокавказской коллекции отнесены к этому виду условно. Гладкая или почти гладкая жилая камера, характер поперечного сечения, а также сравнительно тонкие ребра как на внешних, так и на внутренних оборотах наших экземпляров (особенно изображенного на рис. 22) сближают их с *Darellia concinna* S. Buckman.

Однако рассматриваемые формы (особенно изображенные на фиг. 1 и фиг. 2) по сравнению с только что указанным видом имеют значительно более резкий изгиб в пределах внутренней ветви ребер и тенденцию некоторых из них к объединению в пучки. По только что названным признакам, а также ширине пупка формы, о которых идет речь, стоят ближе к виду *Darellia lenis* S. Buckman (Buckman, 1887—1907, табл. VII фиг. 5, 6), но отличаются от последнего вида отсутствием сравнительно грубых ребер на внутренних оборотах.

По ширине пупка они, пожалуй, также близки к *Darellina planaris* S. Buckman³⁸, но судя по изображению (Buckman, 1887—1907, Suppl. табл. XVII, фиг. 22—24), на ранних оборотах этого вида имеются отдельные достаточно грубые ребра, чего не наблюдается у наших экземпляров.

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения и ребер в онтогенезе представлены на рис. 36.

При $v \sim 2$ мм, $t \sim 2,5$ мм закладывается лопасть U^4 (рис. 36, в); при $v \sim 3,5$ —4 мм, $t \sim 3$ —3,5 мм уже существует лопасть U^5 и намечается лопасть U^6 (рис. 36, д); при $v \sim 6$ мм, $t \sim 5$ мм на обособливающейся стенке пупка наблюдается лопасть U^7 (рис. 36, е). На более поздних стадиях развития лопастную линию снять не удалось. Образование лопастей более высокого порядка не наблюдалось.

Так как стенка пупка возникает на довольно поздних стадиях развития (рис. 36, е), то смещение умбрикальных лопастей идет обыч-

³⁷ За исключением характера изгиба рёбер, подчеркивавшегося самим автором рода.

³⁸ Не имея сравнительного материала, мы вслед за Аркеллом (Treatise on Invertebrate., 1957, стр. L 264) рассматриваем *Reynesia*, *Darellina*, *Braunsella*, *Hugia*, S. Buckman как синонимы рода *Darellia*.

ным порядком: лопасти с четным индексом смещаются на внешнюю сторону, с нечетным — на внутреннюю; лопасть U^7 остается в пределах возникшей стенки пупка (рис. 36, е).

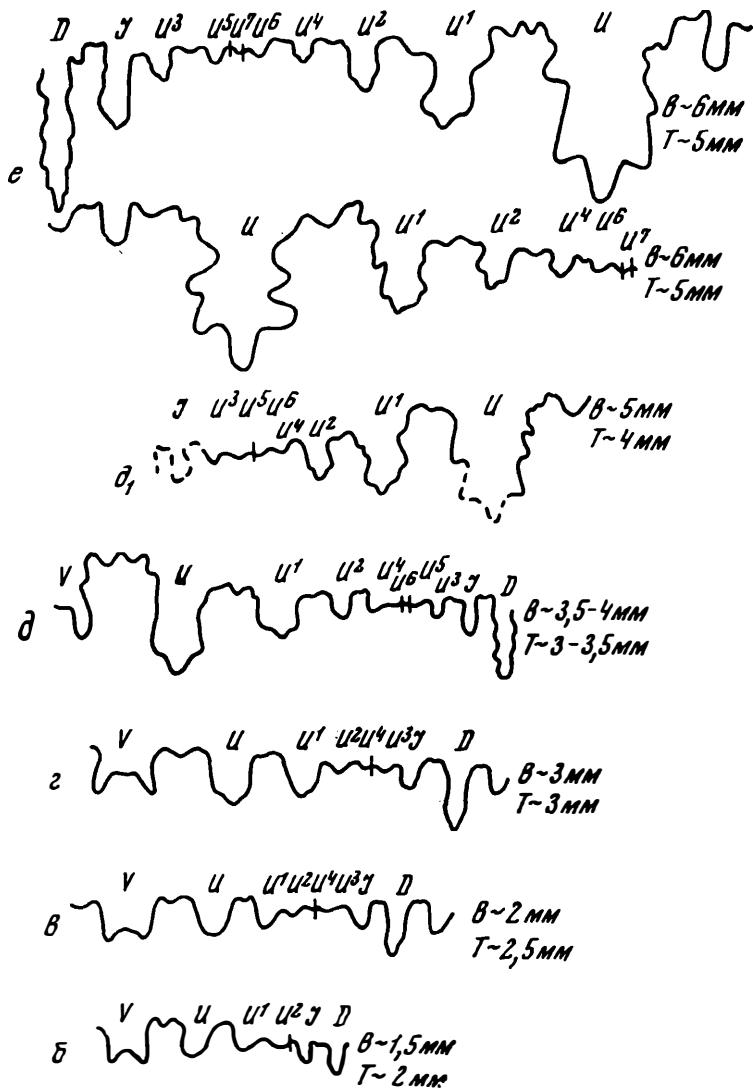


Рис. 36. *Darellia aff. concinna* S. Buckm. Обр. 2147/Д. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (б — е — ув. ~9—10 раз)

Двузубчатость дорзальной лопасти в процессе онтогенеза не наблюдалась. Формула лопастной линии при $\vartheta \sim 6$ мм, $t \sim 5$ мм имеет вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^4U^6U^7U^5U^3JD$.

Изменение поперечного сечения можно наблюдать на рис. 36, a^x — z^o . При внутренней высоте 0,5—1 мм толщина превышает ее вдвое (рис. 36, a^x); при $v \sim 2$ мм, $t \sim 2,5$ мм впервые наблюдался киль³⁹. При

³⁹ Возможно, ранее не был замечен.

толщине около 3 мм внутренняя высота достигает тех же размеров, а затем превышает их (рис. 36, $g-z^o$). Как уже указывалось, обособленная стенка пупка замечена впервые при $v \sim 6 \text{ мм}$, $t \sim 5 \text{ мм}$ (рис. 36, e).

В отличие от всех ранее описывавшихся форм у вида, о котором идет речь, при $D \sim 3 \text{ мм}$ в начале оборота видны прямые, слабовыраженные ребра, которые, не изгибаясь, пересекают вентральную сторону (рис. 36, a^x, b). При этом же диаметре в конце оборота наблюдаются слабо изгибающиеся ребра с углом в месте перегиба около 140° . Эти ребра представляют собой внутренние ветви ребер взрослого экземпляра: их изгиб выпуклостью обращен вперед.

При $v \sim 3 \text{ мм}$, $t \sim 3 \text{ мм}$ уже хорошо развиты внешние части (ветви) ребер.

Угол изгиба в пределах внутренней ветви становится несколько круче, достигая 130 — 120° (рис. 36, e). Эта величина угла в общем продолжает сохраняться и на несколько более поздних оборотах (рис. 36, d, e). При $v \sim 7,5 \text{ мм}$, $t \sim 5,5 \text{ мм}$ она достигает уже 100° (рис. 36, $ж^x$). А на жилой камере при $v \sim 8 \text{ мм}$, $t \sim 6 \text{ мм}$ угол приближается к 90° .

Таким образом, в процессе онтогенеза угол изгиба в пределах внутренней ветви ребер постепенно становится все более и более крутым. Дополнительные ребра были впервые замечены при $v \sim 7,5 \text{ мм}$, $t \sim 5,5 \text{ мм}$ (рис. 36, $ж^x$).

Darellia? walkeri S. Buckman

Табл. V, фиг. 4, 4a, 5, 5a, 6, 7, 7a, 8, 9, 10, 11

Частота ребер, резко выраженная их внешняя ветвь, слабо вогнутая внутренняя часть боковых сторон, почти плоская вентральная сторона на жилой камере сближают наши формы с *Toxolioceras walkeri* S. Buckm. (Buckman, 1887—1907, Suppl., табл. XVIII, фиг. 1). Однако у имеющихся в нашем распоряжении экземпляров, сравнительно небольших размеров, боковые ребра на последнем обороте характеризуются несколько большим изгибом в пределах внутренней ветви ребер, чем это свойственно крупным представителям рода *Toxolioceras* (Buckman 1887—1907, Suppl. табл. XVIII, фиг. 1—3). Кроме того, северокавказские экземпляры отличаются сравнительно умеренным килем, в то время, как автор рода *Toxolioceras* Бакмен считал грубый высокий киль принадлежностью пред-

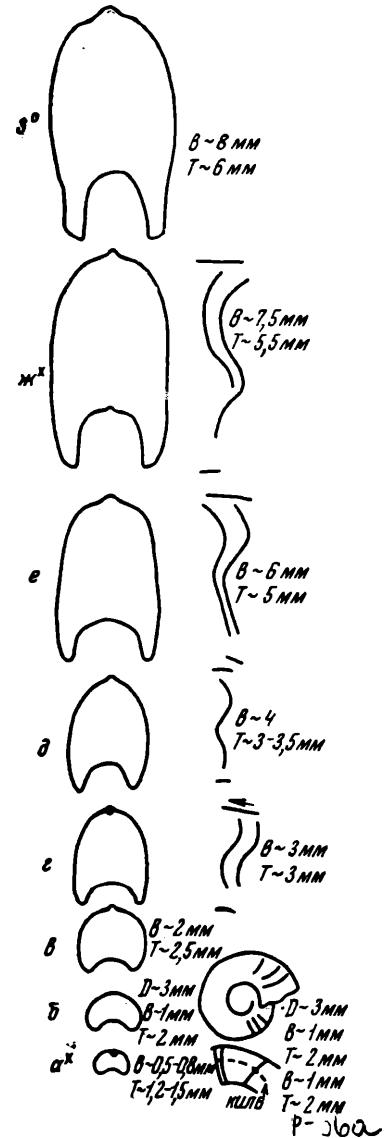


Рис. 36 (продолж.) *Darellia?*
aff. *concinna* S. Buckm. Обр.
2147/Д. Р. Дагестан; район
с. Ирганай (a^x — d ув. \sim
 $\sim 3,3$ — 4 раза, e — $з^o$ —ув.
 $\sim 2,7$ раза)

ставителей этого рода, отличающей их от видов рода *Darellia* (Букстап, 1887—1907, Suppl., стр. CXXVI).

Наши исследования не коснулись крупных форм. Мы допускаем, что различия в признаках, о которых только что шла речь, связаны с раз-

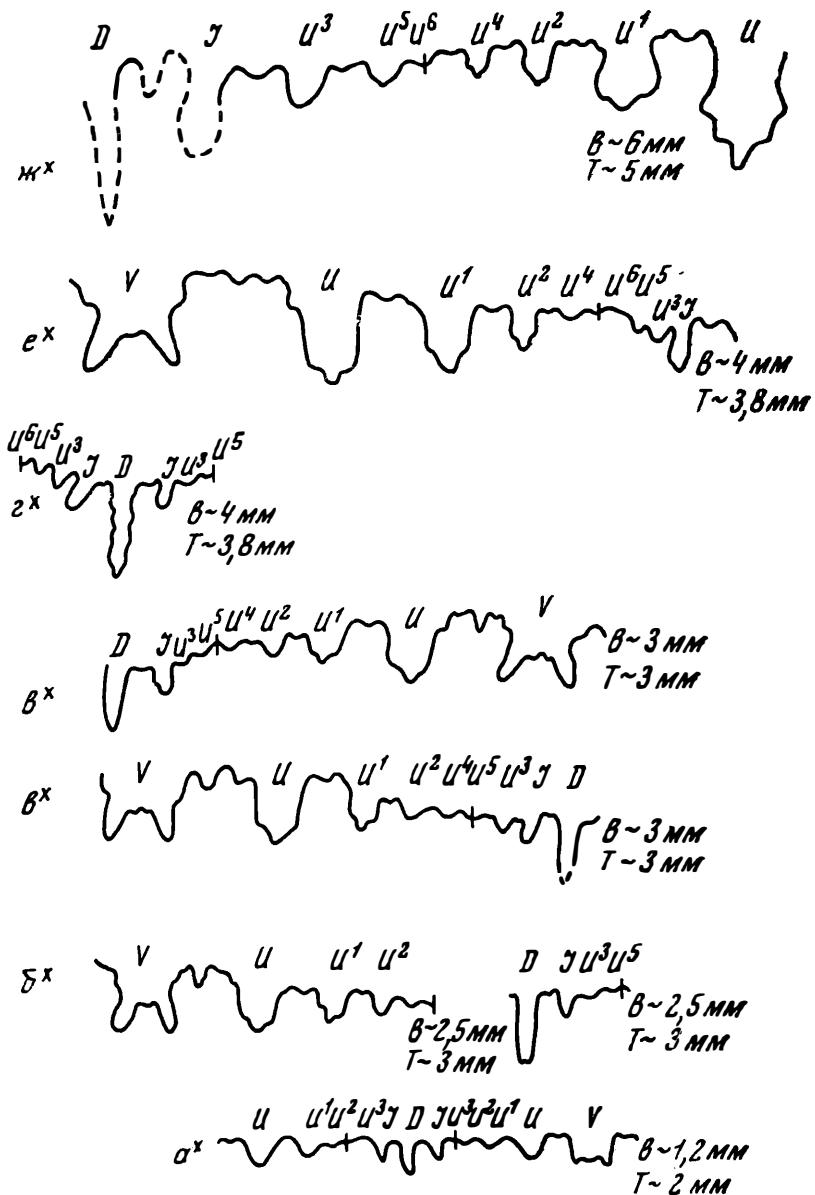


Рис. 37. *Darellia?* aff. *walkeri* S. Букст. Обр. 2147/Дк. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса? (a^x — $ж^x$ — ув. ~ 9 — 10 раз)

личными стадиями роста представителей вида *walkeri* (сравнительно мелкие формы из нашей коллекции и крупные формы, изображенные в работе Бакмена), который мы относим к роду *Darellia*.

Онтогенетические изменения в строении раковины рассматриваемых форм аналогичны таковым у экземпляров, отнесенных нами к виду

Darellia aff. *concinna* Buckm. Интересно, что Бакмен при характеристике рода *Toxolioceras*, указывал его отличия только от рода *Darellia* и рода *Hyperlioceras*, считая, по-видимому, все три рода близкими.

Шпиглер (Spiegler, 1966, стр. 85) идет по этому пути дальше: вид *Darellia concinna* S. Buckm. этот исследователь рассматривает в со-

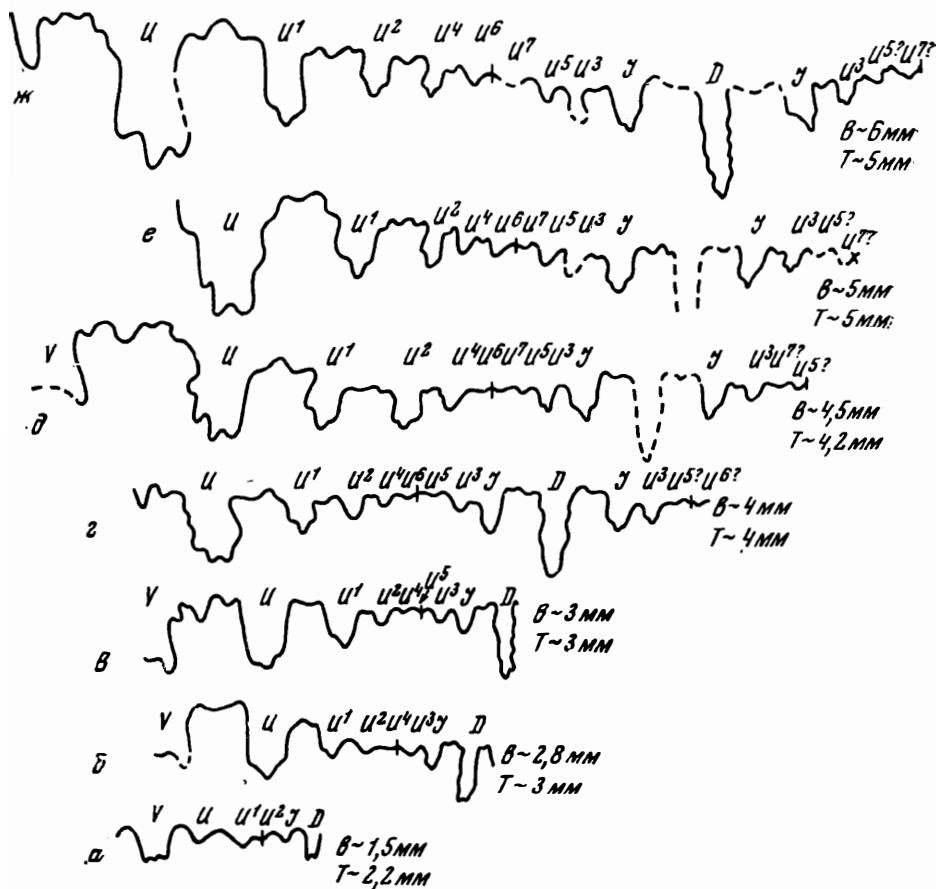


Рис. 38. *Darellia walkeri* S. Buckm. Обр. 2147/Дб, 2147/Дм. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса? (a — ж — ув. ~3,3—4 раза)

ставе широко понимаемого им вида *walkeri*, относя последний к роду *Oedania*.

На основе нашего материала нам кажется возможным понимание *Darellia concinna* S. Buckm. и *Toxolioceras walkeri* S. Buckm. в составе разных видов одного рода *Darellia* S. Buckm., если, конечно, изменения в онтогенезе типовых видов Бакмена окажутся сходными с нашими.

Онтогенетическое развитие исследовалось у нескольких экземпляров⁴⁰; в работе приведены результаты изучения только трех из них.

Некоторые стадии развития лопастной линии представлены на рис. 37, a^x—ж^x, 38, a—ж и 39, a—д.

