

УДК 564.53:551.763.1

В. В. ДРУЩИЦ, И. А. МИХАИЛОВА, Г. К. КАБАНОВ  
и М. В. КНОРИНА

### МОРФОГЕНЕЗ СИМБИРСКИТОВ

Изучены протоконы и внутреннее строение фрагмокона трех родов симбирскитов (*Simbirskites*, *Speetoniceras*, *Craspedodiscus*) и прослежены изменения в онтогенезе каждого рода формы поперечного сечения, скульптуры, лопастной линии, сифона, септальных трубок. Установлены сходство и различия между этими родами.

Предпринята попытка всестороннего изучения раковин аммонитов, принадлежащих к трем родам — *Simbirskites*, *Speetoniceras*, *Craspedodiscus*. Они относятся к симбирскитам, которых одни авторы рассматривают в качестве семейства, другие — подсемейства. Материалом для исследований послужила большая коллекция аммонитов, собранная К. А. и Г. К. Кабановыми из готеривских глин на правом берегу Волги у г. Ульяновска.

Часть раковин была развернута до начальной камеры с тем, чтобы изучить протоконы и проследить изменения в онтогенезе формы поперечного сечения, скульптуры и лопастной линии. Для большинства раковин были изготовлены продольные и частично поперечные анатомии, на которых рассмотрены строение и форма протоконха, размеры фиксатора (просифона), форма и размеры цекума, изучено положение и измерены абсолютные и относительные размеры сифона и сопровождающих его элементов, строение септальных трубок, изменение числа септ в каждом обороте и расстояния между ними (построены соответствующие кривые), изменение в онтогенезе толщины стенки раковины и внутренней высоты оборота. Изучалось строение первичного валика и первичного пережима, угол первичного пережима, который измерялся между прямой, проведенной из центра протоконха к просепте, и прямой от центра до середины первичного пережима. Этот угол у большинства экземпляров составлял 300°, у нескольких — 315°. Измерялись диаметр раковины аммонителлы (через первичный пережим), диаметры первого и последующих оборотов ( $O_1$ ,  $O_2$ ,  $O_3$  и т. д.).

При описании и на рисунках приняты следующие сокращения: *B* — внутренняя высота оборота, *впс* — внутренний призматический слой, *дст* — дорсальная стенка, *жк* — жилая камера, *К* — размеры камеры, измеренные от септы к септе вдоль сифона, *M* — манжета, *Ме* — мембрана, *нас* — наружный призматический слой,  $O_1$ ,  $O_2$ ... — обороты, *пв* — первичный валик, *пл* — пластинчатый слой, *пп* — первичный пережим, *C<sub>1</sub>*, *C<sub>2</sub>*... — септы, *Сиф* — сифон, *ст* — септальная трубка, *Ф* — фиксатор (просифон), *Д* — цекум.

История изучения симбирскитов подробно освещена в работах Е. С. Черновой (1952) и П. Раусона (Rawson, 1971). Внутреннее строение симбирскитов до сих пор подробно не изучалось и дается впервые. Морфогенез лопастной линии *Simbirskites* описал Р. Ведекинд (Wedekind, 1910), а позднее для *Speetoniceras inversum* и *Craspedodiscus progredivens* рассмотрел О. Шиндельвальф (Schindewolf, 1966).

До пересмотра границы между готеривом и барремом (Друшциц, 1962) время существования симбирскитов датировалось поздним готеривом — ранним барремом; после Лионского коллоквиума (Colloque, 1965), принявшего решение о проведении границы между готеривом и барремом по кровле зоны *Pseudothurgmannia anglicostata*, распространение описываемого семейства ограничено поздним готеривом, хотя в некоторых работах этого периода и позднее зону *Speetoniceras versicolor* продолжали относить к верхам нижнего готерива.

Симбирскиты были развиты преимущественно в бореальной области: на севере Сибири, в Европейской части СССР, во многих странах Северо-Западной Европы (Польша, ФРГ, Англия). Вне этих районов они встречаются редко в отложениях готерива Крыма, Северного Кавказа, Северо-Востока СССР, Шпицбергена, Канады, Калифорнии и Орегона (США).

Основная коллекция симбирскитов, описанных в данной работе, происходит из глин верхнего готерива, обнаженных на правом берегу Волги к северу от Ульяновска. Глины содержат анкерито-кальцитовые и анкерито-кальцито-сидеритовые конкреции от 0,2 м до 1,5 м в поперечнике. В нижней половине разреза (в среднем 25 м) конкреции рассеяны в толще глин, но в ее верхней части (около 15 м) имеется горизонт крупных септариев до 1,5 м в поперечнике. В конкрециях нижней части разреза встречены раковины *Speetoniceras versicolor*, *S. inversum*, *Simbirskites coronatiformis*, ростры белемнитов, раковины двустворок, гастропод, брахиопод. В конкрециях верхней части биофоссилии более многочисленны и разнообразны: *Craspedodiscus discofalcatus*, *C. progrediens*, *C. speetonensis*, *Simbirskites decheni*, *S. umbonatus*; кроме аммонитов встречены ростры белемнитов, раковины двустворок, гастропод, трубочки полихет, фрагменты костей водных рептилий.

Ниже по единому плану описаны особенности строения раковин *Simbirskites*, *Speetoniceras* и *Craspedodiscus* и рассмотрены изменения различных признаков раковины в онтогенезе. Все измерения даны в миллиметрах. У рода *Simbirskites* были обнаружены мембранные, прикрепляющие сифон к септе и к центральной стенке раковины. Наблюдения над мембранными и микроструктурой септ под сканирующим электронным микроскопом (JSM-2) проводил В. В. Друшциц, снимки выполнила Р. А. Конышева, которой авторы выражают свою глубокую признательность.

### Род *Simbirskites Pavlow, 1892*

Материал. Пришлифовки в медианной плоскости *S. coronatiformis* (4 экз.), *S. elatus* (1 экз.), *Simbirskites* sp. (7 экз.); развернуты до протоконха *S. elatus* (1 экз.), *S. coronatiformis* (2 экз.).

Протоконхи валиковидной формы, сечение почти круглое:  $D^1=0,55-0,60$ ,  $D^2=0,50-0,55$ ,  $D^1-D^2=0,02-0,12$  (12 изм.), из них у одного экземпляра (№ 553)  $D^1=0,67$ ,  $D^2=0,55$ ,  $D^1-D^2=0,12$ , у остальных экземпляров эта разница 0,02–0,10. Ширина протоконха 0,84–0,88, отношение ширины к диаметру 1,58 (1 изм.).

Первичный валик линзовидный, удлиненный. Длина его 0,17–0,33 (12 изм.), толщина 0,03–0,05 (11 изм.). Из них только у одного экземпляра (№ 2) валик короткий и вздутый – 0,17, у остальных длина валика 0,21–0,33. Первичный пережим расположен на расстоянии 300° (11 изм.) и у одного экземпляра (№ 522) на расстоянии 315°. Первичный пережим четкий и хорошо выражен.

Диаметр раковины аммонителлы 1,05–1,12.

Фиксатор наблюдался у 10 экземпляров: у восьми в сечении, у двух — внутри протоконха, просветленного в глицерине. Длина фиксатора 0,15–0,40: у одного экземпляра (№ 6) он очень короткий – 0,15, у трех – 0,21–0,22 и у четырех – 0,30–0,40. При наблюдении протоконха, помещенного в глицерин, фиксатор имеет форму конуса с ножкой в виде

