

**МИНИСТЕРСТВО ГЕОЛОГИИ СССР**

**Всесоюзный ордена Трудового Красного Знамени нефтяной  
научно-исследовательский геологоразведочный институт  
(ВНИГРИ)**

**СТРАТИГРАФИЯ**

**ТРИАСОВЫХ И ЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ  
НЕФТЕГАЗОНОСНЫХ БАССЕЙНОВ СССР**

**(Сборник научных трудов)**

*Ленинград 1982*

РАЗВИТИЕ ЛОПАСТНЫХ ЛИНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ НЕКОТОРЫХ ПОЗДНЕОРСКИХ  
И РАННЕМЕЛОВЫХ *Craspeditidae* И *Polyptychitidae*

Современные представления о разделении двух наиболее важных для бореальной поздней юры - раннего мела группировках аммонидей этого возраста - семейств *Craspeditidae* и *Polyptychitidae* складывались на основании анализа морфологии раковины и характере очертаний внешнего отрезка лопастной линии взрослых экземпляров. Первые полные сведения об изменениях лопастных линий в онтогенезе ряда представителей *Craspeditidae* и *Polyptychidae* приведены в работе О.Шиндевольфа [4]. Им изучены (преимущественно на ранних стадиях) *Craspedites okensis* (d'Orb.), *C. cf. nodiger* (Eichw.), *C. cf. kachpuricus* (Trautsch.), *Garniericeras catenulatum* (Fisch.), *Platylenticeras latum* Koen., *Simbirskites cf. umbonatiformis* (M.Pavl.), *Speetoniceras sp.*, *S. inversum* (M.Pavl.),

Примасура всех перечисленных форм пятилопастная - VL:U:ID (ELU<sub>2</sub>:U<sub>1</sub>I)<sup>x</sup>). Последующим изменениям в интерпретации О.Шиндевольфа подвержена лопасть I (U<sub>1</sub>), разделяющаяся на I<sub>v</sub> и I<sub>d</sub> (по О.Шиндевольфу - "объединенная" лопасть U<sub>1</sub>). Последующие изменения затрагивают седло, лежащее на шве, из которого вычленяется новообразованная лопасть U<sup>1</sup>(U<sub>3</sub>), смеющаяся на внешнюю сторону оборота. Далее происходит вычленение лопасти U<sup>2</sup>(U<sub>4</sub>), усложняющейся с ростом раковины. Конечная генетическая формула выглядит следующим образом: VLUU<sup>1</sup>:U<sup>2</sup>:ID (ELU<sub>2</sub>U<sub>3</sub>:U<sub>4</sub>U<sub>1</sub>I), где U<sup>2</sup> - представлена значительно усложненной лопастью, занимающей положение по обе стороны от шва; лопасть I - двумя составляющими: I<sub>v</sub> и I<sub>d</sub>. Для всех изученных им форм, относящихся к *Craspeditidae* и *Polyptychitidae* О.Шиндевольф принимал единый тип развития лопастной линии.

Отечественные публикации, затрагивающие вопросы развития лопастной линии и морфологии в онтогенезе рассматриваемых семейств, восходят к работе А.А.Шевырева [3]. В ней разбирается морфогенез и развитие лопастной линии трех представителей *Craspedites subditus* (Tr.), *Kachpurites subfulgens* (Nik.) и *Garniericeras catenulatum* (Fisch.). Установленная последовательность вычленения новых элементов с использованием терминологии В.Е.Руженцева принципиально отличается от схемы, предложенной О.Шиндевольфом) В скобках приведена индексация элементов по О.Шиндевольфу.

фом [4]. По А.А.Шевыреву, начальные стадии усложнения линии характеризуются вычленением лопасти  $U^I$  ( $U^2$  в интерпретации А.А.Шевырева) с последующим ее делением; вычленением из седла  $U^I_{V/U^1}_1 - U^2$ , ее деления и т.д. Эту точку зрения поддерживает и И.Г.Климова [1, 2]. Более того, она распространяет её и на Polyptychitidae. Её изучены раннемеловые представители Craspeditidae - Temnoptychites Pavlov и Polyptychitidae - Bodylewskites Klimova. Для представителей полнотихитид (Bodylewskites) она приводит конечную формулу  $V_I V_{II} U_{II} U_{III} U_{IV} U_{V} : U_I U_{II} U_{III} U_{IV} U_{V} ID$ , что вполне согласуется с данными А.А.Шевырева по позднеловским краспедитидам. Для раннемеловых краспедитид (Temnoptychites) -  $V_I V_{II} U_{II} U_{III} U_{IV} U_{V} U_{VI} : U_{II} U_{III} U_{IV} U_{V} U_{VI} ID$ , отмечая у Polyptychitidae [2] (с.51) конечную формулу в виде  $V_I V_{II} U_{II} U_{III} U_{IV} U_{V} U_{VI} : U_{II} U_{III} U_{IV} U_{V} U_{VI} ID$ . В индексации не совсем ясно, куда исчезают пары для лопастей  $U^6_I$  и  $U^6_{II}$  у Temnoptychites и Polyptychites соответственно, поскольку нижние индексы показывают, что произошло деление этих лопастей.

К настоящему времени сложилось представление, что усложнение лопастных линий краспедитид и полнотихитид идентично, но происходит по двум схемам - О.Нидевольфа и А.А.Шевырева - И.Г.Климовой. Изучение аммонитов поздней юры - раннего мела позволило предложить принципиально новый способ изменений лопастных линий в онтогенезе рассматриваемых семейств. Ниже приведены описания и анализ этих изменений для основной массы родов этих семейств.

Изменения лопастной линии Craspedites изучены на двух представителях рода - *C. sp. juv.* и *C. ex gr. mosquensis*, происходящих из верхнеловских слоев близ Огарково, р.Улка (сбори М.С.Месекликова).

Процедура и примасура зарисованы не были в связи с тем, что начальная камера и часть первого оборота кальцитом не заполнены; при разворачивании частично разрушены. Первая линия, которую удалось зарисовать преимущественно с внутренней стороны оборота - пятилопастная. В области ява лежит лопасть  $U$  (рис.1а). Занимаемое ею положение соответствует первому полуобороту фрагмокона. К концу второго оборота (18-20 линия) лопасть  $U$  смещается на внешнюю сторону; на яве находится седло  $U/I$ . К этому моменту (20 линия) приурочено и деление лопасти  $I$  (рис.1б) на  $I_V$  и  $I_U$ . Очень быстро, к началу третьего оборота (линия 25, рис.1в) ве вполне сформировавшаяся лопасть  $I_V$  смещается в область ява, где продолжает развиваться и обособляться. Деление лопасти  $I$  и смещение на яв ее центральной составляющей происходит столь резко, что в случае пропуска

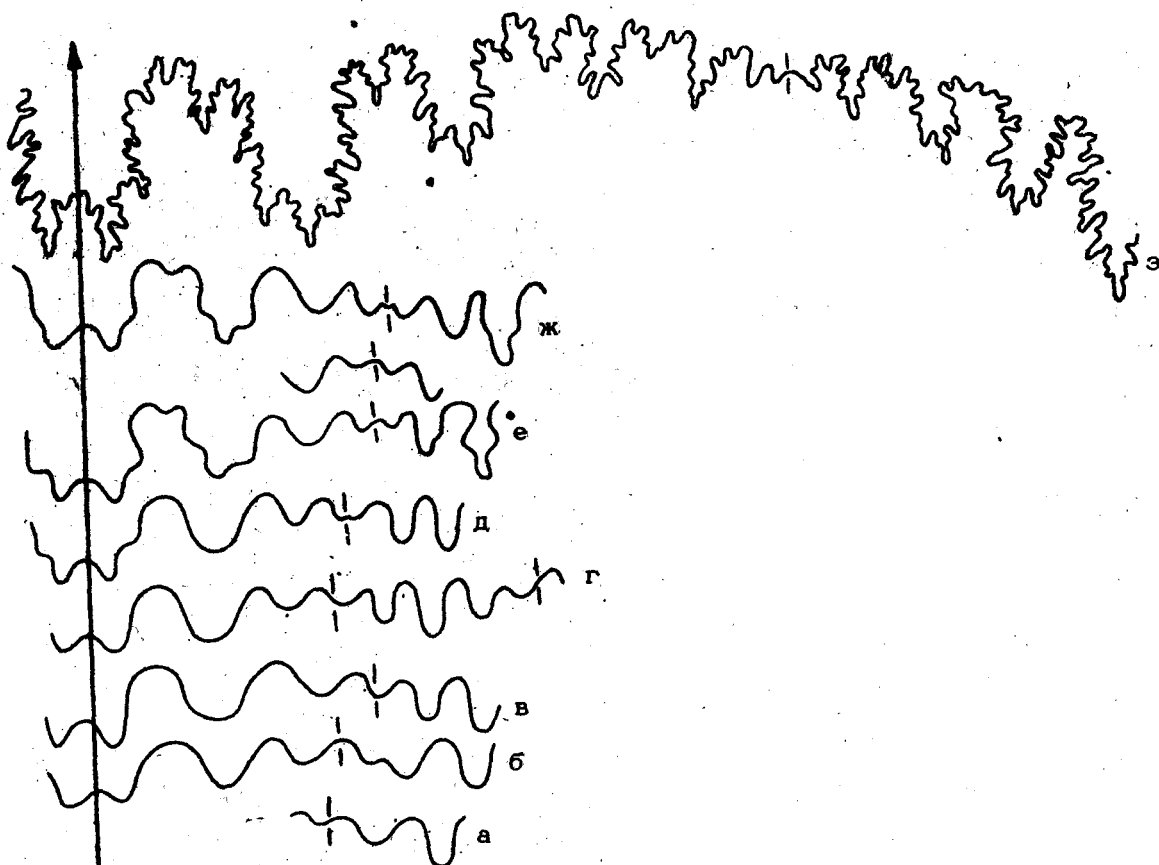


Рис.1 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Craspedites ex gr. mosquensis*.