Наиболее раннее заложение лопасти *U*³ наблюдалось при *B* ~ 1,2 мм,

⁴⁰ Сфотографированы формы, аналогичные изучавшимся в онтогенезе.

$7 \sim 2$ мм (рис. 37, a^x); в двух других случаях при этих размерах лопасть U^3 еще отсутствует (рис. 38, a и 39, b). В дальнейшем у формы, лопастная линия которой изображена на рис. 37, заложение одноименных лопастей происходит несколько раньше, чем у двух⁴¹ других форм (рис. 38 и 39).

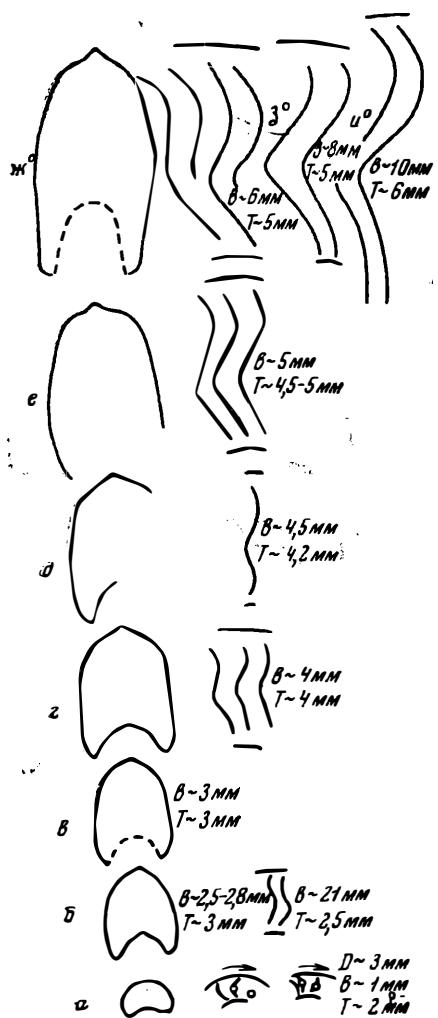


Рис. 38 (продолж.) *Darellaia? walkeri* S. Vickm. Обр. 2147/Дб, 2147/Дм. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байона? ($a - ж$ — ув. $\sim 3,3-4$ раза)

Таким образом, формула лопастной линии при $8 \sim 6$ мм, $t \sim 5$ мм имеет вид: 1) (V_1V_1) $UU^1U^2U^4U^6U^5U^3ID$ (рис. 37, $ж^x$), 2) (V_1V_1) $UU^1U^2U^4U^6:U^7:U^5U^3ID$ (рис. 38, $ж$)⁴² и, наконец, при $8 \sim 5$ мм, $t \sim 4$ мм: 3) (V_1V_1) $UU^1U^2U^4U^6:U^7:U^5U^3ID$ (рис. 39, $д$).

⁴¹ На рис. 38 более ранние стадии развития изучены на одном экземпляре, а более поздние на другом — одного и того же вида.

⁴² Умбрикальная лопасть U^7 заложивается раньше: при размерах $8 \sim 4$ мм, $t \sim 4$ мм (рис. 38, $г$).

Так, лопасть U^4 уже существует, а лопасть U^5 заложивается у первого из названных экземпляров при $8 \sim 2,5$ мм, $t \sim 3$ мм (рис. 37, $б^x$), а у двух последних заложение лопасти U^5 происходит несколько позже при $8 \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм (рис. 38, $в$ и 39, $г$). Лопасть U^6 заложивается у всех трех исследованных форм примерно одновременно при $8 \sim 4$ мм, $t \sim 3,8-4$ мм (рис. 37, $г^x$, $ж^x$; 38, $г$).

У формы, лопастная линия которой изображена на фиг. 37, при $8 \sim 6$ мм, $t \sim 5$ мм заложения лопастей более высокого порядка не наблюдалось (рис. 37, $ж^x$, $ж^x$). У форм, развитие лопастной линии которых изображено на рис. 38, при $8 \sim 4,5$ мм, $t \sim 4,2$ мм в области пупка намечается лопасть U^7 . На рис. 39, $д$ видно, что умбрикальная лопасть с этим индексом заложивается при $8 \sim 5$ мм, $t \sim 4$ мм. Лопасть U^7 остается недоразвитой и заложение лопастей более высокого порядка у обеих форм вплоть до жилой камеры не наблюдалось (рис. 38, $ж$ и 39, $д$). На рис. 39, $д$ видно, что недоразвитая лопасть U^7 располагается в пределах слабо выраженной стенки пупка.

Умбрикальные лопасти с четными индексами смещаются на внешнюю сторону, а с нечетными — на внутреннюю. Как это видно на рис. 38, $а-ж^x$ и 39, $а-е^x$, более или менее ясно выраженная стенка пупка оформляется на жилой камере или непосредственно перед ней, с чем и связано такое правильное смещение лопастей с четными и нечетными индексами.

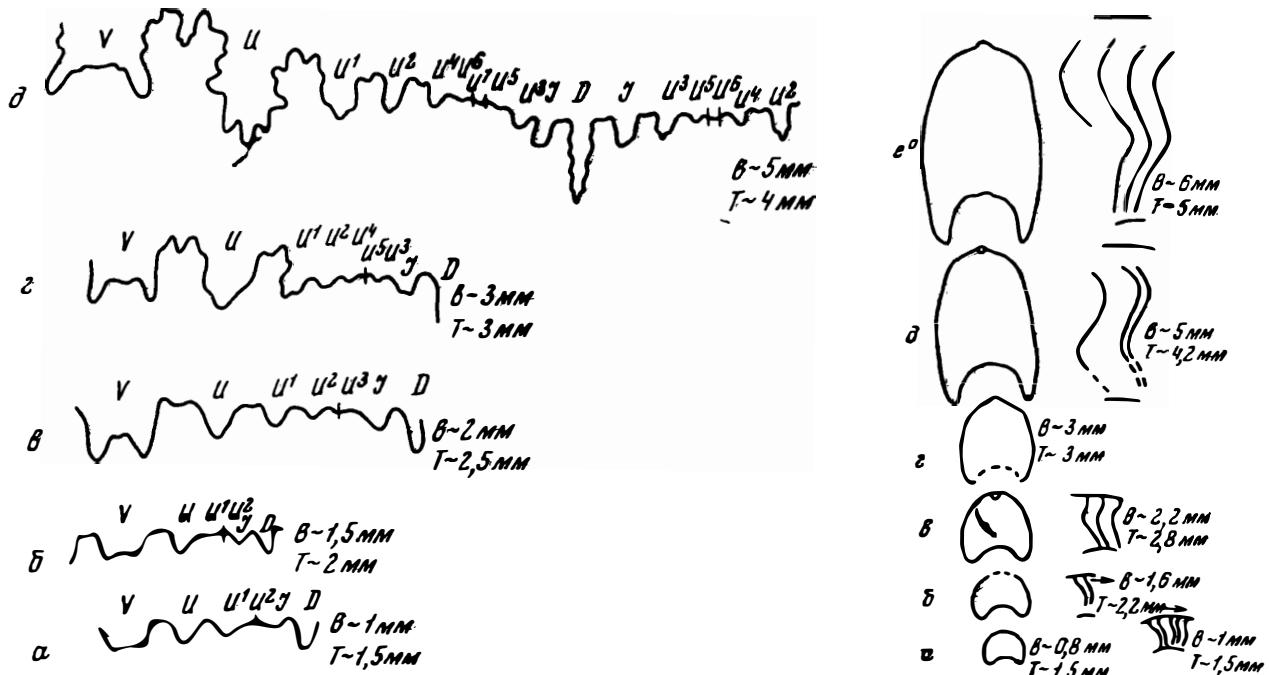


Рис. 39. *Darellia? walkeri* S. Buckm. Обр. 2147Е/а. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (а — г — ув. ~9—10 раз; δ — ув. ~4 раза. а — e° — ув. ~3,3—4 раза)

В онтогенезе наблюдалась двузубчатая дорзальная лопасть (рис. 37, b^x , 38, a , b ; 39, a), которая затем превращается в однозубчатую (рис. 37, v^x — $ж^x$; 38, v — $ж$; 39, b — $д$). Интересно также отметить, что у ряда экземпляров на некоторых стадиях развития лопастной линии наблюдается несколько более раннее заложение отдельных умбрикальных лопастей⁴³ (рис. 37, g^x , e^x ; 39, $д$).

Из других особенностей лопастной линии отметим, что не всегда у одного и того же экземпляра внутренняя часть линии направлена строго по радиусу (например, рис. 37, g^x , e^x , 39, $д$).

Изменение поперечного сечения в онтогенезе представлено на рис. 38, a — $ж^o$ и 39, a — $е^o$. На наиболее молодых из наблюдавшихся стадий развития поперечного сечения толщина оборота примерно в два раза превышает внутреннюю высоту (рис. 38, a ; 39, a). При толщине около 3 мм внутренняя высота достигает той же величины (рис. 38, $в$; 39, $г$), а затем превышает ее (рис. 38, $д$ — $ж^o$; 39, $д$, $е^o$).

Как уже отмечалось, наклонная стенка пупка развивается поздно: непосредственно перед жилой камерой или на жилой камере (рис. 38, $ж^o$ и 39, $е^o$).

Изменение ребер в онтогенезе рассматриваемых форм сходно с таковым вида, описанного под названием *Darellia aff. concinna* S. Buckm., что уже отмечалось ранее.

При $в \sim 1$ мм, $т \sim 2$ мм в единственном случае на боковых сторонах были замечены слабо изгибающиеся ребра с более четко выраженной внутренней ветвью (рис. 38, a ; 39, a). Угол в месте перегиба внутренней ветви достигает 130—140°, на некоторых ребрах 120° и даже 150°. Иногда в месте указанного перегиба заметны бугорки или вздутия (рис. 38, a).

В дальнейшем угол перегиба в пределах внутренней части ребер становится круче. При $в \sim 5$ мм, $т \sim 4,5$ —5 мм большинство ребер имеет угол во внутренней части $\sim 120^o$ (рис. 38, $е$; 39, $д$), а при $в \sim 6$ мм, $т \sim 5$ мм, уже на жилой камере величина указанного угла у различных ребер достигает 120—110° и даже 100° (рис. 38, $ж^o$ — $и^o$; 39, $е^o$). Таким образом, ребра постепенно приобретают облик, близкий к таковому у видов рода *Graphoceras*⁴⁴.

Но у этих последних соответствующий угол изгиба в пределах внутренней ветви ребер наблюдается уже на самых ранних стадиях развития, в то время как у форм, рассматриваемых нами в составе рода *Darellia*, приобретается в процессе онтогенеза.

Darellia? hiltermanni Alth.⁴⁵

Табл. V, фиг. 14, 14а, 15, 16, 16а, 16б

Из всех известных нам по литературе видов имеющиеся в нашем распоряжении формы очень близки (вероятно, аналогичны) к изображенным и описанным Альтгофом под названием *Ludwigia decipiens hiltermanni* Alth. (Althoff, 1940, стр. 34, табл. VI, фиг. 4—7), а также к описанным и изображенным Шпиглером под названием *Oedania delicata* S. Buckm. (Spiegler, 1986, стр. 87, табл. VIII, фиг. 7—8). Указанный подвид из работы Альтгофа Шпиглер рассматривает в составе вида *Oedania delicata* S. Buckm.

⁴³ Этот факт требует проверки на более обширном материале.

⁴⁴ В объеме, принимаемом Аркеллом (Treatise on Invertebrates, 1957, стр. L 264), за исключением рода *Ludwigella*, о чем см. в разд. «Выводы».

⁴⁵ Этот вид встречен только в Дагестане.

Однако, как нам кажется, *Oedania delicata* S. Buckman (Buckman, 1887—1907, Suppl., табл. XXI, фиг. 10—12) настолько существенно отличается от форм, отнесенных к этому виду Шпиглером (Spiegler, 1966, стр. 87, табл. VIII, фиг. 7—8), что вряд ли правильно рассматривать эти последние в составе указанного вида. Нам представляется, что мы имеем здесь дело с другим видом, для которого следует сохранить название *hiltermanni* Alth.

Вопрос родовой принадлежности этого вида является сложным. Онтогенетические изменения форм, относимых нами к этому виду, близки к таковым форм, рассматриваемых нами в составе рода *Darellia*. Условно мы понимаем рассматриваемый вид в составе этого рода. Гладкая жилая камера форм, о которых идет речь, как будто, свидетельствует также в пользу этого рода.

Раковина с умеренно объемлющими оборотами: последний оборот перекрывает предыдущий примерно от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ на ранних оборотах, а затем до $\frac{2}{3}$ на последнем обороте. Боковые стороны в своей внешней части очень слабо выпуклы, во внутренней — около края пупка слабо вогнуты. Вентральная поверхность с невысоким килем посередине, на ранних оборотах слабо крышеобразна, на жилой камере уплощена; соответственно на ранних оборотах переход боковых сторон в вентральную плавный, а на поздних наблюдается, хотя и не резкий, внешний перегиб. Наклоненная под большим углом слабо выраженная стена пупка появляется только на жилой камере.

$$Д = 16 \text{ мм (100)} — 13 \text{ мм (100)};$$

$$П = 5 \text{ мм (31)} — 3 \text{ мм (23)};$$

$$В = 7 \text{ мм (43)} — 6 \text{ мм (46)};$$

$$в = 6 \text{ мм (37)} — 5 \text{ мм (38)};$$

$$т = 4,5 \text{ мм (28)} — 4 \text{ мм (25)}.$$

Скульптура представлена частыми слабо выраженнымми ребрами. Ребра яснее выражены на внешней большей части раковины, на ее внутренней вогнутой части они ослаблены до штрихов. Ребра исчезают у внешнего перегиба. Промежутки между ребрами несколько шире самих ребер. Ребра переходят на внешнюю сторону и пересекают киль; иногда ребра собираются в слабо заметные пучки.

Сравнения. По размерам и общему характеру орнаментаций на последнем обороте описываемые формы несколько напоминают некоторые экземпляры, описанные в этой работе под названием *Braunsina fastigata* S. Buckman, но отличаются, как будет видно из дальнейшего описания, онтогенетическим развитием.

Местонахождение. Центральный Дагестан.

Распространение. Основание байосского яруса (?) Дагестана, верхняя часть верхнего аалена — нижний байос ФРГ (Spiegler, 1966, стр. 89, 98).

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения оборотов и характера ребер представлены на рис. 40 и 41. Лопасть U^3 закладывается сравнительно рано: при $в \sim 1 \text{ мм}$, $т \sim 2 \text{ мм}$ (рис. 40, а); при $в \sim 2,5 \text{ мм}$; $т \sim 3 \text{ мм}$ возникает лопасть U^4 (рис. 40, в); при $в \sim 3 \text{ мм}$, $т \sim 3 \text{ мм}$ появляется лопасть U^5 (рис. 40, г), и, наконец, перед самой жилой камерой на шве намечается остающаяся недоразвитой лопасть U^6 (рис. 40, д).

Так как стена пупка практически не обособлена от боковых сторон, а высота оборотов нарастает постепенно, умбрикальные лопасти сменяются попаременно на внешнюю и внутреннюю сторону, и при $в \sim 4 \text{ мм}$, $т \sim 3 \text{ мм}$ формула лопастной линии имеет вид $(V_1 V_1) U U^1 U^2 U^4 (U^6) U^5 U^3 ID$.

В онтогенезе наблюдалась стадия двузубчатой дорзальной лопасти (рис. 40, в), которая затем становится однозубчатой (рис. 40, д).

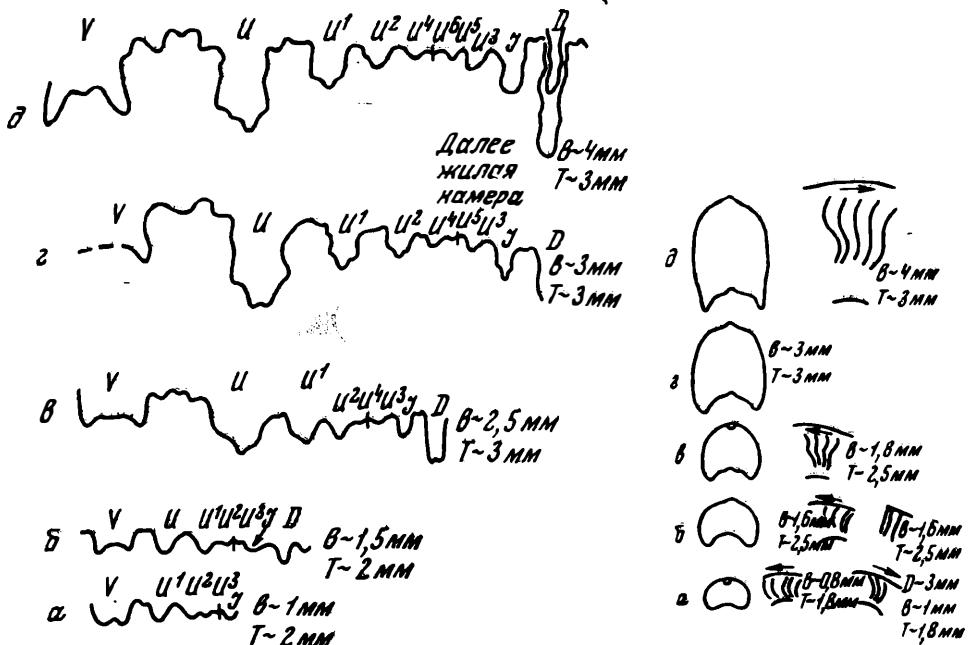


Рис. 40. *Darelia? hiltermanni* Alth. Обр. 2151 I. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса? (а — д — ув. \sim 10—11 раз; а — д — ув. \sim 3,3—4 раза)

Изменение характера сечения и ребер изучалось на двух экземплярах (рис. 40, 41). Толщина наиболее ранних из наблюдавшихся оборотов примерно в два раза превышает внутреннюю высоту (рис. 40, а). Примерно при $v \sim 3$ мм эти величины уравниваются, а затем внутренняя высота начинает превышать толщину. Как уже указывалось, вертикальная стенка пупка не развивается.

