М. З. Шарикадзе

АПТСКИЕ АММОНИТЫ КАВКАЗА

❁ ❁ ❁

მ. ზ. შარიქაძე

კავკასიის აპტური ამონიტები

❁ ❁ ❁

M. Z. Sharikadze

APTIAN AMMONITES OF THE CAUCASUS

Издательство **„Универсал“**
გამომცემლობა „უნივერსალი“
Publishing House **“UNIVERSAL”**
Тбилиси * თბილისი * Tbilisi
2015

UDC (უაკ) 55+56+551.7+551.352.47+551.583.3
შ – 261

В книге рассмотрены вопросы палеобиологии аммонитов (функциональная морфология, онтогения, филогения, систематика) и биостратиграфии аптских отложений Кавказа. Охарактеризованы типы про- и примасутур, подтверждены генетические связи между их лопастями. Выявлен механизм перемещения мягкого тела организма в жилой камере. Доказаны коррелятивные связи между формой раковины, поперечным сечением оборота, скульптурой и лопастной линией в морфогенезе. Определено функциональное и системтическое значение септ и лопастных линий. Высказано предположение о ведущем значении увеличения внутрикамерного гидростатического давления в прогрессивном развитии лопастной линии. Рассмотрены морфогенетические типы лопастной линии аптских аммоноидей. Описаны отпечатки мускулов у аммонитов, доказано их значение для систематики. Уточнена систематика и филогения аптских аммоноидей. Детализирована схема биостратиграфического расчленения апта Кавказа.

Для палеонтологов и стратиграфов, занимающихся изучением аммонитов и биостратиграфии мезозоя.

Редактор – доктор геол.-мин. наук, профессор **Т. А. Ломинадзе**
რედაქტორი – გეოლ.-მინ. მეცნ. დოქტორი, პროფესორი **თ. ა. ლომინაძე**
Editor – Doctor of geol.-miner. Sciences, Professor **T. A. Lominadze**

Рецензенты:
доктор геол.-мин. наук,член-корр. НАН Грузии **М. В. Топчишвили,**
доктор геол.-мин. наук,член-корр. НАН Грузии **М. В. Какабадзе**

რეცენზენტები:
გეოლ.-მინ. მეცნ. დოქტორი, საქართველოს ეროვნული მეცნ. აკადემიის წევრ-კორ. **მ. ვ. თოფჩიშვილი,**
გეოლ.-მინ. მეცნ. დოქტორი, საქართველოს ეროვნული მეცნ. აკადემიის წევრ-კორ. **მ. ვ. კაკაბაძე.**

Reviewers:
Doctor of geol.-miner. Sciences, Corresponding Member of Georgian National Academy of Sciences **M. V. Topchishvili,**
Doctor of geol.-miner. Sciences, Corresponding Member of Georgian National Academy of Sciences **M. V. Kakabadze.**

© **М. Шарикадзе**, **2015**
контактный E-mail: mevshar@mail.ru

Издательство **“УНИВЕРСАЛ”, 2015**

Тбилиси, 0179, пр. И.Чавчавадзе №19, ☎: 2 22 36 09, 5(99) 17 22 30
E-mail: universal@internet.ge

ISBN 978-9941-22-487-4

ВВЕДЕНИЕ

Аммоноидеи являются одной из наиболее широко распространенных групп поздепалеозойско-мезозойских морских животных, достигших в аптском веке большого разнообразия. Достаточно сказать, что в аптских морях Кавказа было распространено более 70 родов, представляющих три основных ствола мезозойских аммоноидей (Phylloceratida, Lytoceratida и Ammonitida). Аммониты, как архистратиграфические организмы, представляют несомненный интерес не только с позиции надежного определения относительного геологического возраста и корреляции отложений, но и с точки зрения палеобиологии.

В ходе длительной эволюции, головоногие моллюски, в первую очередь аммониты, создали удивительную конструкцию своей раковины – гидростатический аппарат, достигшего своего совершенства у юрско-меловых аммоноидей. Этот механизм успешно обслуживал их в течение более чем 300 млн лет в обстановке ожестаченной конкуренции.

В благоприятных условиях захоронения, в каждой раковине аммонита сохраняется весь жизненный цикл индивидуального развития организма, начиная от эмбриона до взрослой особи. Это обстоятельство дает возможность изучить не только вопросы функциональной морфологии, онтогении, филогении и систематики этих животных, но и общие проблемы эволюционной палеобиологии и отчасти бионики.

Представленная работа является результатом более чем двадцатилетних стратиграфо-палеонтологических исследований автора. Она состоит из трех частей. В первой части рассматриваются проблемы функциональной морфологии, во второй – вопросы систематики и филогении аптских и некоторых юрско-меловых аммоноидей, а третья часть посвящена биостратиграфии аптских отложений Кавказа. Исследование велось с применением онтогенетического метода, использованием светового и электронного сканирующего микроскопов, с помощью которых в последнее время были достигнуты значительные успехи в решении ряда проблем систематики и филогении и внутреннего строения раковин аммоноидей.

Изучены около 200 морфогенезов раковин представителей 32 родов аптских, а также 12 родов средне-позднеюрских и барремских аммонитов; установлены 4 новых рода и 26 видов. Предполагается, что формирование заполненной жидкостью протоконха и первого планоспирального оборота, заключающего фиксатор, цекум, просепту, первичный пережим и первичный валик, происходило на эмбриональной стадии развития. Доказано наличие трехлопастной просутуры у представителей Phylloceratida и Ancyloceratina; выделен особый тип примасутуры – шестилопастной с последующей редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти; подтверждаются родственные связи между лопастями про- и примасутуры. Впервые для отдельных групп аптских, келловейских, а также палеозойских аммоноидей описаны линейные и концентрические структуры,

секретируемые септальным эпителием в процессе передвижения животного в раковине. Перемещение осуществлялось путем гидростатического давления на заднюю часть тела организма. Определено функциональное и систематическое значение септ и лопастной линий аммоноидей. Предполагается, что конфигурация лопастной линии в основном зависит от количества и времени фиксации «опорных точек прикрепления», формы оборотов и величины внутрикамерного гидростатического давления; основное функциональное значение септ состоит в обеспечении передвижения мягкого тела в жилой камере и поддержании нейтральной плавучести, а гофрирование ее краев (лопастной линии) – в прочном прикреплении мягкого тела к стенке раковины. Доказано, что в каждой септе отражено способ развития лопастной линии. Высказано предположение, что усложнение лопастной линии в историческом развитии аммоноидей связано, в основном, с прогрессивным увеличением внутрикамерного гидростатического давления в онто-филогенезе. Доказано, что лопастная линия имеет систематическое значение для выделения таксономических категорий, начиная от рода до отряда включительно. Установлено наличие четырех типов мускульных отпечатков у среднеюрских и раннемеловых аммоноидей, доказано значение этих структур для систематики. Рассмотрены морфогенетические типы лопастной линии аптских и некоторых среднеюрско-раннемеловых аммоноидей. Выявлены случаи конвергентного развития отдельных элементов лопастной линии в разных филлогенетических группах. Уточнена систематика и филогения аптских аммоноидей; доказано происхождение акантоплитоидей от дувиейцератоидей. Изучены 70 разрезов аптских и смежных с ними отложений Кавказа; уточнены границы между стратонами, их объем и аммонитовые комплексы; детализирована схема биостратиграфического расчленения аптских отложений Грузии и в целом Кавказа; зоны Epicheloniceras subnodosocostatum (средний апт) и Acanthohoplites nolani (верхний апт) расчленены на подзоны – первая на Epicheloniceras martini orientalis и Epicheloniceras buxtorfi, а вторая на Diadochoceras nodosocostatum и Acanthohoplites uhligi. В ряде разрезов апта Кавказа выявлены перерывы в осадконакоплении.

Основная часть работы была выполнена более двадцати лет тому назад на кафедре Геологии и палеонтологии Грузинского технического университета. Развернувшиеся позднее в нашей стране негативные процессы и отчасти субъективные факторы не позволили опубликовать данную работу. Несмотря на это, предполагаем, что предлагаемая монография вызовит определенный интерес палеонтологов и стратиграфов, занимающихся аммонитами мезозоя.

В процессе работы над книгой ряд полезных замечании и советов автор получил от докторов геол.-мин. наук, проф. И.А.Михайловой (МГУ), Т.А. Ломинадзе (Грузинский техн. унив.), И.В.Кванталиани, Э.В.Котетишвили, М.В.Какабадзе (Инс-т геологии им. А.И.Джанелидзе, Тбилиси.). Стратиграфо-палеонтологические исследования и полевые работы велись в сотрудничестве с докторами геол.-мин. наук, проф. В.В.Друщицем (МГУ), И. Видманном

(Тюбингенский унив., Германия), Т.А.Ломинадзе, И.В.Кванталиани, М.В.Какабадзе, кандидатами геол.-мин. наук Т.Н. Богдановой (ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург), Е.М.Лоладзе (КИМС, г.Тбилиси), А.В.Квернадзе, Ш.Г. Келептришвиши, канд. наук О.Г.Харашвили, Г.И. Магалашвили, а также с Д.Д.Папава, Р.Г.Паниевым, Г.В.Бакидзе, М.В.Келдишвили (Грузинский техн. унив.).

Все чертежи составлены автором. Фотоснимки фауны и чертежей выполнены Б.С.Погребовым (Санкт-Петербургский гос. унив.), В.Т.Антоновой (Палеонт. инс-т РАН) и Д.Г.Куртанидзе (Грузинский техн. унив.). В подготовке рукописи большую помощь оказали канд. геол.-мин. наук Т.В. Соболева (МГУ), акад. докт. И.М.Коколашвили, С.Г.Гигаури (Грузинский техн. унив.), сотрудники компании «Канарго Джорджия» З. Р. Сурамелашвили и А.Э.Адамян (Тбилиси).

Автор считает своим приятным долгом всем названным лицам выразить искреннюю признательность.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

М а т е р и а л. Палеонтологический материал, положенный в основу настоящей работы, разнообразен как по систематическому составу, так и по сохранности. Изученная коллекция насчитывает более 15 000 экземпляров аммонитов, подавляющее большинство из которых собрано автором из разрезов аптских и пограничных отложений Грузии, Северного Кавказа и Дагестана более чем за четверть века полевых робот. Наиболее полно охарактеризованы разрезы Центрального Дагестана (сс. Хаджалмахи, Акуша, Муги, Леваши), Центрального и Западного Кавказа (рр. Урух, Кубань, Малый Зеленчук, Хокодзь, Пшеха, Вулан) и Грузии (рр. Хашупсе, Баклановка, Гализга; сс. Годогани, Гореша, Лаше, Ципа, Биджниси). Экземпляры, заключенные в конкреции карбонатных песчаников из разрезов Северного Кавказа и Дагестана прекрасной сохранности. Они пригодны для изучения онтогенетического развития, внутреннего строения и микроструктуры раковины. Особенно хорошей сохранности образцы средне- и верхнеаптских аммонитов из конгломератового слоя в основании клансея по р. Хокодзь, а также верхнеаптских аммонитов из разрезов по рр. Пшеха и Вулан. На некоторых из них сохранились отпечатки мускулов и следы перемещения мягкой части тела в жилой камере.

Помимо собственного материала были использованы также коллекции раннемеловых аммонитов Грузии, Крыма, Северного Кавказа и Туркмении, любезно предоставленные нам Т.Н. Богдановой, И.В. Кванталиани, М.В. Какабадзе и В.М. Нероденко. В качестве сравнительного материала были использованы коллекции Т.А. Ломинадзе, содержащие прекрасно сохранившиеся экземпляры из средне-верхнеюрских отложений Рязанской области, Приполярного Урала, Новой Земли и Польши, а также коллекция палеозойских аммоноидей, хранящаяся в музее им. Г.Д. Харатишвили при департаменте прикладной геологии Грузинского технического университета.

Большая часть изученных аммонитов хранится в музее им. Г.Д. Харатишвили Грузинского технического университета под коллекционными №№ 4, 8 и 12, а небольшая часть - на кафедре палеонтологии МГУ под № 20.

М е т о д и к а и с с л е д о в а н и й. Как показывает опыт многолетних исследований, при изучении аммоноидей наиболее надежен онтогенетический метод, с помощью которого были достигнуты значительные успехи при решении ряда вопросов систематики и филогении этой группы животных. Основные положения данного метода хорошо известны по работам В.Е. Руженцева (1949, 1964), В.В. Друщица (1953а, 1956а), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1968), И.А. Михайловой (1982, 1983), Т.А. Ломинадзе (1982), И.В. Кванталиани (1989) и других исследователей.

Для онтогенетических исследований из коллекции подбирались хорошо сохранившиеся экземпляры, которые тщательно препарировались и просматривались под бинокуляром, после чего фотографировались в различных положе-

ниях. В дальнейшем производилось последовательное разворачивание раковины оборот за оборотом до протоконха. Начальные обороты разворачивались под бинокуляром. Мелкие фрагменты раковины помещались в камеры Франке. При этом фиксировались все измерения раковины (рис. 1), принадлежность фрагментов к оборотам, описывалась скульптура. Форма сечения оборотов и лопастная линия зарисовывались рисовальным аппаратом РА-4, смонтированным на бинокуляре МБС-9.

Для изучения внутреннего строения раковины изготавливались аншлифы. Шлифование производилось вручную с применением специальных порошков. Крупные экземпляры сначала шлифовались на шлифовальном станке до появления сифонной трубки, а затем на стекле. При шлифовании образцы регулярно просматривались под бинокулярным микроскопом. На завершающей фазе образец полировался на сукне с помощью двуокиси хрома.

Аншлифы исследовались в световом микроскопе МБС-9. Внутренняя структура раковин представителей родов Cheloniceras и Epicheloniceras изучалась под сканирующим электронным микроскопом JSM в МГУ, а других родов - в Республиканском центре электронной микроскопии в г. Тбилиси с помощью растрового электронного микроскопа Nanolab - 7. Начальные камеры представителей Ptychoceras исследовались под растровым электронным микроскопом в Тюбингенском университете (Германия).

Образцы, предназначенные для исследования в электронном микроскопе, подготавливались согласно существующей методике (Друщиц, Догужаева, 1981). Пришлифованная поверхность образцов протравлялась 1-2% соляной кислотой, опылялась, просматривалась и фотографировалась в сканирующем электронном микроскопе.

Отпечатки мускулов и следы перемещений мягкой части тела изучались под бинокулярным микроскопом МБС-9 и зарисовывались рисовальным аппаратом РА-4. Для этой цели подбирались экземпляры исключительно хорошей сохранности, имеющие раковинный слой. Следы прикрепления мускулов и перемещения тела аммонита заметны как на внутренней стороне раковины, так и на ядре. Однако наиболее отчетливо они выражены на ядре. Очистка ядра от раковинного слоя производилась очень осторожно под микроскопом иглой, так как исследуемые структуры легко стираются. После удаления раковинного слоя образец в бинокулярном микроскопе ориентировался к лучу света под определенным углом.

Онтогенетическое развитие септ изучалось методом шлифования. Для этого образцы обрабатывались также слабо концентрированной (5-7%) соляной кислотой. Перед шлифованием в первую очередь следует зарисовать тот отрезок лопастной линии, который намерены изучить. К сожалению, в настоящее время не существует методики, с помощью которой можно было бы пришлифовать образец по всему периметру и таким образом проследить изменение гофрировки септы (лопастной линии). Кроме того, трудность заключается еще и в том, что

раковина растет в онтогенезе неравномерно. В большинстве случаев вентральная и боковые стороны растут быстрее, чем остальные участки оборота. Соответственно разными темпами развиваются и отдельные участки септы. В таком случае следует определить глубину пришлифовки отдельных участков оборота в соответствии с интенсивностью роста раковины. Если к сказанному добавить еще и то, что внутренняя сторона оборота не поддается шлифованию, станет совершенно ясно, что аншлифы септы невозможно изучить по всему периметру. Вместе с тем, методом шлифования сравнительно легко можно изучить отдельные элементы септы, располагавшиеся на внешней стороне оборота.

Для получения более полной картины развития септы, раковину следует обработать соляной кислотой. В результате растворения карбонатного вещества обнажаются внутренние части септы по всему периметру оборота. Основной недостаток данного метода заключается в том, что пришовные участки раковины сравнительно легко растворяются и естественная картина развития пришовной области септы искажается. Преимущество предложенного метода состоит в том, что, располагая лишь фрагментом раковины, можно проследить ход развития отдельных элементов септы в онтогенезе.

Основой методики зонального расчленения апта являлось послойное изучение наиболее полных и фаунистически хорошо охарактеризованных разрезов с привязкой окаменелостей к отдельным слоям. Предварительно составленные рабочие схемы детализировались и уточнялись после онто-филогенетических изучений различных групп аммонитов. Наиболее надежны схемы, составленные на основании результатов исследований широко распространенных и быстро эволюционирующих групп аммонитов. Среди аптских аммоноидей таковыми являются надсемейства Deshayesitoidea, Douvilleiceratoidea, Acanthohoplitoidea и Parahoplitoidea. С этой целью использованы также анцилоцератиды и десмоцератиды, в меньшей степени - литоцератиды. В конечном счете в основе расчленения изученных разрезов лежит этапность развития аммонитовых комплексов.

Подавляющее большинство терминов, используемых нами, заимствованы из работ О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1929, 1968), Л.С. Либровича (1940), А.Е. Глазуновой (1952), В.В. Друщица (1956), Г.Я. Крымгольца (1960), В.Е. Руженцева (1962, 1964), Г. Эрбена, Г. Флайса и А.Зиля (Erben, Flajs, Siehl, 1969), В.В. Друщица и Н. Хиами (1970), В.В. Друщица и Л.А. Догужаевой (1981), В.В. Друщица, И.В. Кванталиани, М.В. Кнориной и М.З. Шарикадзе (1982), Т.А. Ломинадзе (1982), И.А. Михайловой (1983), Р. Гендерсона (Henderson, 1984), И.В. Кванталиани (1989) и других исследователей. Ниже дается определение некоторых новых и малоизвестных терминов в алфавитном порядке.

Линии продольных контактов - тонкие известковые линейные образования на внутренней стороне раковины, выделяемые септальным эпителием в процессе передвижения аммонита в жилой камере. Термин предложен нами.

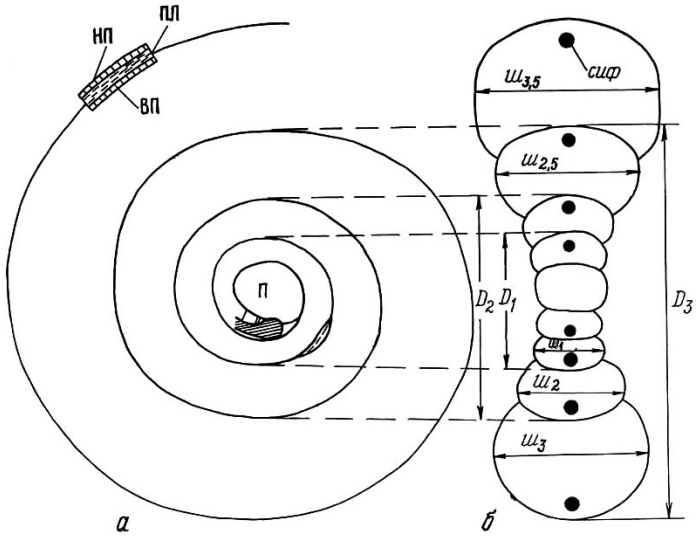


Рис. 1. Схема измерения основных структур раковины аммонитов. Сечения: а - медиальное; б - поперечное. Обозначения: вп - внутренний призматический слой; $Д_1$, $Д_2$… - диаметр соответствующего оборота раковины; нп - наружный призматический слой; п - протоконх; пл - пластинчатый слой; сиф - сифон; $Ш_1$, $Ш_2$... - ширина соответствующего оборота.

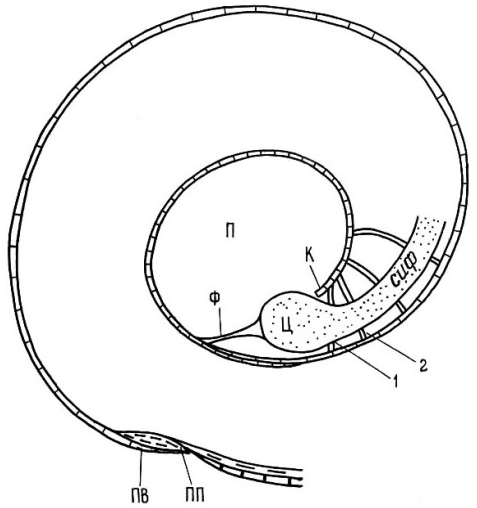


Рис. 2. Схема строения первого оборота аммонитов в медиальном сечении.
Обозначения: к - кромка; п - протоконх; пв - первичный валик; пп - первичный пережим; сиф - сифон; ф - фиксатор; ц - цекум; 1, 2,... - 1-я, 2-я и т.д. септы.

О п о р н ы е т о ч к и п р и к р е п л е н и я - участки муральной части септального эпителия, первыми закрепляющиеся на месте будущей септы в конечной стадии перемещения мягкой части тела в жилой камере. Термин предложен нами.

П р е д с е п т а л ь н а я п р и з м а т и ч е с к а я з о н а - тонкий известковистый слой призматической структуры, выделенный миоадгезивной частью септального эпителия аммонита на месте будущей септы.

П р о м е ж у т о ч н ы й м у р а л ь н ы й г р е б е н ь - гребень, образованный с внутренней стороны раковины в межсептальном промежутке в результате кратковременных остановок тела животного при очередном подтягивании внутри жилой камеры.

П с е в д о с у т у р ы - линейные концентрические структуры, прикрепленные к стенке раковины аммонитов с внутренней стороны, повторяющие конфигурацию лопастной линии. Они выделяются септальным эпителием и фиксируют кратковременные остановки задней части тела во время перемещения в жилой камере.

Используемые для характеристики внутреннего строения раковин термины поясняются на рис. 1 и 2. Что же касается терминологии лопастной линии, то ей отводится специальная глава.

ГЛАВА II. ТЕРМИНОЛОГИЯ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ АММОНОИДЕЙ

Проблема терминологии элементов лопастной линии является одной из наиболее острой в изучении аммоноидей. Более чем полтора века она привлекает внимание исследователей, часто являясь предметом споров и дискуссий (Schindewolf, 1929, 1961, 1968; Руженцев, 1949а,б, 1962; Шевырев, 1962; Попов, 1965; Wiedmann, 1970; Wiedmann, Kullmann, 1980; Луппов, 1977; Михайлова, 1983 и др.). И это вполне закономерно, так как упомянутая проблема тесно связана со многими еще нерешенными вопросами палеобиологии аммоноидей. В этой части работы рассматриваются лишь основные моменты развития взглядов о терминологии лопастной линии.

Терминология лопастной линии создавалась и развивалась по мере интенсивного изучения аммоноидей. В истории терминологических изысканий лопастной линии, также как и в истории изучения аммоноидей, можно выделить два основных этапа. На первом этапе, длившемся с начала 30-х годов до конца девятнадцатого столетия, главное внимание уделялось морфологическому описанию взрослых экземпляров раковин аммоноидей и, соответственно, создавалась и развивалась т.н. морфологическая терминология лопастной линии, которая основывалась на расположении отдельных элементов по отношению к сторонам раковины взрослых особей, независимо от их происхождения.

Начиная с двадцатого столетия, в изучении аммоноидей начали применять онтогенетический метод, который позже приобрел первостепенное значение для систематики и филогении. В результате онтогенетических исследований стало известно, что ряд элементов лопастной линии, внешне похожие и имеющие одинаковые названия по морфологической терминологии, являются совершенно разными по происхождению. С помощью онтогенетического метода можно проследить развитие лопастной линии и ее отдельных элементов с момента становления до взрослого состояния. Это обстоятельство дает возможность выявить гомологичные и аналогичные элементы в строении лопастной линии. Основу терминологии, получившей название "морфогенетическая", составляет принцип гомологии. По этой терминологии одинаковые по происхождению элементы, независимо от их местоположения на раковине взрослых экземпляров, получают одинаковые названия и обозначаются одинаковыми символами. Однако, как мы увидим ниже, не всегда удается соблюдать этот основополагающий принцип в разных системах терминологии лопастной линии.

Основоположником морфологической терминологии является Л. фон Бух (Buch, 1829, 1832, 1849). Он для обозначения лопастей, расположенных на наружной и внутренней сторонах раковин юрских и меловых аммонитов, предложил следующие термины: "дорсальная" (D) и "вентральная" (V), а для лопастей, лежащих на боковых сторонах - "верхняя боковая" (L) и "нижняя боковая" (l).

Вспомогательные лопасти, находящиеся между лопастью 1 и умбиликальным швом, он назвал "ауксилиарными" и обозначил символами a^1, a^2 и т.д. Однако, следует заметить, что термины "вентральная" и "дорсальная" Л. фон Бух понимал в противоположном значении. Вентральной он называл лопасть, расположенную в середине дорсальной стороны раковины, а дорсальной - лопасть, лежащую на вентральной стороне. Позже К. Цитель (Zittel, 1884), вместо терминов "вентральная" и "дорсальная ", предложил названия "наружная" (E) и "внутренняя" (I) лопасти. А. д'Орбиньи (d'Orbigny, 1840-1842) ввел понятие вентролатеральной лопасти для элемента, расположенного между шовной линией и дорсальной лопастью. Е. фон Мойсисович (Mojsisovics, 1873) предложил назвать "адвентивными" (дополнительными) лопасти, которые у триасовых цератитов (род Pinacoceras) расположены между вентральной и латеральной лопастями, или на наружном седле (по терминологии, применяемой нами).

Первая попытка создания морфогенетической терминологии была сделана в начале двадцатого столетия немецким исследователем Ф. Нётлингом (Noetling, 1905а,б, 1906). Интересно отметить, что за основу новой терминологии автор взял просутуры двух мезозойских аммонитов - Pseudosageceras multilobatum Noetl. и Indoceras baluchistanensis Noetl. Новизна заключалась в том, что Ф. Нётлинг обозначил одинаковыми символами элементы, имеющие одинаковое происхождение, а цифровые индексы указывали очередность их формирования. Однако формулы лопастной линии, выведенные Ф. Нётлингом, получились очень громоздкими и трудно читаемыми, так как кроме лопастей он индексировал и седла. В основном из-за этого предложенная Ф. Нётлингом терминология не получила широкого признания.

Идея Ф. Нётлинга была развита другим немецким исследователем Р. Ведекиндом (Wedekind, 1913, 1914, 1916а,б, 1918). Однако для достижения цели, в отличие от предшественника, он выбрал другой путь. В качестве базиса для создания терминологии Р. Ведекинд взял вторую линию девонских аммоноидей. Он полагал (Wedekind, 1918), что первая линия не может рассматриваться как подлинная лопастная линия аммоноидей и противопоставил ее второй лопастной линии, которую и считал настоящей. Р. Ведекинд индексировал лишь лопасти, в результате чего формулы лопастной линии стали простыми и понятными. Основными он считал три лопасти - наружную (E), латеральную (L) и внутреннюю (I). Вслед за Ф. Нётлингом, лопасти, возникшие в результате расчленения седла E/L, он называл адвентивными и обозначил символами A_1, A_2 и т.д., а лопасти, сформировавшиеся на седле L/I - оборотными (Umslagloben) и обозначил символами U_1, U_2 и т.д. Серию лопастей, возникших в результате многократного поочередного расчленения лопастей и седел и расположенных симметрично по отношению к шовной линии, Р. Ведекинд (Wedekind, 1916а) называл "сутуральной лопастью" (S).

К. Динер (Diener, 1916а,б) подверг резкой критике Ф. Нётлинга и Р. Ведекинда. По его мнению, еще не настало время для замены морфологического ме-

тода изучения лопастной линии. Вместе с тем, К. Динер не привлекал в качестве доказательств никаких собственных открытий и, как отмечает О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968), пользовался только негативной критикой. К. Динер возражал против введения термина "сутуральная лопасть", считая, что он неудачный, так как в терминологию лопастной линии вносит совершенно другое понятие пупкового шва. Вместо "сутуральной лопасти" он предлагал название "умбиликальная лопасть" и обозначил ее символом U.

Несколько новых терминов были предложены Г. Шмидтом (Schmidt, 1921, 1925а,б, 1952). Исходя из развития лопастной линии молодых гониатитов, он лопасть, возникшую в результате расчленения первичного седла L/I, называл "выемочной" (Kehllobus). Кроме того, для адвентивных лопастей Г. Шмидт предпочтение отдавал индексу L. Он же ввел новые символы (P и G) для отклонившихся от нормального положения латеральных лопастей.

Большой вклад в создание морфогенетической терминологии лопастной линии аммоноидей внес О. Шиндевольф. В течение более чем сорока лет он неоднократно касался рассматриваемой проблемы (Schindewolf, 1923, 1928, 1929, 1933, 1951, 1953, 1954а,б, 1961, 1963, 1968) и в конечном итоге терминологии придал завершенный вид, которую часто называют "немецкой" или терминологией "Ведекинда-Шиндевольфа". Вслед за Р. Ведекиндом, за основу терминологии он взял не первую линию древних агониатитов, назвав ее просутурой, а вторую лопастную линию - примасутуру. По его мнению, терминология лопастной линии аммоноидей должна строиться не на основе просутуры, а на основе примасутуры. Три лопасти, наблюдаемые в примасутуре у девонских аммоноидей - наружная (E), латеральная (L) и внутренняя (I), О. Шиндевольф считал основными. Их он назвал протолопастями и противопоставил всем возникшим в дальнейшем лопастям - металопастям. Последние формируются у позднепалеозойских и мезозойских аммоноидей двумя способами - в результате расчленения внутреннего бокового седла (L/I), или же первичного наружного седла (E/L). Лопасти, возникшие первым путем, О. Шиндевольф предложил называть "умбиликальными " вместо неудачных терминов "оборотная лопасть" Р. Ведекинда и "выемочная" Г. Шмидта и сохранил для них символ U_1, предложенный К. Динером. Сформировавшейся путем расчленения бокового седла лопасти он дал название "адвентивная", заимствовав из морфологической терминологии и обозначил символом A. Для обозначения металопастей О. Шиндевольф, вслед за Р. Ведекиндом, использовал цифровые индексы, показывающие очередность их появления в онто-филогенезе. Следует заметить, что название протолопастям О. Шиндевольф дает по их ориентации к сторонам раковины, а металопастям - по способу их образования. Новыми индексами он обозначает лопасти, возникшие путем расчленения седел, а в случае расчленения лопастей сохраняет для них первичный индекс.