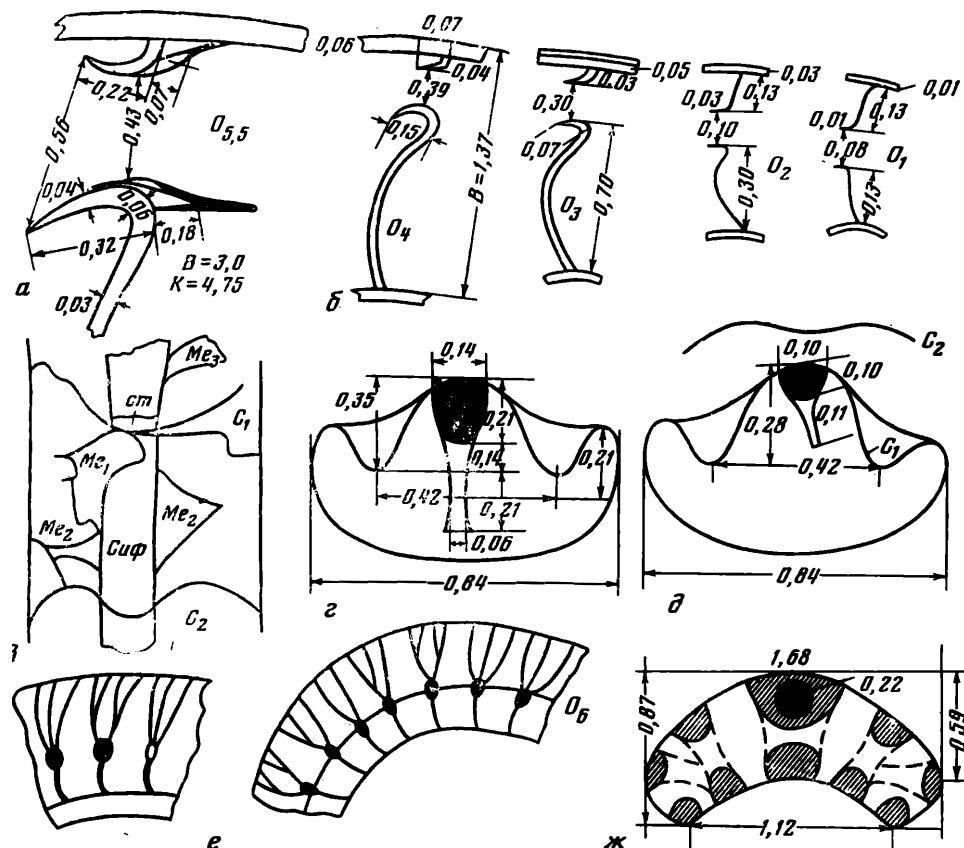


Рис. 1. Внутреннее строение раковины и характер скульптуры у представителей рода Simbirskites; *a*, *b* – Simbirskites sp.: *a* – экз. № 17, септальная трубка, 6-й оборот, *b* – экз. № 522, изменение в онтогенезе размеров септальных трубок и положения сифона; *c*, *d* – *S. elatus* (Trautschold); экз. № 15: *c* – две пары мембран, сопровождающих сифон, *d* – протоконх, просутура, цекум и фиксатор; *d* – *S. coronatiformis* Pavlow; *e* – экз. № 14, протоконх, просутура, цекум и фиксатор, *e* – экз. № 13 (слева) и экз. № 17 (справа), скульптура на 6-м обороте, *f* – экз. № 14, взаимоотношение лопастей на 2,75 оборота. Обозначения в тексте

ленты. У *S. elatus* (№ 15) конус короткий (0,14), лента длиной 0,21 и шириной 0,06; общая длина фиксатора 0,35 (рис. 1,  $\varepsilon$ ). У *S. coronatiformis* фиксатор короткий, конусовидный, длиной 0,11, смещенный вправо от плоскости симметрии (рис. 1,  $\delta$ ).

Цекум овальный, у некоторых экземпляров почти круглый, каплевидный (рис. 1, 2, 3).  $\text{Ц}_1 > \text{Ц}_2$ ;  $\text{Ц}_1 = 0,13 - 0,21$ ,  $\text{Ц}_2 = 0,10 - 0,14$ ,  $\text{Ц}_1 - \text{Ц}_2 = 0,01 - 0,07$  (8 изм.); сечение, видимое в просепте, овальное; длинная ось, расположенная по ширине оборота, равна 0,14, короткая — 0,08.

Сифон на 1-м обороте центральный, расположенный примерно на равном расстоянии от вентральной и дорсальной сторон, в конце 1-го — начале 2-го — субцентральный, с середины 2-го оборота приближается к вентральной стенке и становится вентрально-краевым. У двух экземпляров (№ 2 и 731) сифон на 1-м и 2-м оборотах субцентральный, соотношение расстояний от дорсальной и вентральной стенок 12:5 при диаметре сифона 4 (цена деления 0,014). В конце 2-го оборота сифон становится вентрально-краевым. У этих же экземпляров наблюдается расположение сифона на первых оборотах вне плоскости симметрии.

Диаметр сифона изменяется следующим образом:  $C_1=0,08-0,10$ ,  $C_{1,5}=0,10-0,15$ ,  $C_2=0,13-0,18$ ,  $C_{2,5}=0,15-0,24$ ,  $C_3=0,20-0,30$ ,  $C_{3,5}=0,38-0,40$ ,

$C_4=0,40-0,48$ ,  $C_{4,5}=0,55$ ,  $C_5=0,70$ . Отношения диаметра сифона к высоте оборота, измеренные через каждые полоборота, составляют соответственно:  $0,23-0,36$ ,  $0,22-0,40$ ,  $0,19-0,37$ ,  $0,30-0,36$ ,  $0,22-0,38$ ,  $0,32-0,39$ ,  $0,27-0,31$ ,  $0,26$ ,  $0,26$ .

Диаметр сифона в гидростатической камере между септами обычно значительно больше диаметра септальных трубок.

На 4-м обороте у *S. elatus* между двумя септами развиты две пары мембран, прикрепленные с боков к оболочке сифона, к вентральной стенке раковины и септе (рис. 1, в). Передняя пара мембран относительно короткая, начинается у переднего края вентральной лопасти около срединного седла и охватывает около  $\frac{1}{5}$  длины сифона, не доходя до его дорсальной части в плоскости симметрии. Вторая пара прикрепляется к вентральной стенке раковины на расстоянии 0,08 мм (приблизительно), далее к обеим сторонам сифона; около предшествующей септы в плоскости симметрии обе ветви соединяются; от них отходит тяж, доходящий до предшествующей септы. Мембранны в месте прикрепления к сифону слегка волнистые, напоминающие складки плохо приклеенного листа бумаги (табл. VI, фиг. 1а, 1д).

**Септы.** На 1-м обороте насчитывается 10–13 септ (10 изм.), на 2-м — 12–16 (10 изм.), на 3-м — 13–18 (11 изм.), на 4-м — 12–17 (11 изм.), на 5-м — 12–14 (8 изм.), на 6-м обороте у экз. № 2 и № 22 по 9 септ, за которыми следует жилая камера. Септы имеют пластинчатую микроструктуру (табл. VI, фиг. 1е, 1ж).

Жилая камера частично сохранилась у шести экземпляров (№ 2, 3, 6, 16, 17, 22). У экз. № 6 она начинается на 5-м обороте (сохранилось полоборота), у экз. № 2, 3, 16, 17 — на 6-м, у экз. № 22 — в начале 7-го оборота (сохранилось полоборота); у экз. № 2 она занимает  $\frac{3}{4}$  оборота, у экз. № 16 — целый оборот.

Расстояние между септами на первых двух оборотах увеличивается очень медленно (рис. 2; экз. № 16); аммонит построил на 1-м обороте 12 септ, на 2-м — 14, на 3-м и 4-м начинается увеличение расстояния между септами и число септ увеличивается до 16. Особенно резкое увеличение расстояний наблюдается на 5-м и части 6-го оборотов. На 5-м обороте аммонит построил 12 септ, а на 6-м — 8 и погиб. Далее расположена жилая камера.

**Септальные трубы** на 1-м обороте не наблюдались. Начиная с конца 1-го оборота они проходили короткие (рис. 1). На 2-м обороте их длина 0,05 (№ 6), на 2,5–0,09 (№ 6), на 3-м — 0,06–0,10 (№ 6, 17, 49), на 3, 5 — 0,13 (№ 6), на 4-м — 0,10–0,15 (№ 49), на 5-м — 0,23 (№ 22) — 0,28 (№ 49) — 0,30 (№ 731), на 6-м — 0,21–0,45 (№ 731), в начале 7-го — 0,42 (№ 731). Отношения длины септальных трубок к длине камеры:  $O_2$  — 0,05,  $O_{2,5}$  — 0,10,  $O_3$  — 0,07–0,11,  $O_4$  — 0,07–0,11,  $O_5$  — 0,10–0,13,  $O_6$  — 0,08.

Обычно длина септальных трубок, прилегающих к вентральной стенке, меньше длины у дорсальной стороны сифона. Септальные трубы воронкообразные, расширяющиеся в сторону жилой камеры. В середине 5-го оборота их диаметр в начале трубы 0,25, на конце — 0,32, на 5,5 обороте соответственно — 0,43 и 0,56. В первом случае длина септальной трубы у вентральной стенки 0,22, с противоположной стороны сифона — 0,28, на 5,5 обороте — соответственно 0,22 и 0,32 (рис. 1, а, б). Внутри септальной трубы расположены короткие манжеты, которые на первых четырех оборотах несколько выступают назад, на 5–6-м обычно расположены внутри септальной трубы, образуя своеобразную нашлепку. Внутри нее иногда сохраняются ауксилярные отложения. Органическая оболочка сифона сзади соединяется с манжетой и в месте соединения обызвествляется. Из септальной трубы органическая оболочка сифона выходит изнутри, ее начало обызвествлено. Герметичность камеры достигается обызвествлением переднего и заднего концов органической оболочки.