На ранних стадиях развития при $D = 3$ мм, $v \sim 0,8—1$ мм, $t \sim 1,8—2$ мм на боковых сторонах наблюдаются слабо изгибающиеся ребра, являющиеся внутренней частью ребер взрослых экземпляров: их изгиб выпуклостью обращен вперед. Угол в месте перегиба достигает $130—140^\circ$ (рис. 40, а). При $v \sim 1,6$ мм, $t \sim 2,5$ мм характер ребристости не меняется, но угол в месте перегиба становится несколько круче — достигает $130—120^\circ$ (рис. 40, б); при этих размерах было замечено, что ребра проходят через центральную сторону не прерываясь и не изгибаюсь (рис. 41, б^х начало оборота; рис. 40, б).

При $v \sim 1,8—2$ мм, $t \sim 1,8$ мм хорошо развита внешняя часть с изгибом,

Рис. 41. *Darelia? hiltermanni* Alth. Обр. 2151. Дагестан; район с. Араканы. Основание байоса? (б^х — д^х — ув. \sim 3,3—4 раза)

баясь (рис. 41, б^х начало оборота; рис. 40, б).

выпуклостью обращенным назад. Угол в месте перегиба ребер в пределах внутренней части достигает 120—130° и более (рис. 40, в; 41, в^х). У одного из экземпляров на отдельном участке оборота было замечено, что эти ребра пересекают центральную сторону, резко изгинаясь вперед (рис. 41, в^х). В дальнейшем на боковых сторонах появляются дополнительные ребра; последние впервые были замечены при $v \sim 4$ мм, $t \sim 3$ мм (рис. 41, д^х). Угол в месте перегиба ребер в пределах внутренней части остается равным 120—130° вплоть до жилой камеры. Таким образом, у рассматриваемой формы этот угол в процессе онтогенеза становится лишь незначительно крученым.

РОД *HYPERLIOCERAS* S. BUCKMAN, 1889

Hyperlioceras aff. *discitiforme* S. Buckm.

Табл. V, фиг. 12, 13, 13а

В коллекции оказалось несколько форм, по внешним признакам последнего оборота раковины в значительной степени отвечающих этому виду Бакмена (Buckman 1887—1907, табл. XVI, фиг. 12, 13).

Некоторые стадии развития лопастной линии, поперечного сечения оборотов и характера ребер представлены на рис. 42 (стр. 74).

Наиболее ранняя из наблюдавшихся стадий развития лопастной линии изображена на рис. 42, в, на котором видно, что при $v \sim 2,5$ мм, $t \sim 3$ мм закладывается умбрикальная лопасть U^4 . При $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм закладывается лопасть U^5 , располагающаяся в пределах формирующейся стенки пупка (рис. 42, г). Более позднюю стадию развития лопастной линии удалось наблюдать и зарисовать только при $v \sim 9$ мм, $t \sim 7$ мм, и, естественно, индексация вновь возникших на пропущенном отрезке оборота лопастей является условной, а некоторые лопасти не поддаются индексации вообще. По некоторой аналогии с ранее описанными видами из других родов⁴⁶ лопасть, располагающаяся в пределах стенки пупка при $v \sim 9$ мм, $t \sim 7$ мм, рассматриваем как лопасть U^5 (рис. 42, д)⁴⁷, отдавая себе отчет в слабой аргументации такой трактовки развития лопастной линии данного вида. Формула лопастной линии с уверенностью может быть записана только при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм: $(V_1V_1)UU^1U^2U^4 : U^5 : U^3I(D_1D_1)$. Как следует из этой формулы, дорзальная лопасть в онтогенезе проходит стадию двузубчатой (рис. 42, г), затем, сменяясь, однозубчатой; последняя на рис. 42, д не изображена.

На рис. 42, г видно, что иногда внутренняя часть лопастной линии направлена не по радиусу.

Онтогенетические изменения поперечного сечения оборотов и характера ребер отражены на рис. 42. На ранних стадиях развития толщина оборота примерно в два раза превышает внутреннюю высоту (рис. 42, а^х, б^х). Затем последняя нарастает несколько быстрее первой; эти величины почти уравниваются при $t \sim 3$ мм (рис. 42, г). Уже при $v \sim 2,8$ мм, $t \sim 3$ мм намечается уплощенная (слабо крышеобразная) центральная сторона (рис. 42, г). При этих размерах или несколько ранее формируется четко выраженная стенка пупка. Близ жилой камеры

⁴⁶ Например, вид *Ludwigia murchisonae* Sow., лопастная линия которого характеризуется тем, что лопасть U^4 остается в пределах возникшей стенки пупка (рис. 16, в — д).

⁴⁷ Лопастная линия, изображенная на этом рисунке, снята на участке перед самой жилой камерой, а сечение (рис. 42, д) снято уже с жилой камеры.

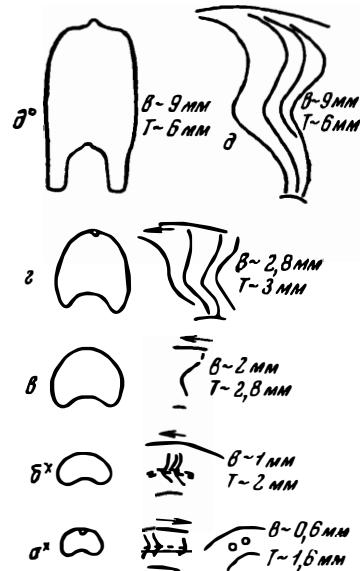
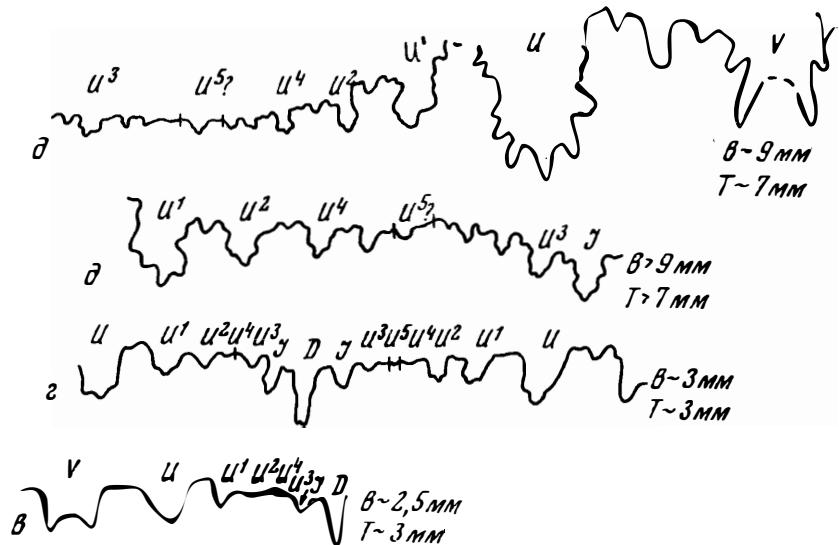


Рис. 42. *Hyperlioceras aff. discitiforme* S. Buckm. Обр. 2147Г. Дагестан; район с. Ирганай. Основание байоса?
(♂, ♀ — ув. ~9—10 раз; ♂ — ув. ~4—5 раз; ♂° — г — ув. 3,3—4 раза; ♂° — ув. ~2 раза)

ры и в ее пределах поперечное сечение приобретает типичный для представителей рода *Hyperlioceras* вид с резко уплощенной вентральной стороной, высоким четко выраженным килем, плоскими боковыми сторонами, легкой вогнутостью их внутренней части и почти отвесными стенками пупка (рис. 42, δ^o).

На ранних стадиях развития при $v \sim 0,6$ мм, $t \sim 1,6$ мм орнаментация представлена бугорками (или вздутиями); ребра на этой стадии не были замечены совсем (рис. 42, a^x). Примерно при этих размерах вздутия исчезают, в середине боковых сторон появляется концентрическая еле заметная бороздка, напоминающая бороздку на боковых сторонах взрослых экземпляров *Hildoceras bifrons* Brug. Появляющиеся одновременно ребра, представленные на основной части боковых сторон своими внутренними ветвями, резко изгибаются в пределах бороздки; угол в месте перегиба достигает примерно $100-110^\circ$, в единичных случаях 120° (рис. 42, a^x , b^x).

При $v \sim 2$ мм, $t \sim 2,8$ мм концентрическая бороздка уже не наблюдается, ребра все еще представлены в основном своей внутренней частью, с углом в месте перегиба около 110° (рис. 42, v). На следующей стадии ($v \sim 2,8$ мм, $t \sim 3$ мм) сравнительно хорошо представлены и внешние ветви ребер. Угол перегиба в пределах внутренних ветвей достигает 110° (рис. 42, v , g)⁴⁸. Близ жилой камеры величина указанного угла сохраняется ($100-110^\circ$), причем в полную меру развиваются внешние ветви ребер (рис. 42, δ^o).

Lopadoceras aff. arcuatum S. Buckman

Описываемые формы по особенностям строения раковины, в частности общему характеру ребристости и особенно радиусу⁴⁹, очень близки экземпляру, изображеному Бакменом (1887—1907, Suppl., табл. XXI, фиг. 19—21) под названием *Lopadoceras arcuatum* S. Buckman. Отличительной особенностью описываемого образца является резко уплощенная вентральная сторона, а у вида Бакмена *Lopadoceras arcuatum* она крышеобразна. В то же время экземпляр, о котором идет речь, имеет некоторые черты сходства с описанным нами под названием *Hyperlioceras aff. aiscitiforme* S. Buckm. (табл. V, фиг. 12, 13). Аркелл (Treatise on Invertebrate., 1957, стр. L264) род *Lopadoceras* S. Buckman рассматривает в составе рода *Hyperlioceras*, что, вероятно, оправдано.

Некоторые стадии развития лопастной линии, сечения оборотов и характера ребер представлены на рис. 43 (стр. 76, 77).

Наиболее раннюю стадию удалось наблюдать только при $v \sim 1,5-2$ мм, $t \sim 2-2,5$ мм; при этих размерах уже существует лопасть U^2 и закладывается лопасть U^3 (рис. 43, a). Интересно отметить, что лопастная линия вида, о котором идет речь, на этой стадии в общих чертах напоминает (особенно в части, прилегающей к пупковому шву) лопастную линию *Hildoceras* spp. при таких же или несколько больших размерах (см. рис. 3, d ; рис. 4, b); впрочем, так же как и линии *Grammoceras thouarsense* d'Orb.⁵⁰ (рис. 7, v). При $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм, так

⁴⁸ На этом рисунке были отмечены ребра с углом изгиба в пределах внутренней части около 120° и даже 130° — вероятно, такой большой угол получился за счет искажения при зарисовке.

⁴⁹ См. разд. «Терминология».

⁵⁰ Речь в данном случае не идет о дорзальной лопасти, двураздельной у представителей родов *Hildoceras* и *Grammoceras*.

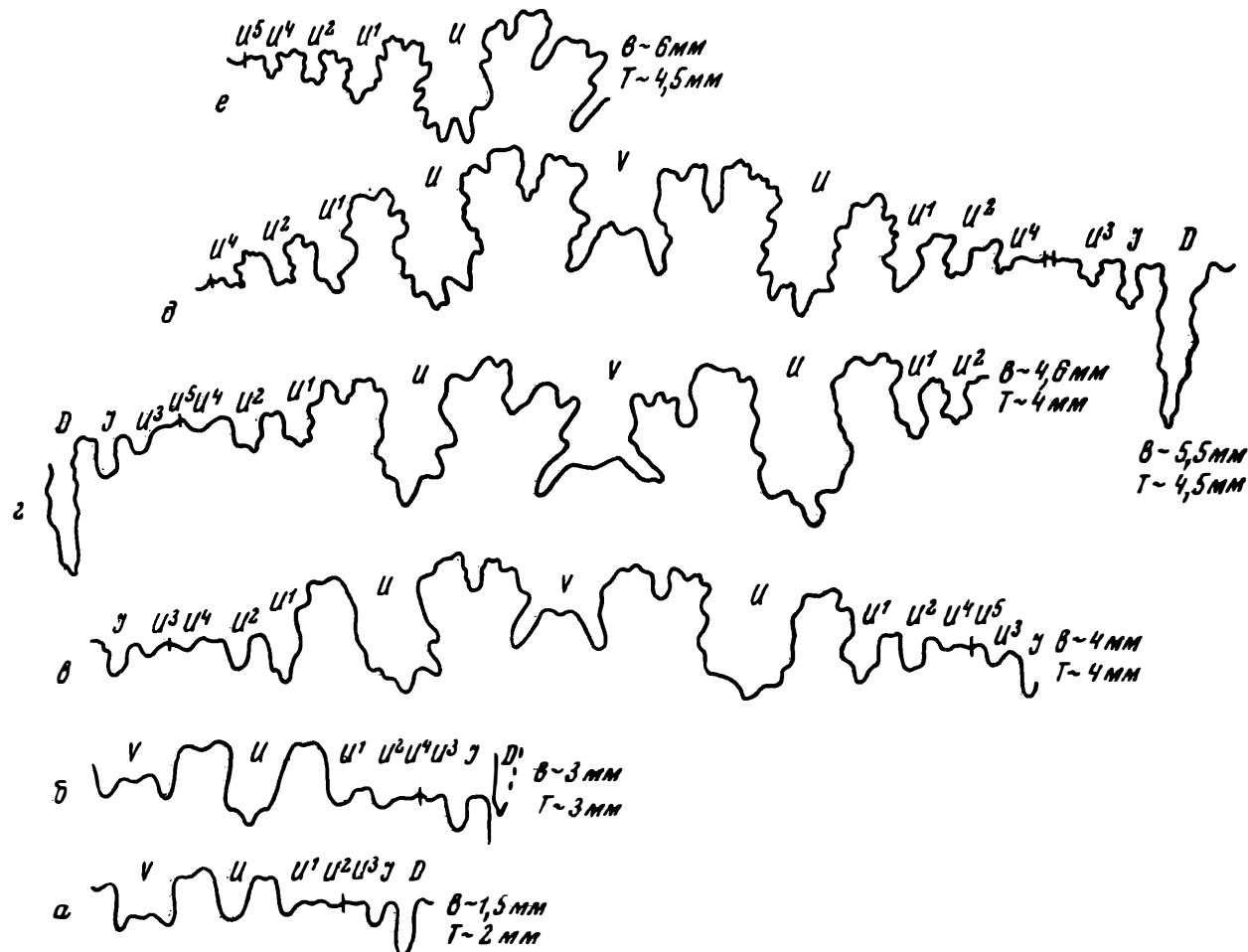


Рис. 43. *Lopadoceras aff. arcuatum* S. Buckm. Обр. 124б. Дагестан; район с. Кумух. Основание байоса?
 (а – г – ув. ~ 9 – 10 раз, δ , e – ув. ~ 7 раз)

же как и у *Hyperlioceras aff. discitiforme* S. Buckm.⁵¹, закладывается лопасть U^4 (рис. 43, б).

При $v \sim 4$ мм, $t \sim 4$ мм в левой части линии новых лопастей не закладывается, а в правой — намечается лопасть U^5 (рис. 43, в). Подобное соотношение у *Hyperlioceras aff. discitiforme* наблюдается на более ранней стадии — при $v \sim 3$ мм, $t \sim 4$ мм.

При $v \sim 4,6$ мм, $t \sim 4$ мм U^5 закладывается и в левой части линии (рис. 43, г). U^6 намечается при $v \sim 5,5$ мм, $t \sim 4,5$ мм (рис. 43, д). При $v \sim 6$ мм, $t \sim 4,5$ мм образования новых элементов лопастной линии не наблюдалось.

Изменения поперечного сечения представлены на рис. 43, а—е. При $t \sim 3$ мм внутренняя высота v достигает тех же размеров (рис. 43, б), а затем сравнительно быстро превышает толщину (рис. 43, в—е). Вентральная сторона при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм четко выражена и крышеобразна, в дальнейшем она становится значительно более уплощенной, характеризуясь довольно резким перегибом к боковым сторонам (рис. 43, б—е).

Однако необходимо отметить, что из всех изучавшихся форм одна из названных нами *Lopadoceras aff. arcuatum* S. Buckm. на ранних оборотах (при $v \sim 0,5$ мм, $t \sim 1$ мм) имеет вентральную бороздку, аналогичную наблюдавшейся у форм из рода *Graphoceras* S. Buckm. (включая роды *Braunsina*, *Platygraphoceras* и *Depaoceras* S. Buckm.) при полном отсутствии сходства у взрослых экземпляров. Это обстоятельство будет рассмотрено в разделе «Выводы».

Высокий, ясно выраженный киль наблюдался впервые при $v \sim 3$ мм, $t \sim 3$ мм, при этих же размерах наблюдалась наклонная, постепенно переходящая в боковую сторону стенка пупка. Ребра впервые наблюдались при $v \sim 1,5$ мм, $t \sim 2$ мм; это были внутренние ветви, с углом в месте перегиба около $100-110^\circ$ (рис. 43, а).

В дальнейшем этот угол, так же как и у *Hyperlioceras aff. discitiforme*, практически не меняется (рис. 43, б—е).

Таким образом, по характеру лопастной линии, характеру изменения ребер в онтогенезе рассмотренный вид почти аналогичен виду *Hyperlioceras aff. discitiforme* S. Buckm., отличаясь от последнего хотя и четко выраженной, но слабо крышеобразной вентральной стороной.

Нам представляется, что у Аркелла были основания объединить эти два рода в один (Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L264).