Разработанная Ведекиндом и Шиндевольфом терминология лопастной линии аммоноидей получила широкое признание. В этом отношении особо

следует отметить работы ученика и последователя О. Шиндевольфа И. Видманна (Wiedmann**,** 1965, 1970; Kullmann, Wiedmann, 1970; Wiedmann, Kullmann, 1980). Для вторичных лопастей, которые формируются на седлах у скафитов, И. Видманн применил термин "псевдолопасти" и обозначил их символами P_1 , P_2 , P_3 . В тех спорных случаях, когда новая лопасть закладывается на склоне седла (лопасти), И. Видманн предложил применить смешанный символ. Например, лопасть, образовавшаяся на внешнем склоне лопасти U_1 (=I по терминологии Руженцева), он обозначает $\frac{U_3}{U_{1v}}$. И. Видманн и И. Кульманн, вслед за О. Шиндевольфом, считают, что нет прямой аналогии между элементами про- и прима-сутуры. Цитированные авторы обозначают лопасти просутуры строчными буквами l, u_1 и u_2 в порядке их филогенетического появления.

В качестве исходной группы для построения генетической терминологии лопастной линии, В.Е. Руженцев (1949а, 1962) также взял позднепалеозойские аммоноидей. Однако предложенная им система терминологии существенно отличается от терминологии Ведекинда-Шиндевольфа. В.Е. Руженцев отказался от предложенного О. Шиндевольфом деления лопастей на прото- и металопасти и в качестве первичных элементов предложил шесть лопастей (в порядке их образования в филогенезе): V- вентральная или брюшная; O - омнилатеральная или всебоковая; D - дорсальная или спинная; U - умбональная или пупковая, которая замещает омнилатеральную лопасть; I - внутренняя боковая; L – наружная боковая. Строго следуя принципу, согласно которого индексы должны точно отражать первичное положение любой лопасти в момент ее возникновения, В.Е. Руженцев обозначает символами все новые элементы, независимо от того, как они образовались - в результате расчленения седел или лопастей. Символы лопастей, возникших на седлах, сопровождаются верхними цифровыми индексами, а символы лопастей, сформировавшихся в результате расчленения лопастей, обозначаются нижними цифровыми индексами. Кроме того, все лопасти, возникшие в результате дифференциации первичной умбиликальной, а также образующиеся повторно и независимо от нее на вершинах седел между лопастями U и I или L и I, обозначаются индексом U. Лопасти, возникшие в результате расчленения первичной внутренней боковой, а также образующиеся повторно и независимо от нее на вершинах седел, между элементами I и D, обозначаются индексом I. Все лопасти, возникшие в результате расчленения первичной наружной боковой, а также образующиеся повторно и независимо от нее на вершинах седел между элементами V и L, обозначаются индексом L.

Ю.Н. Попов (1965) предлагает следующую терминологию и индексацию элементов лопастной линии: V - вентральная лопасть; N - неолатеральная лопасть у Goniatitida, L - боковая лопасть; K - дополнительная дорсальная лопасть, располагавшаяся между дорсальной и умбиликальной лопастями; D - дорсальная лопасть.

В.В. Друщиц (1956а), В.В. Друщиц и др. (1982), С.Н. Алексеев и М.Н. Вавилов (1983), разделяя в основном принципы терминологии В.Е. Руженцева, предлагают называть первую умбиликальную лопасть (U^1) латеральной лопастью и обозначить ее символом L. По мнению С.Н. Алексеева и М.Н. Вавилова, лопасти, которые образуются в результате прогибания вершины седел, наблюдаются не только на наружной, но и на внутренней стороне оборота и развиты иногда не менее интенсивно, чем основные элементы, следует также рассматривать в качестве адвентивных элементов. Для лопастей, возникших из седла V/L, они рекомендуют индекс $A_{v/l}$, а для лопастей, образовавшихся в результате расчленения седла I/D – $A_{i/d}$ и т.д.

Таковы основные моменты истории создания терминологии лопастной линии аммоноидей. Фактически в настоящее время мы имеем наиболее обоснованные две системы терминологии - Ведекинда-Шиндевольфа и Руженцева. В обеих системах основополагающим является принцип гомологии, однако Р. Ведекинд и О. Шиндевольф с одной стороны и В.Е. Руженцев - с другой, выбрали различные пути для решения проблемы терминологии лопастной линии. Можно легко убедиться, что в обеих системах индексы элементов лопастной линии заимствованы из морфологической терминологии. Однако, Р. Ведекинд и О. Шиндевольф это предприняли раньше В.Е. Руженцева. Упреки Н.П. Луппова (1977) и О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1968) в адрес В.Е. Руженцева, что он использовал уже примененные в генетической терминологии символы для обозначения совершенно других элементов по происхождению, лишь частично справедливы. Как можно легко заметить из приведенной таблицы сравнения терминологии лопастной линии, почти не один из ее элементов не имеет одинаковое название и обозначение (табл. I).

Р. Ведекинд и О. Шиндевольф в основу классификации положили различия в способе возникновения новых элементов лопастной линии. Более реально подошел к этой проблеме В.Е. Руженцев, для которого существенное значение имеет не только способ, а также и место появления новых лопастей. Кроме того, разница между упомянутыми системами терминологий заключается в принципах индексации как первичных, так и вторичных элементов. Это тогда, когда в обеих случаях основу терминологии составляет принцип, согласно которого индексы должны точно отражать первичное положение любой лопасти в момент ее становления. Р. Ведекинд и О. Шиндевольф, как уже было сказано, основными элементами лопастной линии считают три лопасти – E, L, I (V, U, D по Руженцеву), которые присутствуют в примасутуре у древних аммоноидей и прослеживаются в онто-филогенезе всех более молодых аммоноидей. Название этих лопастей дается по их ориентации к мягким частям тела организма. Название и ориентация металопастей дается уже по отношению существующих элементов (по способу их образования). По В.Е. Руженцеву основными элементами лопастной линии являются шесть лопастей (по их формированию в филогенезе): V, O, D, U, I, L, название которых происходит на основании их

положения к сторонам раковины, либо к мягким частям животного. Элементам, возникшим позже, названия и соответственно индексы даны по месту и способу их образования. Как известно, О. Шиндевольф называет умбиликальными те лопасти, которые появляются в результате расчленения первичного седла L/I. Однако пупок (umbilicus) представляет собой часть раковины, а не мягкого тела аммонита. Так что и в системе терминологии Ведекинда-Шиндевольфа название некоторых элементов лопастной линии также дается по их отношению к сторонам раковины.

Заслуживает внимание замечание Ю.Н. Попова (1965) по поводу названия элементов лопастной линии. По его мнению, наиболее естественной терминологией будет та, которая исходит из положения лопастей и седел по отношению к телу животного. Однако, по понятным причинам, определить стороны тела аммонита (особенно его заднюю часть), не является легкой задачей. В подобном случае в качестве модели часто обращаются к ныне живущим Nautilus. По данным Г. Мутвея (Mutvei, 1957) у современного наутилуса дорсо-вентральная ось в действительности представляет продольную ось животного. Брюшная (вентральная) сторона соответствует передней стороне тела, или же устью раковины, а спинная (дорсальная) сторона - заднему краю мантии, или же септам раковины. По нашему мнению, распространение этих выводов на ископаемых наутилоидей, и тем более на аммоноидей, не оправдано. К тому же по данными Л.А. Догужаевой (1991) доказывается филогенетическое родство аммоноидей с октоподами, а не с наутилоидеями.

По нашему мнению, независимо от того, какому способу отдадим предпочтение при названии элементов - их ориентации к раковине или к мягким частям тела организма, этим проблема терминологии лопастной линии аммоноидей не будет решена. Дать одинаковые названия и символы генетически одинаковым элементам - было и остается основной проблемой терминологии лопастной линии.

Выработанные Р. Ведекиндом-О. Шиндевольфом и В.Е. Руженцевым терминологии элементов лопастной линии, несомненно, имеют преимущества над другими системами. Однако, основная проблема, стоящая перед терминологией, о которой говорилось выше, в обеих случаях остается не до конца решенной. О недостатках, имеющих место в сравниваемых терминологиях, более подробно будет сказано ниже.

По нашему мнению, терминология В.Е. Руженцева имеет некоторое преимущество над терминологией, предложенной Р. Ведекиндом и О. Шиндевольфом. Во-первых, по терминологии В.Е. Руженцева можно легко различить элементы не только по способу, но и по месту их образования. Во-вторых, принципы индексации элементов лопастной линии по В.Е. Руженцеву создают более полное представление о развитии лопастной линии, чем это отражено в системе терминологии Ведекинда-Шиндевольфа, так как здесь новым элементам индексы присваиваются независимо от того, каким путем они образовались - в

результате расчленении седел или лопастей. В связи с этим, можно привести несколько примеров. Наиболее характерной чертой у Douvilleiceratoidea является двураздельность латеральной и интернилатеральной лопастей. Однако это обстоятельство завуалировано в формулах лопастной линии, составленных по принципу индексации Ведекинда-Шиндевольфа и они ничем существенно не отличаются от формул, например, Acanthohoplitoidea или Parahoplitoidea. По этой же причине формулы лопастной линии представителей Perisphinctoidea, Olcostephanoidea и Desmoceratoidea почти ничем не отличаются друг от друга. Как известно, у Desmoceratoidea, Hoplitoidea и у некоторых Olcostephanoidea происходит раннее расчленение интернилатеральной лопасти. У взрослых экземпляров ветви упомянутой лопасти обособляются и развиваются независимо друг от друга. Этот естественный процесс точно можно отразить, используя индексацию В.Е. Руженцева. Следуя принципу обозначений Ведекенда-Шиндевольфа, невозможно даже обозначить шестой элемент примасутуры некоторых Placenticeratidae, возникший в результате расчленения интернилатеральной лопасти. Индексируя элементы, появившиеся в результате деления лопастей, по формулам можно легко отличить гетероморфные аммониты литоцератидового и аммонитидового происхождения.

Следует обратить внимание на одно обстоятельство, имеющее значение для разработки терминологии лопастной линии. Подавляющее большинство исследователей полагают, что терминология должна базироваться на примасутуре палеозойских аммоноидей. Однако, необходимо учитывать то обстоятельство, что просутура развивается не независимо, а в тесной взаимосвязи с последующими линиями. Все лопасти просутуры унаследуются примасутурой и прослеживаются в онто-филогенезе аммоноидей. Это обстоятельство дает возможность утверждать, что терминология элементов лопастной линии должна основываться не только на примасутуре, но и просутуре.

Несколько слов о применении терминов "прото" и "металопасти". Как известно, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1929) первичные три лопасти, назвав их протолопастями, противопоставил позже возникшим лопастям - металопастям. Против выделения прото- и металопастей возражали Г. Шмидт (Schmidt, 1952), В.Е. Руженцев (1957, 1960) и А.А. Шевырев (1962). По нашему мнению, добавление новых элементов в про- и примасутуре и усложнение лопастной линии в филогенезе аммоноидей является непрерывным и естественным процессом. Сам факт неодновременного образования элементов в про- и примасутуре не дает повода для противопоставления определенной группы элементов к другой. Скорее всего, это противоречит такому действию. Самые древние агониатиты имеют в примасутуре не три, а две лопасти; вскоре появляется третий элемент, а позже, на разных этапах развития к ним добавляются четвертая, пятая и шестая лопасти. Провести между ними границу лишь по времени формирования было бы неестественным. По нашему мнению, лучше было бы отказаться от искусственного деления первичных элементов лопастной линии на прото- и

металопасти. Тем более, что в результате их противопоставления, в некоторых случаях, как мы увидим ниже, одинаковыми символами обозначаются не гомологичные, а аналогичные элементы.

Среди других терминов элементов лопастной линии наименьшие споры вызывают названия лопастей, расположенных в средней части наружной и внутренней сторон оборота раковины. В системе терминологии Ведекинда-Шиндевольфа они называются, соответственно, "наружная" (E) и "внутренняя" (I). Однако в этой связи следовало бы учитывать два обстоятельства. Во-первых, у подавляющего большинства гетероморфных аммонитов нет настоящей наружной и внутренней стороны в прямой смысле этих слов. В подобных случаях для правильной ориентации раковины и элементов лопастной линии в первую очередь следует определить местоположение сифона. Во-вторых, нельзя не принять во внимание замечание В.Е. Руженцева (1960) и А. А. Шевырева (1962) о том, что могут быть много внешних и внутренних лопастей. Учитывая сказанное, лопасть, расположенную в середине наружной стороны раковины, лучше называть "вентральной" и обозначить ее индексом V, как это дано в системе терминологии В.Е. Руженцева. Таким же образом, лопасть, расположенная в середине внутренней стороны оборота, называется "дорсальной" и обозначается символом D. Интересно заметить, что И. Видманн и И. Кульманн (Wiedmann, Kullmann, 1980) для обозначения ветвей, образующихся в результате расщепления первичной лопасти, используют индексы v (вентральная) и d (дорсальная). Этим цитированные авторы признают, что наружная сторона раковины соответствует вентральной части мягкого тела аммонита, а внутренняя – дорсальной.

Существенное разногласие между авторами упомянутых терминологий элементов лопастной линии и их последователей вызывает название парной лопасти, расположенной на боковых сторонах раковины, между первичными лопастями V и D. По терминологии Ведекинда-Шиндевольфа она называется "латеральной" и обозначается символом L. Это второй по времени образования элемент, унаследованный, скорее всего, от бактритоидей. По терминологии В.Е. Руженцева эта лопасть называется "омнилатеральной" или "всебоковой" и обозначается символом O. Следует заметить, что в самом названии данной лопасти подчеркивается, что она располагается на латеральной стороне оборота. По Руженцеву это второй по времени возникновения элемент, который характеризует определенный этап эволюции древнейших аммоноидей. В дальнейшем, в историческом развитии, омнилатеральную лопасть замещает умбиликальная.

У древних агониатитов лопасть, о которой идет речь, в про- и примасутуре занимает умбиликальное или субумбиликальное положение. Еще Р. Ведекинд (Wedekind, 1913, 1916a) зафиксировал три положения этой лопасти по отношению к шовной линии. В частности, он различал субумбиликальное (L_s), умбиликальное (L_u) и латеральное (L_l) расположение лопасти L. Кроме того, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1929, 1951, 1954a) неоднократно подчеркивал, что

латеральная лопасть у некоторых палеозойских аммоноидей и триасовых цератитов располагается в приумбиликальной области. Однако она в филогенезе постепенно смещается к наружной стороне оборота и занимает место в середине боковой стороны. Она гомологична боковой лопасти цератитов и аммонитов.

Первоначальное расположение упомянутой лопасти послужило основным поводом для В.Е. Руженцева и его последователей считать, что раз она образуется на умбиликальном шве или около него, это настоящая умбиликальная лопасть.

При увеличении гофрировки и появлении новых элементов лопастной линии широкая первичная латеральная лопасть ("омнилатеральная" по Руженцеву) сокращается в размерах и иногда смещается от первичного местоположения. Однако, по нашему мнению, из этого нельзя делать вывод, что происходит ее преобразование в умбиликальную лопасть. Трудно не согласиться с мнением О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1968) и Н.П. Луппова (1977), что омнилатеральная лопасть является не особым элементом, а как одно из положений латеральной лопасти.

Лопасть, расположенная между первичными элементами V и D является анатомически латеральной (боковой) лопастью. В самом названий "латеральная" отражается исторический ход развития этой лопасти. Она, как известно, имеется уже у предковой группы аммоноидей - у бактритоидей, от которых и унаследовали ее ранние агониатиты. У этих форм первые обороты еще не замкнуты и, соответственно, у них нет пупка и шовной линии. Впоследствии, в результате приобретения частичной инволютности ранних оборотов, появляются пупок и шовная линия. Вследствие этого, упомянутая лопасть принимает приумбиликальную экспозицию, а шовная линия рассекает ее на две части. Таким образом, данная лопасть является филогенетически более древним образованием, чем пупок и шовная линия.

Суммируя вышесказанное, можно заключить, что введенный В.Е. Руженцевым термин "омнилатеральная" вызывает путаницу в терминологии лопастной линии аммоноидей и называть эту лопасть "латеральной" нам кажется наиболее правильным. Названия же "омнилатеральная" (O) и "умбональная" (U), по терминологии В.Е. Руженцева, являются ее младшими синонимами. Лопасть, расположенная у подавляющего большинства мезозойских аммоноидей на боковой стороне, между лопастями V и U или же между V и I, является гомологичной латеральной лопасти агониатитов и ее также следует обозначить символом L. Кроме того, все лопасти, появляющиеся в результате расчленения седел L/U или L/I предлагается обозначать символами L^1, L^2 и т.д.

Четвертая по времени появления лопасть (третьей является дорсальная лопасть, о которой речь шла выше), наблюдаемая уже в первичных линиях позднепалеозойских аммоноидей, образуется на внутреннем седле L/D. По мнению О. Шиндевольфа, все лопасти, возникшие в результате расчленения первичного седла L/I (при изложении взглядов О. Шиндевольфа будет использована его

терминология), называются умбиликальными (U) и по времени появления в онто-филогенезе им присваиваются нижние цифровые индексы – U_1, U_2 и т.д. Здесь следовало бы еще раз заметить, что О. Шиндевольф, называя эту лопасть "умбиликальной", не до конца следовал своему же принципу - называть металопасти по способу их образования. Дело в том, что седло L/I большей частью располагается на внутренней стороне оборота и образовавшиеся здесь элементы в подавляющем большинстве случаев ничего общего не имеют ни с умбиликом, ни с шовной линией (например, лопасть U_n у Arcestidae и Stephanoceratoidea). В некоторых же случаях символами U_1, U_2 и т.д. обозначаются разные по происхождению лопасти. Кроме того, по предложенному О. Шиндевольфом способу индексации элементов, возникших в результате расчленения седла L/I, в некоторых случаях неадекватно отражается естественный процесс развития лопастной линии. Например, им (Schindewolf, 1966) было подмечено, что будто бы у аптских представителей Deshayesitoidea умбиликальные лопасти формируются не по обычной последовательности (сначала U_1, а затем U_2), а в обратном порядке - в примасутуре присутствует лопасть U_2, а позже появляется лопасть U_1. Объяснить это явление О. Шиндевольф попытался так называемым ортохронным и гетерохронным развитием лопастной линии. Эти понятия были впервые использованы (Schindewolf, 1929, 1957) для юрских Stephanoceratoidea. Обстоятельная критика О. Шиндевольфа в связи с этим вопросом дана в монографии И.А. Михайловой (1983). В частности, на примере изучения морфогенезов лопастной линии представителей Parahoplitoidea и Deshayesitoidea ею было доказано, что предложенное О. Шиндеводьфом объяснение различного изменения лопастной линии парагоплитид и деезитид, как результат ортохронного и гетерохронного развития, не соответствует действительности.

По терминологии В.Е. Руженцева, первичная лопасть, возникшая на внутреннем седле L/D (U/D по Руженцеву), называется "внутренней боковой" и обозначается символом I. По нашему мнению, такое решение вопроса правильно отражает естественный процесс развития лопастной линии. Однако, лучше называть эту лопасть "интернилатеральной". Забегая вперед, заметим, что вслед за В.Е. Руженцевым, лопасти, возникшие в результате расчленения седла I/D также обозначаются символом I с верхними цифровыми индексами, показывающими последовательность их образования в филогенезе.

Оппоненты В.Е. Руженцева упрекают его в том, что лопасть I у палеозойских аммоноидей зарождается в области умбиликального шва и она должна называться умбиликальной, а не внутреннебоковой. Например, для подтверждения этой точки зрения Н.П. Луппов (1977) приводит онтогенез лопастной линии франского Timanoceras ellipsoidale Bogosl. (Богословский, 1969, рис.103). У этого агониатита, действительно, лопасть I закладывается на шве и затем смещается на внутреннюю сторону оборота. В то же время Н.П. Луппов ничего не говорит о том, что по данным Б.И. Богословского (1969), у подавляющего большинства девонских агониатитов, например, у представителей Ponticeras (рис. 59,

60a, 63), Probeloceras (рис. 66), Manticoceras (рис. 78), Koenenites (рис. 85), Hoeninghausia, Timanites (рис. 89) и др., лопасть I формируется на седле L/D, за шовной линией, на внутренней стороне оборота. Судя по данным О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1928, 1929, 1968) и В.Е. Руженцева (1960), лопасть I в просутуре и примасутуре также появляется за шовной линией, на внутренней стороне оборота.

Изменение места закладки интернилатеральной лопасти определено степенью инволютности оборотов. Например, у среднедевонского Paraphyllites tabuloides Barrande (Schindewolf, 1934; по Руженцеву, 1960, рис. 39е) лопасть I располагается около шва, на наружной стороне оборота. У этого агониатита имеются очень слабо объемлющие обороты; у шовной линии располагается внутренний край седла L/D и по этой причине лопасть I оказывается на наружной стороне оборота. При увеличении инволютности, за шовной линией оказывается большая часть внутреннего седла и, соответственно, появляющаяся здесь лопасть располагается на внутренней стороне оборота. Примерами могут послужить онтогенезы лопастных линий упомянутых выше девонских агониатитов (Богословский, 1969). Сам В.Е. Руженцев (1960) подчеркивал, что лопасть I вначале расположена частично на наружной, частично на внутренней стороне оборота, но затем полностью переходит на внутреннюю поверхность, где и остается постоянно у подавляющего большинства аммоноидей.

Пятым элементом лопастной линии по времени формирования является лопасть, которая у триасовых цератитов на ранней стадии развития закладывается на седле L/I, в области шва (Schindewolf, 1968; Захаров, 1978; Ермакова, 1981; Шевырев, 1986 и др.). В результате ускорения развития она имеется у юрско-меловых аммоноидей в про- и примасутуре. Вопреки мнению О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1929, 1968), упомянутая лопасть появляется в просутуре у юрско-меловых аммоноидей скорее всего не в "дорсальной последовательности", а в "вентральной последовательности", между лопастями L и I и всегда располагается на шовной линии. Ее формирование на внутренней стороне оборота, на склоне дорсального седла, как это предполагает О. Шиндевольф, является маловероятным, так как на этом месте, в приустьевой части протоконха, располагается цекум. Эта лопасть и является настоящей умбиликальной лопастью и следует ее обозначить символом U. Таким же символом обозначаются лопасти, которые появляются на седле U/I независимо от умбиликальной лопасти. В примасутуре у юрско-меловых аммоноидей шовная линия рассекает эту лопасть на две части, по обе стороны которой располагаются по две лопасти. В онтогенетическом развитии лопасть U у мезозойских аммоноидей смещается к наружной стороне раковины в результате уменьшения инволютности и соответственно увеличения площади внешней стороны оборота. В зависимости от степени инволютности, на шовной линии располагаются разные участки лопастной линии, что в подавляющем большинстве случаев создает предпосылки для разного способа расчленения первичных элементов.

Как известно, у меловых гетероморфных аммонитов и их мономорфных потомков происходит редукция умбиликальной лопости. У последних, в частности у представителей Douvilleiceratoidea, Acanthohoplitoidea, Parahoplitoidea и Deshayesitoidea в результате приобретения инволютности оборотов, на разных местах, между лопастями L и D образуются новые лопасти. Однако они являются не гомологичными, а аналогичными элементами исчезнувшей умбиликальной лопасти и должны обозначаться другими символами. В частности, у Deshayesitoidea новые лопасти возникают на седле I/D и следуя принципу индексации В.Е. Руженцева, должны обозначаться символами I^1 и I^2 , несмотря на то, что они формируются в области умбиликального шва. Таким же образом индексом I^1 обозначается лопасть, которая закладывается на вершине седла L/I у Matheronites (Ancyloceratina) и Ptychoceras (Turrilitina). У Douvilleiceratoidea, после редукции лопасти U, пятая лопасть появляется на внешнем склоне интернилатеральной лопасти, около ее основании и присваивается индекс I_2. Таким же индексом обозначается лопасть, возникшая в подавляющем большинстве случаев у представителей Acanthohoplitoidea и Parahoplitoidea около вершины седла L/I, так как она является гомологичной лопасти I_2 у Douvilleiceratoidea. Что же касается Scaphitoidea, то у них после редукции умбиликальной лопасти пятый элемент образуется в результате расчленения интернилатеральной лопасти и она должна обозначаться индексом I_1 (при симметричном делении), или индексом I_2 (при асимметричном делении).

Одним из наиболее спорным является вопрос индексации тех элементов, которые появляются на склоне лопасти (седла), что довольно часто наблюдается среди юрско-меловых аммоноидей. По нашему мнению, пути решения этой проблемы следует искать в филогенетическом развитии этих элементов. В частности, следует проследить в результате расчленения какого элемента - седла или лопасти они образуются в филогенезе. Приведем несколько примеров.

Как показали онто-филогенетические исследования, предками Acanthohoplitoidea являются раннеаптские хелоницератины, у которых происходит асимметричное деление первичной интернилатеральной лопасти – $I_2 I_1$. В филогенезе лопастной линий Acanthohoplitoidea место закладки лопасти I_2 постепенно перемещается вверх по склону интернилатеральной лопасти и у наиболее молодых представителей этого надсемейства она появляется у вершины седла L/I. Ясно, что упомянутая лопасть акантогоплитид является гомологичной внешней ветви интернилатеральной лопасти хелоницератин и она также должна обозначиться индексом I_2.

У представителей подотряда Perisphinctina новая лопасть (шестая или седьмая по порядку появления) закладывается на разных местах - начиная от основания лопасти I, кончая вершиной седла U/I. Место закладки этого элемента часто меняется не только у представителей разных семейств, но и видов одного и того же рода. Например, у Kosmoceratidae в одних случаях она образуется на внешнем склоне лопасти I, вблизи ее основания (рис. 3), или у вершины седла U/I (Schin-

dewolf, 1965, рис. 271-273). Наблюдаются также случаи, когда у Kosmoceras она зарождается у основания лопасти I, вследствие чего происходит почти симметричное ее деление. По нашему мнению, где бы не образовалась эта лопасть, на склоне или у основания лопасти I, она должна обозначиться символом U^1, так как у древних представителей Perisphinctina и, что главное, у предполагаемой предковой группы - у Hammatoceratoidea она закладывается в пределах седла U/I.

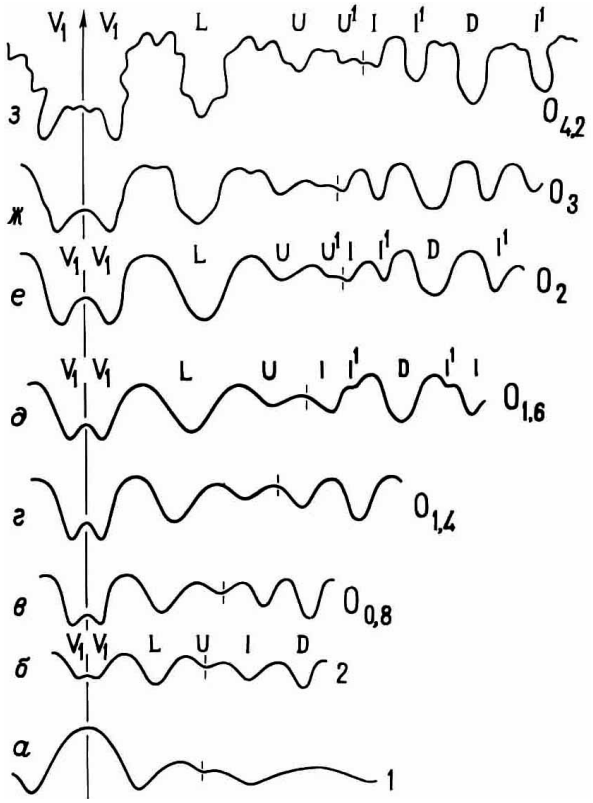


Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе Kosmoceres jason Rein.; экз.№ 1001/1. Бассейн р. Оки, окрестности с. Елатьмы (Рязанская область), средний келловей.
Обозначения: O_1,O_2 – первый, второй и т. д. обороты; 1,2 – 1-ая, 2-ая и т. д. лопастные линии.

У представителей хамматоцератид и древних перисфинктин новый элемент лопастной линии образуется на внутреннем склоне интернилатеральной лопасти. У оксфордских перисфинктов место закладки этой лопасти смещается к основанию лопасти I, а у представителей Stephanoceratoidea - к вершине седла I/D. Во всех случаях эти лопасти являются гомологичными внутренней ветви лопасти I хамматоцератид и должны обозначаться одним и тем же индексом - I_2.

Одним из основных вопросов в изучении лопастной линии аммоноидей является установление гомологичных элементов. К сожалению, эта проблема полностью не решена ни одной из существующих системой терминологии.

Особенно эта касается терминологии вторичных элементов лопастной линии, возникших из первичных седел V/L и L/D.