**Стенка раковины и скульптура.** Толщина стенки раковины

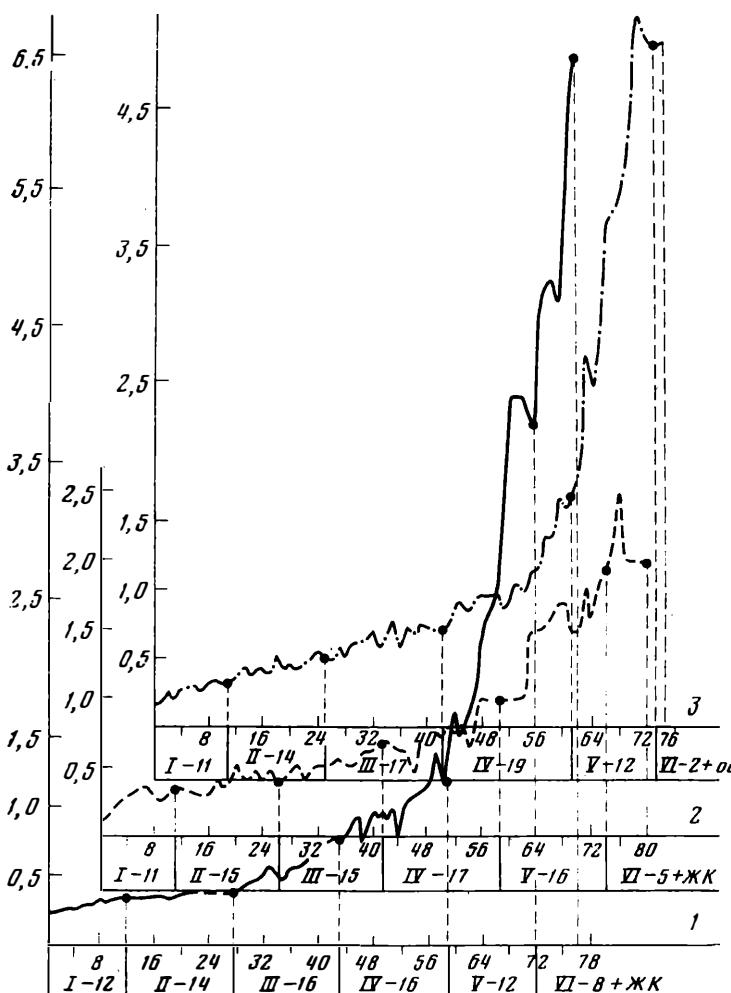
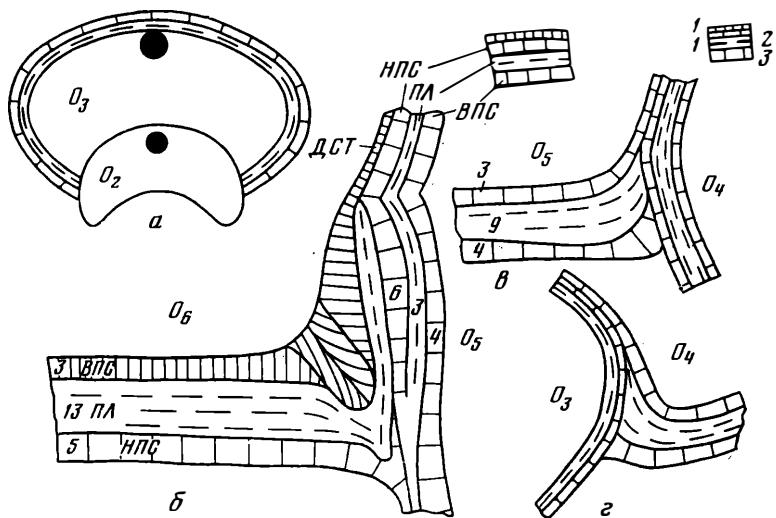


Рис. 2. Кривые расстояний между септами: 1 – *Simbirskites* sp. (экз. № 16), 2 – *Speeoniceras* sp. (экз. № 43), 3 – *Craspedodiscus* sp. (экз. № 993). Обозначения: жк – живая камера, обл – раковина обломана; цифры указывают число септ в обороте

увеличивается постепенно:  $T_1=0,01-0,03$ ;  $T_{1,5}=0,01-0,03$ ,  $T_2=0,02-0,04$ ,  $T_{2,5}=0,04-0,06$ ,  $T_3=0,04-0,08$ ,  $T_{3,5}=0,05-0,08$ ,  $T_4=0,06-0,10$ ,  $T_{4,5}=0,06-0,10$ ,  $T_5=0,08-0,15$ ,  $T_{5,5}=0,13-0,20$ . Насколько можно судить по наблюдениям в световом микроскопе, стенка раковины взрослых аммонитов на 4–5-м оборотах трехслойная.

Начиная со 2-го оборота наблюдаются валики, образованные за счет перламутрового слоя: на 2-м обороте – один–три, на 3-м – один–четыре, на 4-м – три–пять, на 5-м – один–два, на 6-м – валиков нет, но середины 5-го оборота вся стенка раковины утолщается.

На первых четырех оборотах раковина гладкая, лишь со следами струйчатости. На 5-м или в начале 6-го оборота появляются тонкие мелкие бугорки, из которых постепенно формируются ребра; они заканчиваются на боковой стороне небольшими бугорками и на вентральную сторону не переходят. На 6-м обороте вентролатеральные бугорки усиливаются и от них отходят пучки ребер, переходящие через вентральную сторону не прерываясь, образуя изгиб вперед. В пучке либо два или три ребра, либо пара, из которых каждое далее дихотомически ветвится (рис. 1, e). С бугорками, расположеннымными на противоположных сторонах вентральной



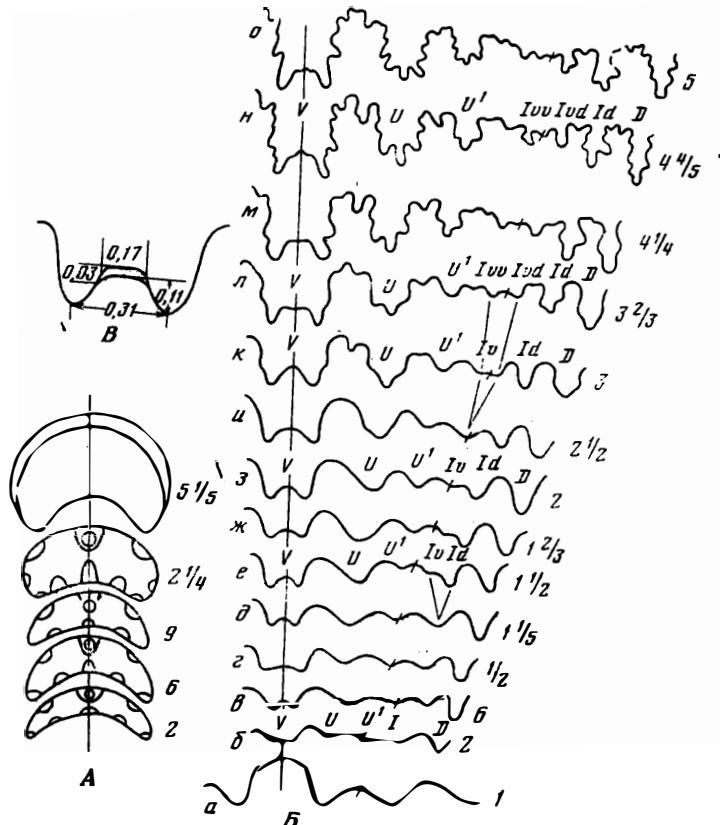


Рис. 4. Изменения формы поперечного сечения оборотов и лопастной линии в онтогенезе представителей рода *Simbirskites*; *A* — *S. eelatus* (Trautschold); экз. № 15, изменения формы поперечного сечения оборотов; *B*, *B'* — *S. coronatiformis* Pavlow; экз. № 14: *B* — изменения лопастной линии, *B'* — строение медианного седла вентральной лопасти (2,75 оборота), видна септальная трубка

0,28—0,33), в начале 2-го — 0,38—0,53, в начале 3, 4 и 5-го оборотов размах изменчивости более значительный (см. таблицу изменений внутренней высоты оборотов в онтогенезе).

## Изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе

Экз.	B <sub>1</sub>	B <sub>1,5</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>2,5</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>3,5</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>4,5</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>5,5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>6,5</sub>
№ 22	0,30	0,45	0,38	0,50	0,60	0,75	1,10	1,60	2,10	2,75	—	4,6
№ 2	0,33	0,40	0,45	0,58	0,75	1,08	1,45	1,85	2,25	2,88	4,0	5,15
№ 3	0,31	0,38	0,50	0,70	0,98	1,38	1,90	2,33	—	—	—	—
№ 78	0,30	0,38	0,48	0,58	0,75	1,08	1,35	1,78	2,20	—	3,65	—
№ 16	0,28	0,34	0,42	0,60	0,77	1,18	1,65	2,38	3,20	3,70	4,30	—
№ 522	0,33	0,38	0,53	0,65	1,02	1,40	2,00	—	—	—	—	—
№ 17	0,30	0,39	0,45	0,66	0,88	1,30	1,70	2,55	3,00	4,15	—	—
№ 49	0,30	0,38	0,43	0,55	0,73	1,03	1,50	2,15	2,70	3,35	—	—
№ 6	0,30	0,39	0,49	0,86	1,28	1,70	1,95	—	—	—	—	—
№ 731	0,30	0,35	0,45	0,50	0,63	0,98	1,20	1,58	2,05	2,70	3,65	—
№ 7	0,30	0,38	0,45	0,60	0,75	1,13	1,60	2,10	—	—	—	—

**Лопастная линия** (рис. 4, *B*, *B'*). Просутура ангустиселлатная, двухлопастная; ширина вентрального седла 0,42, высота 0,28—0,35. При-  
масутура пятилопастная. Примерно посередине 2-го оборота у *S. coryonati-*  
*formis* внутренняя боковая лопасть делится на две:  $I \rightarrow (I_1, I_d)$ . Затем вну-  
тренняя ветвь этой лопасти полностью обособляется и занимает место вну-  
тренней боковой (рис. 4, *B*, *ж*); вентральная лопасть связана с дорсальной,

1-я и 2-я умбиликальные — с внутренней ветвью ( $I_d$ ), а внешняя ветвь ( $I_v$ ) расположена на умбиликальном шве. Лопасть  $I_v$  в середине 3-го оборота разделяется повторно с образованием  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . У *S. elatus* внутренняя боковая лопасть разделяется в конце 1-го оборота. Усложнение всех элементов лопастной линии начинается в середине 3-го оборота, когда у пупковой лопасти появляются два вторичных зубца и центральное седло разделяется на две части. До 3-го оборота центральная и пупковая лопасти почти равны, а затем первая углубляется и превосходит пупковую по глубине. На 4-м обороте все элементы лопастной линии усложняются. Инверсность линии не подтверждается. У *S. coronatiformis* седла несколько снижаются к умбиликальному шву, у *S. elatus* центральное седло и два следующих за ним имеют примерно равную высоту, а далее у шва линия незначительно опускается.

Род *Simbirskites* характеризуется следующими чертами. Протоконх валиковидный, диаметром 0,55–0,60, шириной 0,84–0,88; фиксатор бокаловидный с ножкой разной длины — от 0,15 до 0,40; цекум от удлиненно-ovalной до почти круглой формы, различного размера. Сифон вначале центральный, в конце 2-го оборота вентрально-краевой, относительно широкий (0,31–0,33 на 1-м обороте, на 3–4-м — 0,36–0,39, на 5-м сокращается до 0,26). Угол первичного пережима около 300°. Диаметр раковины аммонителлы 1,05–1,12, диаметр 1-го оборота 1,12–1,19, 2-го — 1,90–2,13, колебания размеров 3-го и остальных оборотов более значительны. Максимальное число септ на 2–4-м оборотах до 16–17. Септальные трубки короткие, проходяниевые; манжеты короткие, несколько выступают назад. Толщина стенки раковины от 0,01 на 1-м обороте до 0,20 на 6-м. Скульптура появляется на 5-м или 6-м оборотах и представлена вентролатеральными бугорками, от которых отходят пучки ребер. Просутура ангустиселлатная двухлопастная; примасутура пятилопастная; в конце 1-го или середине 2-го оборотов внутренняя боковая лопасть раздваивается; усложнение всех элементов лопастной линии начинается с середины 3-го оборота. Жилая камера занимает около одного оборота.

### Род *Speetoniceras* Spath, 1924

Материал. Пришлифовки в медианной плоскости *S. versicolor* (4 экз.), *Speetoniceras* sp. (8 экз.); развернуты до протоконха *Speetoniceras* sp. (1 экз.), *S. versicolor* (1 экз.).

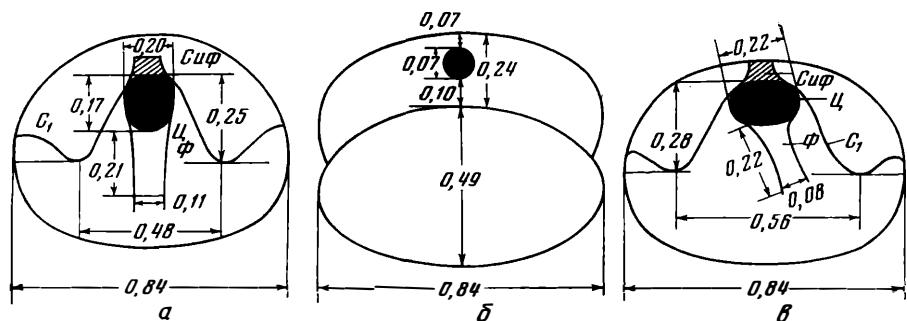


Рис. 5. Протоконх, центральное седло просутуры, цекум и фиксатор представителей рода *Speetoniceras*: а — *S. versicolor* (Trautschold), экз. № 21; б, в — *Speetoniceras* sp. juv., экз. № 19. Обозначения в тексте

Протоконх бочонковидный, сечение почти круглое (рис. 5):  $D^1 = 0,53–0,63$  (8 изм.),  $D^2 = 0,50–0,58$  (8 изм.),  $D^1 - D^2 = 0,03–0,07$ . Ширина протоконха 0,84.

Первичный валик линзовидный, с длинной и тонкой начальной частью (№ 43). Длина его 0,28–0,35 (9 изм.), толщина 0,03–0,05 (7 изм.).

Первичный пережим четкий, расположен на расстоянии  $300^\circ$  (9 изм.). У некоторых экземпляров он очень глубокий (№ 1, 42, 71, 72); разница высоты оборотов на пережиме и за ним составляет 0,03 (№ 72) — 0,05 (№ 1). У других экземпляров он менее глубокий.

Диаметр раковины аммонителлы 1,02—1,15.

Фиксатор наблюдался внутри протоконха (№ 19, 21), просветленного в глицерине и в медианном сечении. Фиксатор имеет вид трубки, конусообразно расширенной у места прикрепления к цекуму (рис. 5), длина трубы 0,21—0,22, ширина 0,08—0,11. Он расположен в плоскости симметрии протоконха или смешен вправо (рис. 5, в).

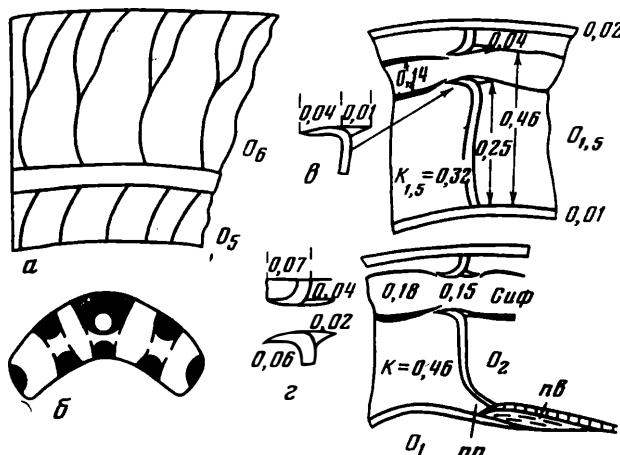


Рис. 6. Внутреннее строение раковины и характер скульптуры *Speetoniceras versicolor* (Trautschold): а — экз. № 1, характер скульптуры; б — экз. № 18, взаимоотношение лопастей на 1,2 оборота; в, г — экз. № 72, строение и размеры септальных трубок и положение сифона. Обозначения в тексте

Цекум крупный, каплевидный, длиной 0,17, шириной 0,20—0,22 (рис. 5, а, в); в сечении овальный или круглый (6 изм.):  $\Pi_1 > \Pi_2$ ,  $\Pi_1 = 0,10—0,18$ ,  $\Pi_2 = 0,08—0,14$ ,  $\Pi_1 - \Pi_2 = 0,02—0,05$ . У экз. № 43 оболочка цекума довольно толстая.

Сифон. За просептой цекум резко сужается и переходит в сифональный тяж, диаметр которого у 3-й септы 0,07 (рис. 5). На 1-м обороте сифон занимает почти центральное положение, но несколько приближенное к вентральной стенке (рис. 5, б), затем субцентральное и в конце 2-го — начале 3-го оборота становится вентрально-краевым (рис. 6, в, г). У многих экземпляров сифон на 1-м обороте не сохранился или очень деформирован (№ 1, 42, 43).

Диаметр сифона увеличивается постепенно:  $C_1 = 0,08—0,13$  (2 изм.),  $C_{1,5} = 0,09$ ,  $C_2 = 0,10$ ,  $C_{2,5} = 0,13$ ,  $C_3 = 0,23$ ,  $C_{3,5} = 0,28$ ,  $C_4 = 0,33$  (№ 43). Сифон относительно широкий. Отношения диаметра сифона к высоте оборота (измерения через пол оборота) соответственно равны: 0,25—0,37 (2 изм.), 0,26, 0,25, 0,28, 0,39, 0,35, 0,30 (№ 43).

Обычно диаметр сифона в камере несколько больше диаметра септальных трубок, например  $C_2$  в септальной трубке 0,15, а в камере — 0,18 (рис. 6, г); у экз. № 1  $C_3$  соответственно 0,27 и 0,31.