экз. 20/832. а) - линия №6, середина первого оборота,  $T=1,0\text{мм}$ ,  $V=0,5\text{мм}$ ; б - линия №20, конец второго оборота,  $T=1,0\text{мм}$ ,  $V=0,5\text{мм}$ ; в - линия №25, начало третьего оборота ( $T$  и  $V$  раковины не произведены); г - 2,5 оборота,  $T=1,4\text{мм}$ ,  $V=1,8\text{мм}$  (далее порядковые номера линий не установлены), д - 2,8 оборота,  $T=3,0\text{мм}$ ,  $V=2,5\text{мм}$ ; е - начало четвертого оборота,  $T=4,0\text{мм}$ ,  $V=4,0\text{мм}$ ; ж, з - конец четвертого оборота,  $T=5,5\text{мм}$ ,  $V=6,0\text{мм}$ ; и - при  $D=75\text{мм}$ ,  $T=2,7\text{мм}$ ,  $V=30\text{мм}$ . Линии а - в увеличение  $45^{\times}$ , г -  $40^{\times}$ , д-з -  $30^{\times}$ , и -  $3^{\times}$ .

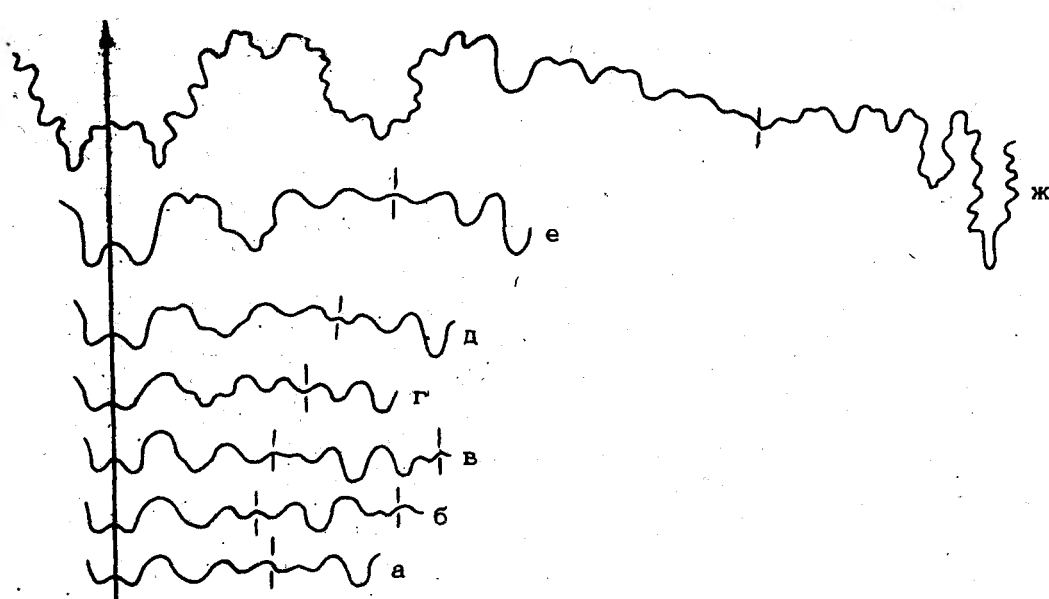


Рис.2 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Garniericeras sp. juv.*

экз. 21/832. а - при  $T=1,2\text{мм}$  и  $V=0,7\text{мм}$ ; б - при  $T=1,3\text{мм}$  и  $V=0,9\text{мм}$ ; в - при  $T=1,4\text{мм}$  и  $V=1,0\text{мм}$ ; г - при  $T=1,6\text{мм}$  и  $V=1,0\text{мм}$ ; д - при  $T=1,7\text{мм}$  и  $V=1,1\text{мм}$ ; е - при  $T=2,0\text{мм}$  и  $V=1,1\text{мм}$ ; ж - при  $T=4,8\text{мм}$  и  $V=7,0\text{мм}$ . а - е увеличение  $20^{\times}$ , ж -  $4^{\times}$ .

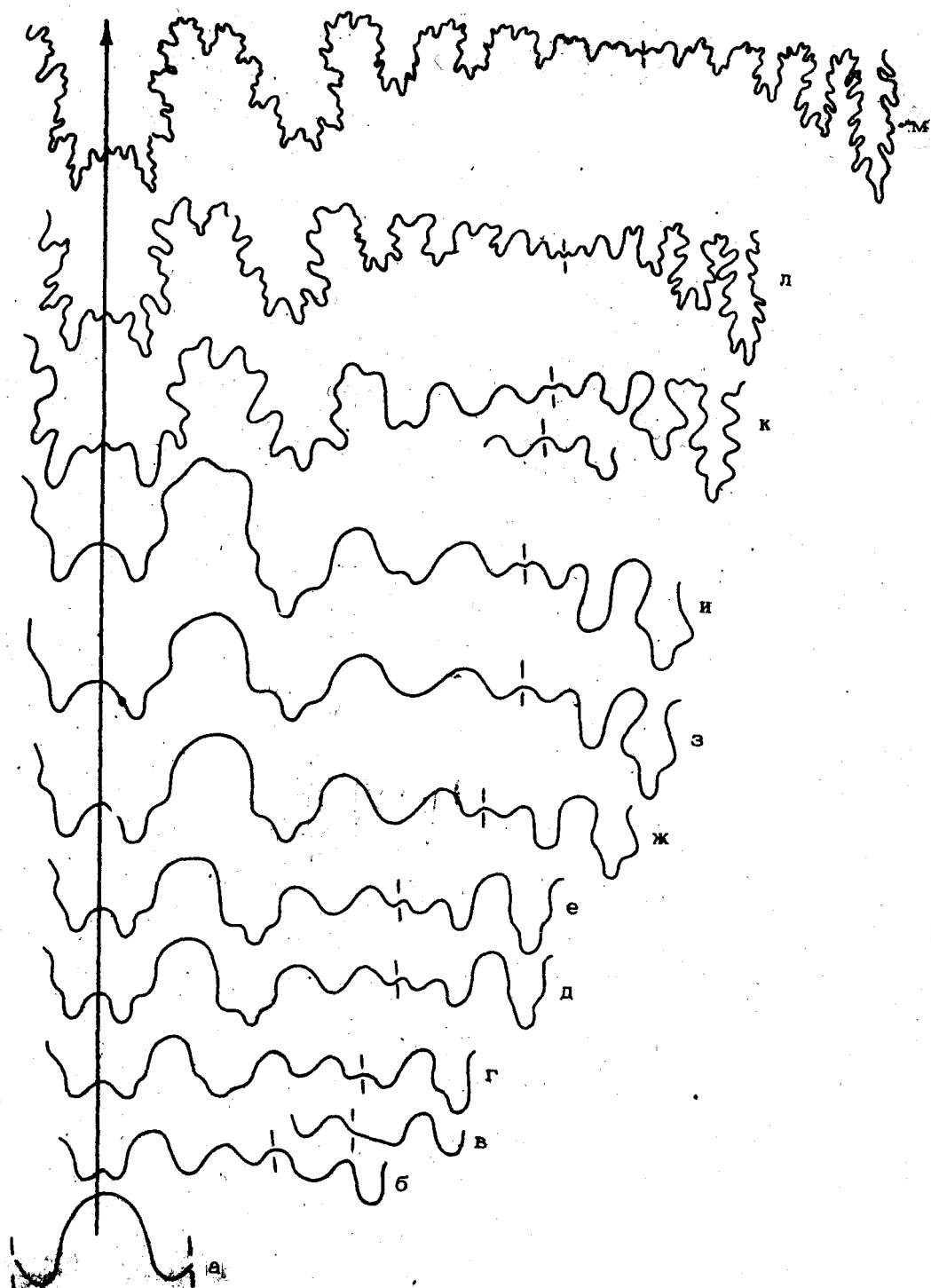


Рис.3 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Tollia sp.*, экз.

22/832. а - просутура; б - конец первого оборота (порядковые номера линий установить не удалось) при  $T=0,85\text{мм}$  и  $V=0,5\text{мм}$ ; в-г - начало второго оборота,  $T=1,2\text{мм}$  и  $V=0,6\text{мм}$  (линии г на раковине следует непосредственно за линией в); д - середина второго оборота,  $V=0,8\text{мм}$  и  $T=1,3\text{мм}$ ; е - конец второго оборота,  $T=1,4\text{мм}$  и  $V=0,9\text{мм}$ ; ж - начало третьего оборота,  $T=1,6\text{мм}$  и  $V=1,0\text{мм}$ ; з - конец третьего оборота,  $T=1,7\text{мм}$  и  $V=1,1\text{мм}$ ; и - начало четвертого оборота,  $T=1,8\text{мм}$  и  $V=1,3\text{мм}$ ; к - л при  $T=2,8\text{мм}$  и  $V=2,7\text{мм}$ , на раковине следуют непосредственно друг за другом; м - при  $T=5,0\text{мм}$  и  $V=5,9\text{мм}$ ; н - при  $V=9,8\text{мм}$  и  $T=7,7\text{мм}$ . Линии а - и увеличение  $40^{\times}$ , к - л -  $20^{\times}$ , м -  $6^{\times}$ , н -  $8^{\times}$ .

в наблюдении одной - двух линий (в конкретном примере линии № 20, рис.1б) лопасть  $I_V$  можно неправильно интерпретировать, как  $U^I$  (или  $U^2$  по В.Е.Руменцеву), что, по-видимому, и имело место в работах А.А.Шевырева и И.Г.Климовой.

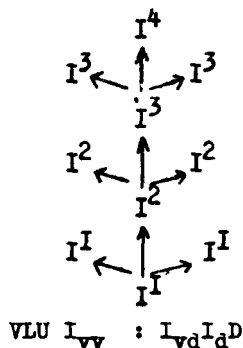
Развитие на иве лопасти  $I_V$  продолжается до конца третьего оборота, где (на 2,8 оборота) происходит ее деление (рис.1д) путем вздымания срединного седла. Формула лопастной линии приобретает следующий вид -  $(V_I V_I) L U I_{VV} : I_{Vd} I_d D$ . В дальнейшем из вздымающегося на иве седла  $I_{VV}/I_{Vd}$  скачкообразно вычленяется лопасть  $I^I$  (рис.1 ж, в. Линия "в" на раковине следует непосредственно за линией "ж"). Формирование лопасти  $I^I$  приурочено ко второй половине четвертого оборота. В конце пятого оборота лопасть  $I^I$  подвергается делению на две составляющие срединным седлом, вздымающимся из основания лопасти. В начале шестого оборота из седла  $I_V^1/I_d^1$  появляется лопасть  $I^2$ , усложняющаяся в дальнейшем так же как и лопасть  $I^I$ . Эти стадии достаточно детально изображены у А.А.Шевырева, в связи с чем в настоящей работе не приводятся.