Как известно, лопасть, возникшая из седла V/L (V/U по Руженцеву) В.Е. Руженцев называет "наружной боковой лопастью" и обозначает символом L, что, по нашему мнению, нельзя считать оправданным. Этот термин и соответствующий символ уже был использован для обозначения генетически совершенно другого элемента лопастной линии агониатитов и мезозойских аммоноидей. Нельзя не согласиться с мнением Н.П. Луппова (1977), что Pinacoceras, также как и другие цератиты, у которых образуются лопасти на седле V/L, не являются потомками палеозойских гониатитов. С нашей стороны можно добавить, что таким же образом позднемеловые плацентицератиды, у которых появляется лопасть на седле V/L, не являются потомками ни гониатитов, ни пинакоцератид. Можно констатировать, что "адвентивные" лопасти возникают в разное время в разных филогенетических группах независимо друг от друга. Соответственно они являются не гомологичными, а аналогичными элементами и нельзя обозначить их одинаковыми терминами и символами. По нашему мнению, для упомянутых лопастей, развитых у некоторых триасовых цератитов (Pinacoceratidae), следовало бы сохранить термин "адвентивная" с символом A, как это впервые предложил Е.фон Мойсисович; для аналогичных лопастей у гониатитов - "неолатеральная" с символом N по терминологии Ю.Н. Попова (1965). Для лопасти, возникшей на седле V/L у некоторых Hoplitoidea, предлагается термин "псевдолатеральная" с символом P.

Еще более сложно обстоит дело с терминологией вторичных элементов лопастной линии, образующихся между лопастями L и D.

Как известно, Р. Ведекинд и О. Шиндевольф не присваивают новые индексы элементам, образующимся в результате расчленения лопастей. Тем не менее, этот принцип не всегда соблюдается. Например, у некоторых представителей Stephanoceratoidea (Schindewolf, 1965, рис. 258, 262, 274, 282) новый элемент фактически появляется в результате деления лопасти U_1 и она индексируется как U_3. В то же время, эта лопасть не гомологична лопасти, образующейся на седле U_2/I у аптских Deshayesitoidea, которые генетически ничем ни связаны с Stephanoceratoidea. Тем не менее, эти лопасти обозначаются одинаковым индексом - U_3. Таким же индексом обозначается лопасть, возникшая на седле U_2/U_1 у Acanthohoplitoidea, Desmoceratoidea и у других генетически не связанных с ними юрско-меловых аммоноидей. Ничего общего не имеют между собой также лопасти, возникшие по данным О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1965, 1968) из первичного седла L/D у триасовых Arcestidae и у юрских Stephanoceratoidea. Однако они обозначаются одинаковым индексом – U_n.

Таким образом, принцип индексации Ведекинда-Шиндевольфа, согласно которому вторичные элементы лопастной линии обозначаются по способу их образования, неизбежно приводит к тому, что в ряде случаев не гомологичные, а аналогичные элементы получают одинаковые индексы. Это обстоятельство под-

рывает основополагающий принцип построения морфогенетической терминологии лопастной линии.

В этой связи более надежно выглядит система терминологии В.Е. Руженцева. Однако несмотря на то, что по этой системе можно более точно отразить способ формирования новых элементов, тем не менее она не дает возможности полностью избежать случаи обозначения одинаковыми индексами разные по происхождению лопасти. Например, лопасть, образующаяся на седле I/D в разных по происхождению филогенетических группах - у Turrilitoidea (Ptychoceras), Ancyloceratoidea (Matheronites), Cardioceratoidea и Deshayesitoidea (Deshayesites, Dufrenoyia) обозначаются одинаковым индексом – I^1. Кроме того, ветви латеральной лопасти у Lytoceratida (L_1 и L_2) не являются гомологичными ветвей лопасти L у Douvilleiceratoidea. То же самое можно сказать о лопастях, возникших в результате деления интернилатеральной лопасти. В частности, лопасти I_2 и I_1 у Olcostephanoidea ничего общего не имеют с лопастями, но обозначившимися такими же индексами у Douvilleiceratoidea, Acanthohoplitoidea и Parahoplitoidea.

Можно еще привести много подобных примеров. Становится совершенно очевидным, что ни одна из рассмотренных систем терминологии полностью не обеспечивает возможность дать одинаковые индексы лишь одинаковым по происхождению элементам лопастной линии. И это естественно, так как новые элементы в филогенезе лопастной линии в ряде случаев образуются одинаковыми способами в разных филогенетических ветвях. Следует заметить, что гомологичными являются лишь те элементы, которые наблюдаются в про- и примасутурах. Вторичные гомологичные элементы лопастной линии можно хорошо проследить в отдельных филогенетических группах аммоноидей.

Несмотря на то, что ни одна из предлагаемых систем терминологии лопастной линии не отвечает современным требованиям изучения аммоноидей, нельзя полностью отказаться от них и направить все усилия для создания принципиально новых систем терминологии. Особенно осторожно следует подойти к введению новых терминов и индексов, так как это еще углубит существующий разнобой в терминологии. Наиболее рациональным путем создания "универсальной" терминологии нам представляется синтез принципов Ведекинда-Шиндевольфа и Руженцева. И пока это не достигнуто, следует действовать в рамках применяемых условности и соглашении между специалистами, занятыми изучением лопастной линии аммоноидей.

Заканчивая рассмотрение вопросов терминологии лопастной линии аммоноидей, можно заключить следующее.

1. Существует прямая гомология между лопастями всех линии, поэтому терминология элементов лопастной линии должна основываться на про- и примасутурах (табл.1.). В них выделяются пять основных лопастей (в порядке их формирования в филогенезе): вентральная (V), латеральная (L), дорсальная (D), интернилатеральная (I) и умбиликальная (U). Деление элементов лопастной

линии на прото- и металопасти не целесообразно, так как в таком случае они искусственно противопоставляются друг другу.

2. Следует отказаться от названий "омнилатеральная", введенного В.Е. Руженцевым, так как оно, как и название "умбональная", является младшим синонимом термина "латеральная" по терминологии Ведекинда-Шиндевольфа.

3. Четвертый элемент в примасутуре и в большинстве случаев в последующих линиях появляется на внутренней стороне оборота, на внутреннем седле и его, согласно терминологии В.Е. Руженцева, следует называть "интернилатеральной" лопастью и обозначать символом I. Пятый элемент - лопасть U в первичных линиях зарождается в области шва и является настоящей умбиликальной лопастью. В случае редукции этой лопасти в онтогенезе, новые лопасти, возникшие в области шва, этим индексом не обозначаются.

4. При зарождении нового элемента на склоне седла (лопасти), его индексация должна производиться в зависимости от того, в результате расчленения какого элемента он сформировался у предковой группы - седла или лопасти.

5. В ряде случаев расчленение первичных элементов в разных филогенетических группах происходит одинаковым способом и поэтому предлагаемые терминологии не обеспечивают соблюдение основного принципа - обозначать одинаковыми индексами лишь гомологичные элементы. Гомологичными являются лишь основные элементы. Выявление вторичных гомологичных элементов в подавляющем большинстве случаев возможно в пределах какого-либо таксона аммоноидей. По этой причине для лопастей, возникших независимо друг от друга в разных филогенетических группах аммоноидей в результате расчленения седла V/L, предлагаются следующие названия: для гониатитов - неолатеральная (N), по терминологии Ю.Н. Попова, для некоторых триасовых цератитов - адвентивная (A), по терминологии Е. фон Мойсисовича, а для позднемеловых гоплитаций - псевдолатеральная (P).

6. Наиболее рациональным путем создания "универсальной" терминологии нам представляется синтезирование принципов Ведекинда-Шиндевольфа и Руженцева.

Т а б л и ц а 1

Морфогенетическая терминология лопастной линии

Р. Ведекинд (1913, 1916) – О. Шиндевольф (1929)	В.Е. Руженцев (1960)	Терминология, применяемая в настоящей работе
Наружная лопасть - E	Вентральная лопасть - V	Вентральная лопасть - V
Внутренняя лопасть - I	Дорсальная лопасть - D	Дорсальная лопасть - D
Латеральная лопасть - L	Умбиликальная лопасть - U	Латеральная лопасть - L
Адвентивная лопасть - A	Омнилатеральная лопасть - O	Интернилатеральная
Умбиликальная лопасть - U	Наружная боковая лопасть - L	лопасть - I
	Внутренняя боковая лопасть -I	Умбиликальная лопасть - U

ГЛАВА III. СТРОЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ РАКОВИНЫ И ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНЫХ СКЕЛЕТНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Вопросы эмбрионального развития и строения первичных скелетных образований аммоноидей освещены во многих работах (Smith, 1901; Grandjean, 1910; Шульга-Нестеренко, 1926; Руженцев, Шиманский, 1954; Друщиц, 1956а; Erben, 1964; Erben, Flajs, Siehl, 1968, 1969; Богословский, 1969; Друщиц, Хиами, 1970; Иванов, 1971; Захаров, 1972, 1978; Birkelund, Hansen, 1974; Kulicki, 1974, 1975, 1979; Барсков, 1975, 1982; Tanabe, Obata, Fukuda, Futakami, 1979; Ломинадзе, 1980, 1982; Tanabe, Fukuda, Obata, 1980; Друщиц, Догужаева , 1981; Догужаева, Михайлова, 1982; Doguzhaeva, Mikhailova, 1982; Landman, Bandel, 1985; Tanabe, Ohtsuka, 1985; Догужаева, Кулицки, 1987; Landman, 1987, 1988; Кванталиани, 1989; Догужаева, 1991 и др.). Резкое увеличение числа работ в 70-х и 80-х годах, посвященных данной проблеме, объясняется внедрением электронной микроскопии при изучении скелетных образований раковин аммоноидей.

Большинство исследователей приходят к заключению, что эмбриональная раковина состояла из протоконха и одного планоспирального оборота до первичного пережима включительно. Установлено, что внутри эмбриональной раковины заключены цекум, фиксатор, кромка, просепта и первичный валик. По данным Г. Эрбена, Г.Флайса и А. Зилья (Erben et al., 1969) эмбриональная раковина ограничивалась только протоконхом. Дж. Смит (Smith, 1897) считал, что эмбриональная раковина состояла из протоконха и части первого оборота. К. Танабе и И. Отсука (Tanabe, Ohtsuka, 1985) полагают, что в эмбрионе формировались заполненный газом протоконх и жилая камера без первичного валика. По данным вышеупомянутых авторов и наших наблюдений, размеры эмбриональной раковины аммоноидей варьируют в широких пределах (0,5-1,6 мм) и зависят, вероятно, от размеров их яиц.

Форма эмбриональной раковины у мономорфных и гетероморфных аммонитов одинаковая. В обоих случаях она завита в плоскую спираль и жилая камера плотно облекает протоконх (рис. 4). Вместе с тем, в пределах жилой камеры форма поперечного сечения изменчива. В области про- и примасепты сечение широкое, полулунное, низкое (рис. 5). Раковина довольно быстро возрастает в высоту и ширину, а в последней четверти боковой высоты начинает суживаться и своего минимума достигает в приустьевой части раковины, в области первичного пережима (рис. 5, 6). Соответственно меняется и конфигурация внутреннего перегиба. В начале он очень заострённый и узкий, а в области первичного пережима становится более или менее закругленным и сравнительно широким (рис. 5, 6). В тех случаях, когда ширина протоконха превышает ширину первого оборота, протоконх выступает по его краям (рис. 4, 6).

По данным подавляющего большинства исследователей, стенка протоконха состоит из одного субпризматического слоя (рис. 2). В адапертурной части

протоконха этот слой выклинивается, а образующийся новый призматический слой составляет стенку первого оборота. Перламутровый слой впервые появляется под выклинивающимся призматическим слоем в области первичного пережима. Протоконх и жилая камера изнутри выстланы тонким органическим слоем. Г. Эрбен и его коллеги (Erben et al., 1969) в эмбриональной раковине насчитывают шесть микрослоек, которые постепенно выклиниваются в сторону адапикальной части протоконха. Последующими исследованиями, в том числе и нашими (Ломинадзе и др., 1984, 1985; Кванталиани и др., 1986), предложенная Г. Эрбеном и др. модель строения эмбриональной раковины не подтвердилась.



Рис. 4. Протоконх и первый оборот Ptychoceras minimum trifida Wiedm., Kakab., Scharik.; экз. №8-403/58 (х72). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

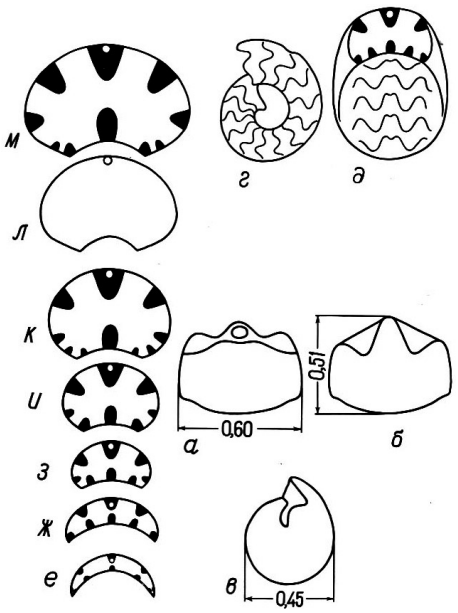


Рис. 5. Pseudojauberticeras egoiani Scharikadze, gen. et sp. nov.; экз. №8 (403/36); а-в – протоконх; г, д - первый оборот; е-м – изменение формы поперечного сечения в онтогенезе: е - примасепта; ж - 9-я перегородка; з - 14-ая перегородка; и - конец второго оборота; к - 2,7 оборота; л - 3,5 оборота; м - 4,2 оборота. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

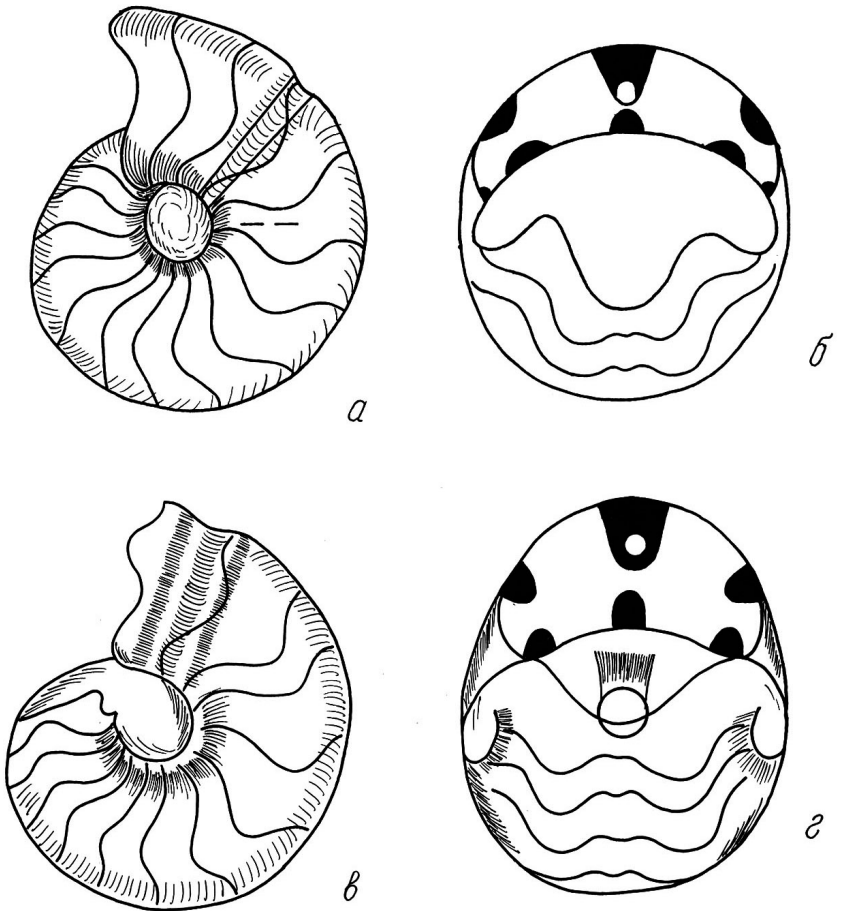


Рис. 6. Строение первого оборота: а, б - Procheloniceres albrechtiaustriae Hoh.; экз. №8(64/115); Грузия, с. Ципа, нижний апт; в, г - Hypacanthoplites nolaniformis Glasun.; экз. №8(105/278); Дагестан, с. Муги, клансей.

Кромка является апикальной частью дорсальной стенки протоконха (рис. 2). По данным Г. Эрбена и др. (Erben et al., 1969), Ю.Д. Захарова (1978), Ц. Кулицкого (Kulicki, 1979), В.В. Друщица и Л.А. Догужаевой (1981), Н. Ландмана и К. Банделя (Landman, Bandel, 1985) и других исследователей, кромка протоконха по своему строению не однотипна. Она имеет призматическую микроструктуру и может быть длинной, короткой, слабо или резко выраженной, прямой или загнутой во внутрь протоконха (Kulicki, 1979, табл. 39, фиг. 3). Толщина кромки обычно такая же, как и прилегающего участка стенки протоконха, но может быть и утолщенной, с более или менее заостренной или закругленной головкой (муральной частью). В некоторых случаях цекум прижат к кромке, а иногда отдален от нее. В таких случаях иногда наблюдается тонкая органическая пленка, прослеживающаяся от кромки до цекума (Kulicki, 1979; Landman, Bandel, 1985; Doguzhaeva, Mikhailova, 1982).

Кромку, как правило, изучают в аншлифах, изготовленных в медиальной плоскости. В таком положении срез проходит через дорсальное и вентральное седла просепты. В этих участках просепта прикрепляется в некотором отдалении от муральной части дорсальной стенки протоконха, которая на дорсальной стороне до места прикрепления к ней просепты называется кромкой. В пределах интернилатеральных лопастей просепта должна прикрепляться непосредственно к муральной части дорсальной стенки протоконха, что не оставляет места для выделения указанного элемента. Надо полагать, что кромка не цельное скелетное образование в виде сплошной полосы вдоль дорсальной стенки протоконха, а локальная структура, фиксирующаяся лишь в пределах дорсального седла просепты.

Цекум представляет собой апикальную часть сифона яйцевидной, сферической или каплевидной формы (рис. 2). В медиальном сечении его очертание большей частью овальное. Цекум целиком или частично находится в протоконхе. У некоторых родов, например, у Cadoceras, Epicheloniceras, Acanthohoplites, Euphylloceras, Phyllopachyceras, Salfeldiella он переходит во вторую камеру. Чаще всего это наблюдается в тех случаях, когда первые две септы сближены, а примасутура "верхом сидит" на просутуре. По данным М.Ф. Богословской (1959), цекум у артинских аммонитов расположен в протоконхе и во второй камере.

Фиксатор (рис. 2) представляет собой органическую ленту или конус с трубкой, с помощью которого цекум прикрепляется к стенке протоконха. Термин "фиксатор" был предложен В.В. Друщицем (1976), вместо термина "просифон" (Munier-Chalmas, 1873). По нашему мнению, название "фиксатор" более точно отражает функциональное значение этой структуры.

Фиксатор различной формы и размеров (Друщиц, Хиами, 1970; Захаров, 1972,1978; Kulicki, 1979; Друщиц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982; Друщиц, Муравин, Баранов, l983; Михайлова, 1983; Landman, Bandel, 1985; Кванталиани, 1989 и др.). В объеме его можно хорошо наблюдать, когда протоконх заполнен прозрачным кальцитом, или же когда он пуст. В местах слияния с органическим слоем протоконха, фиксатор несколько расширен, в средней части утончен и вновь расширяется при сочленении с цекумом, образуя конусовидную структуру. В медиальной плоскости он имеет вид ленты или тяжа. Связки могут быть длинными и короткими. В большинстве случаев они отходят от стенки протоконха на уровне основания латеральной лопасти просепты.

По мнению некоторых исследователей (Munier-Chalmas, 1873; Шульга-Нестеренко, 1926; Кванталиани, 1985 и др.), фиксатор играл роль сифона в протоконхе. В связи с этим, следует обратить внимание на одно обстоятельство. На приведенных Ц. Кулицким (Kulicki, 1979, табл. 26, фиг. 2, 3; табл. 27, фиг.1, 2) и Н. Ландманом и К. Банделем (Landman, Bandel, 1985, фиг.35, 37, 45) фотоснимках хорошо видно как сильно натянута связка фиксатора. Создается впечатление, что цекум тянется в адоральном направлении и с помощью фиксатора закрепляется на стенке протоконха. В результате сильного натяжения, на поверхности связки образуются мелкие продольные желобки. Исходя из

этого, можно констатировать, что основная функция фиксатора заключалась в прикреплении цекума к стенке протоконха.

Оболочка цекума, а также фиксатор построены из органического вещества. Этим же веществом выстлана поверхность протоконха и первого оборота. Судя по фотоснимкам, приведенным в работах Н. Ландмана и К. Банделя (Landman, Bandel, 1985), Ц. Кулицкого (Kulicki, 1979), а также по нашим наблюдениям, внутренний органический слой протоконха, оболочка цекума и фиксатор постепенно переходят друг в друга и образуют одну структуру. Иногда цекум заключен в известковую жесткую оболочку (Захаров, 1972; Друщиц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982; Кванталиани, 1989 и др.).

Первичный валик приходится на приустьевую часть эмбриональной раковины и в поперечном сечении имеет линзовидную форму (рис. 2). Он образован за счет резкого утолщения перламутрового слоя, который впервые появляется в этой области раковины. Изнутри передней части к нему добавляются еще два слоя - наружный призматический и пластинчатый, секретируемые в постэмбриональный период развития. В результате толщина раковины на вентральной и боковых сторонах довольно сильно увеличивается, что вызывает резкое сужение внутренней полости. На ядре ему соответствует желобкообразное углубление, известное под названием "первичного пережима" (Шульга-Нестеренко, 1926), "непионического пережима" (Hyatt, 1872) или "второго орального сужения" (Erben, 1964).

Первичный валик бывает различной длины и толщины. Обычно он имеет асимметричную линзовидную форму, реже - симметричную. В задней части он постепенно утолщается, достигая максимума в области первичного пережима (на раковине), а затем довольно быстро уменьшается в толщине и вслед за призматическим слоем эмбриональной раковины выклинивается у устьевого края. Наблюдения над раковинами позднеюрских и раннемеловых аммоноидей, а также анализ литературных данных (Kulicki, 1979; Друщиц, Догужаева, 1981; Doguzhaeva, Mikhailova, 1982; Ломинадзе, 1982; Кванталиани, 1989 и др.) показали, что представители Phylloceratida, Lytoceratida и Ancyloceratina характеризуются относительно более толстым первичным валиком, чем представители Perisphinctina и Haploceratina. Интересно отметить, что для первой группы аммонитов характерна полная или частичная редукция умбиликальной лопасти.

Просепта, или первая септа, является одним из основных скелетных образований эмбриональной раковины (рис. 2). Подавляющее большинство исследователей отмечают, что микроструктура просепты призматическая, а примасепта (вторая септа) и последующие септы - перламутрового (пластинчатого) строения. Однако по данным Г. Эрбена и др. (Erben et al., 1969), Т. Биркелунд и Х. Хансена (Birkelund, Hansen, 1974) и Ц. Кулицкого (Kulicki, 1974, 1975), примасепта также построена из призматического слоя. Согласно данным Ю.Д. Захарова и В.С. Грабовской (1984) и И.В. Кванталиани (1989), у некоторых мезозойских

аммоноидей, кроме перламутрового слоя, в процессе формирования септы образовались и призматические слои (передний и задний).

Просепта на вентральной стороне прикреплена к вентральной стенке протоконха, а на дорсальной, в области дорсального седла - к кромке. Г. Эрбен и др. (Erben et al., 1969) полегают, что просепта, в отличие от всех остальных септ, представляет собой продолжение внутреннего призматического слоя протоконха. Ц. Кулицки (Kulicki, 1974, 1979) считает, что кромка и просепта являются производными стенки протоконха. Кромка представляет собой своеобразный элемент септального аппарата и способом образования отличается от других септ. Просепта образуется в глубокой борозде, окружающей заднюю часть тела, как продолжение внутреннего призматического слоя начальной камеры и первого оборота.

По представлению Т.А. Ломинадзе (1982), вентральная часть просепты является производной одним из призматических слойков стенки протоконха, дорсальная же часть секретировалась одновременно с внутренним призматическим слойком стенки протоконха. К такому же заключению приходит и И.В. Кванталиани (1989).

По предположению Р. Хевита (Hewitt, 1985) просепта, судя по ее строению, не могла противостоять гидростатическому давлению. Скорее всего, она строилась в заполненном жидкостью протоконхе.

Исследованиями Н. Ландмана и К. Банделя (Landman, Bandel, 1985) установлено, что первая перегородка представляет собой целостную структуру, имеющую морщинистую поверхность.

Согласно В.В. Друщицу, Л.А. Догужаевой и И.А. Михайловой (1977), просепта строилась так же, как и остальные септы - задней частью эпителия мантии и подобно современному наутилусу и спируле, прикреплялась к стенке фрагмокона. К аналогичному заключению пришли и мы.

В отличие от других септ, просепта строилась в эмбрионе и вместо лопастей, у нее в плоскости симметрии развиты седла. Кроме того, толщина просепты, по нашим наблюдениям, а также данным ряда исследователей (Друщиц, Догужаева, 1981; Kulicki, 1979; Landman, Bandel, 1985) заметно превосходит толщину примасепты. Несмотря на эти различия, просепта, как и последующие септы, скорее всего, является продуктом секреции септальнго эпителия.

Резкое сужение протоконха в адоральной части, расположение цекума и его размеры в большей степени определили конфигурацию просепты. В первую очередь это касается наличия седел в вентро-дорсальной плоскости, которые явно господствуют над другими элементами, причем вентральное седло гораздо больших размеров, чем дорсальное. Это естественно, так как цекум прилегает именно к вентральной стенке протоконха, в результате чего просепта образует высокую и широкую дугу, облекая цекум. Вследствие того, что во второй и некоторых последующих камерах первого оборота сифон, в основном, занимает субцентральное положение, муральные части заднего конца тела заходят и в

дорсо-вентральные стороны и таким образом вместо седел здесь образуются вентральная и дорсальная лопасти.

Просепта в медиальной плоскости вогнута в сторону апекса протоконха (Друщиц и др., 1977; Друщиц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982 и др.). Однако это еще не говорит в пользу вогнутости просепты в апикальном направлении, как, например, у септы наутилуса. Такая картина кажущаяся, так как плоскость среза проходит через вентро-дорсальные седла. Аналогичная картина наблюдается и в срезах, проходящих через седла примасепты, а затем и последующе септы. Когда же срез проходит через лопасти примасепты и других септ, септы обращены выпуклостью в адоральном направлении. Эта картина особенно хорошо наблюдается на прозрачных кальцитизированных экземплярах аптских Phyllopachyceras, Euphylloceras, Acanthohoplites, Hemitetragonites, Zuercherella, а также в пустых камерах келловейских Cadoceras и Quenstedtoceras. Хорошо видно, как натянута просепта и подобно последующим септам, обращена выпуклостью в адапертурном направлении.

Подавляющее большинство исследователей полагают, что подобно рецентным головоногим моллюскам, аммоноидеи развивались прямым путем, без метаморфозы (Smith, 1901; Шульга-Нестеренко, 1926; Руженцев, Шиманский, 1954; Друщиц, Хиами, 1970; Иванов, 1971; Kulicki, 1974, 1979; Друщиц, Догужаева, Михайлова, 1977; Захаров, 1978; Михайлова, 1983; и др.). По данным Дж. Смита (Smith, 1901), А.Н. Иванова (1971), В.В. Друщица и Н. Хиами (1970), В.В.Друщица и Л.А.Догужаевой (1981), Т.А. Ломинадзе (1982), И.А. Михайловой (1983), К. Танабе и др. (Tanabe et al., 1985), эмбриональный период заканчивался до постройки первичного валика, а по Л.А. Догужаевой и Ц. Кулицкого (1987) и Л.А. Догужаевой (1991) - после его формирования.

Т. Биркелунд (Birkelund, 1967), Д. Пальфраман (Palframan, 1967), Т. Биркелунд и Х. Хансен (Birkelund, Hansen, 1968), О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968), Г. Эрбен и др. (Erben et al., 1969), предполагают у аммонитов наличие ларвальной стадии развития.

И.С. Барсков (1975, 1982) и К.Н. Несис (1979) придерживаются мнения о вторично-личиночном развитии аммоноидей и некоторых других головоногих моллюсков.

Последовательность формирования первичных элементов скелета и соответственно эмбриональное и постэмбриональное развитие аммоноидей разными авторами трактуются по-разному.

Г. Эрбен (Erben, 1962, 1964), Г. Эрбен и др. (Erben et al., 1969) считают, что в онтогенезе аммоноидей можно выделить три стадии: эмбриональную, ларвальную и постларвальную. На эмбриональной стадии формировалась протоконх-конхиолиновая колпачковидная раковина, на внутренней поверхности апикального конца которой секретировались минеральные микрослойки, которые по мере подтягивания тела в раковине выклинивались по обе стороны. В период личиночной стадии строился первый оборот, мягкое тело полностью вытягивалось

из протоконха, формировались цекум, фиксатор, кромка и просепта. Завершается эта стадия постройкой первичного пережима и сужением устьевого края. В постларвальной стадии начиналось строительство стенки второго оборота, состоящего из двух слоек, септ, формировался также сифон.

Первую постэмбриональную стадию в онтогенезе аммонита, имевшую протоконх и первый планоспиральный оборот до первичного пережима, В.В. Друщиц и Н. Хиами (1969, 1970) называют аммонителлой.

В.В. Друщиц и Н. Хиами (1970), В.В. Друщиц и др. (1977), И.А. Михайлова (1983) в онтогенезе аммоноидей предлагают выделить две стадии – эмбриональную и постэмбриональную. В первую стадию раковинная железа секретировала призматическую стенку протоконха, тело постепенно вытягивалось из протоконха, строилась просепта, обособлялись фиксатор и цекум. Последний был окружен тонкой известковой оболочкой. Аммонителла, вышедшая из яйцевой оболочки, вела планктонный образ жизни. Протоконх, наполненный газом и, возможно, частично жидкостью, выполнял функцию поплавка. На первой постэмбриональной стадии строился первичный валик.