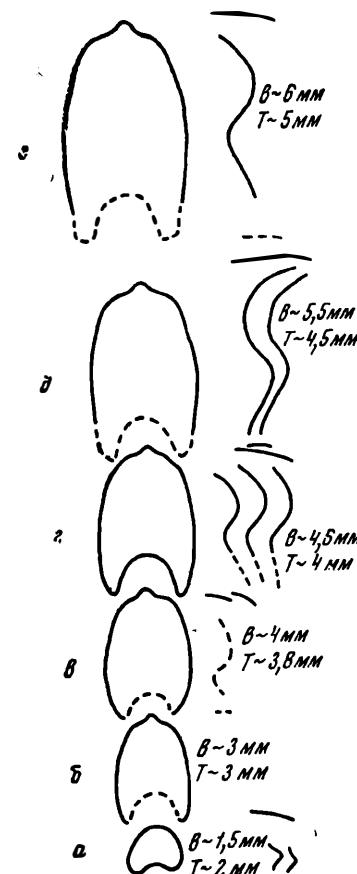


Рис. 43 (продолж.) *Lopadoceras aff. arcuatum*. Обр. 124б. Дагестан; район с. Кумух. Основание байоса? (а—е — ув. ~ 3,3—4 раза)

⁵¹ Напомним, что при этих размерах у данного вида наблюдается двураздельная лопасть (рис. 42, б).

ВЫВОДЫ

Из приведенного фактического материала нам представляется возможным сделать следующие основные выводы.

I. Наши наблюдения полностью подтверждают вывод Шинdevольфа (Schindewolf, 1963, стр. 354—355) о том, что деление надсемейства *Hildocerataceae* на две группы на основе одно- или двузубчатой дорзальной лопасти не должно иметь места. Подобное деление допускал Н. В. Безносов (Безносов, 1960, стр. 37). Двузубчатая дорзальная лопасть наблюдалась нами довольно часто в онтогенезе форм, принадлежащих к видам, во взрослом состоянии имеющим однозубчатую дорзальную лопасть; при изложении фактического материала это всюду подчеркнуто. Мы допускаем, что в некоторых случаях появление двузубчатой дорзальной лопасти на ранних стадиях развития связано с проправливанием образца. Если это действительно так, то можно предположить, что складка перегородки, обуславливающая двузубчатость дорзальной лопасти, не исчезает полностью, а сохраняется во внутренних частях перегородки у форм, утративших ее в части, граничащей с раковиной. Это предположение, конечно, требует проверки.

II. У всех изученных представителей семейства *Hildoceratidae* и *Graphoceratidae* увеличение числа основных элементов лопастной линии, как правило, происходит за счет заложения у шва умбрикальных лопастей и попеременного смещения их, начиная с лопасти U^3 , на внутреннюю и внешнюю сторону раковины. Согласно данным Шинdevольфа⁵² (Schindewolf, 1963, стр. 355), этот способ свойствен большинству представителей надсемейства *Hilocerataceae* (в объеме, принимаемом Аркеллом; *Treatise on Invertebrate...*, 1957, стр. L254).

III. Наблюдавшиеся случаи нарушения указанного способа увеличения числа элементов лопастной линии всегда связаны со сравнительно поздними стадиями развития раковины и определяются становлением тех или иных особенностей поперечного сечения оборотов, свойственных данному роду или виду. Речь, в частности, идет о том, что: 1) значительное превышение высоты над толщиной раковины у *Pseudogrammoceras fallaciosum* Bayle, как уже упоминалось (стр. 12, 13), по-видимому, обусловило появление и развитие двух новых лопастей, названных *a* и *a'* на седле U^4/U^2 (см. рис. 9), при сохранившемся общем характере развития лопастной линии, свойственном роду *Grammoceras*: у пупкового шва закладывается остающаяся недоразвитой лопасть U^4 ; 2) у одного из изученных представителей *Staufenia (Costileioceras) opalinoides*

⁵² В работе 1923 г. указанный автор (Schindewolf, 1923) по-иному трактовал развития лопастной линии представителей родов *Ludwigia*, *Leioceras* и некоторых других, которые он объединял тогда в подотряд Нагсератасеа Wdkd. Вслед за Ведекиндом, Шинdevольф считал, что для этого подотряда характерна сутуральная лопасть (*Suturallobus*) (Wedekind, 1916), которой становится лопасть U_4 , по терминологии, принимаемой Шинdevольфом, т. е. лопасть U^3 , по терминологии В. Е. Руженцева. В связи с такой трактовкой развития лопастной линии указанного подотряда Шинdevольф рассматривал виды рода *Hildoceras* как формы аберрантные. Впоследствии Шинdevольф (1963, стр. 326, 365) отказался от этих представлений. Рибер (1963, стр. 71) также подчеркивает, что у родов *Ludwigia*, *Staufenia* и *Leioceras* не наблюдается никаких сутуральных лопастей, а только умбрикальные, что вполне сходится с нашими наблюдениями. В последней из известных нам работ, касающихся семейства *Graphoceratidae* (Spiegler, 1966), у некоторых представителей семейства вновь выделяется сутуральная лопасть, которая у разных родов и видов одного и того же рода возникает, по данным Шпиглера, на основе умбрикальных лопастей различного ранга. Еще раз подчеркиваем, что у изученных нами экземпляров возникновение сутуральной лопасти (в понимании Ведекинда) не наблюдалось.

des Mayer⁵³ (табл. IV, фиг. 6; рис. 14) увеличение высоты оборота повлекло образование лопасти, названной также *a*, на седле U^2/U^4 (см. рис. 14); эта лопасть возникла почти одновременно с возникновением в обычном порядке у пупкового края лопасти U^5 . Речь идет также: 3) о большей ширине и рассеченности седла U^4/U^2 у уплощенных форм (формы *B*) по сравнению со вздутыми формами (формы *A*) представителей рода *Hildoceras* и вида *Grammoceras thouarsense* d'Orb. (соответственно рис. 3, 4, 6, с одной стороны, и рис. 5, 7 — с другой; стр. 9, 10); 4) о нарушении обычного способа заложения в области шва, а возможно только порядка смещения, умбрикальных лопастей у формы, которую мы условно отнесли к виду *Ludwigella tenuis* S. Вискт. (рис. 22, стр. 43)⁵⁴; 5) об изменении обычного способа смещения умбрикальных лопастей в связи с возникновением резко обособленной от боковых сторон стенки пупка, на которой остается, никуда не смещаешься, одна из умбрикальных лопастей, в связи с чем общий порядок смещения, а иногда и заложения указанных лопастей нарушается (см. рис. 16, рис. 34, рис. 35, рис. 42). Индекс лопасти, укрепляющей стенку пупка, иногда как будто бы определяется совпадением по времени обособления этой стенки и соответствующей умбрикальной лопасти (рис. 34, *г*, *д*; 42, *г*, *д*), а иногда эта лопасть возникает раньше оформления стенки пупка и как бы втягивается в пределы последней при ее формировании (см. рис. 16, *б*—*д*).

Изложенные, хотя и ограниченные данные, с нашей точки зрения, позволяют присоединиться к мнению о том, что способ увеличения числа элементов лопастной линии у изученных представителей юрских аммоноидей характеризует достаточно крупные таксономические единицы, в данном случае, возможно, все надсемейство *Hildocerataceae*. Это положение будет верно только в том случае, если мы выделим из элементов лопастной линии такие, заложения или смещение которых тесно связано с особенностями поперечного сечения раковины на стадиях становления основных признаков данного вида или рода. Тесная связь характера расчленения лопастной линии и поперечного сечения оборота раковины аммоноидей уже отмечалась многими исследователями (Чернов, 1907, 1922⁵⁵; Руженцев, 1946, стр. 699, 704; 1960, стр. 70; Друшниц, 1956, стр. 50; Arkell, 1957; Wiedeman, 1963 и другие авторы).

Из сказанного следует, что некоторые изменения в формуле лопастной линии (иное место заложения одноименных лопастей⁵⁶, изменение направления их смещения) не всегда должны определять выделение нового рода; указанный признак, возможно, необходим для этого, но недостаточен. Вряд ли можно безоговорочно утверждать, что «число лопастей и их расположение определяют особенности родов» (Шевырев, 1960, стр. 70). Вопрос этот нам кажется далеко не простым. Если род охватывает виды с различной высотой оборотов, степенью инволютности и т. д., а это довольно распространенный случай, то число лопас-

⁵³ Как уже указывалось, эту форму, возможно, следует рассматривать в составе вида *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle.

⁵⁴ В связи с только что изложенным укажем, что Шиндельвольф в работе 1963 г. стр. 357 отмечал увеличение, иногда до больших размеров, расчленения (Ventralinzision) в пределах внешнего седла у ряда инволютных форм; в соответствии со своими взглядами указанный исследователь считал это выражением общей тенденции в различных инволютных рядах. Наши, хотя и ограниченные, данные в какой-то степени противоречат этому представлению; при нарастании инволютности раковины удлинение лопастной линии у различных форм, помимо обычного для данной таксономической единицы способа, может происходить, в частности, путем увеличения размеров углубления на различных седлах.

⁵⁵ Ссылка дается по работе В. Е. Руженцева (1946).

⁵⁶ В нашем случае умбрикальных.

тей, свойственное лопастной линии этих видов, вероятнее всего будет различным, так же как порядок и место их заложения.

Даже род *Hildoceras*, лопастная линия многих изученных представителей которого как будто бы характеризуется постоянством числа лопастей (Безносов, 1960, стр. 36, рис. 3; Schindewolf, 1963, стр. 302, рис. 159; рис. 3—5 настоящей работы), имеет в своем составе вид с большим, чем обычно, числом лопастей в связи с особенностями строения раковины (Schindewolf, 1963, фиг. 160). Более того, как уже указывалось, не только количество лопастей, но и место их заложения и порядок смещения может нарушаться у различных видов одного и того же рода, а вероятно, и у представителей одного и того же вида (пример: *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer (табл. IV, фиг. 5, 5а, рис. 12, 13 и табл. IV, фиг. 6, рис. 14)).

Следовательно, при выделении новых родов и видов необходимо иметь в виду, что многие особенности строения и развития лопастной линии тесно связаны с характером поперечного сечения оборотов и должны приниматься во внимание наравне со всеми остальными признаками раковины.

К близким выводам пришел Т. А. Ломинадзе, занимавшийся изучением лопастной линии макроцефалитид (Ломинадзе, 1964, стр. 121). В известной степени это положение отмечалось Аркеллом, однако этот исследователь в вопросах систематики аммонитов отдавал предпочтение другим признакам, в частности характеру ребристости (Arkell, 1957).

Представления Е. А. Троицкой (Троицкая, 1954) о том, что «в качестве критерия для дробных систематических подразделений, а именно родов и видов верхнеюрских аммонитов, перегородочная линия рекомендована быть не может...», нам не кажется полностью справедливыми.

IV. Так же как и другие признаки, этот признак подвержен различным видам изменчивости, что так или иначе отмечалось многими исследователями юрских аммоноидей (Троицкая, 1954; Аркелл, 1957; Ломинадзе, 1964; 1967).

Отдавая себе отчет в ограниченности и несовершенстве материала, мы все же решаемся ставить вопрос об изменчивости, заключающейся в разном времени (при разных размерах) заложения одноименных умбиликальных лопастей у особей одного и того же вида⁵⁷ (см. табл. 4 и 5, соответственно стр. 87, 90). Это явление, вероятно, играло определенную роль в естественном отборе. Примером такой изменчивости, как нам кажется, может также служить различный способ увеличения числа элементов лопастной линии у видов *Leioceras comptum* Rein. и *Leioceras opalinum* Rein., о чем уже говорилось выше.

В этой связи интересно еще раз отметить, что заложение одноименных умбиликальных лопастей не всегда совпадает по времени и месту в правой и левой частях одной и той же лопастной линии. В большинстве случаев в последующих лопастных линиях это положение выравнивается и общий порядок заложения и смещения умбиликальных лопастей не нарушается (см. рис. 27, 37, 38, 39, 42, 43)⁵⁸. Не является ли описанное явление следствием того, что образование перегородок происходило не при вертикальном положении раковины, а следователь-

⁵⁷ Отметим, однако, что у форм из одного рода и тем более вида эти колебания размеров, при которых происходит заложение одноименных лопастей, ограничены определенными рамками.

⁵⁸ Случаи, когда в результате этого явления нарушался общий порядок заложения и смещения умбиликальных лопастей, остались не проверенными.

но в то время, когда животное находилось у дна? Именно таким образом предлагает Т. А. Ломинадзе объяснять наблюдавшиеся им различия в строении правой и левой частей лопастной линии некоторых верхнеюрских аммонитов (Ломинадзе, 1966, 1967, стр. 184). Близкие взгляды излагались в литературе Аркеллом, который в очень осторожной форме высказывал предположение о том, что асимметрия лопастной линии и сифона может свидетельствовать о бентонном образе жизни аммоноидей, допуская, правда, и другие толкования этого явления (Treatise on Invertebrate, 1957..., стр. L 120).

Зольгер связывал с той же причиной асимметрию в строении лопастной линии взрослых форм из рода *Hoplitoïdes* (Solger, 1902).

V. Для выделения родов и видов и установления родственных связей между ними, как нам кажется, большое значение может иметь наряду с изучением развития лопастной линии изучение изменений угла изгиба внутренней ветви ребер⁵⁹ и поперечного сечения оборотов в процессе онтогенеза⁶⁰. Последний признак, с нашей точки зрения, успешно использовался Рибером при разделении двух филогенетических рядов, последние члены которых *Staufenia* (*Staufenia*) *staufensis* Oppel и *Ludwigia discites* Waagen — конвергентно сходны (Rieber, 1963, стр. 71).

Изучение указанных признаков в онтогенезе (насколько это допускало материал) позволило нам присоединиться к мнению таких исследователей, как Гоффман (G. Hoffmann, 1913), Рибер (Rieber, 1962, 1963), о том, что в ааленском веке и раннем байосе параллельно развивались две ветви⁶¹ представителей надсемейства *Hildocerataceae*. Одна из этих ветвей представлена видами рода *Ludwigia* Bayle⁶². Другая охватывает виды из подродов *Costileioceras* и *Staufenia* рода *Staufenia*.

1. Изученным представителям первой ветви — *Ludwigia murchisonae* Sow., *Ludwigia bradfordensis* S. Buckman, *Ludwigia tolutaria* Dum., *Ludwigella flexilis* S. Buckman, *Ludwigella* sp., *Ludwigella* cf. *tenuis* S. Buckman — свойственны близкие по характеру сечения и угол внутреннего изгиба ребер ранние стадии развития (ср. соответствующие стадии на рис. 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22). Этот факт и заставляет нас рассматривать род *Ludwigella* S. Buckman в составе рода *Ludwigia* Bayle. В составе указанного рода этот вид понимается Г. Я. Крымгольцем (Крымгольц, 1961), Гоффманом (G. Hoffmann, 1913), Дорном (Dorn, 1939), Рибером (Rieber, 1963).

Лопастная линия представителей обоих названных родов развивается аналогичным образом. Если расширить рамки сравнения по этим признакам, то можно найти некоторое сходство соответствующих ранних стадий развития⁶³ перечисленных видов рода *Ludwigia* и *Grammoceras thouarsense* d'Orb. (ср. соответствующие стадии развития на рис. 6, 7, 8 и на рис. 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22). Близким изгибом внутренней ветви ребер на ранних стадиях обладают также представители рода *Hildoceras*.

⁵⁹ Еще раз подчеркиваем, что речь идет о ребрах, направление которых совпадает с направлением линий нарастания раковины, что Бакмен связывал с особенностями края мантии животного (см. ссылку на стр. 6).

⁶⁰ В последнее время этими вопросами занимался Шпиглер (Spiegler, 1966); наши выводы в основном не совпадают с выводами этого исследователя; более подробно мы на этой работе останавливаться не будем.

⁶¹ Что в известной степени вытекало уже из работы Горна (Ногп, 1909).

⁶² Как уже указывалось, объем этого рода мы принимаем согласно Аркеллу (Treatise on Invertebrate, 1957), однако в противоположность этому исследователю включаем в состав рода *Ludwigia* Bayle и род *Ludwigella* S. Buckman, 1901, о чем будет подробнее сказано ниже.

⁶³ Стадиям развития киля специальное внимание не уделялось.

.. Нам представляется, что указанное сходство не позволяет полностью отказатьься от представлений Аркелла (Arkell, Treatise on Invertebrate..., 1957, стр. L 106) ⁶⁴ о родстве во всяком случае части представителей сем. *Graphoceratidae* (род *Ludwigia*) с представителями сем. *Hildoceratidae*. Особенности развития лопастной линии изученных видов рода *Ludwigia* (сем. *Graphoceratidae*) и рода *Grammoceras* (сем. *Hildoceratidae*) этим представлениям не противоречат. Наоборот, принимая существование, вероятно, косвенных связей между указанными родами, обнаружим в развитии лопастной линии их представителей некоторую закономерность, которая не теряет своего значения, если мы имеем здесь дело не с родственными соотношениями, а с конвергенцией на ранних стадиях развития форм, о которых идет речь.

Эта закономерность выражается, с одной стороны, прежде всего в более раннем заложении одноименных лопастей, с другой — в развитии лопастей более высоких порядков у форм из ааленского рода *Ludwigia* по сравнению с формами из верхнекарского рода *Grammoceras* (см. табл. 2). Последнее явление у ряда форм ааленского возраста связано также с некоторым увеличением инволютности раковины ⁶⁵.

Заслуживает внимания явление более раннего заложения одноименных лопастей у форм стратиграфически более высоких (представители рода *Ludwigia*) по сравнению с формами стратиграфически более низкими (представители рода *Grammoceras*), при общем сходстве ⁶⁶ по перечного сечения и угла изгиба внутренней ветви ребер, хотя бы только на ранних оборотах.