Взрослый экземпляр (диаметр раковины 75 мм) имеет лопастную линию, отображаемую следующей формулой:  $(V_I V_I) L U I_{VV} I_V^1 I_V^2 : I^3 : I_d^2 I_d^1 I_{Vd} I_d D$  (рис.1и). Характерно, что на седла  $U/I_{VV}$  и  $I_{VV}/I_V^1$  развиваются достаточно хорошо обособленные адвентивные элементы, которые можно принять за основные в случае индексации взрослой линии без знания ее изменений в онтогенезе.

Онтогенез *Garniericeras* изучен на одном образце *G. sp. juv.*, происходящем из тех же слоев, что и *Craspedites ex gr. mosquensis*. К сожалению, при разворачивании этого образца не были вскрыты первые линии, в связи с чем не представляется возможным точно привязаться ни к номеру оборота, ни к порядковому номеру перегородок. Поэтому в данном случае при описании изменений приходится опираться на такие параметры раковины как толщина и высота оборота, что не дает возможности проводить сравнение изменений линии с другими изученными родами.

Первая линия, которую удалось изучить и изобразить (рис.2а), состоит из пяти элементов:  $VLU:ID$ , причем лопасть  $I$  уже усложнена срединным седлом, на иве находится седло  $I/D$  ( $T=I,3$  мм;  $B=0,7$  мм). Последующие изменения лопастной линии детально прослежены до  $B=7,0$  мм и  $T=4,8$  мм. Разделявшаяся лопасть  $I$  с ростом раковины все более дифференцируется, а параллельно происходит смещение ее вентральной составляющей ( $I_V$ ) в область расположения ива (рис.2а-г). Переход  $I_V$  на иву завершается при  $B=I,0$  мм и  $T=I,6$  мм (рис.2г), вслед

за чем следует ее деление. Формула лопастной линии этой стадии имеет вид:  $VLU_{VV} : I_{Vd} I_d D$  (рис.2д). Дальнейшее усложнение линии идет путем, аналогичным описанному у *Craspedites* и схематически может быть представлено в следующем виде:



Характерным для *Garniericeras* является развитие большого числа псевдоадвентивных элементов (из лопасти V) и адвентивных допастей, образовавшихся из вторичных седел на лежащих на иве, что прекрасно показано А.А.Шевыревым [3].

Таким образом, для описываемого рода следует считать наиболее характерным признаком развитие большого количества псевдоадвентивных элементов и собственно адвентивных, что отличает его от собственно *Craspedites* и близких, таких как *Nestoroceras* форм.

Лопастная линия *Tollia* изучена по одному экземпляру, происходящему из валанина р.Боярки.

Примасура пятилопастная, имеет формулу  $VLU:ID$  (рис.3б). Просура зарисована только с внешней стороны оборота (рис.3а). До конца первого оборота линия не претерпевает практически никаких изменений. К концу первого - началу второго оборота седло U/I смещается с ивы на внешнюю сторону оборота. Его положение занимает лопасть I. В моменту смещения лопасти I на иву она значительно меняет свою конфигурацию: растягивается, основание уплощается - тем самым как бы подготавливаясь к предстоящему делению (рис.3в). Его усложнение происходит в начале второго оборота воздымающимся на основании срединным седлом (рис.3г). Формула лопастной линии приобретает следующий вид:  $VLU_{VV} : I_d D$ . В конце второго оборота фрагмента лопасть  $I_v$ , смещенная к этому моменту на иву, усложняется тем же путем, что и лопасть I (рис.3д). Развитие и обособление допастей  $I_{VV}$  и  $I_{Vd}$  происходит до начала четвертого оборота, где из седла  $I_{VV}/I_{Vd}$ , лежащего на иве, появляется лопасть  $I^I$  (рис.3и). На более по-

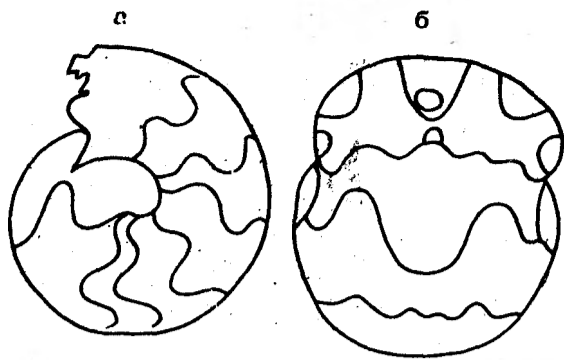


Рис.4 Раковина *Surites (Surites) sp. juv.*

в 0,8 оборота.  
 Экз. 23/832. - а- вид с боку; б- со стороны устья. Прекрасно видно соотношение просутуры и примасутуры (увеличение  $\cdot 45^x$ ).

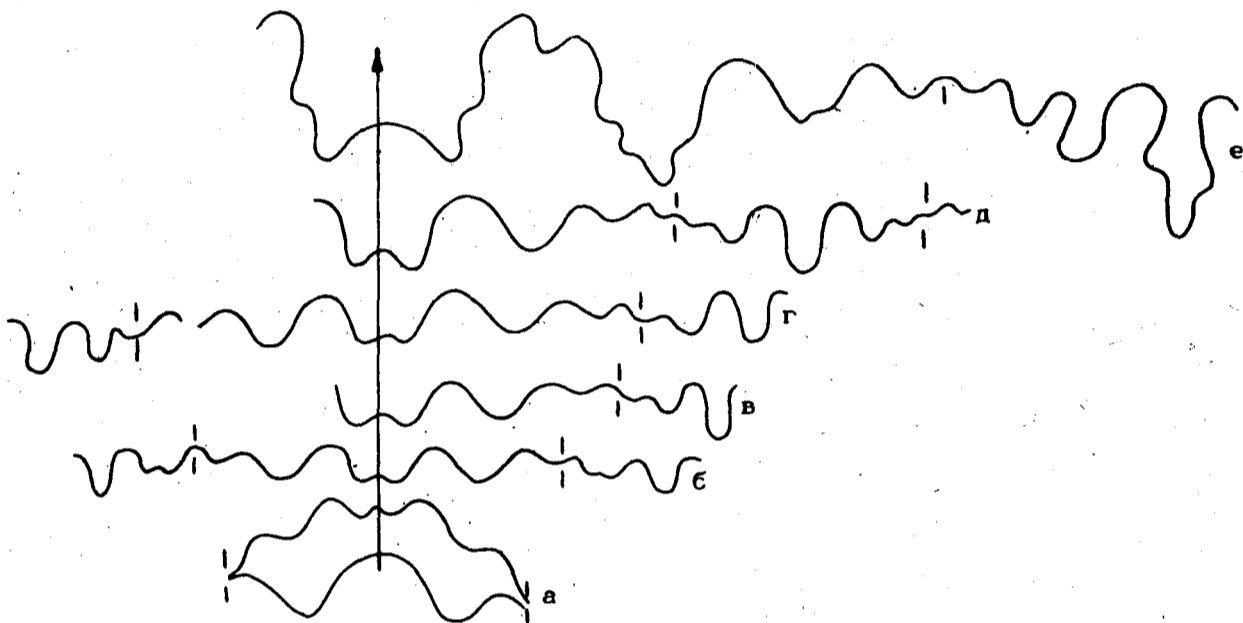


Рис.5 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Surites (Surites) sp. juv.*

Экз. 23/832. а- просутура и примасура; б- линия №9, конец первого оборота (замеры параметров раковины не производились); в- линия №21, 1,6 оборота; г- линия №24, 2,0 оборота; д- линия №36, конец третьего оборота. Увеличение линий -  $45^x$ .

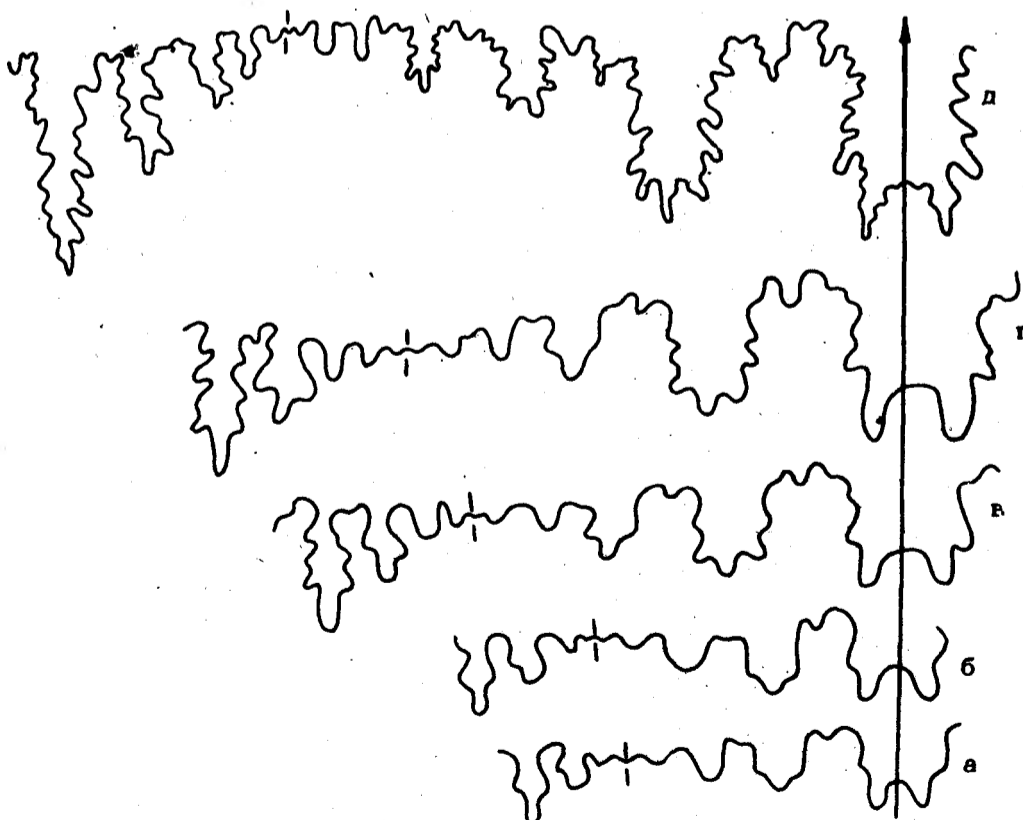


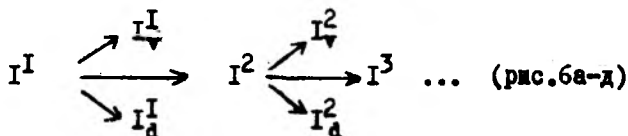
Рис.6 Изменения лопастной линии в онтогенезе. *Surites (Surites) ex gr. spasskensis (Nik.)*

Экз. 24/832. а- 3,2 оборота фрагмента (порядковые номера линий не установлены, замеры Г и В раковины не производились); б- 3,8 оборота; в- 4,5 оборота; г- 4,8 оборота; д- 6,0 оборота. Линии а-г увеличение  $20^x$ , д-  $7^x$ .