Септы. На 1-м обороте насчитывается 10—13 септ (8 изм.), на 2-м — 11—15 (10 изм.), на 3-м — 15—17 (10 изм.), у одного — 12, на 4-м — 15—18 (8 изм.), у двух — 13, на 5-м — 11—16 (5 изм.).

У большинства экземпляров жилая камера сохранилась частично. У двух экземпляров (№ 71, 72) она начинается на 4-м обороте, полностью его занимая; у экз. № 1 фрагмокон занимает 4,25 оборота, у экз. № 72 —

три оборота, на 4-м обороте имеются только две камеры; у экз. № 43 фрагмокон равен 5,25 оборота. У трех экземпляров (№ 4, 5, 43) жилая камера начинается на 6-м обороте; у экз. № 811 жилая камера расположена в начале 7-го оборота (сохранилось полоборота).

Расстояние между септами быстро возрастает после 2-й септы, затем увеличивается постепенно до конца 3-го оборота. В середине 4-го оборота расстояние изменчиво; в конце 4-го оборота начинается его быстрое увеличение, достигающее максимума в начале 6-го оборота. Здесь построены шесть септ, и остальную часть оборота занимает жилая камера. У последних трех септ наблюдается финальное сближение септ (рис. 2).

Септальные трубы наблюдались со 2-й септы (№ 43); они проходяют короткие, на  $O_1 = 0,04$ , на  $O_2 = 0,06-0,07$  (рис. 6, в, г), на  $O_3 = 0,05-0,08$  (№ 1, 42), на  $O_4 = 0,10-0,13$  (№ 4, 43), на  $O_5 = 0,15-0,21-0,30$  (№ 1, 4, 43). Отношение длины септальных трубок к длине камеры на  $O_1 = 0,08-0,11$  (2 изм.), на  $O_4 = 0,10$  (2 изм.), на  $O_5 = 0,09-0,10$  (3 изм.). В начале 5-го оборота (экз. № 1) манжета несколько выступает назад; на ней в виде нашлепки видны анулярные отложения; у экз. № 4 манжета выступает сзади септальной трубки на 0,05, при длине 0,07 и ее диаметре 0,25. На вентральной стенке, вероятно, септальная трубка манжета и анулярные отложения сливаются вместе, образуя небольшой трехугольный уступ.

Стенка раковины и скульптура. Толщина стенки раковины увеличивается постепенно (№ 22):  $T_1 = 0,01$ ,  $T_{1,5} = 0,01$ ,  $T_2 = 0,03$ ,  $T_{2,5} = 0,04$ ,  $T_3 = 0,05$ ,  $T_{3,5} = 0,05$ ,  $T_4 = 0,06$ ,  $T_{4,5} = 0,08$ ,  $T_5 = 0,08$ ,  $T_{5,5} = 0,13$ . Так же как у предыдущего рода, стенка на 3—6-м оборотах трехслойная.

На стенке раковины, начиная со 2-го оборота, наблюдаются валики. Число валиков на одном обороте различно: на 2-м обороте один-два валика, на 3-м — три-четыре, на 4-м — три-четыре, на 5-м — один-два. Толщина валиков в два-три раза больше нормальной толщины стенки.

Раковина гладкая на протяжении четырех оборотов, покрыта тонкой струйчатостью. Ребра появляются на 5-м обороте у перегиба умбрикальной стенки к боковой; они наклонены вперед, острые, с широким межреберным пространством, исчезающие на вентральной стороне. В начале 6-го оборота посередине боковой стороны ребра дихотомически ветвятся (рис. 6, а), в местах ветвления возникают тонкие острые бугорки. Вентральную сторону ребра переходят без перерыва, образуя широкий дугообразный изгиб вперед с очень широкими межреберными пространствами. У одного экземпляра (№ 10) ребра появляются на 4-м обороте, фрагмокон занимает пять оборотов, жилая камера — 6-й. У двух экземпляров, у которых жилая камера не сохранилась, скульптура хорошо выражена на 6-м обороте (№ 41) или в конце 6-го — начале 7-го (№ 51).

Форма раковины и размеры. На первых двух оборотах сечение низкое. Умбрикальная стенка обособлена слабо. На 3-м обороте она довольно крутая, связана постепенным переходом с боковой. На 4—5-м оборотах виден четкий умбрикальный перегиб. Боковые стенки связаны с округленной вентральной стороной плавным переходом (рис. 7, А). Изменения размеров диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов показаны ниже.

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

Экз.	$D'$	$D_{ам}$	$D_1$	$D_2$	$D_3$	$D_4$	$D_5$	$D_6$
№ 43	0,58	1,08	1,15	1,90	3,03	4,90	9,00	—
№ 51	0,60	1,10	1,25	2,13	3,68	6,50	11,7	21,2
№ 1	0,63	1,13	1,20	2,03	4,48	9,05	17,0	—
№ 42	0,53	1,02	1,13	1,98	3,45	6,75	—	—
№ 5	0,55	1,03	1,13	1,98	3,25	—	—	—
№ 811	0,60	1,13	1,23	2,05	3,48	6,90	10,2	—
№ 72	0,63	1,13	1,20	2,23	4,38	—	—	—
№ 71	0,63	1,15	1,20	2,25	4,35	8,15	—	—

Диаметр 1-го оборота 1,13–1,25, 2-го — 1,90–2,25; размеры диаметра раковины на 3–5-м оборотах очень изменчивы.

#### Изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе

Экз.	B <sub>1</sub>	B <sub>1,5</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>2,5</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>3,5</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>4,5</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>5,5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>6,5</sub>	B <sub>7</sub>
№ 43	0,31	0,35	0,40	0,45	0,53	0,71	1,05	1,58	2,40	3,0	4,1	—	—
№ 51	0,30	0,35	0,45	0,60	0,80	1,10	1,55	—	2,85	—	4,75	—	—
№ 1	0,33	0,45	0,60	0,90	1,33	1,95	2,70	—	5,30	—	—	—	—
№ 42	0,30	0,38	0,45	0,58	0,88	1,35	2,05	2,82	—	—	—	—	—
№ 5	0,30	0,40	0,45	0,58	0,73	1,00	1,15	—	1,45	—	2,55	—	4,25
№ 811	0,31	0,36	0,46	0,59	0,73	1,00	1,45	1,98	2,40	3,20	—	5,7	—
№ 72	0,35	0,44	0,63	0,93	1,33	2,00	—	—	—	—	—	—	—
№ 71	0,35	0,43	0,63	0,88	1,20	—	—	—	—	—	—	—	—

В конце 1-го оборота внутренняя высота поперечного сечения в среднем равна 0,30 (крайние размеры 0,30–0,35), в конце 2-го — 0,45–0,60, в конце 3–5-го размах изменчивости очень высок (см. таблицу изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе).

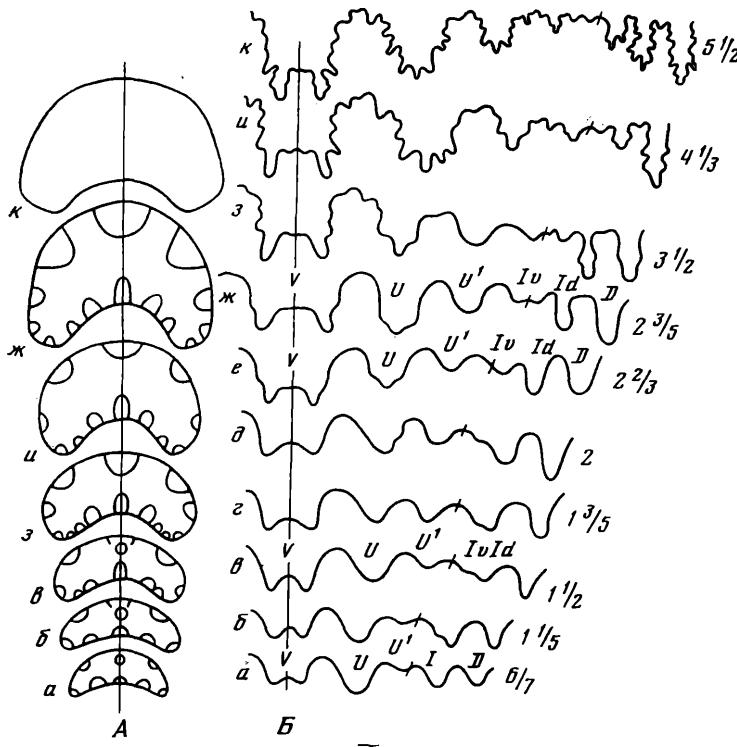


Рис. 7. Изменения формы поперечного сечения (A) и лопастной линии (Б) в онтогенезе *Speetoniceras versicolor* (Trautschold); экз. № 18. Цифры справа — положение лопастной линии на обороте, буквы слева соответствуют буквам у лопастной линии

**Лопастная линия** (рис. 7, Б). Просутура ангустиселлатная; ширина вентрального седла 0,48–0,56, высота 0,25–0,28 (рис. 5, а, в). В конце 1-го оборота линия состоит из пяти лопастей: VUU'ID (рис. 7, Б). В начале 2-го оборота, так же как у рода *Simbirskites*, внутренняя боковая лопасть делится на две ( $I_v$ ,  $I_d$ ), которые к середине 3-го оборота полностью обособляются. В конце 3-го оборота  $I_v$  еще раз делится и общее число лопастей достигает семи ( $VUU' I_{v v} \cdot I_{v d} I_d D$ ). В дальнейшем новые лопасти не возникают. Пупковая лопасть вначале крупнее всех остальных, затем более крупной становится вентральная. Усложнение всех элементов лопастной линии начинается на 3-м обороте. Все лопасти, кроме брюшной, трехраздельные, со слабо развитыми боковыми зубцами, седла мелкорасщепленные.