Описанное сходство позволяет допускать, что представители указанных родов в какой-то отрезок существования (близкие стадии развития), а некоторые, может быть, и в течение всей жизни занимали одинаковые экологические ниши; упомянутое более раннее заложение умбрикальных лопастей одного ранга, соответственно раньше укрепляя трубку раковины, даже вне зависимости от родственных связей, возможно, давало преимущество таким формам в борьбе за существование. Не всегда направленные строго по радиусу лопастные линии ⁶⁷ у представителей более позднего по времени рода *Ludwigia* служили, вероятно, тем же целям.

При всех этих доводах остается необъяснимым наличие значительного отрезка времени между исчезновением из геологической летописи представителей рода *Grammoceras* и появлением представителей рода *Ludwigia*.

2. Вторая ветвь, как уже указывалось, охватывает виды рода *Staufenia*, из которых нами были изучены *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle и *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer (см. рис. 12, 13, 14, 15). Эта ветвь четко отличается от ветви рода *Ludwigia* характером сечения и степенью изгиба ребер в пределах их внутренней части на молодых оборотах, а также некоторыми деталями развития лопастной линии, примыкая по этим признакам к представителям рода *Leioceras* (*L. opalinum* Rein. и *L. comptum* Rein.). На филогенетические связи *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle и *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer с представителями рода *Leioceras* есть указания в работе Горна (Ноги, 1909), Гоффмана (G. Hoffmann, 1913). В последнее время эти связи были подчеркнуты Рибером (Rieber, 1963).

⁶⁴ Как это сделал Шиндельвольф (Schindewolf, 1963).

⁶⁵ Более подробно этот вопрос нами не изучался.

⁶⁶ Как бы мы ни трактовали это сходство — как показатель родства или как результат конвергенции.

⁶⁷ Это явление наблюдалось и у других представителей сем. *Graphoceratidae*.

Таблица 2

Размеры (в мм) внутренней высоты оборота (e) и толщины оборота (t), при которых закладываются одноименные умбрикальные лопасти у представителей родов *Grammoceras*, *Pseudogrammoceras*, *Ludwigia* и *Ludwigella*

Вид	№ образца	№ рисунка	Умбрикальные лопасти					Примечания
			U^1	U^2	U^4	U^5	U^6	
<i>Grammoceras thouarsense</i> d'Orb.	107K8Ш	6	$e \sim 1,8$ $T \sim 2,1$	$e \sim 5$ $T \sim 6$				
<i>Grammoceras thouarsense</i> d'Orb.	107K8IV	7		$e \sim 3,8$ $T \sim 4$	$e \sim 5$ $T \sim 5$			
<i>Grammoceras thouarsense</i> d'Orb.	107K8II	8		$e \sim 4$ $T \sim 2,5$	$e \sim 6$ $T \sim 4,5$	$e \sim 5,5$		
<i>Pseudogrammoceras fallaciosum</i> Bayle	1075/8	9	$e \sim 1$ $T \sim 2$	$e \sim 2,5$ $T \sim 3$	$e \sim 8$ $T \sim 7$			На седле U^1/U^2 закладываются лопасти a и a'
<i>Ludwigia murchisonae</i> Sow.	2034	16		$e \sim 1,5$ $T \sim 2,5$	$e \sim 3,8$ $T \sim 4$	$e \sim 3,8$ $T \sim 4$		На седле U^2/U^4 закладывается лопасть a
<i>Ludwigia bradfordensis</i> S. Buckm. . . .	2129	17	$e \sim 1$ $T \sim 1,5$	$e \sim 1,8$ $T \sim 2$	$e \sim 2$ $T \sim 2,5$	$e \sim 3,8$ $T \sim 3$	$e \sim 5$ $T \sim 4$	
<i>Ludwigia touitaria</i> Dum.	2149	18				$e \sim 2$ $T \sim 3$	$e \sim 3$ $T \sim 3,8$	
<i>Ludwigella flexilis</i> S. Buckm.	2035	19			$e \sim 2$ $T \sim 3$	$e \sim 4$ $T \sim 4,5$	$e \sim 5$ $T \sim 6$	
<i>Ludwigella flexilis</i> S. Buckm.	2005	20		$e \sim 1$ $T \sim 2$		$e \sim 3$ $T \sim 4$		
<i>Ludwigella</i> sp.	2141	21		$e \sim 1,2$ $T \sim 2$	$e \sim 2$ $T \sim 2,5$	$e \sim 3,8$ $T \sim 4$	$e \sim 7$ $T \sim 6$	

Наши наблюдения над строением внутренних оборотов только подтверждают выводы указанных авторов о том, что *Staufenia (Costileioceras) sinon* и *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* являются близко родственными формами. На нашем материале, кроме того, можно наблюдать все последовательные переходы между *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle и *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer во всяком случае в той его части, которая соответствует *Ludwigia tolutaria* Dum. в понимании Гоффмана⁶⁸. Как уже упоминалось, проведенные исследования подтверждают мнение о родственных связях между родами *Leioceras* и *Staufenia (Costileioceras)*; возможно, что в данном случае предковой формой является *Leioceras comptum* Rein., как это и полагал Рибер (Rieber, 1963, стр. 71)⁶⁹. В этой группе генетически связанных видов, в отличие от предполагаемого ряда, который рассматривался выше, не наблюдается в такой резко выраженной форме более раннее заложение одноименных лопастей у более молодых стратиграфических форм, что и видно на табл. 3. Возможно, это связано с отсутствием данных о более древних и более молодых представителях этого ряда.

В какой-то степени такая тенденция намечается у *Leioceras comptum* по отношению к *Leioceras opalinum* в виде более раннего заложения у первого лопасти U^5 , а также у *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* по отношению к *Staufenia (Costileioceras) sinon* в виде более раннего заложения лопасти U^5 и появления лопасти U^6 (см. табл. 3).

Подобная тенденция не отмечается у *Staufenia (Costileioceras) sinon* по отношению к *Leioceras comptum*; последнее обстоятельство, может быть, связано с тем, что укрепление раковины в данном случае шло по линии возникновения более грубой ребристости у *Staufenia (Costileioceras) sinon*.

3. Кроме представителей сем. *Graphoceratidae*, о которых только что шла речь, изучались и другие виды из этого семейства. Согласно внешним признакам раковины указанные виды рассматривались в рамках родов *Graphoceras*, *Braunsina*, *Platygraphoceras* и *Depaoceras* S. Buckman (Buckman, 1887—1907, Suppl. стр. XCV, XCIX, XCIII, LXXVII). Три последних рода в работе Аркелла (Treatise on Invertebrates., 1957 стр. L264) понимаются как синонимы первого.

По характеру изгиба внутренней ветви ребер на молодых оборотах, хотя и несколько более резкому, изученные виды четырех узких родов Бакмана близки к представителям рода *Ludwigia*, однако отличаются от последних глубокой вентральной бороздкой на ранних стадиях развития, в середине которой располагается нитевидный киль. Бороздка наиболее четко бывает выражена на ядре (стр. 45—62).

⁶⁸ Напомним, что Рибер *Ludwigia tolutaria* Dum. в понимании Гоффмана рассматривает как синоним вида *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer. В работе Шпиглера (Spiegler, 1966) формы, описанные Гоффманом как *Ludwigia tolutaria* Dum. рассматриваются в составе не только разных видов, но и родов, что вряд ли правильно. Мы этим вопросом специально не занимались и поэтому условно принимаем *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer. Что касается стратиграфического распространения видов *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle и *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer, то наши наблюдения, в основном совпадая, в деталях расходятся с данными Рибера (Rieber, 1963, стр. 70, фиг. 12; Казакова, 1963).

⁶⁹ Шпиглер (Spiegler, 1966) считает, что сходство онтогенетического развития представителей рода *Leioceras* и вида *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer так велико, что позволяет включить названный вид в состав рода *Leioceras*; при этом указанный автор, с нашей точки зрения, искусственно оторвал экземпляры, изображенные Гоффманом под названием *Ludwigia tolutaria* Dum. (G. Hoffmann, 1913, табл. IV, фиг. 7, 8, 10) от некоторых других, изображенных указанным автором под этим же названием.

Таблица 3

Размеры (в мм) внутренней высоты оборота (σ) и толщины оборота (T), при которых закладываются одноименные умбиликальные лопасти у представителей родов *Leioceras*, *Staufenia*

Вид	№ образца	№ ри- сунка	Внутренняя высота (σ) толщина (T) } в мм					Примечания	
			умбиликальные лопасти						
			U^2	U^3	U^4	U^5	U^6		
<i>Leioceras opalinum</i> Rein.	59к8	10		$\sigma \sim 1-1,2$ $T \sim 1,5$	$\sigma \sim 1,5$ $T \sim 2$	$\sigma \sim 3$ $T \sim 2,8$	$\sigma \sim 3$ $T \sim 2,8$		
<i>Leioceras comptum</i> Rein.	8	11			$\sigma \sim 1,8-2$ $T \sim 2-2,2$	$\sigma \sim 2$ $T \sim 2,5$	$\sigma \sim 3,4$ $T \sim 3,5$	Принята первая из опи- санных трактовок разви- тия лопастной линии	
<i>Staufenia (Costileioceras) sinon</i> Bayle	4033/33a	12			$\sigma \sim 1$ $T \sim 1,2$				
<i>Staufenia (Costileioceras) sinon</i> Bayle	4033/33a ₁	12a	$\sigma \sim 0,5$ $T \sim 1,2$		$\sigma \sim 1,2$ $T \sim 1,8$	$\sigma \sim 2$ $T \sim 3$			
<i>Staufenia (Costileioceras) sinon</i> Bayle	877 ⁶ /2	13			$\sigma \sim 1,5$ $T \sim 2,2$	$\sigma \sim 3,5$ $T \sim 4$			
<i>Staufenia (Costileioceras) opalinoides</i> Mayer	4033/33a ₂	14			$\sigma \sim 1,8$ $T \sim 2$	$\sigma \sim 4,4-4,7$ $T \sim 3,8-4,5$		На седле U^2/U^4 закла- дывается лопасть α	
<i>Staufenia (Costileioceras) opalinoides</i> Mayer	4033/33a ₃	15		$\sigma \sim 1$ $T \sim 1,5$	$\sigma \sim 1,5$ $T \sim 2$	$\sigma \sim 2$ $T \sim 2,5$	$\sigma \sim 3,5$ $T \sim 3$		

При ограниченном количестве сравнительного материала трудно оценить таксономическое значение этой бороздки. Указания на присутствие хорошо выраженной бороздки на вентральной стороне молодых оборотов у видов *Grammoceras quadratum* Haug и *Grammoceras ovatum* Jour et Bird. встречается у Бакмена (1887—1907, стр. 159). Этот исследователь считал, что стадия с бороздкой наиболее четко выражена у только что названных видов, являетсяrudimentарной у видов *Grammoceras thouarsense* d'Orb. и *Grammoceras saemanni* Oppel. и полностью отсутствует у *Grammoceras fallaciosum* Bayle, *Grammoceras striatum* Sow. и у других видов этого рода. Принимая закон акцептации, Бакмен назвал стадию с бороздкой аrietитовой и полагал, что она в процессе развития может выпадать.

Мы не знаем, насколько аналогичны вентральная бороздка, наблюдавшаяся упомянутым автором на ранних оборотах представителей рода *Grammoceras*, и бороздка на молодых оборотах представителей родов *Braunsina*, *Graphoceras*, *Platygraphoceras*, *Deraoceras*, наблюдавшаяся нами. Можно только отметить, что у десятка развернутых экземпляров вида *Grammoceras thouarsense* d'Orb. ничего похожего на бороздку представителей только что перечисленных родов не обнаружено.

В то же время изучавшиеся нами формы с вентральной бороздкой на ранних стадиях развития характеризуются рядом постоянных присущих им признаков: а) чаще, чем у других, на боковых сторонах этих форм наблюдаются бугорки, существование которых ограничивается стадией с бороздкой ($v \sim 0,5-1$ мм, $t \sim 1-2$ мм); б) при одних и тех же приблизительно определенных размерах ($v \sim 1-3$ мм; $t \sim 2-3,5$ мм) бороздка выполаживается, вентральная сторона становится уплощенной, а затем и слабо крышеобразной, завершающейся килем. Как правило, киль возникает на продолжении нитевидного киля, располагавшегося посередине бороздки. Редкие исключения составляют случаи, при которых один из бортов бороздки становится килем, о чем уже говорилось при описании фактического материала (см. стр. 53); в) формам, о которых идет речь, свойствен наиболее резкий изгиб внутренней ветви ребер как на ранних, так и на поздних стадиях развития; г) у них наблюдаются преимущественно одиночные не ветвящиеся ребра ⁷⁰ (за исключением ребер на жилой камере); д) кроме всего сказанного, эти формы часто характеризуются очень близким по времени заложением лопастей U^2 и U^3 ; U^3 и U^4 , иногда U^4 и U^5 ⁷¹. Последнее приводит к несколько более раннему появлению в онтогенезе описываемых форм одноименных умбрикальных лопастей по сравнению с представителями рода *Ludwigia* (см. табл. 2 и 4).

Особенности «радиусов» или «радиальных линий» в смысле Бакмена (см. раздел «Терминология») и, в частности, резкий, чрезвычайно характерный изгиб внутренней ветви ребер являются внешними признаками, по которым почти безошибочно можно отличать формы, о которых идет речь. Поэтому вентральная бороздка на ранних стадиях развития нам не кажется признаком несущественным, спорадическим. Она характеризует определенную группу форм, которые должны быть отнесены к одному роду, предположительно роду *Graphoceras* S. Buckman, 1898. Предположительно потому, что нам не известно, имеется

⁷⁰ Об этом свидетельствует не только наш материал, но и, насколько это можно судить по фотографиям, материал Бакмена (Buckman, 1887—1907).

⁷¹ Правда, близкое по времени заложение умбрикальных лопастей разного ранга имеет место, по-видимому, и у видов из группы *Leioceras opalinum* — *Staufenia* (*Costileioceras*) *opaloides* Mayer (см. рис. 10—15).

Таблица 4

Размеры (в мм) внутренней высоты оборота (θ) и толщины оборота (T), при которых закладываются одноименные умбрикальные лопасти у представителей родов *Braunsina*, *Graphoceras* и *Platygraphoceras*

Вид	№ образца	№ ри- сунка	Внутренняя высота (θ) толщина (T) } в мм						
			умбрикальные лопасти						
			U^2	U^3	U^4	U^5	U^6	U^7	U^8
<i>Braunsina</i> aff. <i>fastigata</i> S. Buckman	2147/Д ¹	23	$\theta \sim 1$	$\theta \sim 1$					
			$\theta \sim 1,8$	$T \sim 1,8$					
<i>Braunsina</i> sp. (молодь)	2146 ¹	24	$\theta \sim 1,2$	$\theta \sim 1,2$					
			$T \sim 1,5$	$T \sim 1,8$					
<i>Braunsina</i> aff. <i>fastigata</i> S. Buckman	2146 ²	26	$\theta \sim 1$	$\theta \sim 1$	$\theta \sim 2,8$				
			$T \sim 1,8$	$T \sim 1,8$	$T \sim 3$				
То же	2147Д ⁴ ¹	27	$\theta \sim 1,1$	$\theta \sim 1,1$	$\theta \sim 2,2$				
			$T \sim 1,8$	$T \sim 1,8$	$T \sim 2,8$				
» »	2141 ¹ _х	28	$\theta \sim 1,5$	$\theta \sim 1,8$	$\theta \sim 1,8$				
			$T \sim 2$	$T \sim 2,2$	$T \sim 2,2$				
» »	2141?	29	$\theta \sim 1$	$\theta \sim 1$	$\theta \sim 1,5-1,8$	$\theta \sim 1,5-1,8$			
			$T \sim 2$	$T \sim 2$	$T \sim 2,2$	$T \sim 2,2$			
» »	2145	30	$\theta \sim 1,8$	$\theta \sim 2$	$\theta \sim 2$	$\theta \sim 2$			
			$T \sim 2,1$	$T \sim 2,5$	$T \sim 2,5$	$T \sim 2,5$			
» »	2147Д ²	32	$\theta \sim 1,8$	$\theta \sim 2$	$\theta \sim 2,5$	$\theta \sim 2,5$			
			$T \sim 2$	$T \sim 2,5$	$T \sim 3$	$T \sim 3$			
» »	2147Д 1, II		$\theta \sim 2$	$\theta \sim 2$					
			$T \sim 2,1$	$T \sim 2,1$					
» »	2147		$\theta \sim 1,5$	$\theta \sim 1,5$					
			$T \sim 2$	$T \sim 2$					
<i>Graphoceras</i> cf. <i>debile</i> S. Buckman	2147/Д	25	$\theta \sim 1$	$\theta \sim 1$	$\theta \sim 2,5$				
			$T \sim 1,8$	$T \sim 1,8$	$T \sim 3$				
<i>Graphoceras</i> sp. ₂	1246	33	$\theta \sim 1,5$	$\theta \sim 1,5$	$\theta \sim 3$				
			$T \sim 2$	$T \sim 2$	$T \sim 3,8$				
<i>Platygraphoceras?</i> sp.	2141 № 1	34	$\theta \sim 1,4$	$\theta \sim 2$	$\theta \sim 5$	$\theta \sim 5,5-6$	$\theta \sim 5,5-6$	$\theta \sim 6$	
			$T \sim 2,5$	$T \sim 2,5$	$T \sim 4,5$	$T \sim 5-5,5$	$T \sim 5-5,5$	$T \sim 7$	
<i>Platygraphoceras?</i> sp.	2141 № 2	35			$\theta \sim 2,5$	$\theta \sim 3$	$\theta \sim 3,8$	$\theta \sim 3,8$	
					$T \sim 3$	$T \sim 3,8$	$T \sim 3,8$	$T \sim 3,8$	

ли вентральная бороздка на ранних стадиях развития генотипа рода *Graphoceras* — *Leioceras concavum* var. *V. scriptum* Buckman, 1888. Если такая бороздка окажется у названного вида, и устойчивость этого признака подтвердится на большем материале, это послужит лишним подтверждением того, что род *Ludwigella* S. Buckman, 1901 не должен рассматриваться в составе рода *Graphoceras*, как это делается рядом авторов (Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L264; Spiegler, 1966) ⁷².