По мнению Ц. Кулицкого (Kulicki, 1974, 1979), сначала секретировался наружный призматический слой протоконха, затем - кромка. Просепта образуется одновременно с внутренним призматическим слоем первоначальной камеры и первого оборота в глубокой складке, окружающей заднюю часть мягкого тела. Фиксатор и цекум возникают позже просепты.

Ю.Д. Захаров (1972, 1978) разделяет мнение Дж. Смита (Smith, 1901) и М.И. Шульга-Нестеренко (1926) и предполагает, что сначала сформировался протоконх, первым элементом которого была кромка, а не его срединная (апикальная) часть, как считает Г. Эрбен. Впоследствии образовались цекум и фиксатор. Жесткие оболочки этих структур образовывались после того, как цекум достигал конечных размеров. В этот период моллюск полностью завершал перемещение из протоконха во вновь сформировавшуюся жилую камеру. После этого секретировалась просепта.

По представлению Т.А. Ломинадзе (1980, 1982), первичные скелетные элементы у аммонитов формировались в следующей последовательности. Вначале секретировался наружный микрослоек протоконха, затем внутренний микрослоек и просепта. Позже начинал формироваться эмбриональный сифон, цекум, вокруг которого образовались жесткая оболочка и длинная лента фиксатора. При продвижении эмбриона в протоконхе вперед, мягкое тело проходило через узкое отверстие просепты. В конце образовалась короткая лента фиксатора. После формирования всех первичных элементов скелета, эпителием задней части тела была секретирована вторая септа.

Как можно убедиться, модели эмбрионального развития аммоноидей у перечисленных авторов, за исключением модели, предложенной Г. Эрбеном и его коллегами (Erben et al., 1969), мало чем отличаются друг от друга. Однако для нас остается невыясненными: 1) каким образом секретируется раковина про-

токонха и первого оборота еще недоразвитым эмбрионом; 2) как происходило перемещение тела эмбриона в протоконхе; 3) каким образом формировалась просепта еще до завершения перехода мягкого тела из протоконха.

В связи с этим большой интерес вызывают результаты ультраструктурных исследований эмбриональных и постэмбриональных раковин Aconeceras из аптских отложений Ульяновского Поволжья, проведенных Л.А. Догужаевой и Ц. Кулицким (1987) и Л.А. Догужаевой (1991). Авторы приходят к выводу, что на эмбриональных стадиях развития биоминерализация происходила по первичной органической стенке. Обызвествление стенки протоконха начиналось с умбиликальных участков. Процесс обызвествления инволютной части стенки протоконха шел в адапикальном направлении. Просепта начинала секретироваться до завершения обызвествления стенки протоконха. К этому моменту первичный валик еще отсутствовал. Его формирование по времени совпадало с завершением обызвествления стенки протоконха. Из яйца выходила особь, раковина которой состояла из обызвествленного протоконха, просепты и первого оборота; первичный пережим был образован в яйце.

На основании анализа данных предшествующих исследователей внутреннего строения раковины, а также механизма перемещения мягкой части тела в жилой камере (Lominadze et al., 1990; Ломинадзе и др. 1991), последовательность образования и развития эмбриональных скелетных элементов аммоноидей можно представить следующим образом.

Раковина, формировавшаяся на ранней стадии эмбрионального развития, скорее всего, состояла из эластичного органического вещества. У некоторых аммонитов (например, у представителей Douvilleiceratoidea, Parahoplitoidea, Acanthohoplitoidea и др.) протоконх из-за большой ширины выступает за пределы первого оборота. В местах контакта внутреннего перегиба с протоконхом, на его поверхности наблюдается довольно хорошо выраженный пережим (рис. 5а, б). Его образование можно объяснить в том случае, если допустить, что первичная эмбриональная раковина состояла из органического вещества и характеризовалась эластичностью. Эта органическая первичная раковина, вопреки мнению некоторых исследователей, состояла, по-видимому, из протоконха и первого планоспирального оборота и образовывалась не по частям, а сразу. Эмбрион почти полностью заполнял первичную органическую раковину. Можно предположить, что протоконх был лишь частично занят мягкой частью тела, значительное же пространство было заполнено жидкостью (рис. 7а). На первичное местоположение мягкого тела в протоконхе, возможно, указывает точка прикрепления фиксатора на стенке протоконха и особенно место выклинивания наружного микрослойка первого оборота. Недоразвитый эмбрион не смог секретировать раковину и обеспечить функционирование механизма перемещения мягкой части тела. Таким образом, на ранней стадии развития эмбрион, очевидно, созревал в жилой камере и частично в протоконхе. На втором этапе начиналась кальцитизация органической раковины в той последовательности, в которой это было

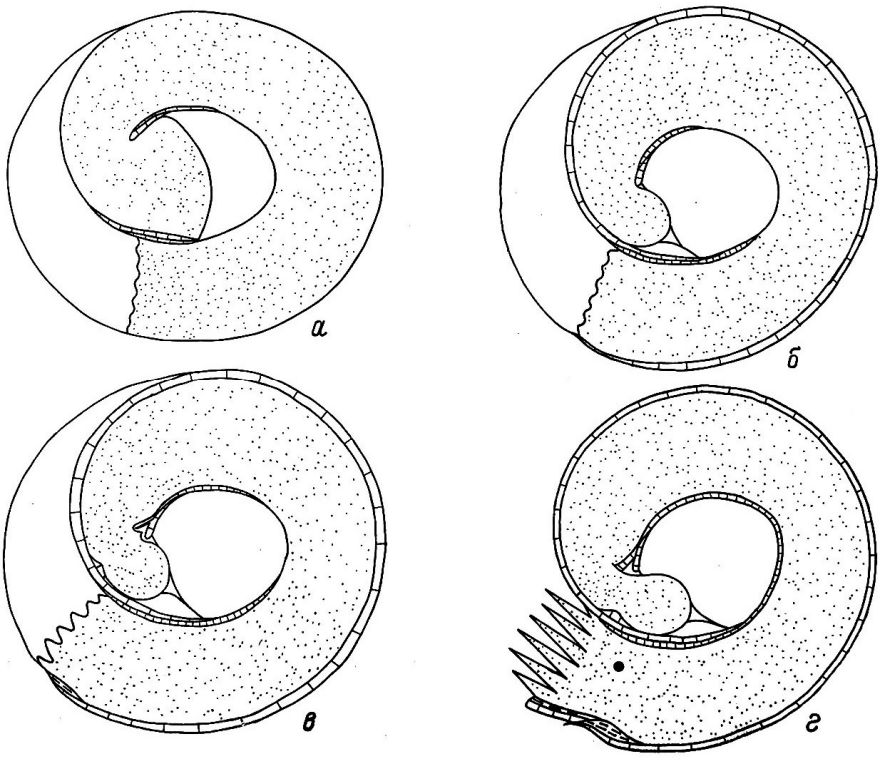


Рис. 7. Схема эмбрионального и постэмбрионального развития аммонитов.

описано Л.А. Догужаевой и Ц. Кулицким (1987). Обызвествление протоконха начиналось с апертурной части и шло в адапикальном направлении. Стенки протоконха и первого оборота обызвествлялись разными частями мягкого тела эмбриона. Хотя призматическая микроструктура у них одинаковая, тем не менее, это не гомологичные образования, также как и наружный призматический слой постэмбриональной раковины не является гомологичным призматического слоя первого оборота. По мере развития эмбриона формировался механизм, с помощью которого мягкое тело постепенно передвигалось вперед, освобождая протоконх. Этот процесс, скорее всего, осуществлялся с помощью камерной жидкости. Без наличия жидкости, невозможно представить полного освобождения протоконха от задней части эмбриона и фабрикацию просепты. Можно предполагать, что эти процессы могли осуществляться лишь вполне развитым эмбрионом. На наличие довольно высокого гидростатического давления в протоконхе указывает также наличие фиксатора, его форма и следы натяженности на поверхности. Сам факт нахождения цекума в протоконхе указывает на присутствие в нем жидкости. С помощью цекума, очевидно, осуществлялась осмотическая перекачка жидкости из протоконха в постэмбриональную стадию развития. К этому моменту в инвагинационной бухте, на дорсальной стороне протоконха, секретировалась кромка (рис. 7а). С помощью фиксатора апикальная часть сифона прикреплялась к вентральной стенке протоконха. По мере поступления жидкости в протоконх и

перемещения мягкой части тела, фиксатор постепенно обособлялся и натягивался. Параллельно продолжался процесс обызвествления стенок протоконха и первого оборота; начиналось формирование первичного пережима (рис. 7б, в). Органическая мембрана, протягивающаяся между цекумом и кромкой, образована, очевидно, во время кратковременной остановки заднего конца тела при его подтягивании в протоконхе. Она выгнута в адоральном направлении, что, по всей вероятности, указывает на направление движения тела эмбриона. Муральная часть заднего конца мягкого тела начинала прикрепляться к стенке раковины - на кромке протоконха с дорсальной стороны и на стенке первого оборота - с вентральной стороны, выделяя сначала базальные образования (Landman, Bandel, 1985). В первую очередь прикреплялись участки будущих лопастей, в результате чего возрастало противостояние внутрикамерному давлению и не давало возможности телу передвигаться дальше адорально. Остальные участки заднего конца тела тем сильнее вытягивались в адапертурном направлении, чем выше становилось внутрикамерное давление. Таким образом осуществлялась дифференциация муральной части заднего конца тела на лопасти и седла. В результате обособлялся цекум, который облекался апикальной частью мягкого тела. Септальный эпителий, после закрепления на стенке раковины по первичной органической мембране, начинал секретировать первую перегородку - просепту. Параллельно секреции просепты, очевидно, формировался первичнний валик (рис. 7в). Эмбриональное развитие завершалось полной кальцитизацией первичной органической раковины, а также формированием фиксатора, цекума, просепты и первичного валика. К моменту выклева из яйцевой капсулы раковина аммонителлы состояла из протоконха, заполненного жидкостью, и первого оборота, полностью занятого мягким телом аммонителлы, в апертурной части которого располагались первичный пережим и первичный валик (рис. 7г). В пользу такого мнения говорит и то обстоятельство, что все изученные до настоящего времени как мономорфные, так и гетероморфные аммониты (Baculites, Ptychoceras, Matheronites, Paraspiticeras, Hypoturrilites, Leptoceras, Luppovia, Ammonitoceras) имеют конструктивно одинаково построенную начальную раковину, состоящую из протоконха и первого планоспирального оборота. У гетероморфных аммонитов изменение формы оборотов наблюдается после первичного пережима.

Раковина аммонитов после первичного валика состоит из двух слойков - наружного призматического и перламутрового. Они прикрепляются на внутренней поверхности первичного валика (рис. 7г). У изученных экземпляров Kosmoceras, Cadoceras, Phyllopachyceras, Sanmartinoceras под бинокуляром хорошо наблюдается выход раковинного слоя из-под устья первичной (эмбриональной) раковины (рис. 8), что не наблюдается в других местах протоконха и первого оборота. Создается впечатление, что протоконх и первый оборот составляют единую структуру.

Описанное выше напоминает картину регенерации поврежденных участков раковины у взрослых экземпляров, наблюдаемую нами на десятках раковин

представителей как мономорфных, так и гетеромрфных аммонитов. По данным В.В. Друщица и др. (1977а), у Kosmoceras новый слой стенки раковины при залечивании поврежденного участка секретировался и прикреплялся изнутри на некотором расстоянии от обломанного края. Обе строящиеся в это время септы были сближены. Т. Уорд (Ward, 1985), изучивший цикличность образования камер у Nautilus macromphalus и N. pompilius, в случае повреждения раковины отмечал замедление апертурного роста, ставя построение новых камер в прямую зависимость от величины повреждения. Замедление роста раковины установлено нами у десятков экземпляров филлоцератид, у которых сифон формировался в жилой камере. В этих случаях последние септы были толще и септальные трубки гораздо длиннее, чем у предыдущих подобных структур (рис. 9).

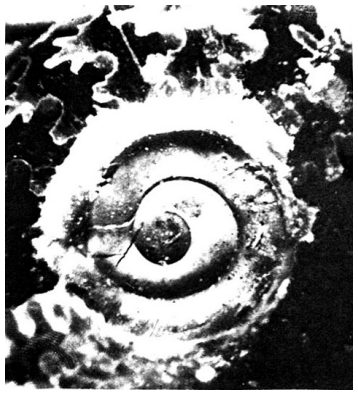


Рис. 8. Начальные обороты Euphylloceras sp. juv.; экз. №8 (403/283) (х33). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.



а *б* *в*

Рис. 9. Сифон в жилой камере филлоцератид. а - Phyllopachyceras sp. juv.; экз. №8(401/135) (х11). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт; б – Phyllopachyceras baborense Coq.; экз. № 8 (Хк-12/2) (Х7,6). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт. в - Phyllopachyceras sp. juv.; экз. № 8 (403/85) (х14). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

По данным В.В. Друщица и др. (1977), Л.А. Догужаевой (1991) и по нашим наблюдениям, поверхность протоконха и первого оборота совершенно гладкая, без каких-либо следов скульптуры, в том числе и линий роста. Г. Эрбен (Erben, 1962) и Д. Пальфраман (Palframan, 1967) на поверхности протоконха и первого оборота некоторых аммонитов отмечают наличие слабо выраженных линии роста. М. Хоузе (House, 1965), К. Бандель и др. (Bandel at al., 1982), Н. Ландман (Landman, 1987) обнаружили на поверхности эмбриональной раковины туберкулярную микроорнаментацию. Согласно данным указанных авторов, линии роста появляются лишь после первичного пережима. Эти линии были замечены нами и на раковине Euphylloceras sp. juv. сразу после первичного пережима (рис. 10).

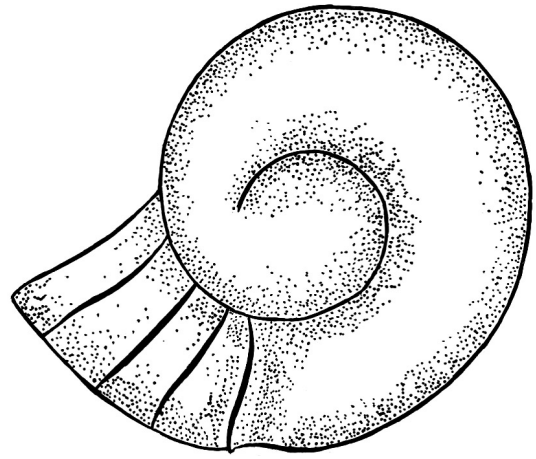


Рис. 10. Эмбриональная раковина и начало второго оборота у Euphylloceres sp. juv.; экз. № 8 (403/283) (x62). Северо-Западный Кавказ, р.Пшеха, клансей.

У изученных нами позднеюрско-раннемеловых аммонитов протоконх и первый оборот имеют серовато-белую окраску и аморфный, тусклый блеск. У экземпляров Sanmartinoceras из среднеаптских отложений р. Урух (Северный Кавказ) раковина второго и последующих оборотов зеленовато-оранжевой окраски.

На основании анализа приведенных данных можно констатировать, что первичный валик формировался в эмбрионе. Сразу после выклева из яйцевой оболочки, в период адаптации, происходило замедление роста аммонителлы, что в свою очередь определяло утолщение просепты. На начальной стадии постэмбрионального развития, аммонителла, имевшая заполненный жидкостью протоконх, большую часть времени, скорее всего, проводила около дна. По мере роста и освобождения от лишнего жидкостного балласта, раковина приобретала нейтральную плавучесть и животное переходило к более активному образу жизни. Аммоноидеи развивались прямым путем, без существенной метаморфозы.

Суммируя все вышеизложенное, можно сделать ряд выводов.

1. К моменту выклева раковина аммонителлы состояла из заполненного жидкостью протоконха и первого оборота, заключающего фиксатор, цекум и просепту, а также первичный пережим и первичный валик.

2. Цекум, очевидно, выполнял функцию сифона в протоконхе – обеспечивал осмотическую перекачку жидкости из первой гидростатической камеры.

3. Основная функция фиксатора состояла в прочном прикреплении цекума к стенке протоконха в процессе перемещения эмбриона в жилой камере. Не исключено, что он также играл роль сифона в протоконхе.

4. Просепта формировалась в эмбрионе. Она, как и последующие септы, является продуктом секреции септального эпителия. Форма ее краев находится в прямой зависимости от конструкции протоконха, расположения и размеров цекума, а степень гофрированности - от внутрикамерного гидростатического давления.

5. Кромка, скорее всего, не является единой, целостной структурой, развитой по всей муральной части дорсальной стенки протоконха, а представляет собой локальное образование, фиксирующееся в пределах дорсального седла просепты.

6. Первичная эмбриональная раковина состояла из органического вещества и заключала в себе протоконх и первый оборот до первичного пережима. Эмбрион располагался в жилой камере и частично в протоконхе. Большая часть протоконха была заполнена жидкостью.

7. Обызвествление протоконха начиналось с апертурной части и шло в адапикальном направлении. Стенки протоконха и первого оборота обызвествлялись разными частями мягкого тела эмбриона и поэтому не являются гомологичными образованиями.

8. После достижения определенного уровня в развитии, тело эмбриона постепенно покидало протоконх, что осуществлялось повышением гидростатического давления, создаваемого внутрикамерной жидкостью. К этому времени начинали формироваться фиксатор, цекум и первичный пережим. Несколько позже муральные части заднего конца тела закреплялись к стенке протоконха и начиналось формирование просепты. Параллельно секретировался первичный валик.

9. Начало постэмбрионального развития совпадало с замедлением роста аммонителлы; соответственно происходило утолщение просепты. Секреция стенки второго оборота начиналась изнутри эмбриональной раковины. Вновь образованные слои раковины второго оборота прикреплялись к первичному валику, подобно тому, как это происходит при регенерации поврежденных участков стенки раковины у взрослых экземпляров.

10. Весь гидростатический аппарат аммонителлы был сформирован в эмбрионе и он начинал функционирование сразу после выклева организма из яйцевой капсулы. На начальной стадии постэмбрионального развития аммонителла, имевшая заполненный жидкостью протоконх, очевидно, подавляющую часть времени проводила около дна. Аммоноидей развивались прямым путем, без метаморфозы.

ГЛАВА IV. МЕХАНИЗМ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МЯГКОГО ТЕЛА АММОНИТОВ В ЖИЛОЙ КАМЕРЕ

На ядрах некоторых юрско-меловых, а также палеозойских аммонитов, в пределах фрагмокона (в редких случаях и в области жилой камеры), между лопастными линиями наблюдаются различные отпечатки в виде темных полос, штрихов, продольных и концентрических линий. Чаще всего они представляют собой кальцитизированные тонкие полоски, которые прикреплены к внутреннему призматическому слою раковины и по белой расцветке хорошо выделяются на желтовато-прозрачном фоне кальцита, заполняющего внутрикамерное пространство. Отпечатки видны не по всему периметру оборота. Чаще они представлены фрагментарно на вентральной и боковых сторонах. Отпечатки не выходят за пределы отдельных камер и по существу отличаются друг от друга лишь степенью сохранности. Почти всегда они связаны с лопастными линиями, повторяя в общих чертах их конфигурацию. В особенности это касается концентрических линейных отпечатков (рис. 11-16). У агониатитов, рода Neopronorites количество этих структур между смежными лопастными линиями 40-50, а у Timanites - 5-6. Заслуживает внимания тот факт, что у первого рода концентрические линии очень тонкие, а расстояние между ними почти одинаковое (рис. 11). У Timanites расстояние между этими линиями также одинаковое, однако расположены они друг от друга на значительном расстоянии (рис. 12). Это имеет определенное значение для расшифровки механизма образования камер. У филлоцератид и литоцератид концентрические линии в большинстве случаев связаны со вторичными элементами лопастной линии, вблизи которых эти структуры расположены густо, а по мере удаления расстояние увеличивается. У аммонитид эти линии почти всегда связаны с лопастями, повторяют их конфигурацию и расположены равномерно. По расположению концентрических линий гониатиты (напр., Kargalites, рис. 13) почти ничем не отличаются от мезозойских аммоноидей. Эти линии именуются псевдосутурами.

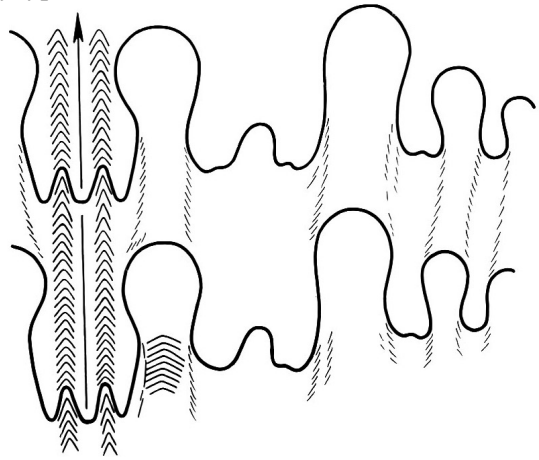


Рис. 11. Neopronorites permicus Tschern.; экз. № 134; Д=13,00 мм. Актюбинск, нижняя пермь.

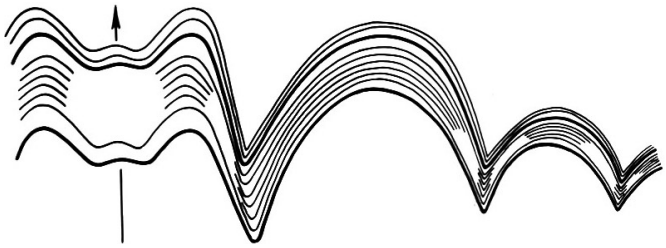


Рис. 12. Timanites acutus Keyserling; экз. № 175; Д=58,00 мм. Южный Тиман, р. Чуть, верхний девон.

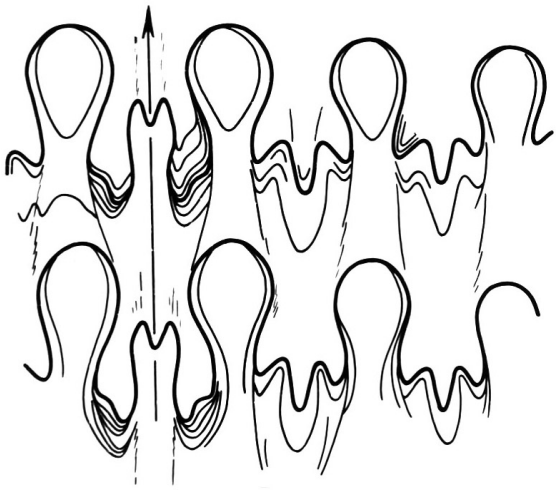


Рис. 13. Kargalites typicus Ruz.; экз. № 1252; Д=19,00 мм. Актюбинск, нижняя пермь.

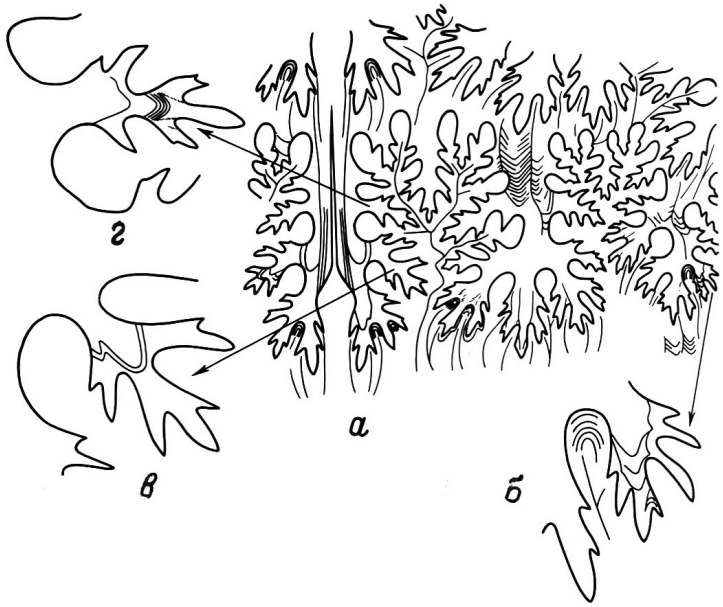


Рис. 14. Phyllopachyceras baborense Coq.; экз. № 8 (403/108); Д=22,50 мм; б-г - детали. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

На ядрах раковины видны также продольные линии, штрихи, мелкие складки, желобки и темные полоски. Последние в большинстве случаев фиксируются при наклонном освещении объекта в бинокуляре. У взрослых экземпляров филлоцератид и литоцератид продольные линии создают сложную картину древообразного ветвления. Они всегда расположены в центральной части как основных, так и вторичных седел (рис. 14, 15). Эти линии, как и псевдосутуры, представляют собой тонкие известковые образования, прикрепленные к внутреннему призматическому слою раковины. Мы их называем линиями продольного контакта.

Количество псевдосутур у аммоноидей на разных стадиях роста, по-видимому, разное и у взрослых экземпляров филлоцератид и литоцератид в пределах одной камеры достигает 30-40, а у аммонитид гораздо меньше – 10-20. Если говорить о закономерностях, то в общих чертах можно заключить - чем сложнее лопастная линия, тем больше число псевдосутур. То же самое можно сказать о линиях продольных контактов - они присутствуют лишь у аммоноидей со сложно рассеченными лопастными линиями.

Первый, кто обратил внимание на подобные структуры, был Р. Джон (John, 1909). Впоследствии отпечатки в виде продольных борозд, морщин, линейных и концентрических структур были описаны Ф. Гранджаном (Grandjean, 1910), Е. Ниверсоном (Neaverson, 1927), Г. Хёлдером (Holder, 1954), К.-П. Фогелем (Vogel, 1959), Т. Биркелундом (Birkelund, 1965), У. Байером (Bayer, 1977), Р. Гендерсоном (Henderson, 1984), Р. Заборским (Zaborski, 1986), Р.А. Хевиттом и др. (Hewitt et al., 1991), а также нами (Lominadze et al., 1990; Ломинадзе и др. 1991). Р. Джон в триасовых цератитах Koninckites и Clypeoceras описал концентрические борозды как "следы волочения лопастных линии". Он предполагал, что различные типы этих отпечатков были связаны с ростом и смещением мантии, особенно с поздними сростками мышц, сконцентрированными на лопастях. Отпечатки в виде темных продольных борозд и складок Хелдер называет "полосами прикрепления" ("Haftstreifen"), а концентрические борозды, отображающие седла лопастных линий - "полосами волочения" ("Schleppstreifen"). Г. Хёлдер и К.-П. Фогель, вслед за Р. Джоном, предполагали, что полосы волочения образовались в процессе смешения мантии в камере. У. Байер эти отпечатки ("Pseudolobenline") связывал с мелкими складками на вентральной стороне раковины и считал их результатом секреции недоразвитой септы, последовавшей за неполным закреплением септальной мантии к стенке раковины.

Р. Гендерсон обнаружил у позднемелового Sciponoceras glaessneri Wright полосу, состоящую из призматического материала, т.н. "предсептальную призматическую зону". Эта полоса шире в седлах и прослеживается на значительное расстояние.

П. Заборски описал линейные и концентрические отпечатки на ядрах позднемелового Paravascoceras, которые, якобы тесно связаны с седлами лопастной линии. Следует заметить, что в действительности они в основном связаны со вторичными лопастями на седлах. По мнению цитированного автора, эти линии

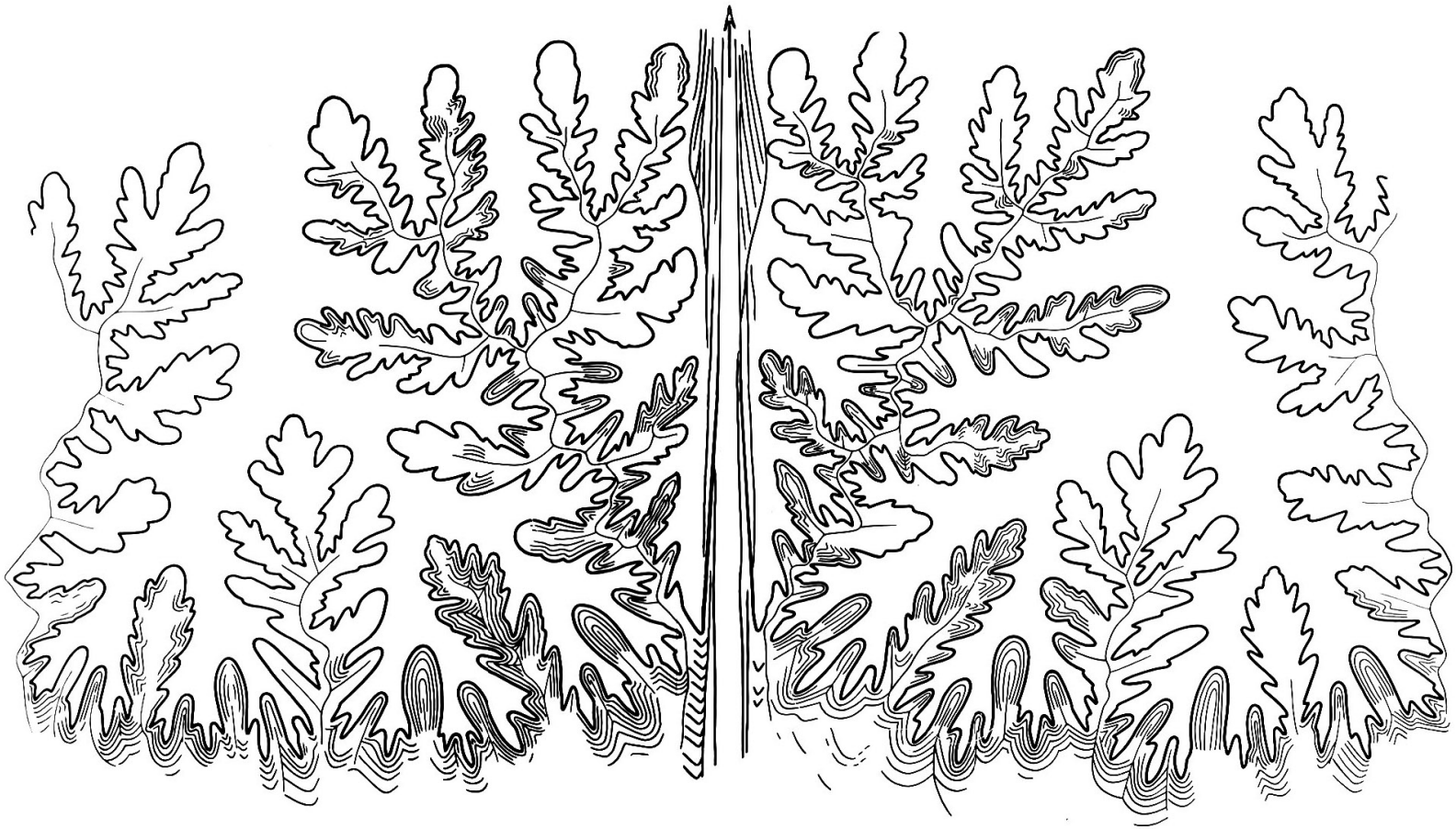


Рис. 15. Hemitetragonites sp., экз. № 8 (403/117); Д=62,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

отображают отростки на верхней поверхности предсептальной призматической зоны вещества раковины, выделенные теми частями мантии, которые соответствовали седлам в период смещения мантии.