этих стадиях онтогенеза усложнение линии происходит путем появления и последующего деления новообразованных лопастей, вычленившихся из вторичных седел (рис.3к-м). Конечная полученная формула имеет вид:  $(V_I V_I) L U I_{VV}^1 I_{V^1}^2 I^3 : I^4 : I_d^3 I_d^2 I_d^1 I_{Vd} I_d D$  (рис.3н).

Изменения лопастной линии суритов прослежено по двум экземплярам, происходящим из бермисских отложений р.Хетм: *S. sp. juv.* и *S. ex gr. srazskensis* (Nik.).

Соотношение пресутуры и примасутуры показано на рис.4а,б и рис.5а. Вторая линия пятилопастная, в области шва находится лопасть U. К концу первого оборота (линия № 9) происходит деление лопасти I на  $I_V$  и  $I_d$  со смещением на нов седла U/I (рис.5б). Дальнейшему изменению в онтогенезе подвержена лопасть  $I_V$ , занимающая положение на шве (рис.5в). Её деление происходит в конце второго оборота линия 24, (рис.5г):  $(V_I V_I) L U I_{VV}^1 : I_{Vd} I_d D$ . В начале - середине третьего оборота из седла  $I_{VV}^1 / I_{Vd}$ , лежащего на шве, происходит образование лопасти  $I^1$  (рис.5д,е), разделяющейся к концу третьего оборота на  $I_V^1$  и  $I_d^1$ . Дальнейшее усложнение линии происходит по схеме:



Образование лопасти  $I^3$  из седла  $I_V^2 / I_d^2$ , занимающего положение на шве, происходит на месте оборота фрагмокона. Максимального усложнения за счет появления новых элементов лопастная линия достигает при диаметре раковины порядка 70 мм. Формула имеет следующий вид:  $(V_I V_I) L U I_{VV}^1 I_V^2 I^3 I^4 : I^5 : I_d^4 I_d^3 I_d^2 I_d^1 I_{Vd} I_d D$ . При больших параметрах раковины (диаметр свыше 110 мм) новых элементов не образуется, но усложнение линии продолжается за счет деления уже образовавшихся элементов и развития адвентивных лопастей.

Изменения лопастной линии и порядок вычленения элементов у темноптихитов изучены на двух представителях рода - *T. (Russanovia) diptychus* (Keys) и *T. (T.) simplex inflatus* Bodylowsky, происходящих из валунов на Новой Земле (колл. Н.И.Мульгиной).

Соотношение пресутуры и примасутуры показано на рис.7а и 8а,б. Вторая линия пятилопастная, в области шва сливается с первой. На шве находится лопасть U. К концу первого оборота (линия 8-10) лопасть U смещается на внешнюю сторону оборота, ее место занимает седло U/I. К этому времени лопасть I значительно расширяется и, отчасти, уплощается, как бы подготавливаясь к предстоящему делению.



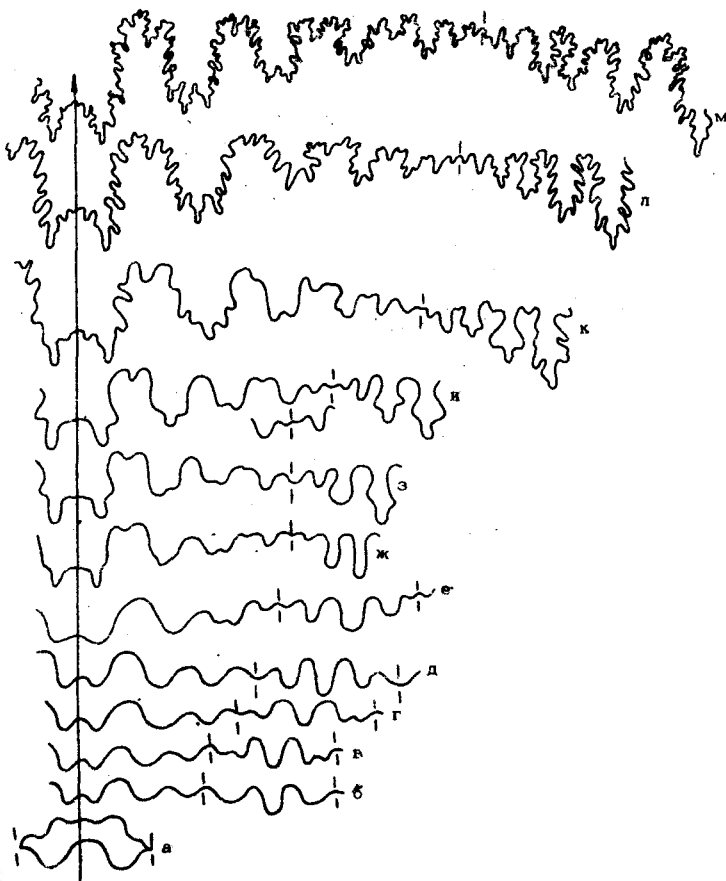


Рис.7 Изменения лопастной линии в онтогенезе раковины  
*Темпортучитес (Ramaportia) diptychus* (Keys.).

Экз. 25/832. а- просатура и примасатура; б- линия №10, конец I оборота; в- линия №12, начало второго оборота,  $T=1,6$  мм,  $V=0,9$  мм; г- линия №14, вторая половина второго оборота,  $T=1,8$  мм,  $V=0,9$  мм; д- линия №18, 1,7 оборота,  $T=1,8$  мм,  $V=1,0$  мм; е- линия №21, конец второго оборота,  $T=1,8$  мм,  $V=1,1$  мм; ж- линия №26, начало третьего оборота,  $T=1,9$  мм,  $V=1,1$  мм; з- линия №33, 1,7 оборота,  $T=2,3$  мм,  $V=1,3$  мм; и- линия №38, конец второго оборота,  $T=2,3$  мм,  $V=1,3$  мм; к- линия №46, конец третьего оборота,  $T=4,0$  мм,  $V=3,0$  мм; л- при  $T=9,5$  мм и  $V=6,5$  мм; м- при  $T=22$  мм и  $V=11$  мм. Линии а-к увеличение  $30\times$ , л-  $7\times$ , м-  $3,5\times$ .

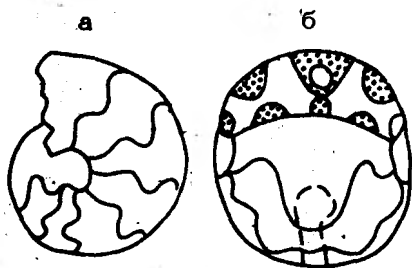


Рис.8 Соотношение первых лопастных линий на раковине *Temnoptychites (Russanovia) diptychus* (Keys.),

в 0,8 оборота. Экз. 25/832.  
а- вид с боку, б- со стороны устья ( $40^{\times}$ ).

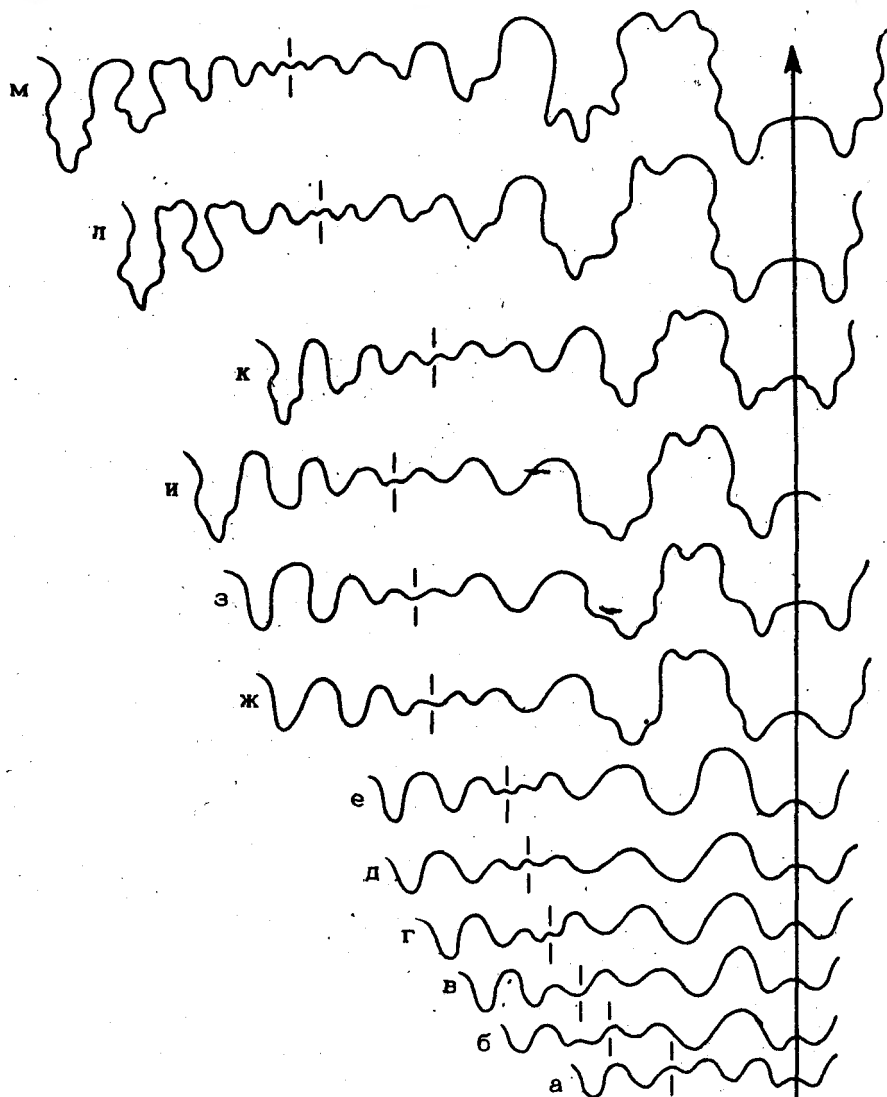


Рис.9 Изменения лопастных линий в онтогенезе *Temnoptychites (Temnoptychites) simplex inflatus* Bodyl.