Тем более, как нам кажется, на основании приведенного материала *Graphoceras* S. Buckman 1898 нельзя считать синонимом *Ludwigia* Bayle, 1878, как это сделано Г. Я. Крымгольцем (Основы палеонтологии.., 1958, стр. 72).

О родственных связях форм, с некоторой долей условности относимых нами к различным видам рода *Graphoceras*, а следовательно, если наши рассуждения правильны, и самого рода *Graphoceras*, говорить трудно. Вентральная бороздка в сочетании с часто присутствующими бугорками на боковых сторонах наводит на мысль о некотором сходстве этой стадии развития рассматриваемых форм с ранними стадиями развития ариетитов. Однако у последних бороздки около киля закладываются при больших размерах раковины, и, насколько удалось собрать сведения, борта бороздок не превышают киля (Huatt, 1889; Fiege, 1928), как это наблюдается на ранних стадиях развития описываемых форм. Подобное соотношение киля с бороздкой можно наблюдать у взрослых представителей синемюрского вида *Tmaegoceras latesulcatum* Hauer (Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L235), однако нам неизвестно, на каких стадиях оно формируется. Совершенно же аналогичные соотношения киля с бороздкой, о которых идет речь, отмечены только у молоди ариетитов и у *Ammonites dorsosulcatus* Qu. ⁷³, изображенных Квенштедтом (Quenstedt, 1883—1885, табл. 13, фиг. 30—35, стр. 108). Это изображение из работы Квенштедта воспроизведено на табл. III, фиг. 5 данной работы.

Мы не исключаем возможности рассмотрения вентральной бороздки на молодых стадиях развития описанных нами форм, как свидетельства родственных (вероятно, не непосредственных) связей этих форм с ариетитами. В виде очень осторожного предположения можно высказать мысль о том, что отсутствие подобной бороздки у представителей рода *Grammoceras* (Buckman, 1887—1907, стр. 159) не является следствием выпадения соответствующей стадии у тех или иных видов этого рода, а связано с наличием в составе рода *Grammoceras* двух различных ветвей развития. Одна из этих ветвей проходит от ариетитов, у которых бороздки около киля закладываются на сравнительно ранних стадиях развития, а другая — от ариетитов, которые характеризуются слабо выраженным, поздно закладывающимися бороздками у киля. При таком допущении род *Graphoceras* с теми признаками, которые присущи ему, по нашему мнению, допустимо было бы связывать с представителями рода *Grammoceras*, обладающими вентральной борозд-

⁷² Отметим, что вид *concava* Sow., судя по характеру изгиба ребер у типового вида, воспроизведенного Бакменом (1887—1907, табл. II, фиг. 6, 7), не принадлежит к роду *Graphoceras* (Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L 264, L 265, фиг. 301, 1c, 1d). В работе 1902 г., а также 1887—1907 гг. (Suppl., стр. LXXXVI) Бакмен отнес этот вид к роду *Ludwigella*. В соответствии с этим, как нам представляется, вид *concava* Sow. должен быть включен в род *Ludwigia*. Этот вид в работе 1956 г. (Казакова, 1956) в ряде случаев определялся нами неверно.

⁷³ Возможно, формы, описанные Квенштедтом под этим видовым названием, следует рассматривать как молодь ариетитов.

кой на молодых оборотах⁷⁴, а род *Ludwigia* — с представителями рода *Grammoceras*, у которых вентральная бороздка на молодых оборотах отсутствует. Высказываемые взгляды в известной степени не новы. В 1938 г. Роман (Ronan, 1938, стр. 110) в схеме эволюции сем. Нагротитиды Zittel связывал его с сем. Ариетитиды Hyatt, считая, правда, что начало рода *Ludwigia* дали виды рода *Harpoceras*. Предполагать непосредственные родственные соотношения между изученными видами рода *Graphoceras* и представителями сем. Ариетитиды Hyatt мешает огромный стратиграфический интервал, их разделяющий.

К сожалению, наш материал не позволяет полностью исключить возможность того, что вентральная бороздка на ранних стадиях развития исследованных видов рода *Graphoceras* не является новообразованием, возникшим в ходе эволюции на этих стадиях, вне зависимости от каких-либо родственных связей этих видов с ариетитидами.

Единственным, может быть, доказательством того, что это явление связано с повторением в онтогенезе признаков предков, служит наблюдавшаяся на ранних стадиях развития одного экземпляра из рода *Lopadoceras* аналогичной бороздки при отсутствии сходства поздних оборотов этого вида с поздними оборотами видов из рода *Graphoceras*.

Указанный факт позволяет допускать, что виды, которые мы относим к роду *Graphoceras*, более устойчиво повторяют признаки предков, в то время как у видов других родов из сем. Graphoceratidae этот признак возникает спорадически⁷⁵.

3. Только у одного экземпляра из рода *Hyperlioceras* S. Buckman удалось получить некоторые стадии развития раковины в онтогенезе. Угол изгиба в пределах внутренней ветви ребер как на ранних, так и на поздних стадиях приближается к таковому форм из рода *Graphoceras*⁷⁶. Однако характер поперечного сечения оборотов на протяжении всего индивидуального развития значительно отличается от всех рассмотренных нами форм. Особенности этого сечения на поздних стадиях развития определяют, по-видимому, и особенности развития лопастной линии, до конца оставшиеся невыясненными.

Онтогенез вида из узкого рода *Lopadoceras* Бакмена не противоречит объединению этого рода с родом *Hyperlioceras* S. Buckman (Treatise on Invertebrate..., 1957, L264).

4. Среди изучавшихся форм из сем. Graphoceratidae особняком стоят формы, условно отнесенные нами по внешним признакам на поздних стадиях развития к роду *Darellia* S. Buckman, 1898, включая в него и род *Toxolioceras* S. Buckman, 1902. Представители указанного рода, которыми мы располагали, характеризуются слабым углом изгиба в пределах внутренней ветви ребер на ранних оборотах (130—150°). Иногда можно наблюдать (примерно при $\vartheta \sim 1-1,5$ мм, $t \sim 1,5-2$ мм) наиболее ранние почти прямые ребра, пересекающие вентральную сторону, находящиеся вне всякой связи с появляющимися позже слабо изгибающимися ребрами (см. стр. 65—72).

Как уже указывалось в разделе фактического материала, в процессе онтогенеза изгиб внутренней ветви ребер становится постепенно кру-

⁷⁴ Конечно, только в том случае, если стадии с вентральной бороздкой у них окажутся близкими.

⁷⁵ Возможно, это же явление Бакмен наблюдал у различных видов верхнетоарского рода *Grammoceras*.

⁷⁶ Но «радиус», в понимании Бакмена, резко отличает этот род от представителей других рассмотренных нами родов (ср. изображения «радиусов» соответствующих видов в работе Бакмена (Buckman, 1887—1907, табл. A Suppl., табл. I, II)).

че, угол в месте перегиба достигает 100° и ребра взрослых экземпляров принимают вид, почти не отличающийся от ребер некоторых представителей рода *Ludwigia* и даже рода *Graphoceras*.

Развитие лопастной линии идет обычным способом: у шва закладываются и попеременно смещаются на внутреннюю и внешнюю стороны раковины умбрикальные лопасти.

Размеры, при которых впервые обнаружены умбрикальные лопасти различного ранга у представителей родов *Darellia*, *Hyperlioceras* и *Lopadoceras*, сведены в табл. 5.

Таблица 5

Размеры (мм) внутренней высоты оборота (θ) и толщины оборота (T), при которых закладываются одноименные умбрикальные лопасти у представителей родов *Darellia*, *Hyperlioceras* и *Lopadoceras*

Вид	№ образца	№ ри- сунка	Умбрикальные лопасти					
			U^2	U^3	U^4	U^5	U^6	U^7
<i>Darellia</i> aff. <i>concinna</i> S. Buckm.	2147ДР	36	$\theta \sim 1,5$ $T \sim 2$	$\theta \sim 2$ $T \sim 2,5$	$\theta \sim 2$ $T \sim 2,5$	$\theta \sim 3,5-4$ $T \sim 3-3,5$	$\theta \sim 5$ $T \sim 4$	$\theta \sim 6$ $T \sim 5$
<i>Darellia</i> aff. <i>concinna</i> S. Buckm.	2147ДР ₁	—	—	$\theta \sim 2$ $T \sim 2,5$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	—	—
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Дк	37	—	$\theta \sim 1,2$ $T \sim 2$	$\theta \sim 2,5$ $T \sim 3$	$\theta \sim 2,5$ $T \sim 3$	$\theta \sim 4$ $T \sim 3,8$	—
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Дб	38	$\theta \sim 1,5$ $T \sim 2,2,2$	—	$\theta \sim 2,8$ $T \sim 3$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 4$ $T \sim 4$	$\theta \sim 4,5$ $T \sim 4,2$
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Дм	—	—	—	—	—	—	—
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Еа	39	$\theta \sim 1$ $T \sim 1,5$	$\theta \sim 2$ $T \sim 2,5$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 5$ $T \sim 4$	$\theta \sim 5$ $T \sim 4$
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Да	—	—	$\theta \sim 1,2$ $T \sim 2$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 4$ $T \sim 4$	$\theta \sim 4$ $T \sim 4$	$\theta \sim 5,5$ $T \sim 4$
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Д/м	—	—	$\theta \sim 1,5$ $T \sim 2,1$	$\theta \sim 2$ $T \sim 2,5$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	—
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Да/б	—	—	$\theta \sim 1,2$ $T \sim 2$	$\theta \sim 1,8$ $T \sim 2,2$	—	—	$\theta \sim 5$ $T \sim 4,2$
<i>Darellia?</i> <i>walkeri</i> S. Buckm.	2147Д/б	—	—	$\theta \sim 2,1$ $T \sim 2,5$	$\theta \sim 2,5$ $T \sim 3$	$\theta \sim 4$ $T \sim 4$	$\theta \sim 4$ $T \sim 4$	—
<i>Darellia?</i> <i>hiltermanni</i> Alth.	2151И	40	—	$\theta \sim 1$ $T \sim 2$	$\theta \sim 1,5$ $T \sim 2$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 4$ $T \sim 4$	—
<i>Hyperlioceras</i> aff. <i>discitiforme</i> S. Buckm.	2147Т	42	—	$\theta \sim 2,5$ $T \sim 3$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	—	—	—
<i>Lopadoceras</i> aff. <i>arcuatum</i> S. Buckm.	1246'	43	—	$\theta \sim 1,5-2$ $T \sim 2-2,5$	$\theta \sim 3$ $T \sim 3$	$\theta \sim 4$ $T \sim 4$	$\theta \sim 5,5$ $T \sim 4,5$	—

VI. Род *Leioceras* Hyatt, 1867, род *Staufenia* Pompeckj, 1898, род *Ludwigia* Bayle, 1898, согласно Аркеллу (Arkell, Treatise on Invertebrates., 1957), относятся к сем. *Graphoceratidae* S. Buckman, 1905. Это семейство филогенетически связывалось Аркеллом с сем. *Hildoceratidae* Hyatt, 1867 (там же, стр. L106).

Согласно последней работе Шинdevольфа (Schindewolf, 1963, стр. 361, 362), это семейство следует связывать через род *Pleydellia* S. Buckman, 1899 и род *Dumortieria* Haug, 1885 с сем. *Hammataceratidae* S. Buckman, 1887. В своих выводах упомянутый исследователь опирается прежде всего на характер лопасти I (U_1 по терминологии, принимаемой Шинdevольфом), считая, что у представителей сем. *Graphoceratidae*

dae мы имеем дело с редукцией степени рассечения указанной лопасти по сравнению с таковыми у представителей сем. *Haploceratidae*.

Не имея необходимого сравнительного материала и не занимаясь специально особенностями строения лопасти *I*, мы не можем последовательно рассмотреть этот вопрос в полном объеме, а только высказать по нему некоторые соображения. Прежде всего неясным остается, почему упомянутый автор, справедливо, с нашей точки зрения, отвергнув значение характера дорзальной лопасти для систематики хильдоцератид (см. стр. 78), придает такое значение внутренней лопасти — признаку чрезвычайно узкому, рассматривающему вне всякой связи с остальными. Наш ограниченный материал допускает возможность иных филогенетических соотношений сем. *Graphoceratidae*. В частности, наши данные, как нам кажется, не исключают предположения о родственных связях родов *Ludwigia* и *Graphoceras* с представителями семейства *Hildoceratidae*, а возможно, и с представителями сем. *Arietitidae*.

VII. Некоторые выводы о стратиграфическом распространении изученных форм. Как уже указывалось, изучение строения раковины на ранних и поздних стадиях развития различных представителей надсем. *Hildocerataceae* Hyatt, 1867 привело к заключению о том, что род *Ludwigella* S. Buckman должен пониматься в составе рода *Ludwigia* Bayle, а не рода *Graphoceras* S. Buckman, как это принято в работе Аркелла (Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L 264).

Если наши наблюдения подтверждаются, род *Graphoceras* как естественная таксономическая единица должен включать в себя только формы, одной из характерных черт которых в большинстве случаев является присутствие вентральной бороздки на ранних стадиях развития раковины. Тем самым определяется более четкая стратиграфическая приуроченность как рода *Graphoceras*, так и рода *Ludwigia*, если понимать последний, как его понимал Аркелл (Arkell, Treatise on Invertebrate.., 1957, стр. L263), включив в него, однако, род *Ludwigella* S. Buckman. Род *Graphoceras* в этом случае, охватывая узкие рода Бакмена *Graphoceras*, *Platygraphoceras*, *Braunsina*, *Depaoceras*, *Lucya*, окажется приуроченным в главной массе к основанию байоса (Treatise on Invertebrate.., 1957). Род *Ludwigia*, таким образом, будет приурочен в основном к верхней части ааленского яруса⁷⁷ (Buckman, 1887—1907. Suppl., стр. XIX—XXIII; XXVII—XCI; XCIII—CI; а также наши данные по стратиграфическому распространению представителей указанных родов в пределах территории Кавказа, где нам пришлось работать). Изучение аммонитов, результаты которого изложены в этой работе, привело нас к выводу, что вопрос с возрасте слоев, располагающихся на границе ааленского и байосского ярусов в некоторых разрезах Центрального Дагестана, безоговорочно относившихся нами к зоне *Ludwigia concava* (Казакова, 1956, стр. 107, 108), является значительно более сложным, чем это представлялось нам ранее. Этот вопрос будет рассмотрен нами в следующей работе.

⁷⁷ К зоне *Ludwigia murchisonae* Sow., если сравнивать со стандартными аммонитовыми зонами, принятыми Аркеллом для Северо-Западной Европы (Аркелл, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

- Аркелл В. Юрские отложения земного шара. М., ИЛ, 1961.
- Безносов Н. В. К систематике юрских Ammonitida. «Палеонт. журн.», 1960, № 1.
- Давиташвили Л. Ш. Курс палеонтологии. М.—Л., Госгеолиздат, 1949.
- Динер К. Основы биостратиграфии. М.—Л., 1934.
- Друшиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа (лито-цератиды, тетрагонитиды и филлоцератиды). Изд-во МГУ, 1956.
- Казакова В. П. К стратиграфии среднеюрских отложений Дагестана. «Бюл. МОИП», отд. геол., 1956, т. 31, вып. 6.
- Казакова В. П. Некоторые вопросы зонального расчленения нижне- и средне-юрских отложений Северного Кавказа. «Бюл. МОИП», отд. геол., 1963, т. 38, вып. 5.
- Казакова В. П. Об объеме ааленского яруса и границе нижнего и среднего отделов юрской системы. «Вестн. Моск. ун-та», сер. геол., 1964, № 3.
- Крымгольц Г. Я. Головоногие. Нижний и средний отделы юрской системы. В кн.: «Атлас руководящих форм ископаемой фауны СССР», т. 8. М., Госгеолтехиздат, 1947.
- Крымгольц Г. Я. Методика определения мезозойских головоногих. Изд-во ЛГУ, 1960.
- Крымгольц Г. Я. Аммониты нижне- и среднеюрских отложений Северного Кавказа. Изд-во ЛГУ, 1961.
- Ломинадзе Т. А. Об особенностях перегородочной линии макроцефалид. «Сообщ. АН ГрузССР», 1964, т. 36, вып. 1.
- Ломинадзе Т. А. Об асимметрии перегородочной линии у верхнеюрских аммонитов. ДАН СССР, 1966, 171, № 5.
- Ломинадзе Т. А. Келловейские макроцефалиды Грузии и Северного Кавказа. Тбилиси, 1967.
- Основы палеонтологии. Моллюски — Головоногие. II. Аммоноидеи (цератиты и аммониты) внутреннераковинные. Под редакцией Н. П. Луппова и В. В. Друшица. М., Госгеолтехиздат, 1958.
- Ростовцев К. О. Аммониты верхнего тоара Западного Кавказа. В сб.: «Фауна, стратиграфия и литология мезозойских и кайнозойских отложений Краснодарского края». «Тр. Краснодарск. фил. ВНИИ», вып. 16. М., «Недра», 1965.
- Руженцев В. Е. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. «Изв. АН СССР», отд. биол., 1946, № 6.
- Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. «Тр. ПИН АН СССР», т. 20. М., 1949.
- Руженцев В. Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. «Бюл. МОИП», отд. геол., 1957, т. 32, вып. 2.
- Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. «Тр. ПИН АН СССР», т. 83. М., 1960.
- Станкевич Е. С. Аммониты юрских песчано-глинистых отложений Северо-Западного Кавказа. М.—Л., «Наука», 1964.
- Троицкая Е. А. Верхнеюрские аммониты Саратовского правобережья р. Волги (Cardioceratidae, Macrocephalitidae, Aspidoceratidae, Nargoceratidae) и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дис. Саратов, 1954.
- Шевырев А. А. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. «Бюл. МОИП», отд. геол., 1960, т. 35, вып. 1.
- Althoff W. Die Ammonitenzonen der oberen Ludwigenschichten von Bielefeld.