Описанные нами структуры ограничены отдельными камерами и тесно связаны с лопастными линиями, в общих чертах повторяя их конфигурацию. Это позволяет предположить, что они оставлены периферийными (муральными) частями мягкого тела, которые секретировали септу. Рассмотренные отпечатки и, прежде всего псевдосутуры, дают возможность судить о механизме и динамике перемещения мягкого тела в жилой камере. Так как эти отпечатки в различных группах аммонитов различные, можно предположить, что перемещение задней части тела в жилой камере происходило не совсем одинаково. Прежде чем приступить к рассмотрению этих вопросов, вкратце остановимся на результатах изучения современных цефалопод - Nautilus и Spirula, в частности, на перемещение мягкой части тела, образование новых камер, регулирование плавучести и т. д., освещенные в работах ряда исследователей (Denton and Gilpin-Brown, 1966, 1973; Denton, 1974; Mutvei and Reyment, 1973; Ward and Martin, 1978; Ward, 1979; Ward and Chamberlain, 1979; Collins, Ward and Westermann, 1980; Chamberlain, 1981; Ward and Greenwald, 1981; Ward, Greenwald and Magnier, 1981; Chamberlain and Moore, 1982 и др.). Выяснилось, что на образование камер у N. macromphalus уходит от 70 до 120 дней, а у N. pompilius - от 85 до 132 дней (Ward and Chamberlain, 1979; Collins, Ward and Westermann, 1980; Ward, Greenwald and Magnier, 1981). В последних камерах фрагмокона содержится жидкость, выделяемая, по-видимому, организмом. Жидкость осуществляет две функции: 1) поддерживает вновь образующуюся септу до того момента, пока не будет достигнута достаточная степень кальцификации; 2) посредством выталкивания жидкости наружу обеспечивает резерв балласта. П. Уорд и др.(Ward and Greenwald, 1981; Ward, Greenwald and Magnier, 1981) определили, что полное освобождение камеры от жидкости у N. macromphalus происходит за 135 дней. По всей вероятности, главную роль в этом играет низкая скорость осмотической откачки (Chamberlain and Moore, 1982). П. Уорд и др. (Ward and Martin, 1978; Ward, 1979; Ward and Greenwald, 1981) показали, что Nautilus не способен изменять соотношение жидкость-газ в камерах. Оказалось, что среди современных цефалопод только Sepia способна на кратковременное регулирование плавучести (Denton and Gilpin-Brown, 1973). Nautilus осуществляет вертикальную миграцию с помощью воронки. По расчетам Дж. Чемберлена (Chamberlain, 1981), если бы Nautilus использовал механизм изменения плавучести, то он тратил бы 3 часа на преодоление столба воды высотой 100 м, в то время как с помощью воронки ему требуется на это только 7 мин. Камерная жидкость имеет существенное значение только при росте животного. Особи, закончившие рост, фактически совершенно не содержат жидкости в последних камерах фрагмокона (Ward, 1979; Collins, Ward and Westermann, 1980). У Nautilus в процессе роста перемещение задней части тела происходит медленно, но намного быстрее апертурного роста.

У N. macromphalus перемещение осуществляется максимум за 6 дней (Denton, 1974; Ward and Greenwald, 1981; Ward, Greenwald and Magnier, 1981), а у N. pompilius - за 10-20 дней (Ward and Chamberlain, 1979).

По данным Дентона (Denton, 1974), Дентона и Джилпин-Брауна (Denton and Gilpin-Brown, 1966), у Spirula процесс образования камеры осуществляется медленно. Вновь образующаяся камера заполняется жидкостью, выделяемой тканями тела. Для сохранения нейтральной плавучести из предшествующих камер удаляется жидкость, а вновь образованные камеры заполняются ею.

Описанные линейные отпечатки - псевдосутуры, скорее всего, указывают на временные остановки в процессе перемещения задней части тела животного. У аммонитов, как уже было показано, число псевдосутур значительно больше. Это указывает на то, что процесс перемещения тела у аммонитов, очевидно, был более длительным, чем у Nautilus. Если эти предположения верны, то у филлоцератид и литоцератид, у которых наблюдается большое количество псевдосутур, процесс передвижения тела в жилой камере был наиболее длительным. Можно лишь предположить, что на перемещение мягкого тела расходовалась примерно треть того времени, которое было необходимо для формирования новой камеры, включая полную кальцитизацию вновь образующейся септы.

Рассматривая этот вопрос на примере Paravascoceras, П. Заборски (Zaborski, 1986) отмечает, что перемещение мантии не было таким "стремительным", как у Nautilus. Р. Гендерсон (Henderson, 1984) предполагает, что у аммонитов функции, зависящие от продольной мускулатуры, должны были приостановиться в период смещения мантии, то есть перемещение осуществлялось очень интенсивно, возможно, всего за несколько часов.

Этому соображению противоречат, по меньшем мере, два обстоятельства. Во-первых, условия, при которых могло происходить перемещение в быстром темпе, требовали больших скоростей перераспределения камерной жидкости для поддержания нейтральной плавучести. Однако у современных цефалопод этого не наблюдается, следовательно, не могли быть и у аммонитов. Во-вторых, следует принять во внимание то обстоятельство, что у аммонитов (за исключением филлоцератад и, вероятно, литоцератид) сифон формируется не в жилой камере и задняя часть тела у них была "привязана" сифоном к септе. Перемещение заднего конца тела быстрыми темпами требует формирования в считанные часы нового "отрезка" соединительного кольца и первичной мембраны, что, скорее всего, было маловероятным.

На интенсивность перемещения указывает количество псевдосутур - вероятно, чем их больше, тем медленнее проходил этот процесс. Наличие линий продольных контактов также говорит в пользу такого соображения. Вероятно, у филлоцератид и литоцератид перемещение мантии проходило гораздо медленно, чем у других групп аммоноидей. Перемещение мягкого тела осуществлялось с помощью жидкости, поступающей в новую камеру. Она, скорее всего, выполняла следующие основные функции: 1) обеспечивала отделение задней части тела

от септы в начальной стадии перемещения; 2) выполняла роль буфера для поддерживания задней части тела во время секреции новой септы; 3) служила балластом для поддержания нейтральной плавучести; 4) действовала как поршень; по мере поступления в новую камеру, жидкость осуществляла давление на заднюю часть тела и обеспечивала ее постепенное перемещение. Скорость перемещения, очевидно, зависела от интенсивности обводнения новой камеры, а объем поступающей жидкости и соответственно длина вновь образованной камеры в большей степени контролировались поддержанием нейтральной плавучести.

Перемещение задней части тела, скорее всего, происходило в три этапа: 1) начальный - медленный; 2) промежуточный (основной) - относительно быстрый; 3) конечный - медленный. Этапность смещения особенно хорошо наблюдается у филлоцератид и литоцератид, у которых псевдосутуры в пределах одной камеры сначала расположены очень плотно, в средней части сравнительно редко, а в конце, по мере приближения к месту прикрепления новой септы, - вновь плотно (рис. 14, 15). Исходя из расположения и количества псевдосутур, можно предположить, что у Neopronorites (рис. 11) перемещение осуществлялось в одном темпе, очень медленно; у Timanites в начальной фазе - быстро, затем медленно, но равномерно, а в конце - опять быстро (рис. 12). Этапность смещения мантии более или менее выражена и у других групп аммонитов (рис. 16).

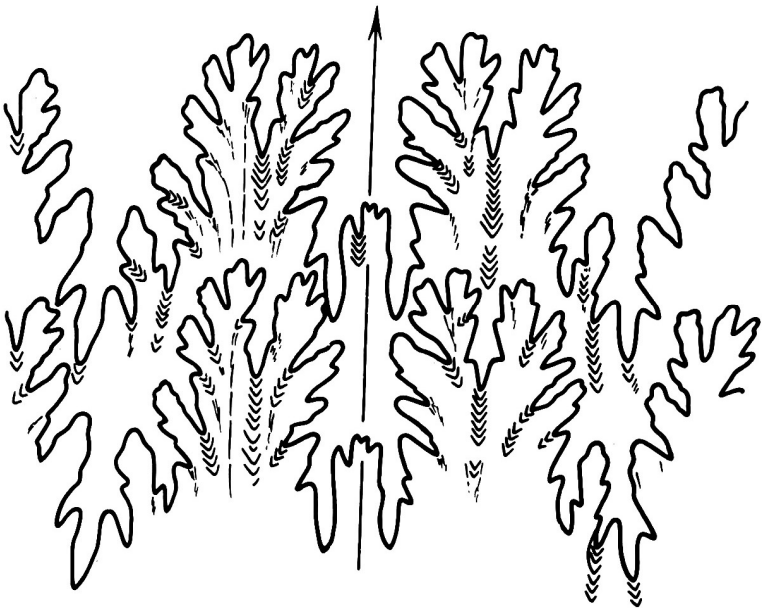


Рис. 16. Acanthohoplites nolani nolani Seun.; экз. № 8 (403/119); Д=34,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

На первом этапе (рис. 17А) камерная жидкость, очевидно, выделялась из тела животного (Zaborski, 1986). Жидкость, поступившая в новую камеру, была, по-видимому, гипосмотичной по сравнению с жидкостью тела животного, чтобы

предотвратить обратный процесс - ее поглощение поверхностью септального эпителия. Перекачка жидкости из фрагмокона в новую камеру через сифонную трубку происходила, вероятно, не в начальной стадии перемещения. Как предполагают Г. Мутвей и Р. Реймент (Mutvei and Reyment, 1973), это может произойти только после того, когда септальная трубка и частично прилегающее соединительное кольцо достигнут своей полной толщины, чтобы выдержать гидростатическое давление жидкости. В данном случае (в конечной фазе первого этапа) перенос жидкости через сифонную трубку, возможно, происходил у тех филлоцератид и некоторых литоцератид, у которых соединительное кольцо формируется в жилой камере до начала перемещения мантии. Проникновение жидкости между септой и прилегающим септальным эпителием вызывает дефляцию и деформацию задней части тела, тело отделяется от септы и по мере возрастания гидростатического давления, медленно передвигается вперед. Вторичные элементы лопастей и седел сильно уменьшаются в размерах, теряя свою конфигурацию. Чем сложнее лопастная линия, тем интенсивнее деформация задней части тела (рис. 14, 15). Например, у Timanites (рис. 12), судя по очертанию псевдосутур, деформации лопастей почти не происходит. Очевидно, чем более зазубренными лопастными линиями характеризовались аммониты, тем более длительно и сложно протекал процесс перемещения мягкого тела.

Судя по отпечаткам и продольным штрихам, наблюдаемым в апикальной части жилой камеры у Salfeldiella guettardi Rasp. (рис. 18) и Phyllopachyceras baborense Coq. (рис. 19), перемещение заднего конца тела осуществлялось не одновременно. Скорее всего, сперва перемещались наиболее удаленные от центра навивания привентральные участки, а в конце - близко расположенные пришовные участки.

В начальной фазе второго этапа, у аммонитов со сложно рассеченными линиями, мягкие части тела выходят из узких перешейков септы. Затем периферийные части заднего конца тела, соответствующие, в основном, первичным и вторичным лопастям, расширяются (рис. 14, 15). Вследствие этого смежные лопасти приходят в непосредственное соприкосновение; исключение составляют вторичные седла филлоцератид и литоцератид (рис. 14, 15). На месте соприкосновения начинается секреция тонких линейных образований кальцита, названные нами "линиями продольных контактов".

На данном этапе перемещения основная масса жидкости, вероятно, перекачивалась из предыдущих камер в новую через сифонную трубку. Если предположения Г. Мутвея и Р. Реймента (Mutvei and Reyment, 1973) верны, то такой процесс должен осуществляться только у филлоцератид и частично литоцератид (рис. 17Б). С наступлением этого момента камерная жидкость, вероятно, становилась изосмотичной с жидкостью задней части тела животного. В результате обмен жидкости должен был сократиться до минимума. Тем не менее динамика подачи жидкости в новую камеру возрастала и обусловливала более высокий темп перемещения тела по сравнению с начальной и конечной стадиями. Про-

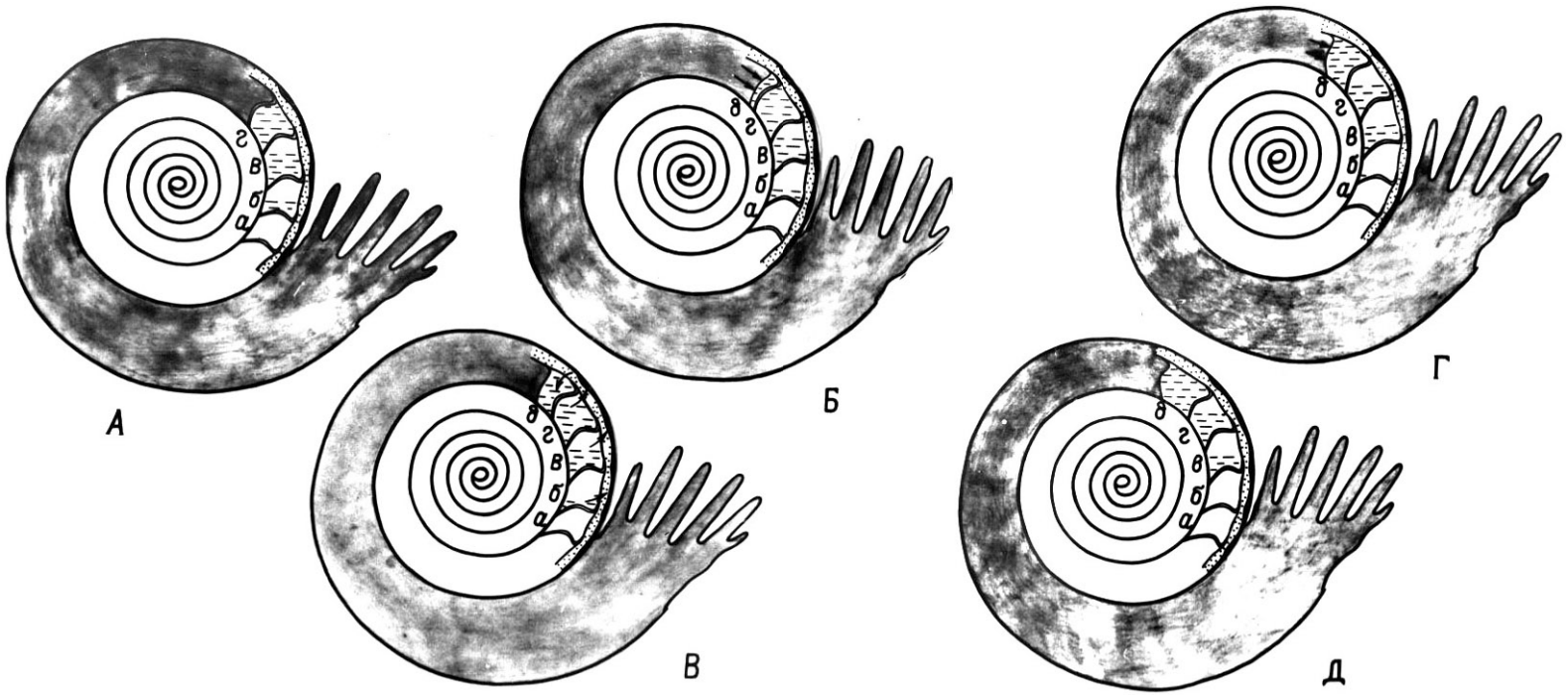


Рис. 17. Схема образования камер у аммонитов. А - завершающая стадия кальцификации последней септы; Б - начальная стадия; В - промежуточная стадия; Г, Д -конечная стадия. Стрелками показано направление движения жидкости.

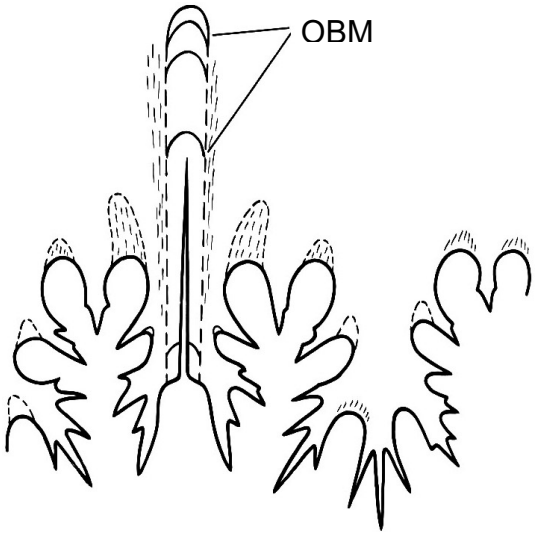


Рис. 18. Selfeldiella guettardi Rasp.; экз. № 8 (401/138); Д=25,00 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт. ОВМ - отпечаток вентрального мускула.

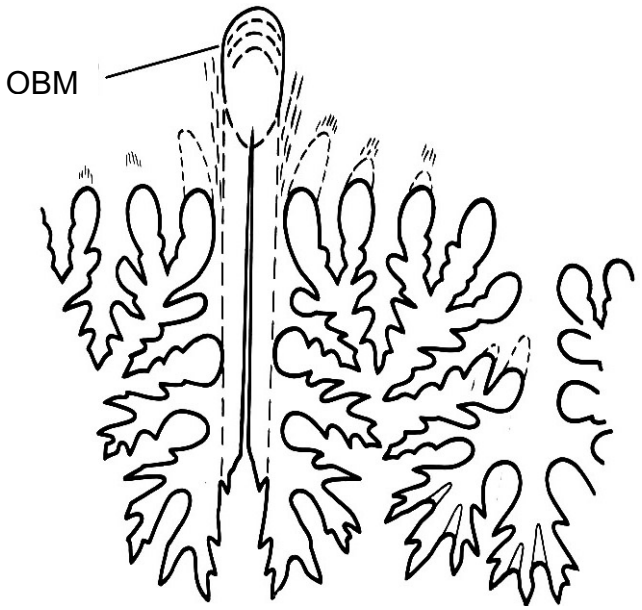


Рис.19. Phyllopachyceras baborense Coq.; экз. № 8 (403/97); Д=30 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

цесс перекачки жидкости во вновь образующуюся камеру мог осуществляться лишь в том случае, если осмотическое давление в предыдущих камерах было ниже давления внутри сифонной трубки. В то же время во вновь образованной камере давление должно было быть выше, чем в адоральной части соединительного кольца. П. Заборски (Zaborski, 1986) допускает возможность переноса жид-

кости из фрагмокона в новую камеру через сифонную трубку у Paravascoceras. В таких случаях, по нашему мнению, скорость перемещения тела должна была зависеть от размеров соединительных колец сифона. Чем больше их длина и диаметр, тем интенсивнее протекал процесс перекачки жидкости в камеру и соответственно - перемещение мантии. Возможно и этим можно объяснить низкие скорости перемещения тела в жилой камере у филлоцератид и литоцератид, у которых соединительные кольца характеризуются небольшими размерами и плотно прилегают к стенке раковины.

На третьем, завершающем этапе перемещения, когда задняя часть тела приближалась к новому месту прикрепления, начиналась ее дифференциация. В местах соприкосновения тех частей тела, которые секретировали лопасти, прекращается выделение продольных кальцитовых образований. Возвращение задней части мантии в исходное, первоначальное состояние происходит благодаря повышению давления камерной жидкости. К этому моменту начинается закрепление отдельных частей септального эпителия в местах секреции будущей септы. Жидкость проникает вдоль контакта отдельных частей тела, постепенно раскрывая их. Вследствие этого периферийные части заднего конца тела вновь приобретают обычную, "нормальную" конфигурацию (рис. 14, 15). На этом этапе, по мере возрастания внутрикамерного давления, приток жидкости из предыдущих камер через соединительные кольца постепенно уменьшался или вовсе прекращался. Возрастанию внутрикамерного давления способствовало также поступление жидкости из тела животного в камеру (рис. 17Г). В завершающей фазе этого этапа давление камерной и сифонной жидкости и жидкости, содержащейся в теле животного, становилось одинаковым и обмен флюидов прекращался (рис. 17Д). Начинался новый значительный момент в жизни аммонита - прикрепление тела к стенке раковины и секреция новой септы. Очевидно, рассмотренная модель перемещения тела в жилой камере наиболее приемлема для филлоцератид и литоцератид.

Представленный материал дает нам возможность утверждать, что перемещение мягкого тела происходило дискретно. Каждый рассмотренный этап, судя по количеству псевдосутур, можно разделить на более мелкие фазы. Кратковременные остановки задней части тела, во время которых секретировались псевдосутуры, были необходимы для того, чтобы новая порция поступающей жидкости и вместе с ней возросшее давление могли бы обеспечить перемещение тела на новый небольшой отрезок.

Можно также предположить, что внутрикамерные органические мембраны, часто наблюдаемые в области сифона, выделялись во время кратковременных остановок задней части тела.

П. Забореки (Zaborski, 1986) предполагает, что у Paravascoceras перемещение мантии шло одновременно с апертурным ростом. По нашим же предположениям, процесс перемещения протекал быстрее апертурного роста. На это указывает почти одинаковое расстояние между линиями роста раковины, правда гораз-

до меньшее, чем промежутки между псевдосутурами, т.е. темпы роста раковины и интенсивность перемещения тела животного в жилой камере значительно отличались. Если даже допустить, что во время секреции септы апертурный рост замедлялся (Doguzhaeva, 1982), то и тогда нет оснований допускать синхронность этих процессов.

Завершая рассмотрение вопроса о перемещении мантии в жилой камере аммонитов, можно констатировать следующее.

1. В отдельных камерах фрагмокона палеозойских и мезозойских аммоноидей обнаружены различные отпечатки в виде морщин, складок, штрихов, линий. Среди них наибольшее значение имеют кальцитовые линейные продольные и концентрические структуры. Первые отмечены только у филлоцератид и литоцератид и именуются нами "линиями продольных контактов", а вторые, наблюдаемые почти у всех изученных аммонитов, - "псевдосутурами". Все они секретированы задним концом тела животного в период перемещения в раковине.

2. Псевдосутуры, секретируемые муральными частями септального эпителия, фиксируют кратковременные остановки тела во время его перемещения в жилой камере. Они отображают длительность и динамику этого процесса. Линии продольных контактов, секретируемые на стыке периферийных частей заднего конца тела, указывают на степень деформации тела при перемещении. Обе структуры позволяют восстановить конфигурацию заднего конца тела в процессе перемещения в жилой камере.

3. Перемещение отдельных частей мантии осуществлялось, скорее всего, неодновременно. Сперва перемещались наиболее удаленные от центра навивания привентральные участки, а в конце - близко расположенные пришовные участки. Также асинхронно происходила фиксация муральных частей заднего конца тела организма - сперва прикреплялись основания лопастей, а затем – седла. Этот процесс, в котором выделяются три этапа - начальный, промежуточный (основной) и конечный, был длительным, сложным и протекал аритмично. На первом и последнем этапах перемещение шло медленно, а на промежуточном - более быстрыми темпами. У аммонитов со сложено рассеченными линиями (филлоцератиды и литоцератиды) процесс перемещения был более длительным и сложным, чем у аммонитов с простыми линиями (агониатиты). У всех аммонитов процесс передвижения мантийного эпителия протекал более быстрыми темпами, чем апертурный рост.

4. Перемещение мантии осуществлялось путем гидростатического давления на заднюю часть тела. Кроме того, жидкость обеспечивала дефляцию задней части тела на начальном этапе перемещения; выполняла роль буфера для поддержания задней части тела во время секреции новой септы; служила балластом для поддержания нейтральной плавучести.

5. В филлоцератидах (возможно и в литоцератидах), у которых сифон формировался в жилой камере, основная масса жидкости во вновь образующуюся камеру поступила из предыдущих камер фрагмокона через сифонную трубку.

Возможно, в этом состоит основное функциональное значение формирования сифона в жилой камере. В других же группах аммонитов значительная часть камерной жидкости, очевидно, выделялась из тела организма.

6. Скорость перемещения была в прямой зависимости от скорости осмотической перекачки и определялась размерами и расположением соединительного кольца сифона. Это обстоятельство, а также большое число псевдосутур, скорее всего, говорит за низкую скорость перемещения мягкого тела филлоцератид и литоцератид в жилой камере. Объем поступающей жидкости, и, соответственно, длина вновь образованной камеры, по всей вероятности, контролировали нейтральную плавучесть.

ГЛАВА V. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЕПТ АММОНОИДЕЙ

Вопрос о функциональном значении септ и их гофрированных муральных частей (лопастной линии) вот уже 170 лет привлекает пристальное внимание исследователей. Этот интерес совершенно закономерен, если учесть, что основные вопросы филогении и систематики, а также биологии аммоноидей решаются в результате морфогенетического изучения септ и, особенно, лопастных линий. Гипотезы, претендующие на объяснение функционального значения септ и лопастных линий, можно разделить на две основные группы. Объединенные в первую группу объясняют сложность морфологии перегородки и рисунка ее краев механическими, а во второй - физиологическими причинами. В первой группе ведущее значение принадлежит гипотезе, согласно которой функция аммонитовых септ и их периферической складчатости объясняется обеспечением механической прочности стенки раковины от имплозии гидростатическим давлением. Она была выдвинута Р. Оуеном еще в 1843 году (Owen, 1843). Впоследствии эту точку зрения приняли и развили многие исследователи (Zittel, 1884; Pfaff, 1911; Руженцев, 1946; Arkell, 1949; Westermann, 1958, 1971, 1975; Чернов, 1961; Рауп, Стэнли, 1974; Seilacher, 1975; Kennedy and Cobban, 1976; Какабадзе, 1981; Михайлова, 1983; Шевырев, 1986 и др.).

Предположение о том, что гофрированные края септы обеспечивали прикрепление заднего конца мягкого тела аммонита к стенке раковины, впервые было выдвинуто Г. Штейнманном (Steinmann und Doderlein, 1890). Несколько позже аналогичные соображения были высказаны Ф. Зольгером (Solger, 1902), К. Динером (Diener, 1912) и Н.Н. Яковлевым (1917). Идея о том, что лопастная линия отражает контур прикрепительных мускулов и соединительных связок, была развита Л. Спэтом (Spath, 1919), Ю.Н. Поповым (1959), В. Блиндом (Blind, 1975, 1976, 1980), А.Н. Ивановым (1979), Р. Гендерсоном (Henderson, 1984). Согласно представлениям и расчетом А. Зейлахера (Seilacher, 1975, 1988) и У. Байера (Bayer, 1977), апикальная часть мягкого тела аммонита выполняла функцию мембранной поверхности, которая прикреплялась в ряде точек к внутренней поверхности раковины. Гидростатический или мускулистый стресс вызывал деформацию и образование сложной гофрированной поверхности септального эпителия, который позже секретировал септу.

Среди других гипотез можно упомянуть: представления Невилла (Newell, 1949) о более эффективном дыхании или выделении газа и жидкости; Г. Мутвея (Mutvei, 1967) об увеличении площади конхиолиновой мембраны, покрывающей септальную поверхность, используемую организмом для транспортировки камерной жидкости к сифональной трубке; Ц. Кулицкого (Kulicki, 1979), который объясняет складчатость краев септы способностью удержания камерной жидкости силами поверхностного натяжения, что в конечном итоге позволяло живот-

ному перемещаться в воде по вертикали. Эта же точка зрения была развита упомянутыми авторами в совместной работе (Kulicki and Mutvei, l988).

Как видим, проблема функционального значения септ и лопастных линий является предметом дискуссий и разногласий. Однако в настоящее время большинство исследователей разделяют концепцию, согласно которой функцией септы и гофрированных ее краев является механическое укрепление стенки раковины.