**Род Speetoniceras** характеризуется следующими чертами. Протоконх бочонковидный, диаметром 0,53–0,63, шириной 0,84. Фиксатор конусовидный, имеет вид трубы длиной 0,21–0,22 при диаметре 0,08–0,11. Цекум каплевидный. Сифон вначале центральный, затем субцентральный, в конце 2-го — начале 3-го оборотов вентрально-краевой, относительно широкий (на 3-м обороте составляет 0,35 высоты, в середине 5-го — 0,22). Угол первичного пережима 300°. Диаметр раковины аммонителлы 1,02–1,15, 1-го оборота 1,13–1,25, 2-го — 1,90–2,25, на 3–6-м размеры диаметров оборотов очень изменчивы. На 1-м обороте 10–13 септ, на 3–4-м — до 18, на 5-м — 11–16. Септальные трубы короткие, проходяще-вые; манжеты также короткие, несколько выступают назад. Толщина стенки раковины от 0,01 на 1-м обороте до 0,13 на 6-м. Скульптура появляется на 5-м обороте и представлена дихотомически ветвящимися ребрами. Просутура аугустин-селлатная; лопастная линия в конце 1-го оборота пятилопастная; ее усложнение происходит за счет повторного деления внутренней боковой лопасти и расчленения всех элементов. Все лопасти, кроме брюшной, трехраздельные.

### Род *Craspedodiscus* Spath, 1924

**Материал.** Пришлифовки в медианной плоскости *C. discofalcatus* (9 экз.); развернуты до протоконха *C. progrediens* (1 экз.), *C. discofalcatus* (1 экз.).

Протоконх валиковидный, сечение почти круглое:  $D^1=0,55-0,70$ ,  $D^2=0,53-0,63$ ,  $D^1-D^2=0,02-0,10$  (8 изм.); из них у одного экземпляра (№ 992)  $D^1=0,55$ ,  $D^2=0,53$ ,  $D^1-D^2=0,02$ . Ширина протоконха 0,84–0,91 (рис. 8, 8, г). Отношение ширины к диаметру 1,41 (1 изм.).

Первичный валик линзовидный. Длина его 0,21–0,45 (8 изм.) при толщине 0,03–0,05 (6 изм.). Угол первичного пережима 300° (7 изм.), у одного экземпляра 315°; у двух экземпляров (№ 36 и 37) он выражен четко, у остальных нечеткий.

Диаметр раковины аммонителлы 1,13–1,20 (8 изм.).

Фиксатор хорошо сохранился у пяти экземпляров (№ 28, 36, 37, 38, 993), у одного экземпляра (№ 34) выражен нечетко. В медианном сечении виден один тяж, длина которого от 0,25 (№ 34, 993) до 0,45 (№ 37). Внутри протоконха, помещенного в глицерин, у одного экземпляра (№ 11) фиксатор имеет вид бокала на длинной ножке; высота конического бокала 0,28 при такой же длине ножки, которая на конце раздваивается (рис. 8, г) и двумя веточками (0,07) прикрепляется к протоконху. У второго экземпляра бокал маленький, высота конуса 0,08, длина ножки 0,07, т. е. почти в четыре раза меньше, чем у предыдущего экземпляра (рис. 8, в).

Цекум в сечении овальный (4 изм.) или круглый (1 изм.); обычно  $\Pi_1>\Pi_2$ ,  $\Pi_1=0,13-0,20$ ,  $\Pi_2=0,10-0,18$ ,  $\Pi_1-\Pi_2=0,02-0,07$  (№ 38); у экз. № 993  $\Pi_1=\Pi_2=0,13$ ; у одного экземпляра (№ 36)  $\Pi_1<\Pi_2$ ,  $\Pi_1=0,14$ ,  $\Pi_2=0,18$ . Сечение цекума в просепте круглое (рис. 8, в).

Сифон на первой половине 1-го оборота центральный, примерно до середины 2-го оборота субцентральный, с середины 2-го оборота становится вентрально-краевым (рис. 8, б). Сохранность сифона различна. Так, у экз. № 34 сифон на первых двух оборотах сильно ожелезнен и находится вне плоскости симметрии. У экз. № 991 сифон на первых двух оборотах сильно сморщен, и его толщина в камерах сокращена примерно в три раза по сравнению с диаметром септальной трубы. Обычно диаметр сифона между септами значительно больше, чем в септальной трубке (рис. 8, е).

Диаметр сифона изменяется следующим образом:  $C_1=0,08-0,10$ ,  $C_{1,5}=0,08-0,15$ ,  $C_2=0,15-0,20$ ,  $C_{2,5}=0,18-0,25$ ,  $C_3=0,25-0,33$ ,  $C_{3,5}=0,33-0,50$ ,  $C_4=0,48-0,58$ ,  $C_{4,5}=0,55$  (1 изм.). Сифон относительно широкий. Отношения диаметра сифона к высоте оборота соответственно равны: 0,21–0,29, 0,33–0,40, 0,27–0,37, 0,23–0,33, 0,23–0,27, 0,20–0,25, 0,16–0,21, 0,12.

**Септы.** На 1-м обороте насчитывается 10–11 септ (3 изм.), на 2-м — 12–15 (7 изм.), на 3-м — 16–20 (6 изм.), у одного экземпляра (№ 992) — 14, на 4-м — 16–20 (5 изм.), у одного (№ 992) — 13, на 5-м — 12–13 (3 изм.). Только у одного экземпляра наблюдалась жилая камера в начале 6-го оборота, сохранившаяся на полобороте.

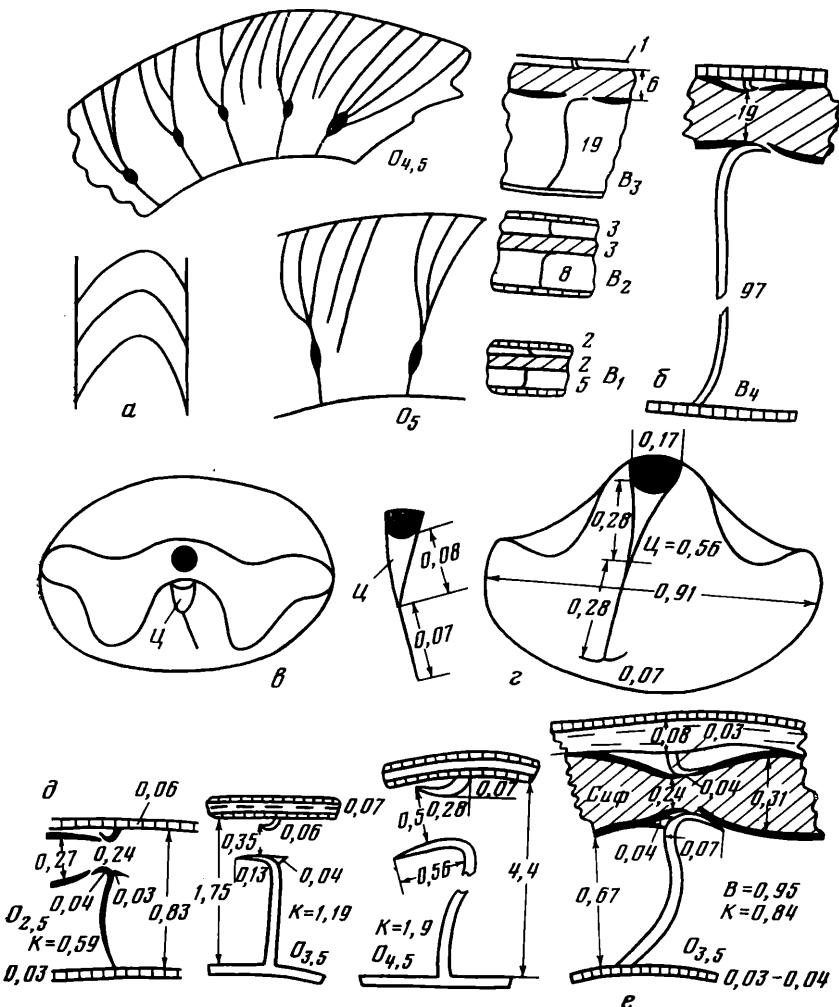


Рис. 8. Внутреннее строение раковины и характер скульптуры у представителей рода *Craspedodiscus*; *a, г – C. discofalcatus* (Lahusen); *a* – экз. № 991, характер скульптуры, *г* – экз. № 12, протоконх, вентральное седло просутуры, цекум и фиксатор; *в – C. progrediens* (Lahusen); экз. № 11, протоконх со стороны просепты, форма и размеры фиксатора; *б, д, е – Craspedodiscus* sp.; *б* – экз. № 36, изменение положения и размеров сифона в онтогенезе; цифры указывают число делений в измерительной линейке при цене деления 0,014; *д* – экз. № 38, строение и размеры септальных трубок и положение сифона; *е* – экз. № 28, взаимоотношение оболочки сифона с септальной трубкой на 3,5 обороте. Обозначения в тексте

Расстояние между септами постепенно увеличивается до конца 3-го оборота (№ 993); на 4-м обороте оно возрастает быстрее и особенно интенсивно увеличивается на 5-м обороте (рис. 2).