- «Palaeontographica», Bd. 92, Abt. A, Paläozool.—Stratigraphie, Lfg. 1—2. Stuttgart, 1940.
- Arkell W. Sutures and septa in Jurassic ammonite systematics. «Geol. Mag.», 1957, vol. XCIV, No. 3.
- Buckman S. S. A Monograph of the Ammonites of the Inferior Oolite Series; Supplement. «Paleont. Soc.», 1887—1907. London.
- Buckman S. S. Emendations of Ammonite Nomenclature. Cheltenham, 1902.
- Dumortier E. Études paléontologiques sur les dépôts jurassiques du Bassin du Rhône, IV, Lias supérieur. Paris, 1874.
- Dorn P. Die Hammatoceraten, Sonninen, Ludwigien, Dorsetensien und Witchelien des suddeutschen insbesondere frankischen Doggers. «Palaeontographica», Bd. 82, Abt. A, Lfg. 1—6. Stuttgart, 1935.
- Fiege K. Die Biostratigraphie des Arietitenschichten Nordwestdeutschland und Würtemberg. «Palaeontographica», Bd. 71. Stuttgart, 1929.
- Hoffmann G. Stratigraphie und Ammoniten-Fauna des unteren Doggers in Sehnde bei Hannover (Inaugural Diss. Gottingen, 1910). Stuttgart, 1913.
- Hölder H. Vorschläge für die Behandlung von F. A. Quenstedt's Nomenklatur. «Palaeont. Zeitschr.», 1958, Bd. 32, Hf. 1/2.
- Horn E. Die Harpoceraten der Murchisonaesichten des Donau-Rein-Zuges. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde der hohen philosophischen Fakultät der Großherzogl. Badischen A. L. Universität zu Freiburg im Breisgau. Heidelberg, 1912.
- Hyatt A. The fossil cephalopods of the Museum of comparative zoology. «Bull. of the Museum of comp. zool.», vol. 1. Cambridge, 1867.
- Hyatt A. Genesis of the Arietidae. Smithsonian contributions to knowlege, 1889, Washington.
- Janensch W. Die Jurensischichten des Elsass. «Abh. zur Geol. Specialkarte von Elsass—Lothringen». N. F., Hf. 5. Strassburg, 1902.
- Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites «Palaeont. Polonica», 1962, No. 1/2.
- Perrin J., Théobald N. Étude biométrique de l'espèce Grammoceras fallaciosum Bayle (Toarcien supérieur). Ann. scient. Univ. Besançon, 1961, 2 ser. Géol., n. 14.
- Quenstedt A. Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. T. 1. Der Schwarze Jura (Lias). 1883—1885.
- Rieber H. Ammoniten und Stratigraphie des Braunjura der Schwäbischen Alb. «Palaeontographica», Bd. 122, Abt. A, Lfg. 1—3. Stuttgart, 1963.
- Roman F. Étude sur la faune des céphalopodes de l'Aalenien supérieur de la vallée du Rhône. «Ann. Soc. Linnéenne de Lyon», 1913.
- Roman F. Les ammonites jurassiques et crétacées. Essai de genera. Paris, 1938.
- Schindewolf O. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea Wdkd. «Centralbl. Min., Geol., Pal.», 1923, Nr. 11.
- Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Akademie der Wissenschaften und der Literatur. 1963, Nr. 6, Lfg. 111, 1963.
- Solger F. Über den Zusammenhang zwischen der Lobenbildung und Lebensweise bei einigen Ammoniten. Verhandl. d. V Intern. Zoologen Congresses zu Berlin 12—16 August 1901, 1902.
- Spiegler W. Graphoceratidae des ober Aalenium (Jura, NW Deutschland). «Mit. Geol. Staatsinstitut in Hamburg», 1966, Hf. 35.
- Théobald N. et Moine H. Les Ammonites du Toarcien supérieur et de l'Aalenien du Sentier de l'Ehn près d'Obervnai (Bas Rhin). «Bull. du Serv. de la Carte géol. d'Alsace et de Lorraine», T. 12, fasc. 1, 1959.
- Treatise on Invertebrate Paleontology, Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. By W. J. Arkell, W. W. Furnish. «Geol. Soc. of America and Univ. of Kansas Press», 1957.
- Wedekind R. Über die Lobus, Suturallobus und Inzision. «Centralbl. für Min. Geol. u Pal.», 1916, Nr. 8.
- Wiedemann J. Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten (Notizen zur Systematik der Kreideammoniten IV). «Pal. Zs.», 1963, Bd. 37, Hf. 1/2.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ТАБЛИЦА I

Фиг. 1, 1a. *Hildoceras sublevisorii* Fuc.

1 — вид сбоку; 1a — вид с вентральной стороны. Обр. 183. Северный Кавказ, балка Б. Шоана. Средний тоар.

Фиг. 2, 2a. *Grammoceras thouarsense* d'Orb.

Форма А. 2 — вид сбоку; 2a — вид с вентральной стороны. Обр. 107К8''. Северный Кавказ. Правый берег р. Уруп у ст. Преградной. Верхний тоар.

Фиг. 3, 3a. *Grammoceras thouarsense* d'Orb.

Форма Б. 3 — вид сбоку; 3a — вид с вентральной стороны. Обр. 107К8''. Северный Кавказ. Правый берег р. Уруп у ст. Преградной. Верхний тоар.

Фиг. 4, 4a. *Grammoceras thouarsense* d'Orb.

Форма Б. 4 — вид сбоку; 4a — вид с вентральной стороны. Обр. 107К8'''. Северный Кавказ. Правый берег р. Уруп у ст. Преградной. Верхний тоар.

Фиг. 5. *Pseudogrammoceras fallaciosum* Bayle.

Вид сбоку; обр. 1075/8''. Северный Кавказ. Район Гитче-Каштансу. Верхний тоар.

Фиг. 6. *Pseudogrammoceras fallaciosum* Bayle;

Вид сбоку. Обр. 1075/8'''. Северный Кавказ. Район Гитче-Каштансу. Верхний тоар.

Фиг. 7, 7a. *Ludwigia murchisonae* Sow.

7 — вид сбоку, 7a — вид в поперечном сечении. Обр. 2034. Дагестан, р. Аварское Койсу у с. Датуна. Верхний аален.

Фиг. 8. *Ludwigella* sp.; вид сбоку. Обр. 2141. Дагестан, с. Кудутль. Аален.

Фиг. 9, 9a. *Ludwigella rудis* S. Buckman.

9 — вид сбоку; 9a — вид с вентральной стороны. Обр. 2005. Дагестан, р. Андийское Койсу у с. Гигатли Урух. Верхний аален.

Фиг. 10, 10a. *Ludwigella rудis* S. Buckman.

10 — вид сбоку, 10a — вид с вентральной стороны. Обр. 2005Дб. Дагестан, р. Андийское Койсу у с. Гигатли Урух. Верхний аален.

Фиг. 11, 11a. *Ludwigia toluaria* Ditt.

11 — вид сбоку, 11a — вид с вентральной стороны. Обр. 2149. Дагестан, с. Ирганай. Верхний аален.

Фиг. 12, 12a. *Ludwigella flexilis* S. Buckman.

12 — вид сбоку, 12a — вид в поперечном сечении. Обр. 2035. Дагестан, р. Аварское Койсу у с. Датуна. Верхний аален.

Фиг. 13, 13a. *Ludwigia bradfordensis* S. Buckman.

13 — вид сбоку, 13a, 13б — вид с вентральной стороны. Обр. 2129. Дагестан, р. Казикумхское Койсу у с. Цудахар. Верхний аален.

Фиг. 14. *Ludwigia bradfordensis* S. Buckman.

14 — вид сбоку. Обр. 2129°. Дагестан, р. Казикумхское Койсу у с. Цудахар. Верхний аален.

Фиг. 15, 15a, 15б. *Ludwigella tenuis* S. Buckman.

Изображение воспроизведено из работы С. Бакмена. (S. Buckman, 1887—1907, Suppl., табл. XX, фиг. 37, 38, 39). 15 — вид сбоку, 15a — вид с вентральной стороны, 15б — «радиус».

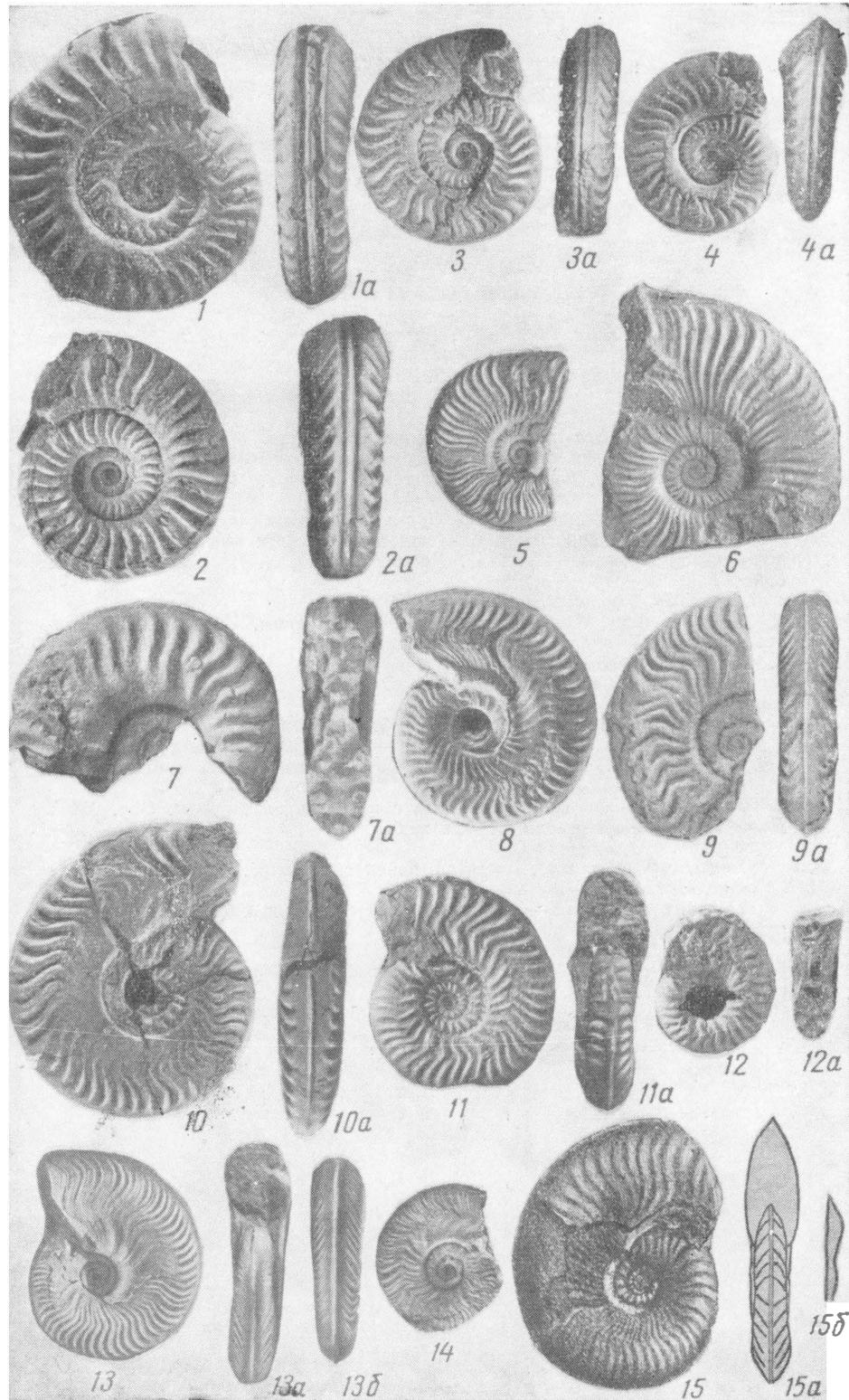


ТАБЛИЦА II

Фиг. 1, 1а, 1б. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckman.

Форма А. 1 — вид сбоку, 1а — вид с вентральной стороны; 1б — вид в поперечном сечении. Обр. 2141°. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса?

Фиг. 2. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckman.

Форма А. Вид сбоку. Обр. 2141. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса?

Фиг. 3, 3а, 3б. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckman.

Форма Б. 3 — вид сбоку, 3а — вид с вентральной стороны; 3б — вид в поперечном сечении. Обр. 2146''. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 4, 4а, 4б. *Braunsina* aff. *fastigata* S. Buckman.

Форма А. 4 — вид сбоку, 4а — вид в поперечном сечении, 4б — вид с вентральной стороны. Обр. 2147. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 5, 5а. *Graphoceras* cf. *debile* S. Buckman.

5 — вид сбоку, 5а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147/Д. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 6, 7. *Braunsina* sp.

Внутренние обороты с бороздкой. Обр. 2145. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 8, 8а. *Depaoceras?* cf. *formosum* S. Buckman.

Часть оборота с жилой камерой. 8 — вид сбоку, 8а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147Д''. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 9, 9а. *Braunsina?* sp.

Молодь. 9 — вид сбоку, 9а — вид с вентральной стороны. Обр. 2146'. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 10. *Graphoceras* sp.1.

Вид сбоку. Обр. 2147. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 11, 11а. *Graphoceras* sp.2.

11 — вид сбоку, 11а — вид в поперечном сечении. Обр. 1246. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса?

Фиг. 12, 12а. *Platygraphoceras?* sp.

12 — вид сбоку, 12а — вид с вентральной стороны. Обр. 2152. Дагестан, район с. Араканы. Основание байоса?

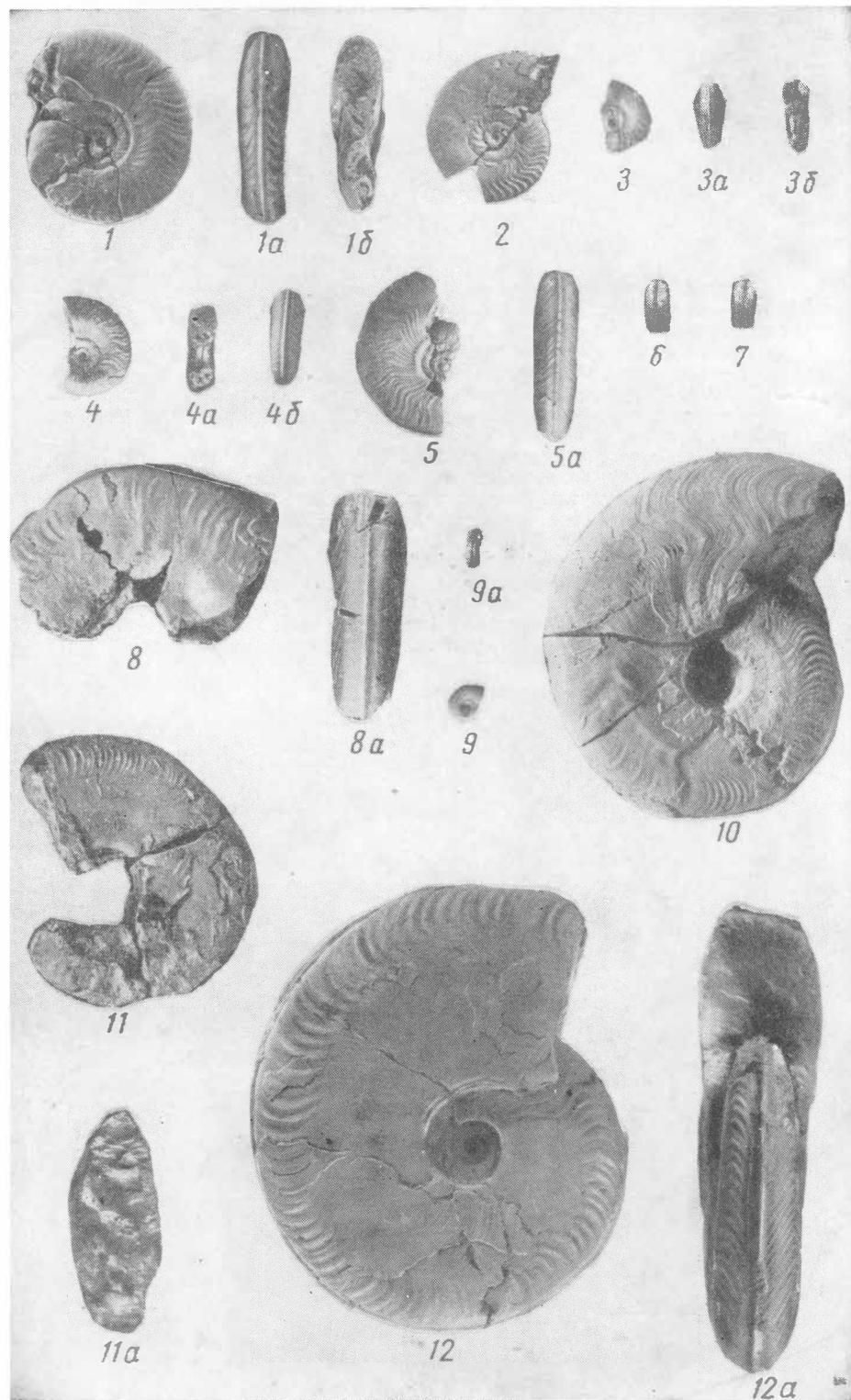


ТАБЛИЦА III

Фиг. 1. *Platygraphoceras?* sp.