Экз. 26/832. а- линия №8, конец первого оборота,  $T=0,8\text{мм}$ ,  $V=0,3\text{мм}$ ; б- линия №12, конец первого - начало второго оборота,  $T=0,9\text{мм}$ ,  $V=0,4\text{мм}$ ; в- линия №15, середина второго оборота,  $T=1,2\text{мм}$ ,  $V=0,5\text{мм}$ ; г- линия №18, 1,7 оборота,  $T=1,3\text{мм}$ ,  $V=0,6\text{мм}$ ; д- конец второго оборота, линия №21,  $T=1,4\text{мм}$ ,  $V=0,8\text{мм}$ ; е- линия №23, начало третьего оборота,  $T=1,5\text{мм}$ ,  $V=0,8\text{мм}$ ; ж- линия №27, середина третьего оборота,  $T=1,7\text{мм}$ ,  $V=0,9\text{мм}$ ; з- линия №33, вторая половина третьего оборота,  $T=1,9\text{мм}$ ,  $V=1,2\text{мм}$ ; и- линия №37, начало четвертого оборота,  $T=2,2\text{мм}$ ,  $V=1,5\text{мм}$ ; к- линия №41, 3,3 оборота,  $T=2,2\text{мм}$ ,  $V=1,5\text{мм}$ ; л- линия №44, середина четвертого оборота,  $T=2,8\text{мм}$ ,  $V=2,4\text{мм}$ ; м- линия №50, начало пятого оборота,  $T=3,1\text{мм}$ ,  $V=2,7\text{мм}$ . Линии а-з увеличение  $30^{\times}$ , и-м -  $20^{\times}$ .

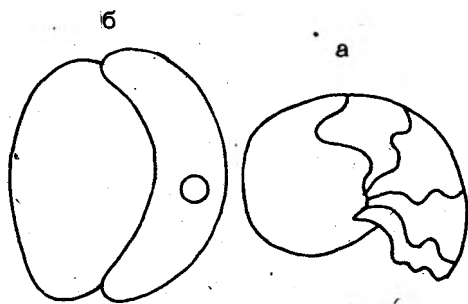


Рис.10 Соотношение первых лопастных линий на раковине *Homolomites sp. juv.*

в  $1/4$  оборота.

Экз. 27/832. а- вид с боку, б- со стороны устья.  
Увеличение  $30^{\times}$ .

*U. T. (T.) simplex inflatus* процесс подготовки лопасти к делению (рис. 9а-б) выглядит менее отчетливо, чем у *U. (R.) diptichus* (рис. 7б-в), но момент деления лопасти I совпадает у этих видов и приходится на I<sub>2</sub> линию, что соответствует концу первого - началу второго оборотов. Последующая стадия - стадия формирования седла, делящего лопасть I на I<sub>v</sub> и I<sub>d</sub> со смещением I<sub>v</sub> назов протекает идентично у этих видов и заканчивается к I5-I8 линиям, где лопасть I<sub>v</sub> широкая и мелкая, занимает положение на шве (рис. 7д, 9в). Дальнейшие изменения - деление I<sub>v</sub> на I<sub>vv</sub> и I<sub>vd</sub> протекает обычным путем, т.е. за счет вычленения из нее седла. В дальнейшем из среднего седла появляются новообразованные лопасти I с последующим их делением. Конечная генетическая формула лопастной линии для *Temnoptychites*:  $(V_I V_I) LU I_{vv} I_{vv}^1 I_{vv}^2 I_{vv}^3 I_{vv}^4 I_{vd}^1 I_{vd}^2 I_{vd}^3 I_{vd}^4 I_{vd}^5 I_{vd}^6 I_{vd}^7 I_{vd}^8 I_{vd}^9 I_{vd}^{10}$ .

Изменения лопастной линии *Homolasmites* прослежено на двух экземплярах *H. sp. juv.*, происходящих из готеривских отложений р. Больной Романихи.

Соотношение и строение примасутуры и проматуры показано на рис. 10а и рис. 11а. Проматура четырехлопастная, примасутура пятилопастная. Положение шва четко зафиксировано на третьей линии (рис. 11б). В области шва лежит лопасть U. К началу второго оборота, соответствующему восьмой линии, в область шва смещается седло U/I (рис. 12а). К концу второго оборота фрагмокона (линия № 13) происходит деление лопасти I. Формула лопастной линии имеет вид:  $(V_I V_I) LU: I_{vv} I_{vd}$  (рис. 12 б). К началу третьего оборота положение на шве занимает седло I<sub>v</sub>/I<sub>d</sub> (рис. 12в), из которого к концу второго оборота (2,7 оборота, линия № 25; рис. 12г) образуется лопасть I<sup>I</sup>. Постепенно углубляясь на шве она делится на I<sub>v</sub><sup>I</sup> и I<sub>d</sub><sup>I</sup> к середине четвертого оборота (линия № 28, рис. 12д). К началу пятого оборота лопастная линия имеет вид, отображаемый следующей формулой:  $(V_I V_I) LU I_{vv} I_{vv}^1 I_{vv}^2 I_{vd}^1 I_{vd}^2 I_{vd}^3 I_{vd}^4 I_{vd}^5 I_{vd}^6 I_{vd}^7 I_{vd}^8 I_{vd}^9 I_{vd}^{10}$ . Линия изображена на рисунке 12ж.

Изменение лопастной линии полнотихитов изучено на трех экземплярах - *P. middendorffi* Pavl., *P. stubendorffi* Pavl., *P. sp. juv.* (ex gr. *middendorffi* Pavl.).

Примасутура пятилопастная. В области шва лежит лопасть U. Формула -  $V_L: U: I_D$  (рис. 13а, б, 14, 15, 16а). В конце первого оборота фрагмокона происходит смещение на шве седла U/I, а из растянутой, широкой лопасти I происходит появление небольшого седла, делящего лопасть на две оставшиеся - I<sub>v</sub> и I<sub>d</sub> (рис. 16, 17в, 18б). К середине второго оборота фрагмокона (15-я линия) положение на шве занимает лопасть I<sub>v</sub> (рис. 16в, 18г). Она растянута, основание слабе

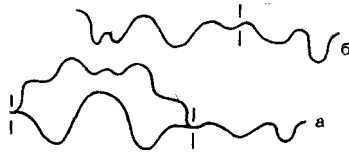


Рис.11 Первые лопастные линии  
*Homolsomites* sp. juv.

Экз. 28/832. а-просутира и  
примасутира, б- третья линия.  
Увеличение 40<sup>x</sup>.

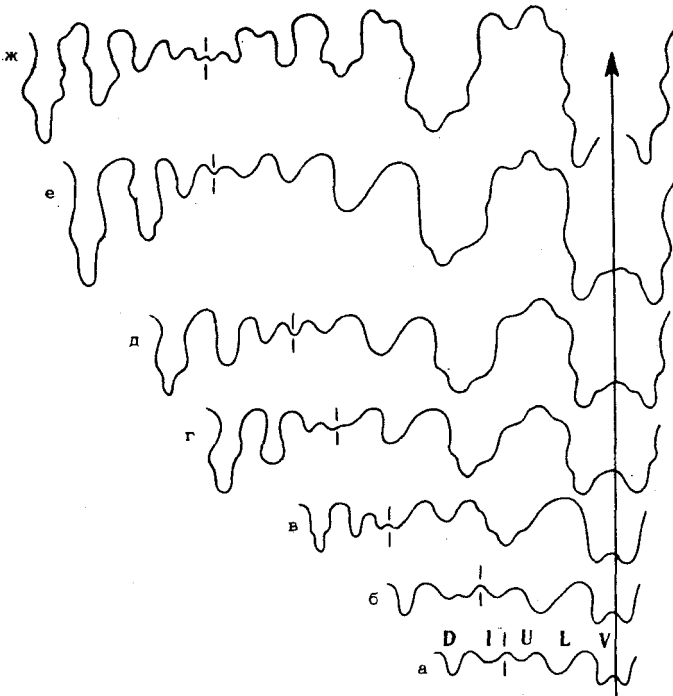
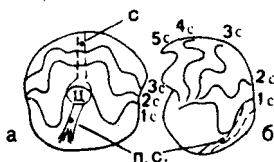


Рис.12 Изменения лопастной линии в онтогенезе  
*Homolsomites* sp. juv.

Экз. 27/832. а- линия №8, начало второго оборота,  $T=0,9$ мм,  $V=0,5$ мм, б- линия №13, конец второго оборота,  $T=1,1$ мм,  $V=0,8$ мм, в- линия №16, начало третьего оборота,  $T=1,3$ мм,  $V=0,9$ мм, г- линия №25, конец третьего оборота,  $T=1,6$ мм,  $V=1,3$ мм, д- линия №28, начало четвертого оборота,  $T=2,0$ мм,  $V=1,4$ мм, е- линия №31, середина четвертого оборота,  $T=2,2$ мм,  $V=2,0$ мм, ж- линия №40, начало пятого оборота,  $T=3,1$ мм,  $V=2,8$ мм. Линия а-е увеличение 35<sup>x</sup>, ж- 25<sup>x</sup>.