Септальные трубы короткие: на 3-м обороте их длина 0,04–0,08 (3 изм.), на 4-м — 0,13–0,21 (4 изм.), в конце 4-го — 0,35 (1 изм.), на 5-м — 0,35–0,67 (4 изм.), в конце 5-го — 0,84 (1 изм.). Септальные трубы воронковидные, с расширенным передним концом; обычно

часть, прилегающая к вентральной стенке, короче противоположной, иногда в два раза (рис. 8, *d*, на 5-м обороте). Манжеты короткие, сохраняются редко. Длина их заднего конца 0,03–0,04. Органическая оболочка сифона переходит в обызвествленную манжету (3-й оборот, экз. № 34, 38). У некоторых форм сохранились аннулярные образования. У одного из экземпляров в середине 4-го оборота сохранилась мембрана, отходящая от септы к оболочке сифона (рис. 8, *e*).

Стенка раковины и скульптура. Толщина стенки раковины изменяется следующим образом:  $T_1=0,01-0,03$ ,  $T_{1,5}=0,03-0,05$ ,  $T_2=0,04-0,05$ ,  $T_{2,5}=0,04-0,08$ ,  $T_3=0,05-0,08$ ;  $T_{3,5}=0,06-0,10$ ,  $T_4=0,10-0,13$ .

На стенке раковины, начиная со 2-го оборота, наблюдаются валики; их число на оборотах различно: в конце 2-го оборота — один (4 изм.), на 3-м — два (3 изм.), на 4-м — четыре (1 изм.).

Раковина на протяжении первых трех оборотов гладкая. Латеральные бугорки появляются в середине 4-го оборота. Слабая ребристость начинает появляться с конца 3-го (№ 993) или в начале 4-го оборота (№ 37, 991). В конце его возникают ребра, вначале слабые, неотчетливые. В середине 5-го оборота от бугорков отходят пучки (три-четыре) ребер, часть из них дихотомически ветвится; между основными пучками наблюдаются по одному-два промежуточных ребра (рис. 8, *a*).

Форма раковины и размеры. На протяжении первых трех оборотов поперечное сечение низкое, эллипсоидальное; в конце 1-го оборота (у 10-й септы) ширина несколько меньше таковой у 5-й септы (рис. 9, *A*). С 4-го оборота происходит заметное увеличение высоты поперечного сечения, и к концу 5-го оборота сечение становится высоковальным.

Изменения диаметров протоконха, раковины аммонителлы и соответствующих оборотов показаны ниже.

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

Экз.	Д <sup>1</sup>	Д <sub>ам</sub>	Д <sub>1</sub>	Д <sub>2</sub>	Д <sub>3</sub>	Д <sub>4</sub>	Д <sub>5</sub>
№ 992	0,55	1,13	1,30	2,33	4,45	9,45	—
№ 37	0,60	1,15	1,25	2,23	4,25	8,90	19,5
№ 28	0,63	1,15	1,23	2,55	—	—	—
№ 36	0,64	1,18	1,28	2,53	4,75	10,55	—
№ 34	0,65	1,19	1,28	2,33	4,38	9,10	—
№ 993	0,65	1,18	1,30	2,35	4,45	9,20	20,5
№ 38	0,68	1,20	1,25	2,15	4,03	8,10	—

Из таблицы видно, что диаметры 1-го и 2-го оборотов (1,23–1,30) пре-вышают соответствующие размеры у родов *Simbirskites* и *Speetoniceras*. Но особенно заметна разница, начиная с 3-го оборота; диаметр 4-го оборота в два раза больше, чем 3-го, 5-го — в два раза больше, чем 4-го.

Из приведенной ниже таблицы изменений внутренней высоты оборотов в онтогенезе видно, что внутренняя высота уже на 1-м обороте несколько больше таковой у двух предшествующих родов (0,33–0,35 вместо 0,28–0,33). Особенно увеличиваются размеры внутренней высоты, начиная с 4-го оборота.

#### Изменения внутренней высоты оборотов в онтогенезе

Экз.	B <sub>1</sub>	B <sub>1,5</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>2,5</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>3,5</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>4,5</sub>	B <sub>5</sub>
№ 992	0,33	0,40	0,50	0,75	1,13	1,70	2,88	4,13	—
№ 37	0,33	0,40	0,53	0,78	1,05	1,68	2,50	4,25	6,38
№ 28	0,33	0,38	0,40	0,63	—	1,23	—	2,60	5,80
№ 36	0,35	0,45	0,65	0,90	1,20	2,05	3,10	4,60	—
№ 34	0,35	0,40	0,55	0,80	1,15	1,75	2,40	—	—
№ 993	0,33	0,45	0,55	0,75	1,18	1,80	2,73	4,25	6,50
№ 38	0,35	0,38	0,55	0,75	1,18	1,63	3,00	—	—

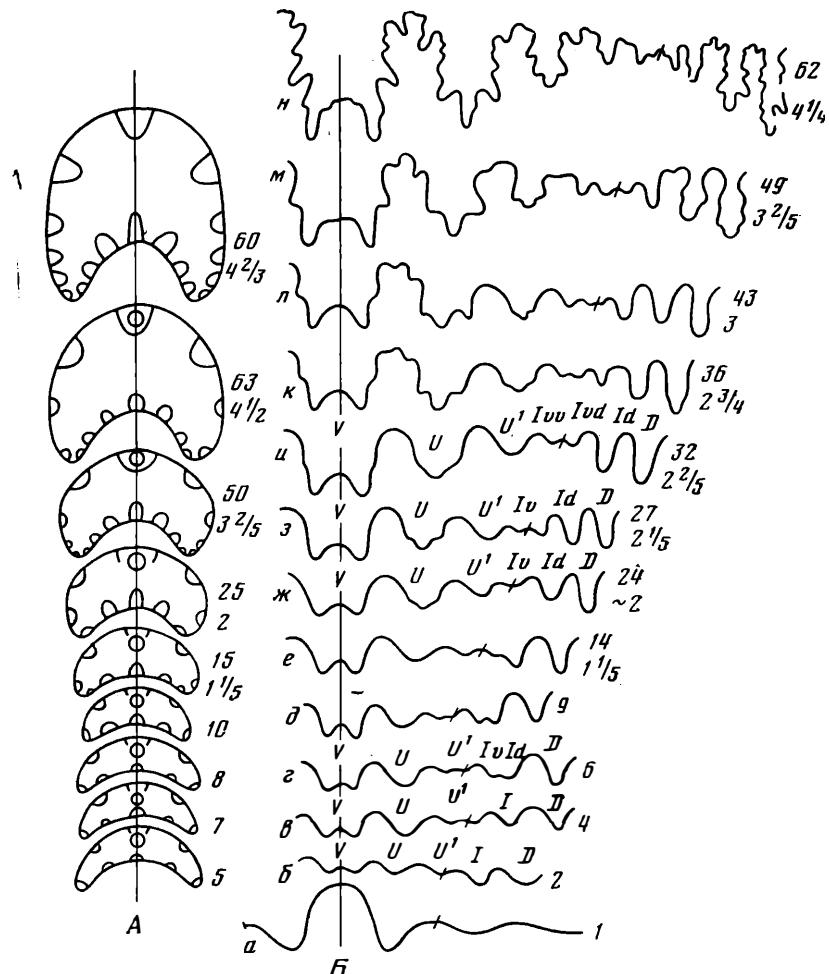


Рис. 9. Изменения формы поперечного сечения (*A*) и лопастной линии (*B*) в онтогенезе *Craspedodiscus progrediens* (Lahusen); экз. № 11

**Лопастная линия** (рис. 9, Б). Просутура ангустиселлатная (рис. 8, в, г). Примасутура пятилопастная. Четвертая линия шестилопастная, причем 6-я лопасть возникает в результате деления 1-й пупковой ( $U^1$ ), но к началу 2-го оборота эта лопасть вновь становится цельной. Одновременно с этим в 6-й линии (раньше, чем у рассмотренных выше родов) начинается деление внутренней боковой лопасти на самостоятельные лопасти  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . У двух изученных видов *C. discofalcatus* и *C. progreadiens* в онтогенезе наблюдается формирование сутуральной лопасти, напоминающей такие же лопасти у голлитоидей и десмоцератоидей. Инверсность лопастной линии, на которую иногда ссылаются, не наблюдалась. У *C. discofalcatus* на последней зарисованной линии (64) наблюдается опускание всех элементов линии на дорсальную стороне.