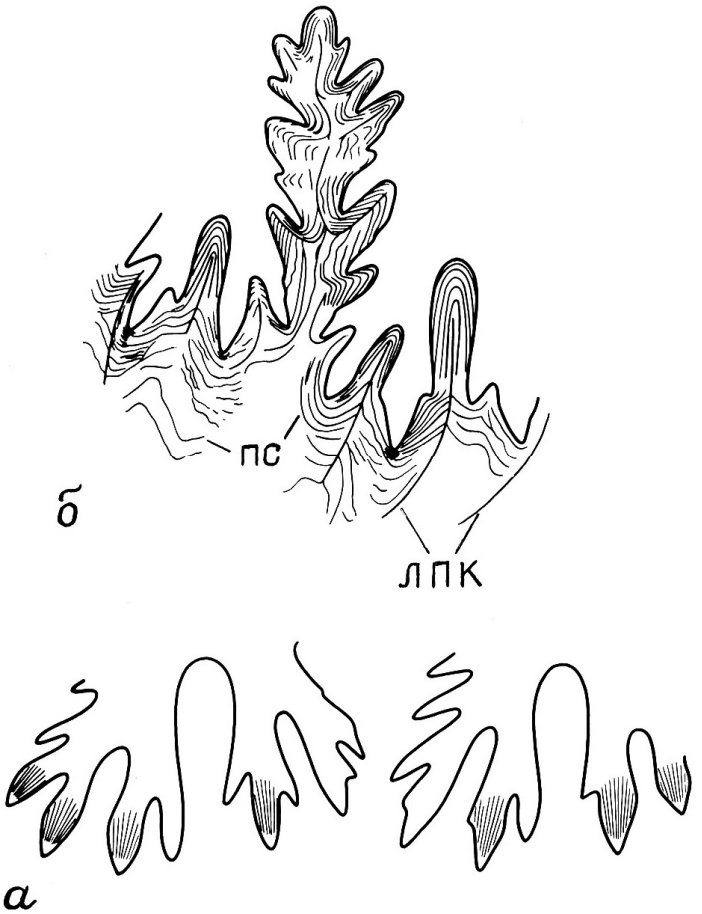


Рис. 20. Фрагменты латеральной лопасти Hemitetragonites sp.; экз. № 8 (403/117); Д=56,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения: ЛПК - линии продольных контактов; ПС - псевдосутуры.

По нашему мнению, в решение поставленной проблемы может внести некоторую ясность расшифровка механизма перемещения тела аммонита в жилой камере. Завершающая фаза перемещения хорошо видна па рисунках лопастной линии и септальных крыльев позднеаптского Hemitetragonites (рис. 20, 21). В частности, на рисунке септальных крыльев (рис. 21) четко вырисовываются четыре полосы (фронта) прикрепления. Внешняя, наружная полоса, более слабая и фиксируется лишь фрагментарно. Промежуточная наблюдается в виде почти

непрерывной линии и в общих чертах обрисовывает контур будущей лопастной линии, с которой часто связаны "линии продольных контактов". К этому моменту первым закрепляются кончики лопастей, названные нами "опорными точками прикрепления", на что указывает то обстоятельство, что в непосредственной близости от них сгущаются, сливаются и утолщаются псевдосутуры (рис. 20б). Так как к этому времени продолжается поступление жидкости в новую камеру, внутрикамерное давление постепенно возрастает; происходит натяжение заднего конца тела; жидкость проникает вдоль линии продольных контактов, постепенно разделяя соприкасающиеся мягкие части тела, оставляя на пути передвижения (смещения) псевдосутуры. Это - третья, внутренняя полоса прикрепления. В конечное фазе, очевидно, прикреплялись адорально выпуклые муральные части мягкого тела, находящиеся между соседними точками прикрепления (седла). Вследствие этого периферийные части заднего тела вновь приобретают обычную "нормальную" конфигурацию. На месте прикрепления, по-видимому, сперва секретировалась тонкая кальцитовая полоска, которая обеспечивала прочную фиксацию септы к стенке раковины. Это - четвертая, главная полоса прикрепления, которая, фактически, совпадает с настоящим контуром лопастной линии (в данном случае - септальными крыльями).

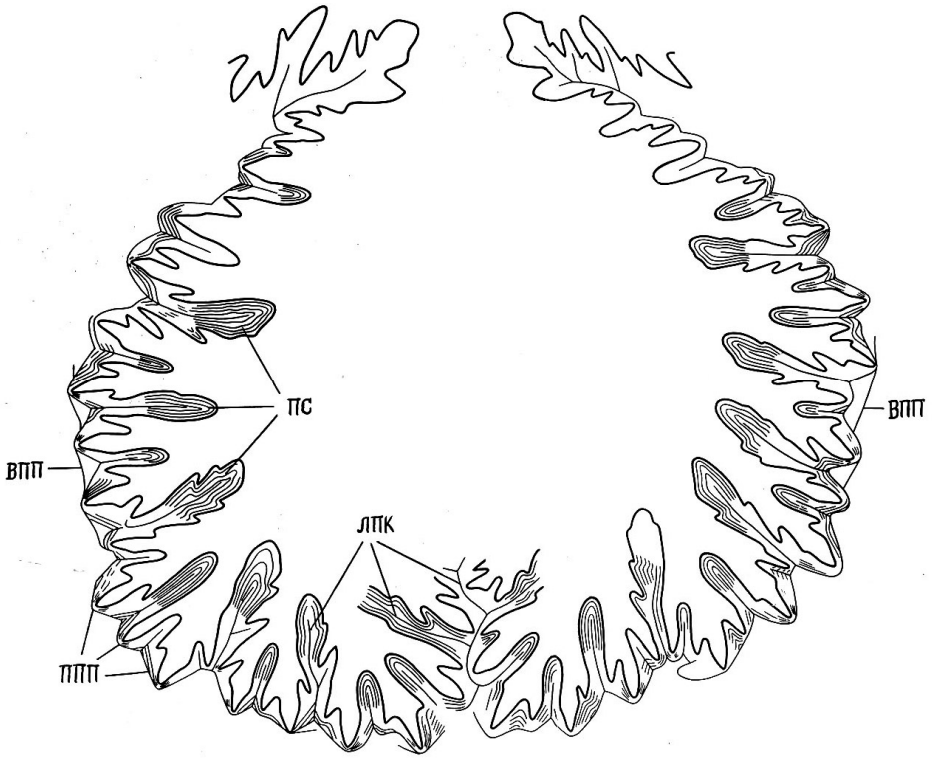


Рис. 21. Септальные крылья Hemitetragonites sp.; экз. № 8(403/117); Д=60,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения: ВПП - внешняя полоса прикрепления; ЛПК - линии продольных контактов; ППП - промежуточная полоса прикрепления; ПС - псевдосутуры.

Здесь следовало бы остановиться на механизме прикрепления септального эпителия к стенке раковины и формировании септы. В этом отношении большое значение имеют результаты изучения рецентных головоногих моллюсков. По данным В. Блинда (Blind, 1975, 1976, 1980), изучившего структуру раковины Nautilus pompilius, заложение и форма перегородок определяется субэпителиальной мускулатурой, которая прикрепляется к муральному гребню. Последний представляет собой валикообразное поднятие на внутренней поверхности раковины и имеет однообразную призматическую структуру. Он состоит из длинных перпендикулярных поверхностей и связанных в пачки призм. Над ними нарастают и залегают сферулитовые агрегаты, включенные в органический субстрат. Функция субэпителиальной мускулатуры выражается в прикреплении мантии периферийно к раковине до тех пор, пока апикальная мантийная поверхность не примет новую позицию. Линия прикрепления субэпителиальной мускулатуры и лопастная линия выделяются до того, как мантия передвигается в новой позиции и начинается выделение септы. По заключению упомянутого автора, присутствие муральных гребней у ортоцератоидей, аммоноидей и современных наутилоидей свидетельствует о том, что субэпителиальная мускулатура является филогенетически древним образованием.

Радиографическое изучение камерообразовательного цикла, проведенное П. Уордом и др. (Ward et al., 1981) на примере Nautilus macromphalus, дало возможность авторам непосредственно наблюдать камерообразовательный цикл. В частности установлено, что в начальной фазе формирования новой камеры происходит образование мурального гребня. К этому моменту септальная мантия все еще прижата к предыдущей септе. С завершением образования мурального гребня септальная мантия движется против лицевой стороны последней септы и прикрепляется к новому муральному гребню, где она начинает кальцификацию новой септы. По данным упомянутых авторов, у Nautilus муральный гребень представляет собой тонкий кольцеобразный обод из карбоната кальция, который является продуктом секреции на внутренней поверхности жилой камеры перед предыдущей септой. На радиографических снимках муральные гребни изображены в виде слабых тонких линий, со временем прогрессивно утолщающихся.

"Муральные гребни" были изучены И.В. Кванталиани (1983,1989) с помощью растрового электронного микроскопа у некоторых представителей позднеюрско-раннемеловых аммоноидей. По его данным наблюдается два основных способа прикрепления септ к муральному гребню - с адоральной стороны и сверху. Выяснилось, что форма муральных гребней в медиальной плоскости может быть различной для отдельно взятого индивида. Способы прикрепления гребней к органическому слою, выстланному на внутренней поверхности жилой камеры, или к внутреннему призматическому слою, также разнообразны. Кроме того, обнаружены т.н. промежуточные муральные гребни в межсептальных промежутках. По мнению И.В. Кванталиани, они образовались во время кратковре-

менных остановок тела животного при очередном подтягивании внутри жилой камеры, которым прикреплялись органические мембраны.

У. Байер (Bayer, 1977) предложил мембранную теорию развития перегородок у головоногих моллюсков. Он сопоставил апикальную часть мантии с мембранной. Согласно этой теории, давление на мембрану, ее растяжение и форма поперечного сечения раковины определяют развитие перегородок. Муральный гребень выполняет функцию "прилепающей полосы", вдоль которой апикальная мембрана прикрепляется к раковине. Обусловленный такими функциональными связями, муральный гребень должен образоваться после или вместе с септальной мембраной. По мнению М. Шмидта (Schmidt, 1925), септальная мембрана с физической точки зрения является кристаллическим слоем с высоким содержанием органического вещества. По отношению к муральному гребню она расположена апикально в виде "известняковых зерен". По справедливому замечанию В. Блинда (Blind, 1980), септы располагаются не на апикальном, а на адоральном склоне мурального гребня. По исследованиям Ш. Грегуара (Gregoire, 1967), септальная конхиолиновая мембрана состоит из спутанно-волокнистой массы неориентированных фибрилл и надулярных структур.

У. Байер (Bayer, 1977) и А. Зейлахер (Seilacher, 1975,1988) считают, что функция мурального гребня заключается в выполнении "прикрепительной полосы" для септальной мембраны. По мнению В. Блинда (Blind, 1975, 1980), муральный гребень выполняет двойную функцию: во-первых - зоны прикрепления мускулов, а во-вторых - своеобразной возвышенности на внутренней стороне раковины, к которой прилаживается задняя часть мягкого тела организма до секреции новой септы.

По данным Р.А. Гендерсона (Henderson, 1984), у юного Sciponoceras glaessneri Wright область соединения между септой и стенкой раковины сложного строения (Henderson, 1984, рис. в тексте 9a-c). Первый тонкий слой призматической раковины (Гендерсон называет "предсептальной призматической зоной") предшествует септе и явно отличается от внутреннего призматического слоя раковины. Он узок и резко очерчен в седловинах, но расширяется и становится более расплывчатым в лопастях. Второй слой (перламутровый) охватывает саму септу и выклинивается против внешнего призматического слоя стенки раковины. Третий слой раковины с призматической микроструктурой ("постсептальная призматическая зона" по Гендерсону) расположен в шлейфе перламутрового слоя септы, перекрывая смежный, внутренний призматический слой стенки раковины. Упомянутая зона в S. glaessneri рассматривается как область прикрепления субэпителиального мускула. Предсептальная призматическая зона и муральный гребень в Nautilus раздельны и самостоятельны. У мезозойских аммонитов предсептальная призматическая зона формируется раньше секреции самой септы.

Следы перемещения и прикрепления мантии к стенке раковины наблюдаются также в пределах жилой камеры. Например, у Acanthohoplites nolani Seun. (рис. 22) перед последней лопастной линией видны следы волочения мягкого

тела, а также фрагменты линии прикрепления септального эпителия к стенке раковины, которые в общих чертах повторяют очертание вентральной лопасти и прилегающего седла. По всей вероятности, животное погибло в процессе перемещения в жилой камере. Следует обратить внимание на два обстоятельства: наиболее отчетливы следы прикрепления тех участков септального эпителия, которые соответствуют лопастям; вершина седла частично располагается в пределах отпечатка латерального мускула.

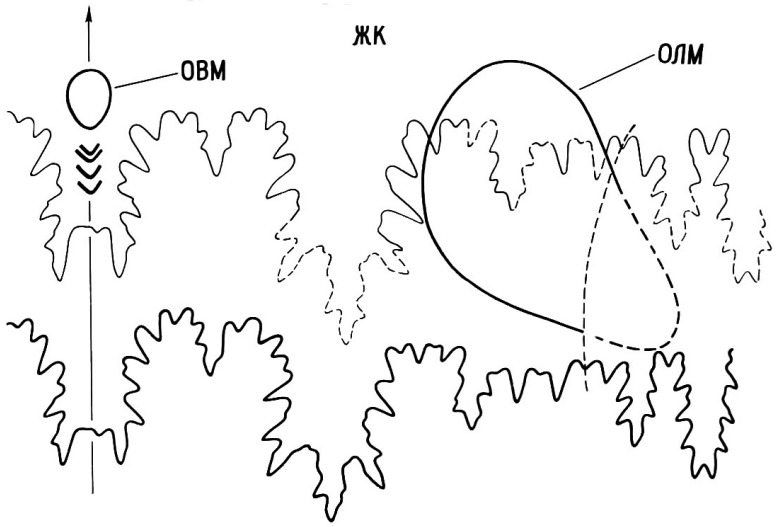


Рис. 22. Acanthohoplites nolani nolani Seun.; экз. № 8 (403/102); Д=32,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения: ЖК – жилая камера; ОВМ – отпечаток вентрального мускула; ОЛМ - отпечаток латерального мускула.

Кроме отмеченного, в изготовленных аншлифах раковин некоторых представителей аптских Euphylloceras, Phyllopachyceras, Tetragonites, Melchiorites, Beudanticeras и Acanthohoplites хорошо видны разные стадии формирования последней септы. Они разной толщины, начиная от едва заметной, нитевидной до довольно толстой. В зависимости от толщины последней септы меняется ширина и резкость контура лопастной линии. У некоторых экземпляров келловейских и аптских аммонитов в задней части жилой камеры под бинокуляром замечается линия, которая является копией визуально хорошо наблюдаемой последней лопастной линии. В аншлифах таких экземпляров никаких следов строящейся септы не наблюдается. Привлекает внимание и то, что у этих экземпляров едва заметный контур лопастной линии "срезает" отпечаток латерального мускула, тогда как вентральный мускульный отпечаток располагается впереди этой линии (рис. 22,23).

В пустых раковинах келловейского Quenstedtoceras, а также аптских Phyllopachyceras, Hemitetragonites, Acanthohoplites в адапикальной части прикрепления септы к стенке раковины наблюдается необычный слой. Он узкой полосой прослеживается вдоль кончиков лопастей, перекрывая смежный призматический слой раковины. Создается впечатление, что муральные части

лопастей как бы погружаются в призматический слои раковины. Такая картина особенно хорошо наблюдается у Quenstedtoceras (рис. 24). Упомянутый слой на боковых сторонах лопастей постепенно суживается адорально, а в седлах, очевидно, заходит под перламутровый слой септы. По данным Л.А. Догужаевой и И.А. Михайловой (Doguzhaeva, Mikhailova, 1982), у Luppovia sp. на адапикальной части прикрепления септы к стенке раковины также наблюдается подобное образование, именуемое авторами "неизвестной структурой".

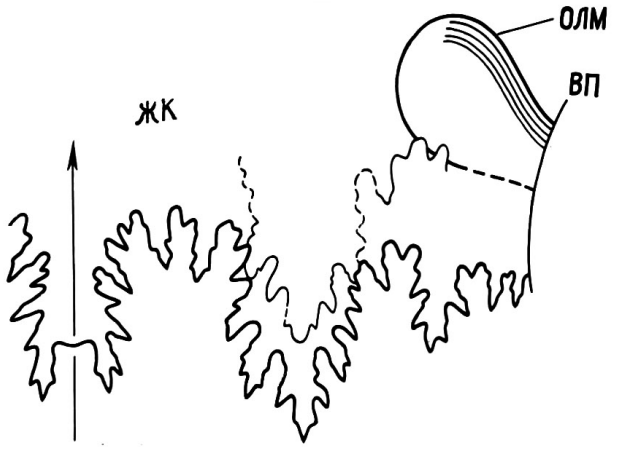


Рис. 23. Acanthohoplites sp.; экз. № 8 (403/103); Д=17,5 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей. Обозначения: ЖК - жилая камера; ВП – внутренний перегиб; ОЛМ - отпечаток латерального мускула.



Рис. 24. Латеральная лопасть Quenstedtoceras sp. juv.; экз. № 1002/1; (х33); Польша, Лукув, верхний келловей.

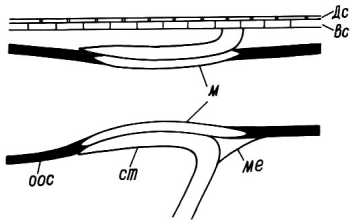


Рис. 25. Схема строения септальной трубки у Neoastieria reliqua Eg. на пятом обороте; экз. № 8 (105/41). Дагестан, с. Муги, клансей. Обозначения: вс - вентральная стенка; дс - дорсальная стенка; м - манжета, ме - мембрана; ооc - органическая оболочка сифона; ст - септальная трубка.

Анализируя приведенные данные, можно заключить, что способы прикрепления септообразующей части мантии к стенке раковины и фабрикация септы у мезозойских аммонитов и наутилоидей отличаются друг от друга. В процессе перемещения аммонита в жилой камере, муральные части заднего конца тела и септальный эпителий выделяли тонкий конхиолиновый слой, который прилипал к внутреннему призматическому слою раковины. Этот слой хорошо наблюдается в виде мембраны на дорсальной стороне адапикальной части септальных трубок (рис. 25). После приобретения новой позиции, апикальная часть миоадгезивного эпителия прочно прикреплялась к стенке раковины. В первую очередь прикреплялись те участки, которые соответствовали лопастям. В контакте с раковинным слоем миоадгезивная часть эпителия выделяла кальцитовый слой, имеющий в поперечном сечении субтреугольную форму. Как уже отмечалось, В. Блинд и вслед за ним И.В. Кванталиани полагают, что этот слой соответствует муральному гребню наутилоидей. Однако, по нашему мнению, эти слои не являются гомологичными образованиями, так как секретировались в разное время и разными частями мягкого тела аммонитов и наутилоидей. Термины "муральный гребень" и "суперсептальный гребень" - синонимы и должны употребляться для обозначения тонкой кальцитовой полосы, прикрепляющей к стенке раковины с внутренней стороны у наутилоидей. Эта структура формировалась до перемещения мягкой части тела в жилой камере и, скорее всего, к ней прикреплялась субэпителиальная мускулатура. У аммонитов аналогичная структура формируется септальным эпителием после перемещения заднего конца тела в жилой камере. На это указывает то, что контур линии, соответствующий этому слою на поверхности ядра раковины, "срезает" отпечаток латерального мускула. Кроме того, как известно, у экземпляров, закончивших рост, последние лопастные линии частично перекрывают друг друга. Или, к примеру, септальные крылья у литоцератид, которые почти целиком прикрепляются к предыдущей септе. Эти примеры исключают возможность образования указанного слоя до полного формирования предыдущей септы. Мы отдаем предпочтение названию "предсептальная призматическая зона" по терминологии Р.А. Гендерсона. По всей вероятности, гомологом этого образования является "неизвестная структура", описанная Л.А. Догужаевой и И.А. Михайловой (Do-

guzhaeva, Mikhailova, 1982) и наблюдаемая нами у Quenstedtoceras (фиг. 24), Acanthohoplites, Phyllopachyceras и Hemitetragonites.

С помощью предсептальной призматической зоны к стенке раковины закреплялась органическая мембрана. Этот слой служит базисом будущей септы и фактически образует первый контур лопастной линии. Линия, наблюдаемая нами под бинокуляром в задней части жилой камеры некоторых келловейских и аптских аммонитов, является контуром прикрепления предсептальной призматической зоны к стенке раковины. После закрепления и приобретения стабильной позиции, септальный эпителий начинал секрецию перламутрового слоя самой септы, муральная часть которой адорально располагается в отношении предшествующего призматического базисового слоя. Очевидно, органическая мембрана и септа строились в неодинаковых позициях септального эпителия, на что указывает разница в величинах радиусов кривизны септы и мембраны, наблюдаемая в присифональной области (рис. 25). Описанные выше псевдосутуры, скорее всего, гомологичные образования предсептальной призматической зоны, секретируемые миоадгезивным эпителием в период перемещения мягкого тела животного в жилой камере.

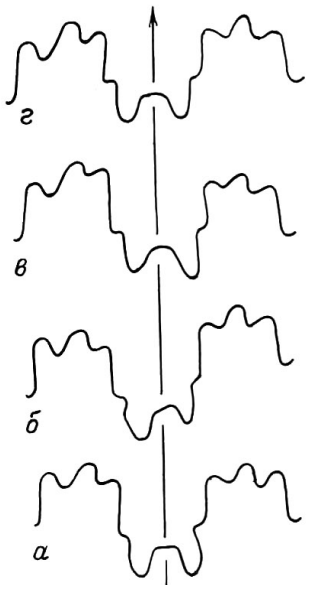


Рис. 26. Вентральная лопасть Cadoceras sp. juv.; экз. № 1001/3; Д=11,0 мм. Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей.

Интересно отметить, что на конфигурацию и размеры отдельных элементов лопастной линии влияет также синхронность перемещения и прикрепления септального эпителия. Подтверждением может послужить молодой экземпляр келловейского Cadoceras (рис. 26), у которого вентральная лопасть до начала 3-го оборота развивается нормально (рис. 26а). В начале 4-го оборота, в последующих линиях наблюдается инверсия. В частности, сначала левая ветвь лопасти V и прилегающее к ней седло располагается ниже правой ветви и соседнего седла (рис. 26б). В следующей линии наблюдается обратная картина - левая часть

вентральной лопасти располагается выше правой ветви (рис. 26в). В последующих линиях никаких следов инверсии в расположении элементов лопастной линии не наблюдается (рис. 26г). Обращает на себя внимание и то, что приподнятая ветвь вентральной лопасти короче опущенной ветви. По всей вероятности, это вызвано тем, что в первом случае, после очередного передвижения в жилой камере, сначала прикреплялась к стенке раковины левая ветвь вентральной лопасти, тогда как правая сторона еще некоторое время продолжала перемещаться адорально. Во втором случае произошло обратное: сначала прикреплялась правая ветвь, а с некоторым опозданием - левая ветвь вентральной лопасти.

Морфология органической мембраны, также как и септы, скорее всего, отображает равновесие внешнего и внутреннего давления, действующего на задний конец тела аммонита. Можно предположить, что адапикальные части септы формировались под действием внутрикамерного, а адоральные - внешнего гидростатического давления. Прочное прикрепление краев мягкого тела к стенке раковины и сбалансирование внешнего и внутреннего гидростатического давления, а также наличие трех пар мускулов, обеспечивали неподвижность заднего конца тела в период секреции септы.

В конечном итоге можно допустить, что морфология септы и конфигурация лопастной линии определялись, главным образом, интенсивностью внутрикамерного давления, числом и расположением "опорных точек прикрепления", а также формой поперечного сечения оборотов раковины.

Усиление гофрировки краев септы и, соответственно, усложнение зазубренности лопастной линии, скорее всего, является результатом прогрессивного возрастания внутрикамерного давления в онто-филогенезе у аммоноидей. Это происходило интенсивным, экстенсивным и комбинированными способами. В первом случае усложнение лопастной линии - увеличение числа опорных точек прикрепления - достигалось, в основном, путем появления новых лопастей (большинство палеозойских аммоноидей), во втором – в результате расчленения существующих элементов (литоцератиды и часть мезозойских аммоноидей), а в третьем - и тем и другим способом (в основном, филлоцератиды, а также некоторые группы мезозойских аммонитов).

На возрастание внутрикамерного гидростатического давления в историческом развитии аммоноидей указывает также смена ретрохоанитовых септальных трубок прохоанитовыми, уменьшение абсолютного диаметра сифона и его толщины у аммонитов со сложно рассеченными линиями (филлоцератиды и литоцератиды). Обращает на себя внимание и то обстоятельство, что у филлоцератид и литоцератид на дорсальной стороне кончиков лопастей развиты многочисленные микроскопические продольные складки, образующиеся, скорее всего, вследствие растяжения мягкой ткани после закрепления "опорных точек" (рис. 20а).

Суммируя вышеизложенное, можно заключить следующее.

I. После очередного перемещения в жилой камере, на месте формирования будущей септы септальным эпителием секретировалась тонкая линейная

кальцитовая структура, т.н. "предсептальная призматическая зона", которая являлась базисом септы и определяла контур лопастной линии. С помощью этого образования задняя часть организма, также как и органическая мембрана, прочно прикреплялись к стенке раковины.

2. Муральный гребень и предсептальная призматическая зона не являются гомологичными образованиями. Первый из них характерен для наутилоидей, а вторая - для аммоноидей.

3. Септы у аммонитов, очевидно, выполняли следующие основные функции: а) принимали на себя (совместно с раковинной трубкой) гидростатическое давление, создаваемое внутрикамерной жидкостью и таким образом способствовали перемещению мягкого тела животного в жилой камере; б) совместно с сифоном играли основную роль в распределении камерной жидкости и, в конечном итоге, в поддержании нейтральной плавучести. Выработка способности образования септы дала возможность первым цефалоподам "оторваться" от морского дна и перейти к активному способу передвижения в толще воды; в) с помощью септы организм отделялся от фрагмокона, происходила своеобразная "линька" раковины; г) септы с их гофрированными краями, очевидно, выполняли роль внутренней опоры против внешнего гидростатического давления.

4. Основное функциональное значение гофрировки краев септы (лопастной линии) состояло в прочном прикреплении мягкого тела к стенке раковины. Задний конец мягкого тела, находясь в большинстве случаев под напряжением, вырабатывал в онто-филогенезе оригинальные способы появления и расположения "опорных точек прикрепления". Этим можно объяснить преемственность основных элементов лопастной линии в морфогонезе аммонитов. Исходя из этого, изучение исторического развития лопастных линий является надежной основой для построения филогенетической классификации аммоноидей.

ГЛАВА VI. ПРОСУТУРА И ПРИМАСУТУРА

А. Гайэт (Hyatt, 1872) и В. Бранко (Branco, 1879-1880) первыми обратили внимание на то, что две начальные лопастные линии аммонитов резко отличаются друг от друга по конфигурации. Впоследствии О. Шиндевольф (Schindewolf, 1928,1929) для первой линии предложил название "просутура", а для второй - "примасутура". Как видим, они несут совершенно иную смысловую нагрузку, чем "первая линия" и "вторая линия". Термины "просутура" и "примасутура" по О. Шиндевольфу обусловлены противопоставлением этих линии.

Наибольший вклад в изучении про- и примасутур внесли исследования А. Гайэта (Hyatt, 1872), В. Бранко (Branco, 1879-1880), Дж. Смита (Smith, 1900, 1901), Ф. Нётлинга (Noetling, 1905, 1906), Р. Ведекинда (Wedekind, 1910, 1913, 1916a), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1923, 1928, 1929, 1957, 1961-1968), В.Е. Руженцева (1940, 1949а,б, 1957, 1960, 1962), В.В. Друщица (1956а), А.А. Шевырева (1968, 1986), И.А. Михайловой (1978а, 1983), Ю.Д. Захарова (1978), И.В. Кванталиани (1989) и других.

В. Бранко (Branco, 1879-1880), изучивший начальные обороты аммоноидей, различал три основных типа протоконхов - аселлятный, латиселлятный и ангустиселлятный. Эти термины прочно закрепились в научной литературе и приемлемы как для первой перегородки, так и для первой лопастной линии.

Благодаря исследованиям В.Е. Руженцева и О. Шиндевольфа, в филогенезе аммоноидей были намечены пути развития просутуры и примасутуры. Выяснилось, что у наиболее древних аммоноидей просутура представляет собой почти прямую линию со слабозаметными вентральным и дорсальным седлами и расположенной между ними едва заметной широкой боковой лопастью (аселлятный тип просутуры). У позднепалеозойских аммоноидей просутура состоит из широких и выпуклых вентрального и дорсального седел, разделенных морфологически хорошо развитой латеральной лопастью (латиселлятный тип просутуры). У мезозойских аммоноидей степень гофрированности первой лопастной линии достигает наиболее высокого уровня. В большинстве случаев она характеризуется высокими и сравнительно узкими вентральным и дорсальным седлами и расположенными между ними двумя (LI) или тремя (LUI) лопастями (ангустиселлятный тип просутуры). Соответственно происходит усложнение в филогенетичкском развитии аммоноидей второй лопастной линии. Подавляющее большинство палеозойских аммоноидей имеют трехлопастную примасутуру (VLD). Лишь у древних представителей Agoniatitida в примасутуре развиты две лопасти (VL), а пермские медликотииды характеризуются четырехлопастной (VLID) примасутурой (Леонова, Воронов, 1989).

По данными О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1928, 1929, 1968), А.А. Шевырева (1968, 1986) и Ю.Д. Захарова (1978), у триасовых аммоноидей, в результате ускорения в развитии, примасутура также состоит из четырех лопастей. Лишь у Arcestes (Proarcestes) и Phyllocladiscites (Arcestoidea) О. Шиндевольфом (Schin-

dewolf, 1968) и Ю.Д. Захаровым (1978) в примасутуре обнаружены пять лопастей – VLUID. Причем пятый элемент (лопасть U) по времени появления, очень слабо выражен у раннетриасового Phyllocladiscites и хорошо развит у позднетриасового Arcestes (Proarcestes).