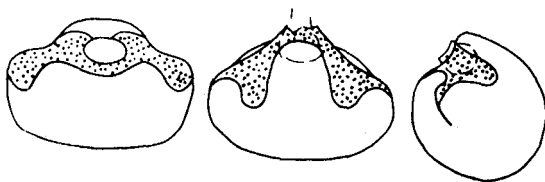


**Рис.13** Соотношение первых линий на раковине *Polyptychites* sp. juv. (ex gr. *middendorffi* Pavl.)

в 1/4 оборота. Экз. 29/832.

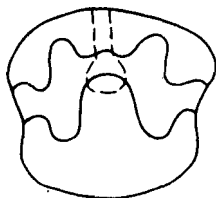
а- вид с дорсальной стороны, б- вид с боку. Увеличение 25<sup>x</sup>.

Условные обозначения: пс-про-сифон, ц-цекум, 1с, 2с... - порядковые номера септ.



**Рис.14** Форма начальной камеры *Polyptychites middendorffi* Pavl.

Экз. 30/832. Увеличение 35<sup>x</sup>.



**Рис.15** Соотношение просутуры и примасутуры на раковине *Polyptychites middendorffi* Pavl.

в 1/4 оборота. Экз. 31/832. Увеличение 35<sup>x</sup>.

уплощено, лопасть как бы подготовлена к делению, которое происходит в конце второго оборота (I9-20 линия) (рис. I6г, I7г, I8д). В начале третьего оборота фрагмокона, как правило, скачкообразно, на седле  $I_{vv}/I_{vd}$  закладывается лопасть  $I^1$  (рис. I6д, I7д, I8е). Развиваясь на шве, лопасть  $I^1$  претерпевает деление; образуются две вторичные лопасти  $I^1_v$  и  $I^1_d$ , занимающие положение по обе стороны от шва. Формула лопастной линии на этой стадии имеет вид:  $(v_I v_I) LUI_{vv} I^1_v : I^1_d I_{vd} I_d D$ . Далее из седла  $I^1_v / I^1_d$ , лежащем на шве, происходит вычленение лопасти  $I^2$  с последующим ее делением; а затем из седла  $I^2_v / I^2_d$  - лопасти  $I^3$  (рис. I6ж, I7з-к, I8л). Формула лопастной линии приобретает следующий вид:  $(v_I v_I) LUI_{vv} I^1_v I^2_v : I^3_d I^2_d I^1_d I_d D$ .

Изменения лопастной линии в онтогенезе дихотомитов изучено на одном экземпляре *Dichotomites aff. discissus* (Koen.), происходящем из верхневаланжинских отложений р. Боярки. Просутура и примосура не наблюдались. Первая линия, которую удалось зарисовать, состоит из пяти элементов. В области шва находится седло I/U (рис. I9а). Эта линия соответствует концу первого - началу второго оборота. В середине второго оборота (линия № 9, рис. I9б) происходит деление лопасти I на вентральную и дорсальную составляющие. К концу второго оборота (линия № I6, рис. I9в) из лопасти  $I_v$ , занимающей положение на шве, образуются путем ее деления лопасти  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . В начале третьего оборота (линия № 25, рис. I9-г) из седла  $I_{vv}/I_{vd}$  вычленяется лопасть  $I^1$ , которая занимая положение на шве, развивается и к середине четвертого оборота (линия № 34, рис. I9е) рассекается срединным седлом на две лопасти  $I^1_v$  и  $I^1_d$ , лежащие по обе стороны от шва. Дальнейшее усложнение линии идет путем вычленения и последующего деления новообразованных элементов I. Так, к пятому обороту (рис. I9а) формула лопастной линии имеет вид:  $(v_I v_I) LUI_{vv} I^1_v I^2_v : I^3_d I^2_d I^1_d I_d D$ .

Из приведенных описаний становится очевидным, что усложнения лопастной линии всех изученных родов бореальных позднеюрских-раннемеловых аммоноидей, относимых к семействам *Polytychitidae* и *Straspeditidae*, проходит по единому типу. Некоторые различия во времени проявления тех или иных изменений в строении лопастной линии отдельных родов показаны на табл. I.

У всех описанных родов можно наметить три этапа становления взрослой лопастной линии. Первый охватывает начальный оборот фрагмокона и характеризуется смещением лопасти U из области шва на внешнюю сторону оборота и подготовку лопасти I к делению, что включает в себя ее растяжение и, отчасти, уплощение. Эти изменения

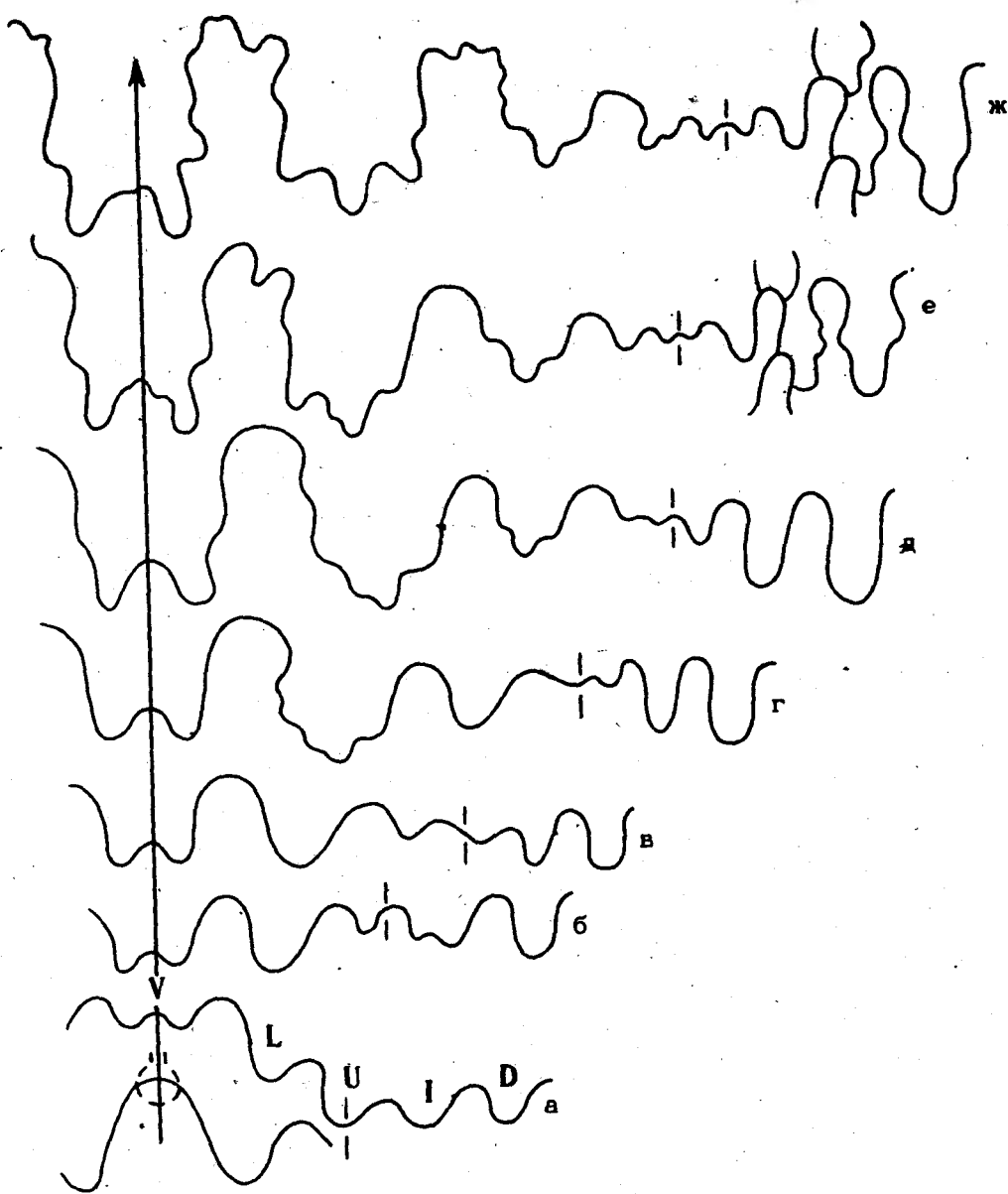


Рис.16 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Polyptychites* sp. juv. (ex gr. middendorffi Pavl.).

Экз. 32/832. а- просутора и примасутора; б- линия №11, конец первого оборота,  $T=1,0$ мм,  $V=0,5$ мм; в- линия №15, первая треть второго оборота,  $T=1,6$ мм,  $V=1,0$ мм; г- линия №24, конец второго, начало третьего оборота,  $T=2,2$ мм,  $V=1,2$ мм; д- линия №27, середина третьего оборота,  $T=3,6$ мм,  $V=2,0$ мм; е- линия №35, начало четвертого оборота,  $T=4,9$ мм,  $V=3,2$ мм; ж- линия №40, конец четвертого оборота,  $T=9,4$ мм,  $V=6,9$ мм. Увеличение -  $35^{\times}$ .