Род *Craspedodiscus* характеризуется следующими чертами. Протоконх валиковидный, диаметром 0,55—0,70, шириной 0,85—1,02. Фиксатор длиной 0,25—0,45. Цекум от овального до круглого (0,13—0,20). Сифон вначале центральный, с середины 2-го оборота вентрально-краевой, относительно широкий на первых двух оборотах (0,20—0,37), на 4-м—0,16—0,25, на 5-м его размеры резко сокращаются и составляют 0,12. Угол первично-го пережима около  $300^\circ$ , у одного экземпляра  $315^\circ$ . Диаметр раковины аммонителлы 1,13—1,20, 1-го оборота — 1,28—1,30, 2-го — 2,15—2,55, 3-го —

4,03–4,75 и резко увеличивается у 4–5-го. На 1-м обороте 10–11 септ; максимальное число на 3–4-м (16–20). Септальные трубы короткие, проходяческие; манжеты короткие, несколько выступают назад. Толщина стенки раковины от 0,01 на 1-м обороте до 0,10–0,13 на 4-м. Здесь же появляются бугорки. На 5–6-м оборотах от них отходят пучки в три-четыре ребра, между пучками одно-два вставных ребра. Просутура аугустиселлатная; разделение внутренней боковой лопасти начинается на 6-й линии, в это же время разделяется первая пупковая лопасть, которая затем вновь становится цельной. На 5–6-м оборотах формируется супуральная лопасть. Усложнение всех элементов происходит с 3-го оборота.

\* \* \*

Если мы теперь сравним все наблюдавшиеся признаки исследованных родов, то обнаружим не только много черт сходства, но и ряд отличий.

Протоконхи внешне имеют одинаковую бочонковидную форму при ширине, значительно превышающей диаметр; у *Simbirskites* ширина 0,84–0,88, у *Speetoniceras* – 0,84, у *Craspedodiscus* – 0,85–0,91 при диаметре у первого 0,55–0,67, у второго 0,53–0,63, у третьего 0,55–0,70. Фиксатор напоминает бокал на длинной или короткой ножке либо имеет вид трубы, переходящей в узкий конус, который соединяется с цекумом. Общая длина фиксатора у всех родов очень изменчива (от 0,11 до 0,38) и не является характерной для какого-либо рода.

Форма цекума также изменчива, от каплевидной до чащеобразной при длине от 0,10 до 0,21. Поперечное сечение сифона в просепте круглое или овальное с длинной осью, расположенной вдоль ширины оборота. Положение сифона изменяется одинаково: на 1-й половине оборота сифон центральный, на 2-й – субцентральный, на 2-м обороте в середине или в конце занимает центрально-краевое положение. Сифон широкий; его относительные размеры на 3–4-м оборотах возрастают до 0,35 (отношение диаметра сифона к высоте), а затем постепенно уменьшаются и составляют 0,22, а у двух родов посередине 5-го оборота до 0,12. Абсолютные размеры диаметра сифона возрастают примерно одинаково и на 5-м обороте достигают 0,5–0,6 мм.

На 1-м обороте наблюдается минимальное число септ (10–11), на 2–4-м увеличивается в среднем до 16, но бывает 17 и 19, на 5-м обороте вновь сокращается до 12–13. Отсюда можно сделать вывод, что при постройке септ на 1-м обороте аммонит подтягивал свое тело на 36° по дуге, на 4-м обороте только на 18–21° (если принять, что строились 17–19 септ), т. е. строительство раковины на 1-м обороте происходило быстрее, чем на 4-м, если принять, что интервалы постройки септ были одинаковыми (лунный ритм, по Иванову, 1971). Кривые, построенные на основании изменения расстояний между септами, указывают на значительное увеличение этих расстояний на 4-м и особенно на 5-м оборотах. Отсюда следует, что корреляционно с ними увеличивались диаметр раковины и внутренняя высота оборотов. Отличие между тремя родами здесь выявляется очень отчетливо. Диаметр 1-го оборота, как правило, у *Craspedodiscus* несколько больше, чем у двух других родов. Заметное отличие диаметров раковин наблюдается при четырех-пяти оборотах.

Можно отметить прямую коррелятивную связь между размерами протоконха ( $D^1$ ), диаметрами раковины аммонителлы ( $D_{ам}$ ) и 1-го оборота. Чем больше диаметр протоконха, тем больше соответствующие диаметры. Например, у *Simbirskites*  $D^1=0,55$ ,  $D_{ам}=1,05$ ;  $D^1=0,60$ ,  $D_{ам}=1,10$ , у *Speetoniceras*  $D^1=0,48$ ,  $D_{ам}=0,88$ ;  $D^1=0,55$ ,  $D_{ам}=1,03$ ;  $D^1=0,63$ ,  $D_{ам}=1,15$ , у *Craspedodiscus*  $D^1=0,55$ ,  $D_{ам}=1,13$ ;  $D^1=0,64$ ,  $D_{ам}=1,18$ ;  $D^1=0,70$ ,  $D_{ам}=1,18$ .

Жилая камера занимает до одного оборота. У одного экземпляра *Speetoniceras* фрагмокон равен трем оборотам, но чаще фрагмокон занимает четыре или пять оборотов.

Септальные трубки, насколько можно судить по аншлифам, на всех оборотах прохонитовые, имеют воронковидную форму. Абсолютная длина их возрастает от оборота к обороту. У *Simbirskites* на 5,5 обороте она достигает 0,49 в дорсальной части и 0,35 у вентральной стенки; у *Craspedodiscus* — соответственно 0,42 и 0,24. Относительная длина септальных трубок (отношение длины септальной трубы к длине гидростатической камеры) составляет 0,08—0,19. Сопровождающие септальные трубы структуры построены одинаково: имеются короткие манжеты, направленные назад, и анулярные отложения в виде небольших нашлепок внутри септальной трубы.

По характеру скульптуры все три рода отличаются довольно существенно, но при этом протоконхи и первые три оборота гладкие. Скульптура у *Craspedodiscus* появляется с середины 4-го оборота, у *Speetoniceras* и *Simbirskites* — на 5-м обороте.

По способу развития и усложнения лопастной линии последние два рода близки друг к другу, а род *Craspedodiscus* отличается наличием супуральной лопасти.

Полученные данные о морфогенезе трех родов представляют первые сведения о различных признаках и изменениях их в онтогенезе, но еще не дают возможности судить о самостоятельности родов и их родственных связях. Дальнейшие исследования предполагаемых предков и представителей подрода *Milanowskia*, возможно, позволят более определенно высказаться по рассмотренным вопросам.

## ЛИТЕРАТУРА

- Друшциц В. В. 1962. Докл. АН СССР, т. 147, № 4, стр. 900—903.  
Иванов А. Н. 1971. Уч. зап. Яросл. пед. ин-та, вып. 87. Геол. и палеонтол., стр. 76—119.  
Чернова Е. С. 1952. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 27, № 6, стр. 45—58.  
*Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, septembre 1963)*. 1965. Mém. Bur. Rech. Géol. et Min., № 34, p. 1—840.  
Rawson P. F. 1971. Bull. Brit. Museum (Natur. History). Geol., vol. 20, № 2, p. 25—86.  
*Schindewolf O. H.* 1966. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abhandl. Akad. Wiss. Mainz, math.-naturw. Kl., № 3, S. 327—454.  
*Wedekind R.* 1910. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, № 3, S. 93—105.

Московский государственный  
университет

Статья поступила в редакцию  
4 X 1978

## Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Simbirskites elatus* (Trautschold); экз. № 15, сифон, септы, септальная трубка и мембранны; 1а—1в — сифон с дорсальной стороны: 1а — видны две септы ( $C_1$ ,  $C_2$ ), сифон (*Cиф*) и сопровождающие его мембранны ( $Me_1$ ,  $Me_2$ ,  $Me_3$ ) ( $\times 100$ ); 1б — видны септальная трубка (*ст*), мембрана ( $Me_1$ ) и септа ( $C_1$ ) ( $\times 170$ ); 1в — деталь фото 1б ( $\times 300$ ); 1г — мембрана ( $Me_2$ ), соединяющая сифон с септой ( $C_2$ ) ( $\times 300$ ); 1д — мембрана ( $Me_1$ ), прикрепленная к сифону (*Cиф*) ( $\times 1000$ ); 1е, 1ж — строение септы, ограниченной с двух сторон органическим слоем: 1е — ( $\times 6000$ ), 1ж — ( $\times 3000$ ) (снимки в СЭМ JSM-2).