Юрские аммоноидеи характеризуются, в основном, пятилопастной примасутурой - VLUID (Westermann, 1956; Безносов, 1960; Шевырев, 1960, 1962; Schindewolf, 1965, 1966; Дагис, 1968; Князев, 1971, 1975; Безносов, Михайлова, 1981; Алексеев, 1982; Ломинадзе, 1982; Ломинадзе и др., 1984, 1985, 1986).

Подавляющее большинство меловых аммоноидей также имеют пятилопастную примасутуру (Друщиц, 1956а; Друщиц и др., 1982; Schindewolf, 1961-1968; Wiedmann, 1968; Михайлова, 1978а, 1983; Грабовская, 1981, 1984; Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1983, 1986; Кванталиани, 1989; Алабушев, 1989 и др.). У некоторых групп меловых аммонитов, например, у Tetragonitoidea (Schindewolf, 1968;Михайлова, 1978а, 1979а, 1983; Кривошапкина, 1978; Шарикадзе, 1984а) и Hoplitoidea (Михайлова, 1983) примасутура наиболее сильно дифференцирована в результате появления шестого элемента.

Типы просутуры и примасутуры обстоятельно изучены И.А. Михайловой (1978а, 1983), которая приходит к заключению, что у меловых аммонитов преобладают трехлопастные просутуры. Двухлопастная просутура наблюдается у гетероморфных аммонитов и их мономорфных потомков, а также у филлоцератид. И.А. Михайлова установила примасутуру четырех типов: 1) пятилопастную – VUU^1ID (здесь и далее индексация лопастей дается по Михайловой); 2) пятилопастную с последующей (ранней) редукцией первой пупковой лопасти - U^1 и формированием новых элементов на основе лопастной линии, состоящей из четырех лопастей; 3) четырехлопастную – VUID и 4) шестилопастную - VUU^1U^2ID. Пятилопастную примасутуру она считает основной, а остальные – производными от нее. Наличие у позднемеловых тетрагонитид шестого элемента в примасутуре И.А. Михайлова объясняет ускорением развития, а с появлением в мелу разнообразных гетероморфных аммонитов связывает возникновение примасутур второго и третьего типов. В результате раскручивания оборота после первичного пережима произошло изменение поперечного сечения раковины от полулунного до округлого и овального. Это привело к коренной перестройке перегородки, к упрощению и редукции пятой лопасти. Упрощение примасутуры и просутуры, по мнению И.А. Михайловой, вызвано гетероморфностью раковины.

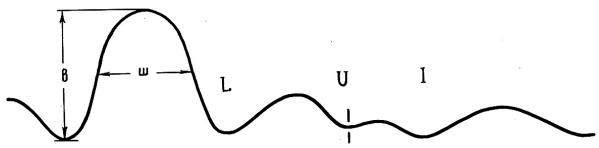


Рис. 27. Измерения вентрального седла просутуры.

Нами были изучены начальные лопастные линии представителей 30 родов аптских и 15 родов позднеюрских аммонитов; проанализирован и критически

пересмотрен существующий литературный материал, что позволяет высказать свою точку зрения на развитие и взаимоотношение про- и примасутур.

П р о с у т у р а у всех изученных нами аммоноидей ангустиселлятного типа, состоит из высокого и узкого вентрального седла, трех парных лопастей (LUI) и низкого, широкого и пологого дорсального седла. Среди названных элементов вентральное седло наиболее рельефное, а его размеры и конфигурация в определенной мере дают представление о степени гофрировки просутуры в целом. Оно может быть высоким и узким, низким и широким, с закругленным и узким или уплощенным с широкой верхушкой и т.д. (рис.28-31). По нашему мнению, характеристикой вентрального седла просутуры может служить соотношение высоты (В) с шириной (Ш) (рис. 27). Рассчеты, произведенные нами на собственном материале, а также по рисункам в работе И.А. Михайловой (1983), показали, что наиболее низкими показателями соотношения В/Ш характеризуются некоторые представители анцилоцератоидей и скафитоидей (0,54-0,90), а наиболее высокими - филлоцератиды (1,35-1,85) и литоцератиды (1,25-1,64). По этим показателям среди изученных юрско-меловых аммоноидей можно выделить три типа просутур: 1) низкоседельный (В/Ш < 0,90); 2) с седлом средней высоты (В/Ш= 0,9-1,1) и 3) высокоседельный (В/Ш > 1,1). У низкоседельной просутуры ширина вентрального седла значительно превосходит высоту. Это седло с низкими и пологими боковыми сторонами, широкой и уплощенной верхушкой. Таким типом просутуры характеризуются в основном гетероморфные аммониты (кроме Ptychoceras) и их мономорфные потомки. Вторая группа просутур - со сравнительно высоким и узким вентральным седлом, ширина и высота которого приблизительно одинаковы. Такой тип просутуры имеют представители гоплитоидей, гаплоцератоидей, кардиоцератоидей, перисфинктоидей, олкостефаноидей и стефаноцератоидей. У высокоседельной просутуры высота вентрального седла заметно превышает ширину. Это седло узкое и длинное с почти вертикальными боковыми сторонами и узкой закругленной верхушкой. Такую примасутуру имеют представители десмоцератоидей, туррилитоидей, филлоцератоидей, литоцератоидей и тетрагонитоидей. Представители первой группы аммоноидей характеризуются слабодифференцированной лопастной линией. Степень дифференциации лопастной линий у второй группы средняя, а третья объединяет аммониты с наиболее рассеченной лопастной линией. Таким образом, намечается прямая связь между просутурой и последующими лопастными линиями по степени дифференциации в перечисленных группах аммонитов.

До недавнего времени было известно, что аптские, так же как и все меловые аммониты, имели двух- и трехлопастную просутуру. Двухлопастной просутурой характеризовались филлоцератиды, гетероморфные аммониты и их мономорфные потомки, а трехлопастную примасутуру имеют все остальные группы аммоноидей (Михайлова, 1978а, 1983; Друщиц и др., 1982; Шарикадзе, 1984а-в, 1986; Кванталиани и др., 1986; Кванталиани, 1989 и др.). Н. Хиами и А.

Марфи (Khiami and Murphy, 1989) обнаружили трехлопастную примасутуру у аптских Holcophylloceras aldersoni Anderson и Phyllopachyceras theresae Anderson.

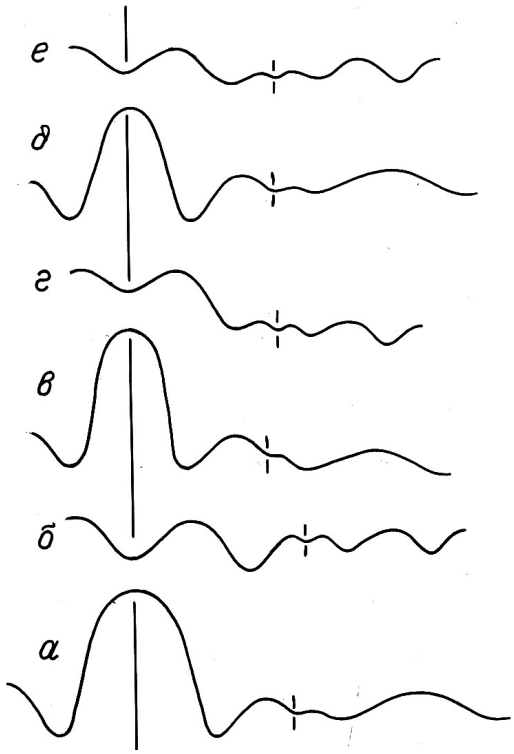


Рис. 28. Просутуры и примасутуры аптских филлоцератид. а,б - Salfeldiella guettardi Rasp.; экз. № 8 (403/18); в, г - Phyllopachyceras baborense Coq.; экз. № 8 (403/17); д, е - Euphylloceras aptiense Sayn; экз. № 8 (403/16). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

Повторное изучение начальных лопастных линий представителей аптских, а также келловейских и волжских аммоноидей показало, что их просутура состоит из латеральной (L), умбиликальной (U) и интернилатеральной (I) лопастей (рис. 28-31). Из них лучше развиты первая и третья лопасти, а филогенетически наиболее молодая, умбиликальная, имеет вид небольшой выемки (исключение составляет умбиликальная лопасть литоцератоидей и тетрагонитоидей) и всегда расположена на шовной линии. У подавляющего большинства изученных аммонитов эта лопасть занимает место на внешнем склоне седла L/I.

Следует подчеркнуть, что лопасти как просутуры, так и последующих линий, скорее всего, выполняли прикрепительную функцию, заключающуюся в противостоянии гидростатическому давлению внутрикамерной жидкости. В этом в основном и выражается преемственность функционального значения лопастей про- и примасутуры. Как выяснилось, степень гофрировки и строение лопастной линии находятся в прямой зависимости от внутрикамерного гидростатического давления (Lominadze et al., 1990; Ломинадзе и др., 1991). На конечной стадии

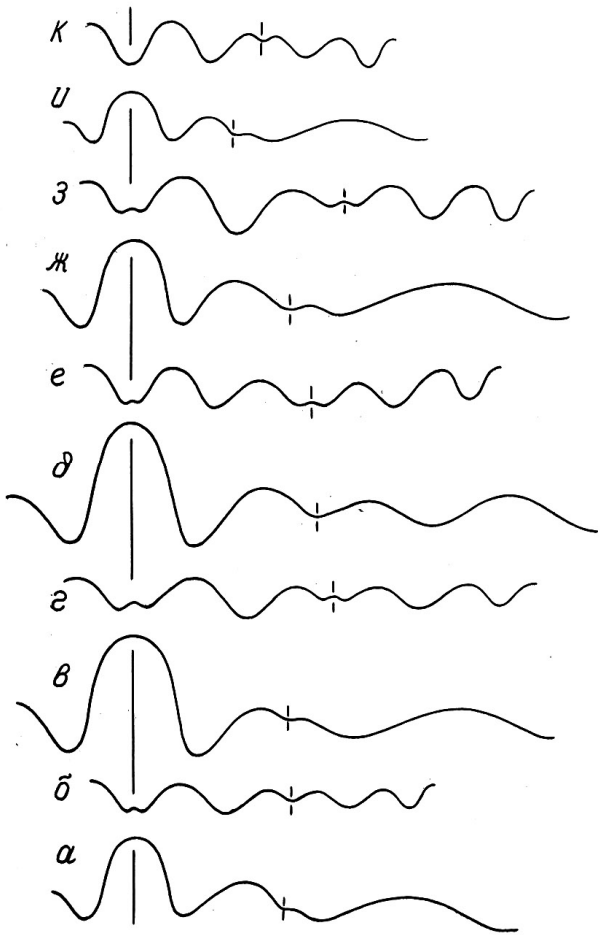


Рис. 29. Просутуры и примасутуры баррем-аптских литоцератид. а, б - Biasaloceras subsequens Karak.; экз. № 4 (3009/2-189); Крым, с. Партизанское, баррем. в, г - Hemitetragonites sp.juv.; экз. № 8 (401/4); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт; д, е - Pseudojauberticeras egoiani Scharik., sp. nov.; экз. № 8 (403/36); Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей; ж, з - Tetragonites duvalianus d'Orb.; экз. № 8 (403/13); Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей; и, к - Ptychoceras minimum trifida Wiedm., Kakab., Scharik.; экз. № 8 (401/57); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

перемещения в протоконхе, задняя часть эмбриона сначала прикреплялась к стенке раковины в шести точках - попарно на вентральной и дорсальной сторонах, а также в области внутреннего перегиба. По мере возрастания внутрикамерного давления, остальные участки муральной части мягкого тела вытягивались адорально и тоже закреплялись. Чем выше было внутрикамерное гидростатическое давление, тем более рельефно выражены отдельные элементы просутуры. В прозрачных экземплярах раковин изученных аммонитов хорошо наблюдается,

как периферическая часть просепты у шовной линии загибается в сторону протоконха. Это можно легко объяснить, если учесть, что на внутреннем перегибе располагается одна из "опорных точек" прикрепления.

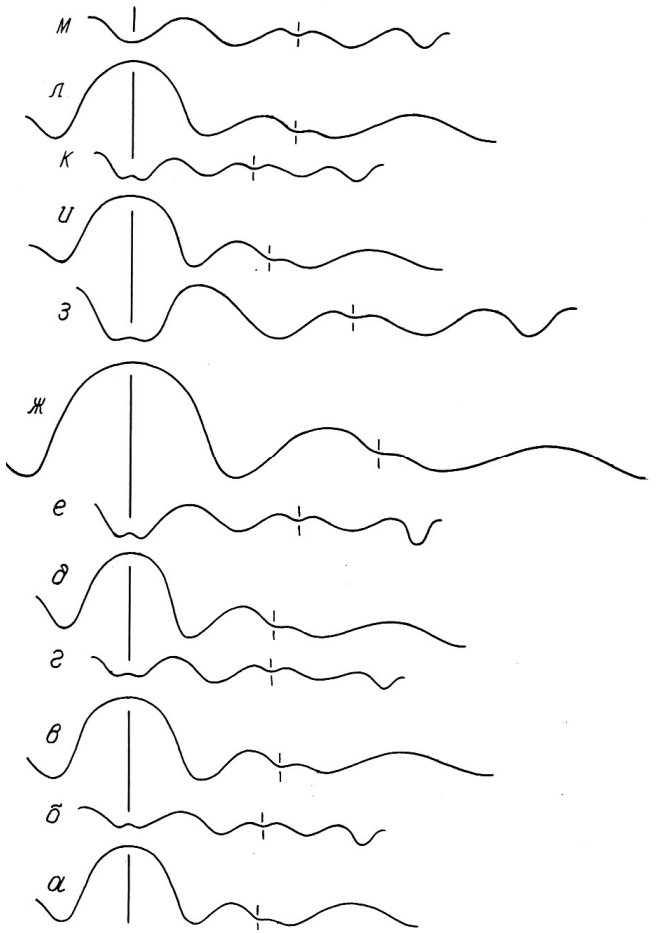


Рис. 30. Просутуры и примасутуры аптских анцилоцератин. а, б – Prochelonicerasalbrechtiaustriae Hoh.; экз. № 8 (64/115); Грузия, с. Ципа, нижний апт; в, г - Cheloniceras cornuelianum d'Orb.; экз. № 8 (101/434); Дагестан, с. Хаджалмахи, нижний апт; д, е – Pseudocheloniceras accomodatum Scharik., sp. nov.; экз. №4(3057/5-49); Дагестан, с. Леваши, нижний апт; ж, з - Parahoplites schmidti Jac. et Tobl.; экз. №8(401/73); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт; и, к –Acanthohoplites nolani nolani Seun.; экз.№ 8(403/41); Северо-Западный Кавказ, р.Пшеха, клансей; л, м - Hypacanthoplites nolaniformis Glasun.; экз. № 8 (105/278); Дагестан, с. Муги, клансей.

Из этого следует, что наличие лопасти у позднеюрско-раннемеловых аммоноидей в припупковой области определено необходимостью закрепления мягкой части тела к стенке раковины. Третья по времени появления лопасть просутуры – умбиликальная – закладывается в результате ускоренного развития уже в эмбрионе.

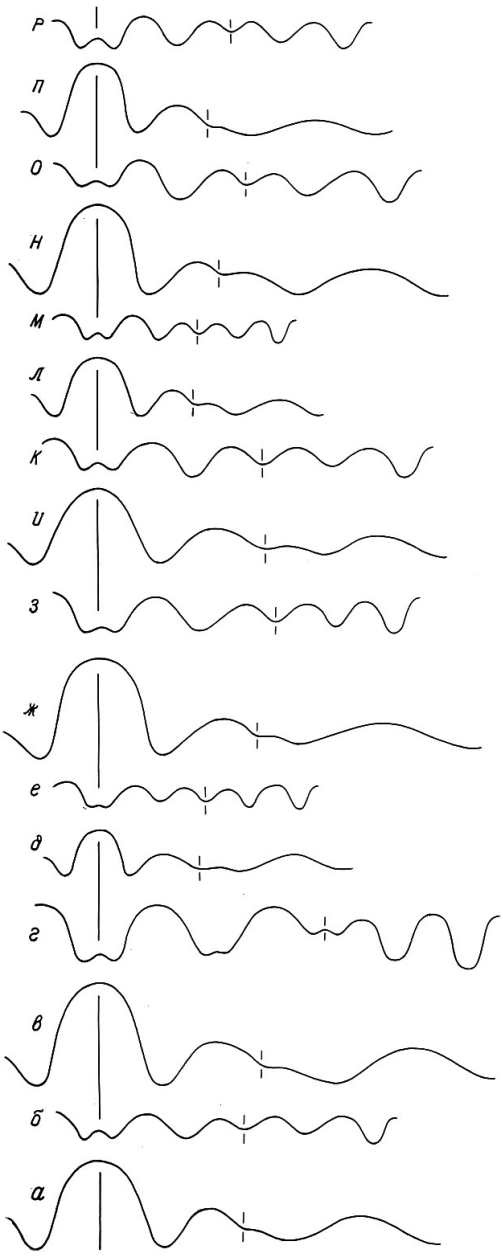


Рис. 31. Просутуры и примасутуры среднеюрско-раннемеловых перисфинктин. а, б - Parkinsonia densicostata Quenst.; экз. № Д-14/1. Дагестан, с. Голотль, верхний байос; в, г - Macrocephalites sp. juv.; экз. № 31/1; Северный Кавказ, р. Ардон, нижний келловей. д, е –Stephanoceras sp.; экз. № 589; верхний байос; ж, з - Erymnoceras doliforme Roman; экз. № 20/56-1; Северный Кавказ, р. Черек Балкарский, средний келловей; и, к – Epivirgatites nikitini Mich.; экз. № 4 (11/4); Русская платформа, р. Волга, пос. Кашпир, средневолжский подъярус; л, м – Pseudohaploceras douvillei Fallot, экз. № 8 (107/32). Дагестан, с. Цудахар, нижний апт; н, о - Pseudosilesites seranoniformis Eg.; экз. № 8 (404/9); Западный Кавказ, р. Вулан, клансей; п, р – Leymeriella tera Sav.; экз. № 1309/1; Западный Копет-Даг, ущелье Чалсу, нижний альб.

У всех изученных позднеюрско-раннемеловых аммонитов дорсальное седло сравнительно широкое и низкое и ограничено от интернилатеральной лопасти пологими боковыми сторонами. В результате мелких размеров умбиликальной лопасти, седло U/I в большинстве случаев очень низкое, узкое, асимметричное и по сравнению с остальными седлами просутуры значительно слабее выражено.

П р и м а с у т у р а, в отличие от просутуры, гофрирована более сильно, поскольку на вентральной и дорсальной сторонах появляются дополнительные

прикрепительные органы в виде лопастей. По этой же причине отдельные участки муральной части заднего конца тела, соответствующие седлам, уже не вытягиваются адорально так сильно и в результате все элементы примасутуры примерно одинаковых размеров и конфигурации.

Для аптских аммоноидей в настоящее время известны примасутуры следующих типов: 1) пятилопастная (VLUID); 2) пятилопастная (VLUID) с последующей редукцией умбиликальной лопасти U; 3) шестилопастная (VLU_1U_1ID) с последующей редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти. Для позднеюрских и меловых аммоноидей, помимо отмеченных, характерны также 4) шестилопастная ($VLUI_1I_1D$) и 5) четырехлопастная (VLID) примасутуры. Разделяя мнение И.А. Михайловой (1978а, 1983), считаем, что пятилопастная примасутура является основной не только для меловых, но и для юрских аммоноидей, а остальные типы - его производными.

Пятилопастная примасутура характерна для представителей Phylloceratida (рис. 28), Perisphinctina (рис. 31) и Haploceratina. Пятый элемент - умбиликальная лопасть (U) - появляется еще у раннетриасовых Arcestidae в результате ускоренного развития (Schindewolf, 1968; Захаров, l978). Этот тип примасутуры, как и остальные, развивается на базе трехлопастной просутуры (LUI).

Особый тип примасутуры - пятилопастная с последующей редукцией умбиликальной лопасти - установлен И.А. Михайловой (1976а-г) для Parahoplitoidea, Dashayesitoidea и Douvilleiceratoidea. Этот тип был описан также у представителей Ancyloceratoidea (Богданова, Михайлова, 1975; Какабадзе, и др., 1978), Scaphitoidea (Михайлова, Терехова, 1982) и Turrilitoidea (Шарикадзе, 1986), что подтвердилось позже нашими совместными исследованиями (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1983; Кванталиани и др., 1986; Друщиц и др., 1982; Wiedmann et al., 1990, см. также рис. 29, 30). Однако пятилопастная примасутура с последующей редукцией умбиликальной лопасти развивается не на базе двух, а трехлопастной просутуры.

Четырехлопастная примасутура установлена у позднемеловых Turrilitoidea (Smith, 1901; Wiedmann, 1963; Атабекян, Михайлова, 1976). По И.А. Михайловой (1978а, 1983) такой тип примасутуры появляется у меловых аммонитов позднее, чем два предыдущих типа, и, возможно, у наиболее ранних туррилитацей можно ожидать примасутуру переходного типа. По нашему мнению, наличие четырехлопастной примасутуры, как особого типа у меловых аммоноидей, вызывает определенное сомнение. Дело в том, что существование такого типа примасутуры обнаружено у нескольких видов, да и то по единичным экземплярам. Возможно, четырехлопастная примасутура является своеобразной модификацией примасутуры второго типа, когда редукция умбиликальной лопасти постепенно смещается на белее ранние линии и в некоторых случаях достигает примасутуры. Подтверждением этому может служить наличие у некоторых Parahoplites (Михайлова, 1976а) и Deshayesites четырехлопастной примасутуры. Интересно заметить, что по сравнению с другими известными Ancyloceratina, у представителей этих

родов происходит ранняя редукция лопасти U. Тем не менее выделение такого типа примасутуры у меловых аммоноидей в настоящее время можно считать оправданным.

Существование шестилопастной примасутуры впервые было установлено О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1968) на примере позднемеловых тетрагонитов и подтверждено последующими исследованиями И.А. Михайловой (1977, 1978а, 1979а, 1983) и В.С.Кривошапкиной (1976, 1978). Однако в отличие от О. Шиндевольфа и В.С. Кривошапкиной, И.А. Михайлова подметила одну интересную деталь. У большинства изученных ею позднемеловых Tetragonitoidea, в конце первого оборота, происходит редукция шестого элемента - лопасти U^2 (U_1 по нашей индексации). Редукция не наблюдается лишь у Saghalinites cala Forb., что вызывает у нас определенное сомнение. У данного вида в конце первого оборота, скорее всего, происходит редукция лопасти U^2 , а в середине второго оборота на седле U^1/I (U_1/I - по нашей индексации) зарождается новая лопасть (Михайлова, 1977). Аналогичный тип примасутуры обнаружен нами у аптских тетрагонитид (Шарикадзе, 1984а) и литоцератид (рис. 29). Изучение берриасских и барремских литоцератид показало, что у них примасутура состоит из пяти лопастей (рис. 29б). Можно констатировать, что двураздельность умбиликальной лопасти и формирование шестилопастной примасутуры у представителей Lytoceratida намечается, очевидно, с аптского века. Сходный тип примасутуры подмечен нами и у некоторых представителей аптского Sanmartinoceras и келловейских Cardioceratoidea - у Macrocephalites (рис. 31г) и Cadoceras. Вместе с тем, другие представители отмеченных родов имеют пятилопастную примасутуру.

У всех перечисленных аммонитов в конце первого оборота происходит редукция внутренней ветви умбиликальной лопасти. Такой тип примасутуры нами и именуется как шестилопастная примасутура с последующей редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти.

По данным И.А. Михайловой, у некоторых позднемеловых Placenticeratidae, например, у Beschtubeites beschtubensis Iljin (Михайлова, 1983, рис. 106) и Turkmenites gaurdakensis Lupp. (Михайлова, 1978а, рис. 1м), примасутура состоит из шести лопастей. Шестой элемент появляется в результате деления интернилатеральной лопасти. Кроме того, судя по рисункам лопастных линий Schloenbachia varians Sow. (Михайлова, 1983, рис. 102) и Karamaites grossouvrei Semen. (Михайлова, 1983, рис. 105), двураздельность интернилатеральной лопасти на третьей линии выражена так отчетливо, что она, по всей вероятности, происходит уже в примасутуре. К сожалению, на упомянутых рисунках примасутура не изображена.

Приведенные примеры убеждают нас в наличии особого типа примасутуры - шестилопастной (без редукций). Такой тип в настоящее время устанавливается лишь для некоторых представителей Placenticeratidae. Другие же плацентицератиды характеризуются пятилопастной примасутурой. Шестой элемент у них появляется несколько позже.

При сравнении третьего и четвертого типов примасутур можно обнаружить, что общими для них являются: наличие шести лопастей; новый элемент появляется не в результате расчленения седла, как это наблюдается в филогенезе предков, а путем деления лопастей; вновь образующиеся ветви лопастей U и I не обособлены. Вместе с тем, между указанными типами просутур существуют принципиальные различия. Шестой элемент у третьего типа образуется в результате расчленения умбиликальной лопасти, а у четвертого типа - вследствие деления интернилатеральной лопасти. Руководствуясь этим обстоятельством, шестилопастную примасутуру с редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти называем примасутурой "типа U", а шестилопастную (без редукции) - примасутурой "типа I". В первом случае происходит редукция шестого элемента, а во втором обе ветви развиваются самостоятельно. Кроме того, появление шестого элемента у примасутуры типа U нельзя объяснить ускорением развития, как это трактуется И.А. Михайловой, так как внутренняя ветвь умбиликальной лопасти бесследно исчезает и в онтогенезе усложнение лопастной линии происходит не в результате расчленения умбиликальной, а интернилатеральной лопасти. У просутуры же типа I деление интернилатеральной лопасти происходит в результате ускорения развития, что хорошо прослеживается в филогенезе Desmoceratoidea и Hoplitoidea.

Одной из основных проблем в изучении про- и примасутур является вопрос о взаимоотношениях этих структур. В своих ранних работах О. Шиндевольф (Schindewolf, 1928, 1929) выдвинул и впоследствии развил идею о независимом развитии просутуры и примасутуры. В последней своей крупной работе, посвященной исследованию истории происхождения аммонитов, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1961-68) приводит аргументы в пользу радикального различия и независимого развития просутуры и примасутуры. Основные положения О. Шиндевольфа сводятся к следующему. 1. Между просутурой и примасутурой не существует никаких переходов и точек соприкосновения. Филогенетическое развитие просутуры характеризуется возрастающей выпуклостью вентрального и дорсального седел. 2. В филогенезе просутура превращается из однолопастной в трехлопастную. Дополнительные лопасти I и U (U_1 и U_2 по Шиндевольфу), по сравнению с "вентральной" последовательностью образования U_1 и U_2, в примасутуре образуются в отклоняющейся "дорсальной" последовательности. 3. Не существует закономерной связи между отдельными типами просутур и примасутур. Следовательно, не существует никаких закономерностей в отношении числа лопастей просутуры и примасутуры, образующихся, с одной стороны, между вентральной и дорсальной лопастями примасутуры, а с другой стороны, между вентральным и дорсальным седлами просутуры. Примасутура, по сравнению с просутурой, может иметь одинаковое или различное число боковых лопастей. 4. Форма обеих линий также оказывается иногда совершенно различной. 5. От этих резких противоположностей между просутурой и примасутурой радикальным образом отличается развитие лопастных линий, онтогенетически

следующих за примасутурой. Непрерывное формирование и увеличение числа лопастей происходит небольшими, отчетливо прослеживающимися отдельными шагами без больших скачков и пересечений. О. Шиндевольф приходит к заключению, что просутура и примасутура аммонитов представляют собою различные и морфогенетически не связанные друг с другом образования. Просутура не является базой, на которой происходит образование примасутуры. Только примасутура представляет собой полноценную лопастную линию аммонитов.

Эта точка зрения О. Шиндевольфа была встречена справедливой критикой со стороны В.В. Друщица (1956), Ю.Н. Попова (1964) и И.А. Михайловой (1978а, 1983). В частности было показано, что примасутура наследует лопасти просутуры, строение второй линии полностью зависит от первой и при изменениях просутуры наступает изменения в примасутуре. Выявление своеобразного типа пятилопастной примасутуры с последующей редукцией умбиликальной лопасти, по мнению И.А. Михайловой, является еще одним подтверждением ошибочности положения О. Шиндевольфа. В Deshayesitoidea, Douvilleiceratoidea и Parahoplitoidea лопасть U бесследно исчезает, при этом сохраняется полная преемственность между просутурой, примасутурой и последующими лопастными линиями. Это обстоятельство не оставляет места для использования понятий об ортохронном и гетерохронном развитии лопастной линии, предложенных О. Шиндевольфом для юрских аммоноидей и впоследствии распространенных на Parahoplitoidea и Deshayesitoidea (Михайлова, 1983).

Аргументация О. Шиндевольфа о независимом развитии просутуры и примасутуры не состоятельна и вот почему.