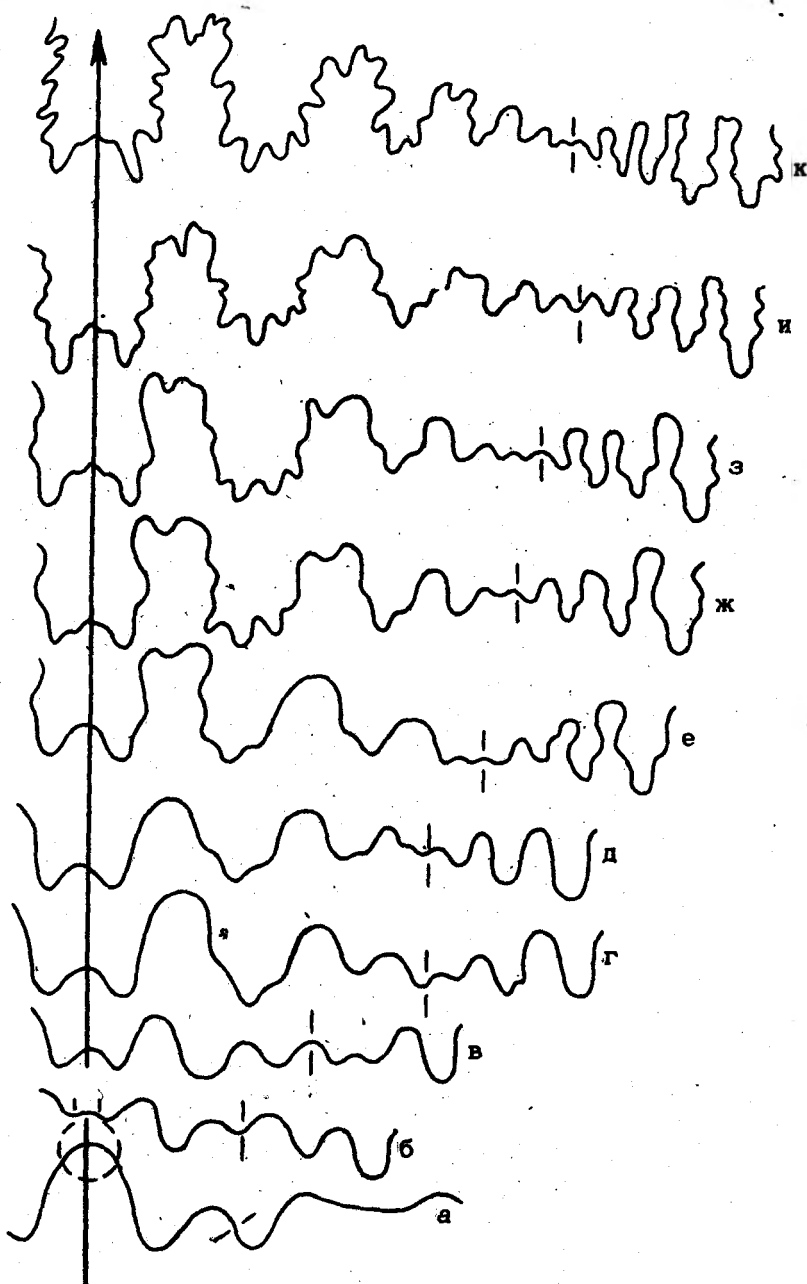


Рис.17 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Polyptychites middendorffi* Pavl.

Экз. 31/832. а- просутора; б- примасутора; в- линия №7, конец первого оборота,  $T=1,1$ мм,  $V=0,5$ мм; г- линия №19, середина второго оборота,  $T=1,7$ ,  $V=0,8$ мм; д- линия №21, конец второго оборота,  $T=2,3$ мм,  $V=1,1$ мм; е- линия №30, середина третьего оборота,  $T=3,1$ мм,  $V=1,8$ мм; ж- линия №34, вторая половина третьего оборота,  $T=4,0$ мм,  $V=2,5$ мм; з- линия №38, конец третьего оборота,  $T=4,0$ мм,  $V=2,5$ мм; и- линия №42, начало четвертого оборота,  $T=4,9$ мм,  $V=3,1$ мм; к- линия №52,  $D=11,6$ мм,  $T=7,8$ мм,  $V=5,4$ мм. Линии а-д увеличение  $40^{\times}$ , е-к -  $25^{\times}$ .

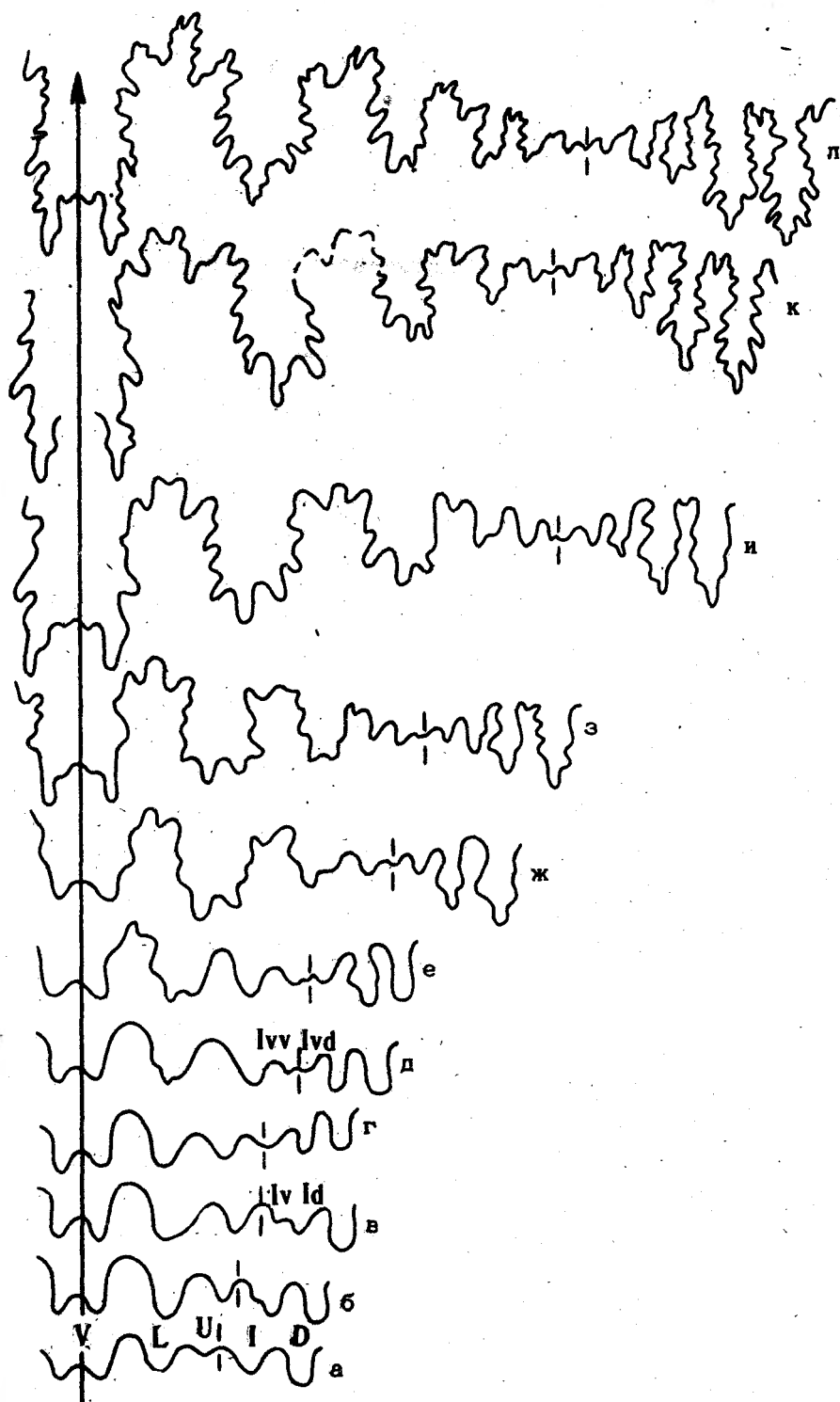


Рис.18 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Polyptychites stubendorffi* Pavl.

Экз. 33/831. а- при  $D=1,1$ мм (привязка к порядковому номеру септ и номеру оборота отсутствует); б- при  $D=1,3$ мм,  $T=1,0$  мм и  $V=0,5$ мм; в- при  $D=1,6$ мм,  $T=1,3$ мм и  $V=0,7$ мм; г- при  $D=2,0$ мм,  $T=1,6$ мм и  $V=0,9$ мм; д- при  $D=2,3$ мм,  $T=1,8$ мм и  $V=1,0$ мм; е- при  $D=2,9$ мм,  $T=2,1$ мм и  $V=1,2$ мм; ж- при  $D=3,8$ мм,  $T=2,5$ мм и  $V=1,2$ мм; з- при  $D=5,7$ мм,  $T=3,6$ мм и  $V=2,5$ мм; и- при  $D=10,6$ мм,  $T=6,3$ мм и  $V=4,9$ мм; к- при  $D=16,0$ мм,  $T=8,5$ мм и  $V=6,9$ мм; л- при  $D=20,5$ мм,  $T=11,8$ мм и  $V=9,0$ мм. Линии а-ж увеличение  $45\times$ , з-  $25\times$ , и-к -  $15\times$ , л-  $10\times$ .