1 — вид сбоку, 1а — вид с вентральной стороны. Обр. 2141 № 2. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса?

Фиг. 2. *Platygraphoceras?* sp.

1 — вид сбоку. Обр. 35. Дагестан, район с. Кумух. Основание байоса?

Фиг. 3, 3а. *Platygraphoceras?* sp.

3 — вид сбоку, 3а — вид с вентральной стороны. Обр. 2133. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса?

Фиг. 4, 4а, 4б. *Platygraphoceras?* sp. *

4 — вид сбоку; 4а, 4б — вид в поперечном сечении. Обр. 2141 № 1. Дагестан, район с. Кудутль. Основание байоса?

Фиг. 5. Изображение воспроизведено из работы А. Квенштедта (Quenstedt, 1883—1885, табл. 13, фиг. 32, вероятно, молодь ариетитов, стр. 108, нижний лейас, Вайхинген; все формы (а — д) имеют уже жилую камеру; фиг. 33 — *Ammonites dorsosulcatus*, стр. 109, оттуда же, у — увеличено, с узкой бороздкой (желобом); фиг. 34 — то же, стр. 109, оттуда же, х — увеличено, с широкой бороздкой (желобом); фиг. 35 — то же, W — увеличенная жилая камера, R — увеличенная вентральная сторона.

* Жилая камера не сохранилась.

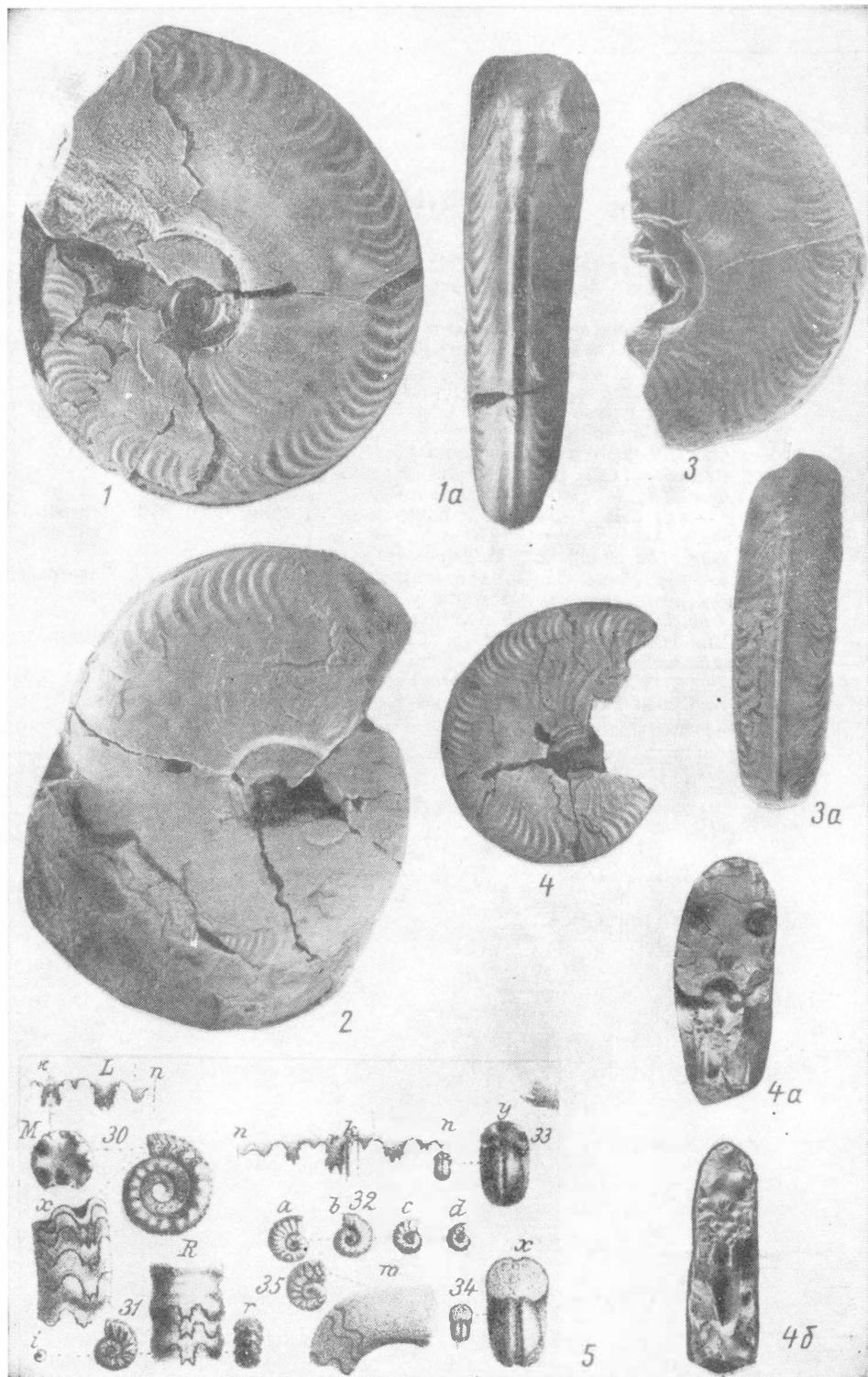


ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. *Leioceras opalinum* Rein.

Вид сбоку. Обр. 59к8. Северный Кавказ, р. Хусса Кардоникская. Нижний аален.

Фиг. 2. *Leioceras opalinum* Rein.

Вид сбоку. Обр. 59к8. Северный Кавказ, р. Хусса Кардоникская. Нижний аален.

Фиг. 2а. *Leioceras opalinum* Rein.

Вид в поперечном сечении. Обр. 59к8. Северный Кавказ, р. Хусса Кардоникская. Нижний аален.

Фиг. 3. *Leioceras comptum* Rein.

Вид сбоку. Обр. 106 *. Северный Кавказ, р. Аксайт. Аален.

Фиг. 4, 4а, 4б. *Leioceras comptum* Rein.

4 — вид сбоку, 4а — вид в поперечном сечении. Обр. 106. Северный Кавказ, р. Аксайт. Аален.

Фиг. 5, 5а. *Staufenia (Costileioceras) sinon* Bayle.

5 — вид сбоку, 5а — вид с вентральной стороны. Обр. 24. Северный Кавказ, левый берег р. Кардоник у балки Березовой. Верхний аален.

Фиг. 6. *Staufenia (Costileioceras) opalinoides*, Mayer.

Вид сбоку. Обр. 4033/33а₂. Северный Кавказ, р. Бардаргарлыкол. Верхний аален.

Фиг. 7. *Staufenia (Costileioceras) opalinoides* Mayer.

Вид сбоку. Обр. 3/4. Северный Кавказ, р. Кардан, г. Каракая. Верхний аален.

* Оригинал утерян.

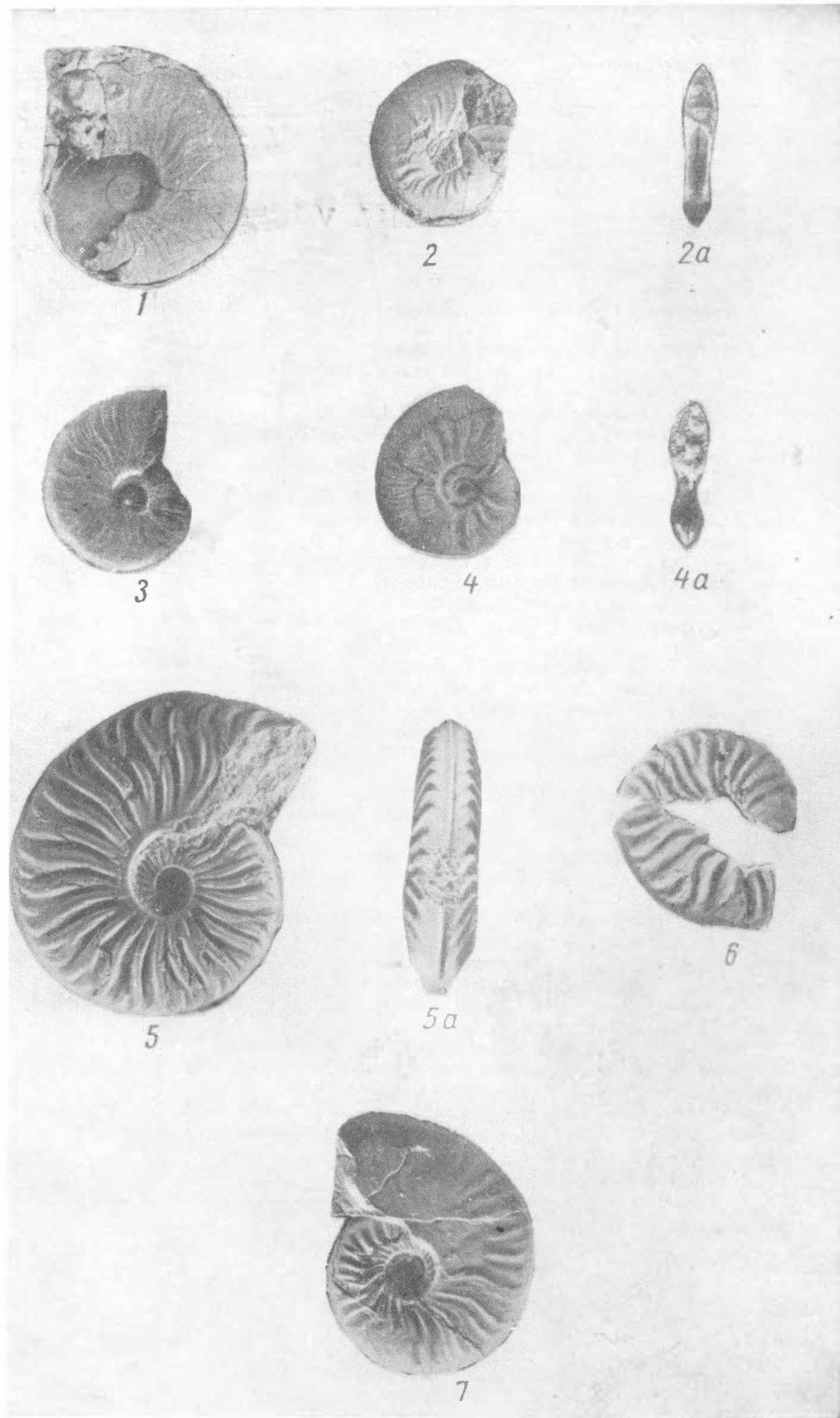


ТАБЛИЦА V

Фиг. 1. *Darellia* aff. *concinna* S. Buckm.

Вид сбоку. Обр. 2147/Д₁. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 2. *Darellia* aff. *concinna* S. Buckm.

Вид сбоку. Обр. 2147/Д₂. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 3, 3а. *Darellia* aff. *concinna* S. Buckm.

3 — вид сбоку, 3а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147/Д₃. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 4, 4а. *Darellia?* *walkeri* S. Buckm.

4 — вид сбоку, 4а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147/Д₄. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 5, 5а. *Darellia?* *walkeri* S. Buckm.

5 — вид сбоку, 5а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147/Д₅. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 6. *Darellia?* *walkeri* S. Buckm.

Вид сбоку. Обр. 2147/Д₆. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 7, 7а. *Darellia?* *walkeri* S. Buckm.

7 — вид сбоку, 7а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147/Д₇. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 8. *Darellia?* aff. *walkeri* S. Buckm.

Вид сбоку. Обр. 2147/Д₈. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 9. *Darellia?* aff. *walkeri* S. Buckm.

Вид сбоку. Обр. 2147/Д₉. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 10. *Darellia?* aff. *walkeri* S. Buckm.

Вид сбоку. Обр. 2147/Д₁₀. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 11, 11а. *Toxolioceras* cf. *incisum* S. Buckm.

11 — вид сбоку, 11а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147/Д₁₁ *. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 12. *Hyperlioceras* aff. *discitiforme* S. Buckm.

Вид сбоку. Обр. 2147/Д₁₂. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 13, 13а. *Hyperlioceras* cf. *discitiforme* S. Buckm.

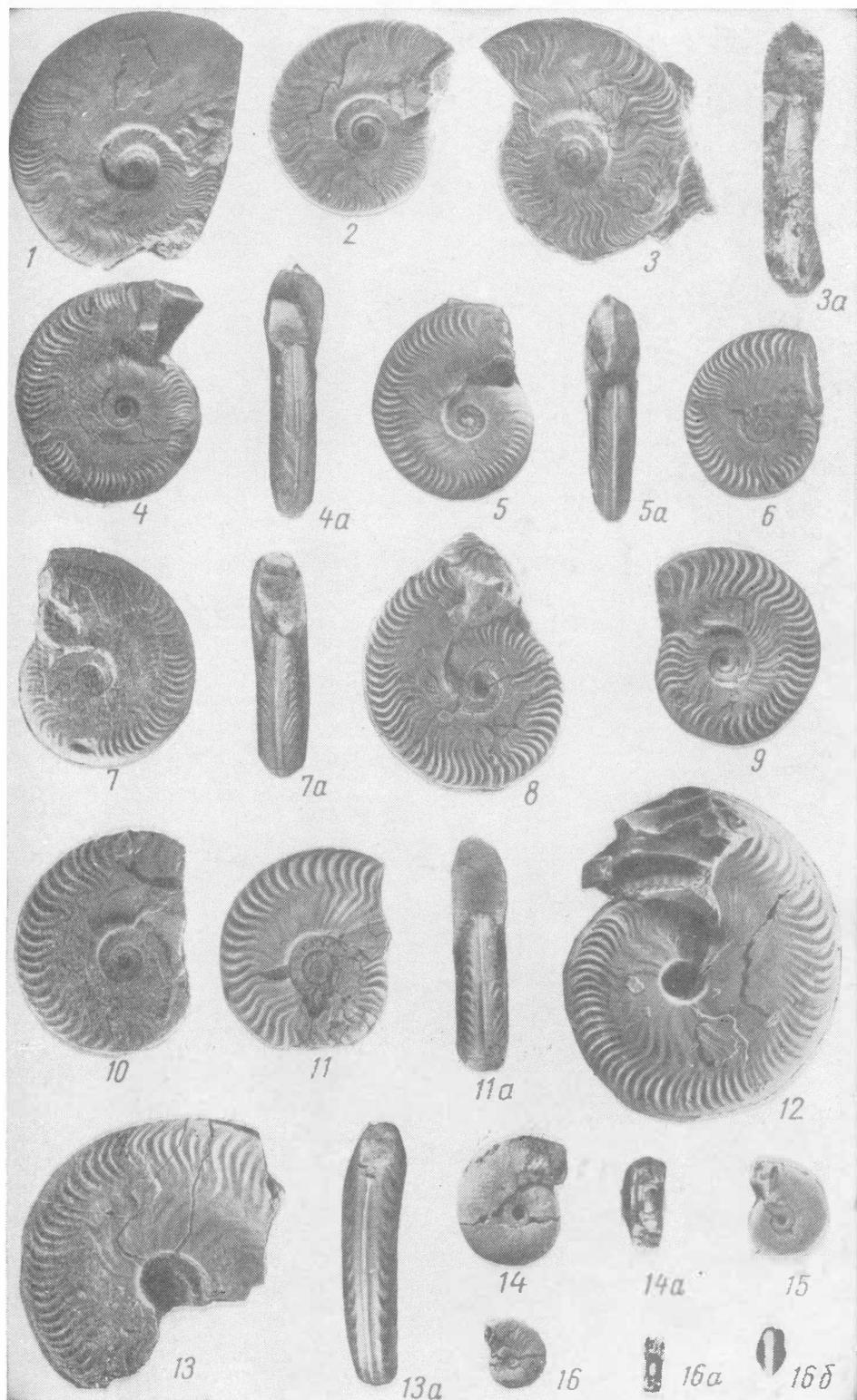
13 — вид сбоку, 13а — вид с вентральной стороны. Обр. 2147/Д₁₃. Дагестан, район с. Ирганай. Основание байоса?

Фиг. 14, 14а, 15, 16, 16а, 16б. *Darellia?* *hiltermanni* Alth.

Обр. 2151 **. Дагестан, район с. Араканы. Основание байоса?

* Форма в тексте не описана.

** Оригиналы утеряны. Аналогичные экземпляры хранятся в коллекции под указанным номером.



О ГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Терминология	6
<i>Hildocerataceae</i>	6
<i>Hildoceratidae</i>	6
<i>Hildoceras</i>	6
<i>Grammoceras</i>	9
<i>Graphoceratidae</i>	15
<i>Leioceras</i>	15
<i>Staufenia</i>	22
<i>Ludwigia</i>	31
<i>Graphoceras</i>	45
<i>Darellia</i>	63
<i>Hyperlioceras</i>	73
Выводы	87
Литература	92
Приложение	95

Казакова Вера Петровна

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НЕКОТОРЫХ
ТОАРСКИХ, ААЛЕНСКИХ И
НИЖНЕБАЙОССКИХ АММОНИТОВ
ИЗ НАДСЕМЕЙСТВА
HILDOCEPHALACEAE HYATT

Б.З. 56—1971—№ 26

Редактор *И. И. Щехура*

Технический редактор *Н. Н. Рябикова*

Корректор *С. С. Мазурская*

Сдано в набор	8/1 1971 г.
Подписано к печати	3.XII 1971 г.
Л-115515	Формат 70 × 108 ¹ / ₁₆
Бумага тип. № 1	Физ. печ. л. 6.75
Усл. печ. л. 9.45	Уч.-изд. л. 8.15.
Изд. № 1152	Заказ 113
Тираж 380 экз.	Цена 60 коп.

Издательство Московского университета
Москва, К-9, ул. Герцена, 5/7.
Типография Изд-ва МГУ. Москва,
Ленинские горы

Цена 60 коп.