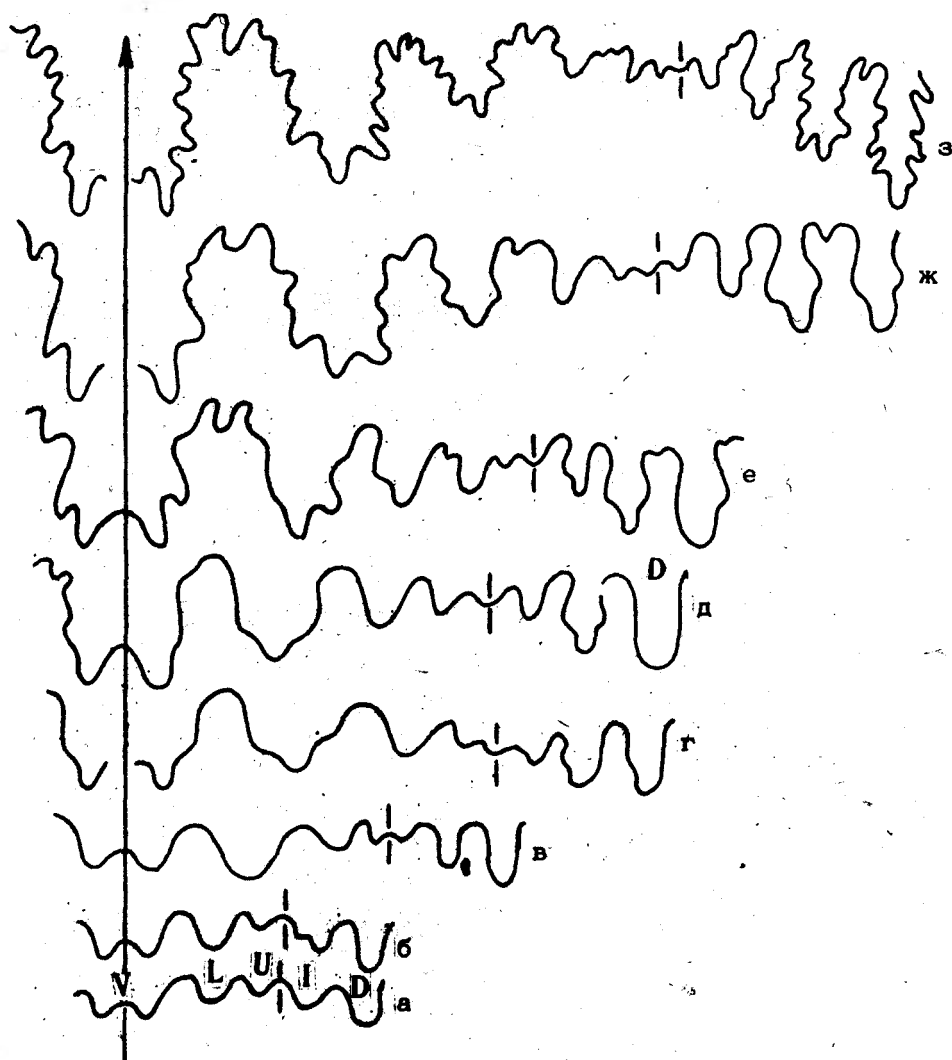


Рис.19 Изменения лопастной линии в онтогенезе *Dichotomites aff. biscissus* (Koenen).

Экз. 34/832. а- шестая линия, конец первого оборота,  $T=0,8$ мм,  $V=0,4$ мм; б- девятая линия, середина второго оборота,  $T=1,2$ мм,  $V=0,6$ мм; в- шестнадцатая линия, конец второго оборота; г- двадцать пятая линия, начало третьего оборота (данных о  $T$  и  $V$  линий "в" и "г" нет); д- линия №28, конец третьего, начало четвертого оборота,  $T=2,6$ мм,  $V=1,6$ мм; е- линия №34, середина четвертого оборота,  $T=3,3$ мм,  $V=1,9$ мм; ж- линия №37, конец четвертого, начало пятого оборота,  $T=4,1$ мм,  $V=2,5$ мм; з- линия №47, начало шестого оборота,  $T=6,9$ мм,  $V=4,8$ мм. Линии а-д увеличение  $45\times$ , е-ж -  $40\times$ , з-  $25\times$ .



Таблица I.

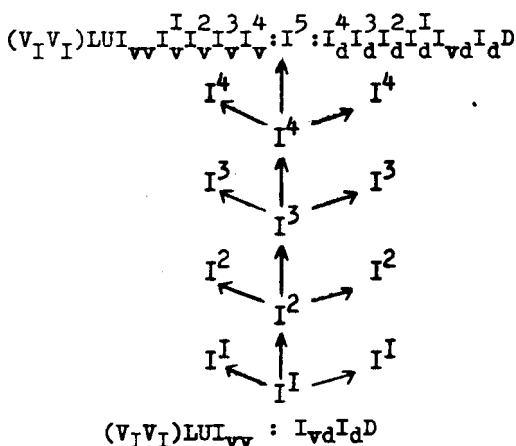
Таблица фиксирующихся стадий изменений лопастных линий у крас-  
педитид и полиптихитид.

Род / Изменения лопастной линии	Смещение на пов. оед-ла U/I	Деление лопасти I	Вычленение новых элементов
<i>Craspedites</i>	конец II оборота	конец III оборота	с начала IV оборота
<i>Nectoroceras</i>	конец I, начало II оборота	до конца III оборота	с начала IV оборота
<i>Schulginites</i>	конец I, начало II оборота	до конца III оборота	с начала IV оборота
<i>Surites</i>	конец I оборота (0,8 об-та)	до середины III оборота	с конца III, начала IV оборота
<i>Tollia</i>	конец I, начало II оборота	?	с начала IV оборота
<i>Polyptychites</i>	конец I, начало II оборота	до конца II оборота	с начала IV оборота
<i>Temnoptychites</i>	конец I, начало II оборота	до конца III оборота	с начала IV оборота
<i>Dichotomites</i>	конец I, начало II оборота	до конца II оборота	с начала IV оборота
<i>Homolasmites</i>	конец I, начало II оборота	до конца III оборота	с начала IV оборота
Фиксирующиеся стадии	I	II	III

могут быть отражены двумя формулами: от VL:U:ID к VLU:ID или, реже, к VLU:I:D.

Второй этап характеризуется делением лопасти I без вычленения новообразованных элементов I<sup>1</sup>, I<sup>2</sup> и т.д., происходящем на втором и третьем оборотах фрагмокона. Последовательность изменений описывается формулами: (V<sub>I</sub>V<sub>I</sub>)LU:ID (V<sub>I</sub>V<sub>I</sub>)LU:I<sub>v</sub>I<sub>d</sub>D (V<sub>I</sub>V<sub>I</sub>)LU:I<sub>v</sub>:I<sub>d</sub>D (V<sub>I</sub>V<sub>I</sub>)LUL<sub>vv</sub>:I<sub>vd</sub>I<sub>d</sub>D.

Третий этап - вычленение новых элементов I из седла лежащего на яве с последующим их делением. Этот процесс охватывает все последующие за третьим обороты фрагмокона. Схематически он представляется в следующем виде:



Для *Garniericeras* эта схема на крупных экземплярах усложняется образованием псевдоадвентивных элементов; для *Schulginites* и *Nestoroceras* образованием значительно обособленных адвентивных лопастей.

Приведенные данные показывают, что усложнение лопастных линий *Staspeditidae* и *Polyptychitidae* происходит по схеме, отличной как от представлений О. Шиндewolfа, так и А.А. Шевырева. Начальные стадии усложнения совпадают со схемой, предложенной О. Шиндewolfом (до стадии образования новых элементов), а последующие - со схемой А.А. Шевырева (т.е. вычленение новых элементов с последующим их делением). Схематически различия в толковании изменений лопастных линий в онтогенезе на фиксированных стадиях различных представителей этих семейств показаны на таблице 2. В скобках приведена индексация элементов, принимаемая авторами, без скобок - перевод в систему, принятую в настоящей работе.

Таблица 2.

Принципы усложнений лопастных линий краснедитид и полнлтихтитид в интерпретации  
 О.Нидевольфа, А.А.Мезирев-И.Г.Климова и установленные в настоящей работе.

	О.Нидевольф	А.А.Мезирев-И.Г.Климова	Настоящая работа
Конечная генетическая формула	Дальнейшее усложнение происходит за счет лопасти $U^2 (U^4)$	$VLUU^I U^2 U^3 U^4 \dots U^4 U^3 U^2 ID$ ( $VUU^I U^2 U^3 U^4 U^5 U^5 U^4 U^3 ID$ )	$VLUI_{vv} I^I I^2 I^3 \dots I^3 I^2 I^I I_{vd} I_d D$
Последующие этапы усложнения лопастной линии	$VLUU^I U^2 : U^2 I_{vd} I_d D$ ( $ELU_2 U_3 U_{4v} : U_{4d} U_{Iv} U_{Id} U^I$ )	$VLUU^I U^2 U^3 : U^2 ID$ ( $VUU^I U^2 U^3 U^4 : U^3 ID$ )	$VLUI_{vv} I^I : I^I I_{vd} I_d D$
	$VLUU^I U^2 : I_{vd} I_d D$ ( $ELU_2 U_3 U_4 : U_{Iv} U_{Id} I^I$ )	$VLUU^I U^2 : U^2 ID$ ( $VUU^I U^2 U^3 : U^3 ID$ )	$VLUI_{vv} : I^I : I_{vd} I_d D$
	$VLUU^I : I_{vd} I_d D$ ( $ELU_2 U_3 : U_{Iv} U_{Id} I^I$ )	$VLUU^I U^2 : ID$ ( $VUU^I U^2 U^3 : ID$ )	$VLUI_{vv} : I_{vd} I_d D$
Появление новой лопасти	$VLU : I_{vd} I_d D$ ( $ELU_2 : U_{Iv} U_{Id} I^I$ )	$VLUU^I : ID$ ( $VUU^I U^2 : ID$ )	$VLU : I_{vd} I_d D$
Примасу-тура	$VLU : ID$ ( $ELU_2 : U_{Iv} I^I$ )	$VLU : ID$ ( $VUU^I : ID$ )	$VL : U : ID$

Отличия в конечных генетических формулах, полученных разными авторами, обусловлены пропуском тех или иных стадий становления элементов при изучении и рисовке лопастных линий. Так, О.Шиндewolf, отметив на ранних стадиях онтогенеза деление лопасти I ( $U^2$ ), пропускает линии, на которых происходит смещение вентральной составляющей лопасти I на мов, где и происходит ее усложнение. Кроме того, он не соглашается и с данными, полученными А.А.Шевыревым, отрицая появление новообразованных элементов с последующим их делением. А.А.Шевырев, пропустив стадию деления лопасти I, интерпретирует и все последующие изменения как новообразование. Усложнения не затрагивает, по представлениям А.А.Шевырева, только лопасть  $U^2$  ( $U^3$ ) и последующие умбликальные лопасти.

### Литература

1. К л и м о в а И.Г. К систематике аммонитов рода *Tennoptychites* (новые и дополнительные данные), Новосибирск, 1978, с.98-114. (Тр. СНИИГТИМС, вып.260).

2. К л и м о в а И.Г. Новый род аммонитов из нижнего валакина севера Средней Сибири. - Геология и геофизика, 1978, № 12, с.50-61.

3. Ш е в ы р е в А.А. Онтогенетическое развитие некоторых верхневюрских аммонитов. Бюлл. Мос. общ-ва исп. природы, отд. геол., 1960, т.XXXV (I), с.69-78.

4. Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abhandl. der math.-naturwiss. Kl. 1966, Nr.3, Lief.V, s.175.