1. Между просутурой и примасутурой существуют переходы и точки соприкосновения как в прямом, так и в переносном смысле. Примером могут служить случаи, когда примасутура "верхом сидит" на просутуре (рис. 32-37). Среди аптских аммоноидей такое взаимоотношение между первой и второй линиями всегда наблюдается у филлоцератид и довольно часто встречается у Acanthohoplitoidea и Douvilleiceratoidea. Среди келловейских аммонитов подобная картина замечена у Cadoceras и Macrocephalites. Случаи соприкосновения примасутуры с просутурой часто наблюдаются у триасовых аммоноидей (Шевырев, 1968, 1986; Захаров, 1978). На приведенных нами зарисовках (рис. 32-37) хорошо видно, что примасутура соприкасается с просутурой на дорсальной стороне и в припупковой части. Это происходит, скорее всего, в результате незначительного перемещения заднего конца тела в первой постэмбриональной фазе развития. В начальной стадии перемещения внутрикамерная жидкость сначала проникает между просептой и задним концом тела в вентральной части. По мере поступления жидкости происходит дефляция заднего конца тела сперва в вентральной части, а затем распространяется на боковые стороны. В это время в области пупка, а также на дорсальной стороне мягкое тело все еще примыкает к просепте. По мере нагнетания жидкости, привентральная часть заднего конца мягкого тела аммонителлы постепенно перемещается адорально. Позже в местах

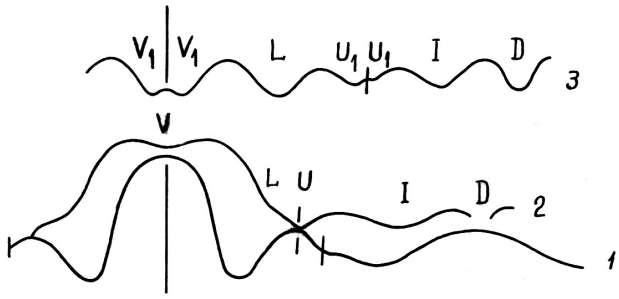


Рис. 32. Macrocephalites sp. juv.; экз. № 91/59. Северный Кавказ, р. Черек Безингиийский, нижний келловей.

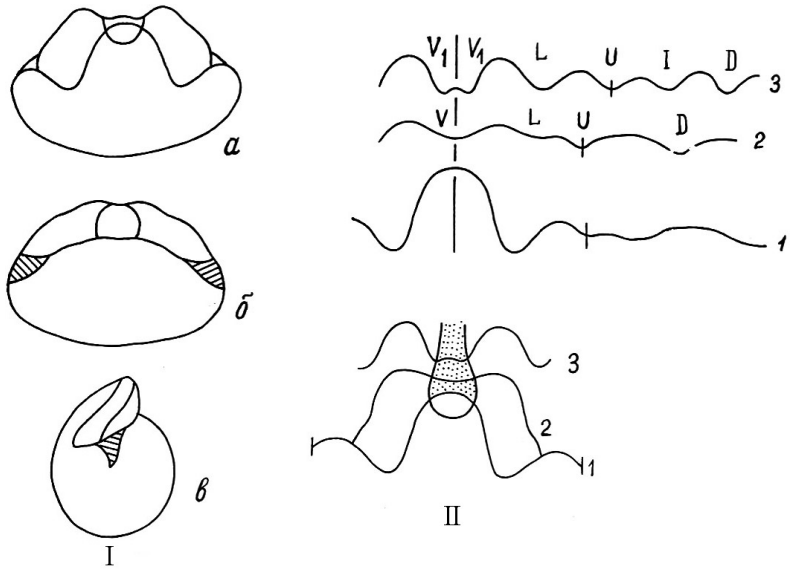


Рис. 33. Cadoceras sp. juv.; I - протоконх; экз. № 1001/4; II - первые три лопастные линии; экз. №1001/5. Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей.

вентрального и дорсального седел формируются прикрепительные органы - лопасти. При этом седла примасутуры - V/L и I/D формируются соответственно из склонов вентрального и дорсального седел просутуры. Латеральная лопасть в ряде случаев сильно уменьшается в размерах и деформируется (рис. 32-35). Приумбиликальная часть мягкого тела, не отделяясь от просепты, "скользит" по ее поверхности и по мере натяжения задней части мягкого тела, перемещается к вершине седла L/I просутуры (рис. 32-37). В области шва хорошо фиксируется мелкая и остроконечная умбиликальная лопасть, с помощью которой тело было прикреплено к просепте. Интересная картина наблюдается у Cadoceras sp. juv. (рис. 33) и C. elatmae Nik. (рис. 34). У первого вида в результате прочного прикрепления к просепте и сильного натяжения заднего конца тела, латеральная лопасть примасутуры уменьшается до крохотных размеров, а интернилатераль-

ная - редуцируется (временно). У второго вида, по этой же причине редуцируется латеральная лопасть. В результате у обеих форм примасутура состоит из четырех лопастей, у первого из VLUD, а у второго - VUID. При этом вентральная лопасть очень широкая, неглубокая и нерасчлененная. Необходимо заметить, что, когда у Cadoceras и Macrocephalites примасутура соприкасается с просутурой, вторая лопастная линия состоит из четырех или пяти лопастей, а третья линия в подавляющем большинстве случаев шестилопастная (очень редко пятилопастная). Подобная картина наблюдается у аптских филлоцератид (Шарикадзе, 1984б,в). У них примасутура пятилопастная, а третья линия в большинстве случаев состоит из шести лопастей (рис. 36). У перечисленных аммонитов, имеющих шестилопастную третью линию, примерно в середине первого оборота внутренняя ветвь умбиликальной лопасти редуцируется и линия становится пятилопастной.

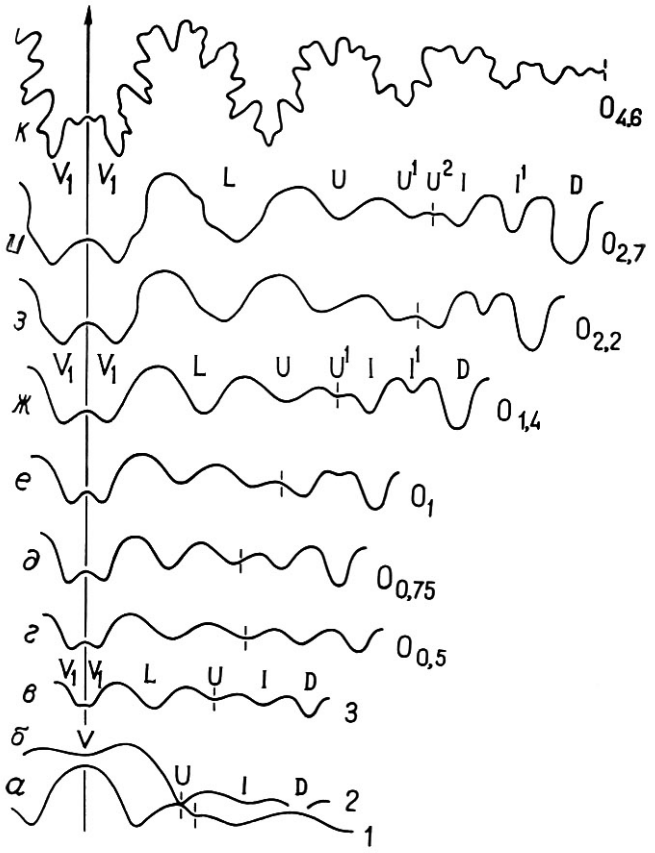


Рис. 34. Изменение лопастной линии в онтогенезе Cadoceras elatmae Nik.; экз. № Е/5. Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей.

Из вышесказанного следует, что степень гофрировки просепты и последующих септ определяется величиной внутрикамерного гидростатического давления и числом "опорных точек прикрепления" - лопастей. В начальной фазе постэмбрионального развития первое передвижение мягкого тела в раковине, оче-

видно, было для животного довольно сложным процессом, так как в это время происходила перестройка заднего конца тела. Из сегментов септального эпителия, которые соответствуют вентральному и дорсальному седлам, формировались прикрепительные органы - соответствующе лопасти. Мягкое тело, очевидно, наиболее прочно было прикреплено к стенке раковины с помощью умбиликальной лопасти. В тех случаях, когда примасутура соприкасается с просутурой, картина гофрировки последней искажается. Такая примасутура, скорее всего, является переходной между просутурой и третьей лопастной линией. Анализ подобных случаев позволяет установить преемственность элементов при переходе от просутуры к примасутуре. Все лопасти просутуры наследуются примасутурой.

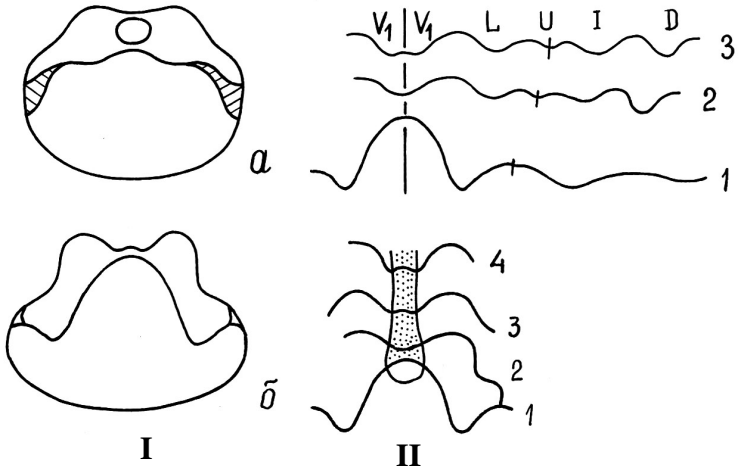


Рис. 35. Acanthohoplites sp. juv.; экз. № 8 (103/63); I - протоконх; II - первые три-четыре лопастные линии. Дагестан, с. Акуша, клансей.

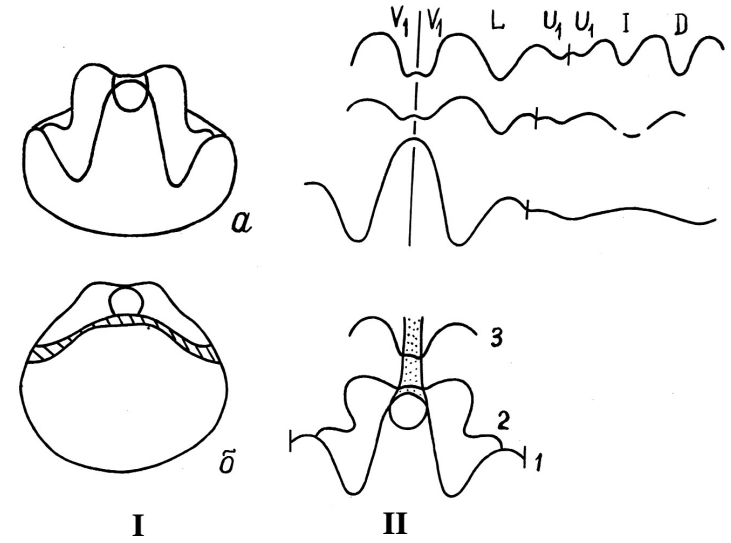


Рис. 36. Phyllopachyceras sp. juv.; экз. № 8 (403/122); I - протоконх; II - первые три лопастные линии. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

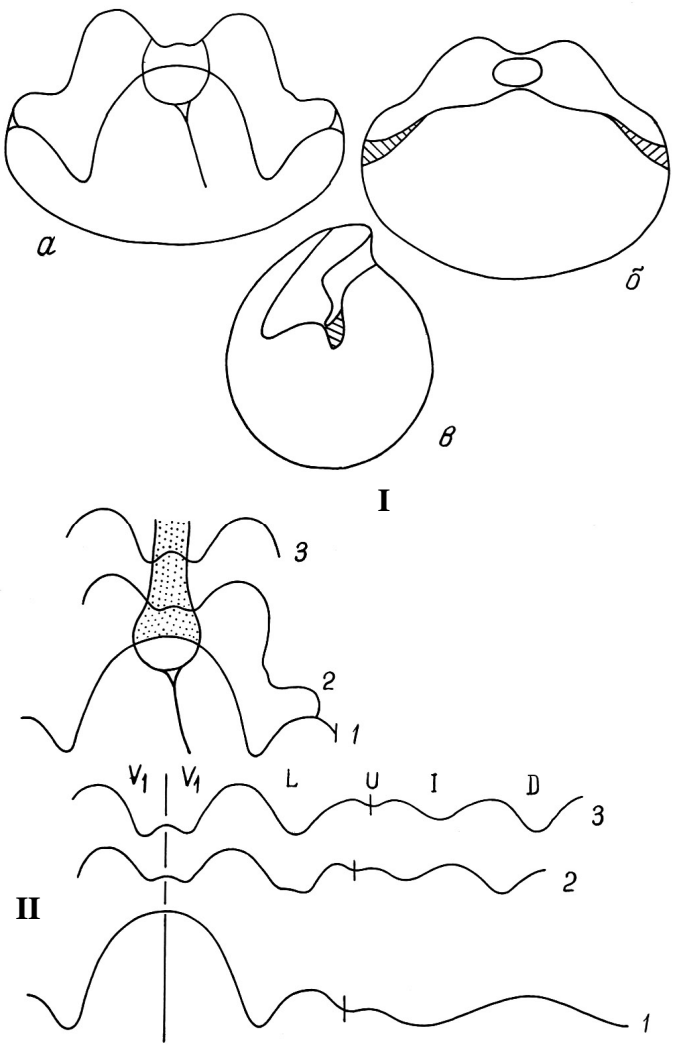


Рис. 37. Epicheloniceras sp. juv.; экз. № 101/440; I - протоконх; II - первые три лопастные линии. Дагестан, с. Хаджалмахи, средний апт.

Отсутствие в просутуре вентральной и дорсальной лопастей вовсе не означает, что они филогенетически более молодые образования. Как было показано выше, это обстоятельство определено строением протоконха, расположением и размерами цекума. Цекум в приустьевой части протоконха, фактически, занимает все пространство в плоскости симметрии, что препятствует закреплению задней части мягкого тела и соответственно формированию лопастей в этой области.

По нашему мнению, возрастание выпуклости вентрального и дорсального седел в филогенезе аммоноидей, скорее всего, говорит об участии просутуры в историческом процессе усложнения лопастной линии. Возрастание выпуклости седел просутуры является результатом повышения внутрикамерного гидростатического давления в филогенезе. Как уже отмечалось, среди позднеюрско-ренне-

меловых аммоноидей наиболее гофрированной просутурой характеризуются те аммониты, которые имеют сложно рассеченную лопастную линию.

2. Нельзя не согласиться с О. Шиндевольфом и И.А. Михайловой в том, что к вопросу филогении просутуры следует подходить осторожно. Просутура, как и в целом просепта - образование эмбриональное и невозможно проследить ее онтогенетическое развитие. Просутура всегда наблюдается в виде отдельной линии, без каких-либо предшествующих образований. Однако в филогенезе аммоноидей, особенно внутри какого-нибудь крупного таксона, хорошо прослеживается развитие просутуры, ведущее к усложнению ее гофрировки. С интерпретацией О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1929, 1968) "филогенеза" просутуры частично можно согласиться. Действительно, лопасть I (U_1 - по Шиндевольфу, 1968, рис. 455e) образуется за шовной линией, на внутренней стороне просутуры, на склоне дорсального седла. Исходя из его первичного местоположения, она является истинно интернилатеральной лопастью и должна обозначаться символом I. Вместе с тем, по мнению О. Шиндевольфа, лопасть U_2 (U - по нашей индексации) образуется также с "дорсальной последовательностью" - за шовной линией, на склоне дорсального седла (Schindewolf, 1968, рис. 455e).

Как известно, триасовые аммоноидеи имеют двухлопастную просутуру - LI (Руженцев, 1960; Шевырев, 1968, 1986; Wiedmann, 1974; Захаров, 1978; Ермакова, 1981; Дагис, Ермакова, 1981; Алексеев и др. 1984 и др.). Седло L/I располагается на шовной линии. Изучение юрских и меловых аммоноидей, а также анализ литературных данных показали, что третья лопасть в просутуре образуется не на дорсальной стороне, а в области шва, на седле L/I. Она самая мелкая среди других лопастей просутуры и как вновь образованная структура - самая неустойчивая. В данном случае ускорение в развитии лопастной линии затрагивает уже и просутуру. Появившаяся впервые у триасовых аммонитов (Arcestidae) лопасть U в примасутуре располагается в области шва, на седле L/I. У юрских и меловых аммоноидей она зарождается уже в просутуре на шовной линии и тоже на седле L/I. Это обстоятельство еще раз подчеркивает преемственность элементов просутуры и примасутуры. Таким образом, по нашему мнению, О. Шиндевольфом неправильно интерпретируется способ формирования умбиликальной лопасти просутуры у юрско-меловых аммоноидей. Лопасти I и U образуются в той же последовательности, что и в примасутуре.

3. Как было показано выше, подавляющее большинство юрско-меловых аммоноидей имеют трехлопастную просутуру и пятилопастную примасутуру. Мнение о том, что число лопастей примасутуры равно числу лопастей просутуры плюс два, соответствует действительности для юрско-меловых аммоноидей. Такая закономерность приемлема, очевидно, и для триасовых цератитов. Утверждение О. Шиндевольфа, что примасутура может иметь такое же, большее или меньшее число боковых лопастей, базируется на интерпретации сопоставления элементов просутуры и примасутуры некоторых палеозойских и мезозойских аммоноидей (Schindewolf, 1968, рис. 455-459). Достоверность зарисовки прима-

сутур Sudeticeras splendens, Schlotheimia angulata и Lecanites glaucum у нас вызывает сомнение. Случаи уменьшения числа боковых лопастей в примасутуре при изучении юрско-меловых аммоноидей нами не были замечены и, как справедливо заключает И.А. Михайлова (1983), представляется маловероятным.

Сравнительно редкие случаи, когда некоторые позднемеловые аммониты имеют шестилопастную примасутуру (I тип примасутуры), т.е. когда примасутура имеет большее, чем просутура число боковых лопастей, можно объяснить ускорением развития. В этом случае закладка новых элементов лопастной линии по времени постепенно отодвигается на все более ранние стадии развития, вплоть до примасутуры. Примером может послужить образование шестого элемента в примасутуре у позднемеловых Placenticeratidae. Вместе с тем, этот процесс еще не затрагивает просутуру. Что же касается возникновения шестого элемента в области шва в примасутуре у некоторых юрско-меловых аммонитов (U тип просутуры), то, как это уже было сказано, объясняется другими причинами, не имеющими ничего общего с процессами ускорения развития и не обусловлены наследственностью.

4. Для подтверждения тезиса, что форма обеих линий оказывается иногда совершенно различной, О. Шиндевольф ссылается на просутуру и примасутуру Sudeticeras splendens Bis. (Schindewolf, 1967, рис. 457). Действительно, судя по рисунку, в просутуре просматривается седло в том месте, где в примасутуре находится лопасть и наоборот. По нашему мнению, здесь мы имеем дело не только с редким, но и единственным случаем. О том же, что на месте вентральной и дорсальной лопастей в просутуре имеются седла, уже говорилось. И, наконец, к сожалению, приходится еще раз выразить сомнение в правильности зарисовок начальных линий, представленных не только на рис. 457, но и на рис. 458 и 459.

5. Говоря о просутуре, нельзя забывать, что она, как и просепта, сформирована септальным эпителием на эмбриональной стадии развития, т.е. той частью заднего конца тела, которая секретировала последующие септы. В силу этого, определенный тип просутуры характеризуется большим консерватизмом. Всякие крупные изменения, происходящие на поздних стадиях онтогенеза лопастной линии, в результате ускорения развития, сравнительно легко "прокладывали путь" к начальным линиям вплоть до примасутуры. При этом лишь наиболее существенные и длительные процессы изменения затрагивали просутуру. Так как просутура является первой линией, то всякие изменения в ее строении оставляют эффект скачкообразности. Можно констатировать, что в про- и примасутуре "аккумулированы" основные этапы развития лопастной линии аммоноидей. Что же касается различий, наблюдаемых в развитии про- и примасутуры, то они обусловлены, как уже отмечалось, формой эмбриональной раковины и строением протоконха.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Аптские и, очевидно, все позднеюрские и меловые аммоноидей характеризуются трехлопастной просутурой - LUI. По соотношению В/Ш можно

выделить три типа просутуры: I) низкоседельные (В/Ш<0,9); 2) с седлами средней высоты (В/Ш=0,9-1,1) и 3) высокоседельные (В/Ш >1,1). Низкоседельной просутурой характеризуются аммониты со слабо дифференцированными лопастными линиями, высокоседельную примасутуру имеют аммониты со сложно рассеченной линией. Аммониты, имеющие второй тип просутуры, характеризуются невысокой (средней) дифференциацией лопастной линии. Лопасти просутуры и посдедующих линий выполняли основную прикрепительную функцию.

2. Все изученные позднеюрские и меловые аммоноидей характеризуются примасутурой следующих типов: 1) пятилопастной - VLUID, 2) пятилопастной – VLUID с последующей редукцией умбиликальной лопасти U, 3) шестилопастной - VLU_1U_1ID с последующей редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти (тип U); 4) шестилопастной - $VLUI_1I_1D$ (тип I) и 5) четырехлопастной – VLID. Аптские аммоноидей характеризуются примасутурой первых четырех типов. Пятилопастная примасутура является основным, а остальные ее производными. Четырехлопастная примасутура, очевидно, представляет собой своеобразную модификацию примасутуры второго типа. Этот тип характеризует гетероморфные аммониты и их мономорфные потомки. Двураздельность умбиликальной лопасти и формирование шестилопастной примасутуры с последующей редукцией внутренней ветви у представителей Lytoceratida намечается, скорее всего, с аптского века. Шестилопастную примасутуру имеют некоторые представители позднемеловых плацентицератид. Увеличение числа лопастей в про- и примасутуре - результат ускоренного развития. Исключение составляют примасутуры четвертого и пятого типов.

3. Между просутурой и примасутурой наблюдаются переходы и точки соприкосновения в тех случаях, когда вторая "верхом сидит" на первой. В таком положении в примасутуре основную прикрепительную функцию выполняет умбиликальная лопасть; латеральная и интернилатеральная лопасти иногда редуцируются до полного исчезновения. В результате примасутура состоит из четырех или пяти лопастей.

4. Все лопасти просутуры наследуются примасутурой. Отсутствие лопастей в просутуре в вентро-дорсальной плоскости обусловлено, главным образом, формой эмбриональной раковины и строением протоконха.

5. В филогенезе просутуры лопасти U и I закладываются в той же последовательности, что и в примасутуре. В подавляющем большинстве случаев лопасти про- и примасутуры формируются в результате ускоренного развития.

6. Просутура является базой, на которой развивается примасутура. Связь просутуры с примасутурой и с последующими линиями определяется, главным образом тем, что лопасти просутуры прослеживаются в онто-филогенезе лопастной линии аммоноидей.

ГЛАВА VII. ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ФОРМЫ ОБОРОТОВ РАКОВИНЫ И ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ

Постановка вопроса в таком плане подразумевает показать в первую очередь ту роль, которую играет форма раковины в морфогенезе лопастной линии на примере аптских аммоноидей. Взаимоотношение формы оборотов раковины и лопастной линии аммоноидей в той или иной степени рассматривается в работах Г. Штейнмана (Steinmann, Döderlein, 1890), Ф. Нётлинга (Noetling, 1906), Е. Пфаффа (Pfaff, 1911), К. Динера (Diener, 1915), Л. Спэта (Spath, 1919), А.А. Чернова (1922, 1961), Т.А. Ломинадзе (1967), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1968), И.А. Михайловой (1972, 1973, 1976а-г; 1978а, 1979б, 1983 и др.), В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1976), А.А. Атабекяна и И.А. Михайловой (1976), Г. Вестермана (Westermann, 1975), У. Байера (Bayer, 1977) и других исследователей.

Те данные, которые накопились в результате морфогенетического изучения раковин аммонитов, указывают, по мнению подавляющего большинства исследователей, на влияние формы оборотов на развитие лопастной линии. В настоящей главе работы излагаются некоторые закономерности, выявленные в результате изучения общей формы раковины, поперечного сечения оборотов и развития лопастной линии в онтогенезе. Будет также затронут вопрос о взаимоотношении скульптуры и лопастной линии. Забегая вперед, замечу, что форма раковины и поперечного сечения оборотов играют большую роль в становлении и развитии отдельных лопастей и в выявлении гомологичных и аналогичных элементов лопастной линии.

По мнению Г. Штейнмана (Steinmann, Döderlein, 1890), появление многочисленных наружных и внутренних вспомогательных лопастей обусловлено увеличением высоты поперечного сечения оборота раковины.

По данным Е. Пфаффа (Pfaff, 1911) и Л. Спэта (Spath, 1919), изменение формы поперечного сечения оборота сильно влияет на развитие лопастной линии.

А.А. Чернов (1922) заключает, что развитие лопастной линии находится в тесной зависимости от формы раковины. Новые элементы возникают в местах наибольшей кривизны раковины, чаще всего в области умбиликального шва и вентрального края. При интенсивном росте первой области, у форм с инволютной и очень плоской раковиной, формируется большое количество дополнительных лопастей и седел, а при усиленном росте вентрального края также образуются многочисленные адвентивные элементы.

По мнению К. Динера (Diener, 1915), адвентивные лопасти формируются преимущественно у аммонитов с дисковидной раковиной и высокими оборотами; редкое исключение составляют аммониты, снабженные эволютными или шаровидными раковинами.

По Т.А. Ломинадзе (1967) ширина седел и лопастей изменяется в зависимости от инволютности раковины и высоты оборота. У макроцефалитид с узким пупком линия имеет широкие элементы, а у форм с широким пупком -

узкие. При этом у изученных аммонитов, в отличие от представителей других семейств, при увеличении высоты оборота число лопастей и седел остается постоянным.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) считает, что хотя в многочисленных случаях раковины с высокими оборотами действительно имеют больше лопастей по сравнению с видами низкими эволютными оборотами, тем не менее среди мезозойских аммоноидей существуют формы с высоким устьем, но с незначительным числом лопастей. Равным образом далеко не всегда соответствует действительности и то распространенное мнение, что дифференциация скульптуры и лопастной линии находятся в обратной пропорции. По заключению О. Шиндевольфа, форма раковины иногда влияет на число лопастей, однако для лопастной линии решающее значение имеет только характер ее дифференциации, а не количество лопастей. Совершенно очевидно, что число лопастей не зависит от формы раковины и оборотов. Типичные пути формирования лопастной линии совершенно автономны и не зависят от внешних влияний. Развитие лопастной линии не связано с другими свойствами раковины.

Как мы увидим дальше, выводы О. Шиндевольфа применительно к аптским аммоноидеям не всегда соответствуют действительности.

По данным Г. Вестермана (Westermann, 1975), степень гофрировки септ и лопастной линии связана с формой оборота раковины и спирали, особенно с высотой оборота, ее шириной и инволютностью, а также с положением сифона.

Ф. Нётлинг (Noetling, 1906) придерживался совершенно противоположной точки зрения. По его мнению, именно развитие лопастной линии и является тем фактором, который определяет форму раковины. В качестве примера он приводит позднемеловой род Indoceras, у которого раковина якобы становится инволютой вследствие сложной дифференциации лопастной линии на внутренней стороне оборота.

В.В. Друщиц и И.А. Михайлова (1976), изучившие морфогенез лопастной линии аптского Jauberticeras jaubertianum d'Orb., отмечают, что существенной особенностью этого вида является строение пупковой лопасти (латеральной лопасти по нашей классификации). Эта лопасть располагается на килеватом перегибе боковой стороны, с чем и связано ее гипертрофированное развитие, конвергентно повторяющей облик провисающей сутуральной лопасти.

В работе А.А. Атабекяна и И.А. Михайловой (1976) об особенностях развития туррилитид, приводится морфогенез сеноманского Hypoturrilites gravesianus d'Orb. Этот вид характеризуется башенковидной раковиной. Своеобразие строения раковины находит свое отражение в развитии лопастной линии, что в первую очередь выражается в ее асимметричности. Асимметрия начинается уже со второй линии. Позже она отражается во всех седлах и лопастях, включая вентральную. Следует заметить, что асимметричное строение лопастной линии наблюдается также у Colchidites aff. shaoriensis Djan. (Товбина, 1965), который на ранних стадиях развития имеет геликоидальную раковину.

Согласно предложенной У. Байером (Bayer, 1977) т.н. мембранной теории, давление на мембрану, ее растяжение и форма поперечного сечения раковины определяют развитие перегородки и в конечном счете - лопастной линии.

В своих многочисленных работах И.А. Михайлова (1972, 1973, 1976а-в; 1978а, 1979б, 1983) неоднократно коснулась вопроса взаимоотношения формы оборота раковины с лопастной линией. На основании анализа большого палеонтологического материала, она приходит к заключению, что общая форма раковины и поперечного сечения оборотов, а также размеры протоконха оказывают влияние на развитие лопастной линии аммонитов. Характерная связь между указанными структурами ею выявлена почти во всех крупных группах меловых аммоноидей.

Наличие двух типов примасутуры - пятилопастной с последующей редукцией умбиликальной лопасти и четырехлопастной обусловлено, по мнению И.А. Михайловой, переходом от мономорфной раковины к гетероморфной и соответственно изменением формы поперечного сечения оборотов от полулунного до округлого или овального. У представителей Desmoceratoidea непосредственная взаимосвязь между изменением формы поперечного сечения и лопастной линией отсутствует. Причину этого она видит в том, что форма поперечного сечения изменяется в онтогенезе наиболее резко после формирования основных элементов лопастной линии. Со своей стороны заметим, что приобретенный способ расчленения лопастной линии в онтогенезе постепенно отодвигается на все более ранние стадии филогенеза. Сформировавшаяся модель развития лопастной линии здесь уже надежно "защищена" от резких изменений формы оборотов и скульптурных преобразований.

В то же время возникновение шестилопастной примасутуры у позднемеловых Tetragonitoidea И.А. Михайлова связывает с увеличением размеров их протоконхов. В данном случае намечается коррелятивная связь между увеличением поверхности просепты и примасепты и появлением дополнительной складчатости около шва. Однако в других подобных случаях шестой элемент в примасутуре не появляется. Заметим, что увеличение размера эмбриональной раковины в филогенезе может быть и является существенной причиной увеличения элементов в примасутуре, но главную роль, скорее всего, играет форма поперечного сечения первого оборота, степень его инволютности и величина внутрикамерного гидростатического давления. Шестилопастная примасутура имеется и у аптских тетрагонитид и литоцератид. Хотя размеры протоконха и первого оборота у среднеаптских Epicheloniceras и Parahoplites иногда больше, чем у тетрагонитид, тем не менее они характеризуются неустойчивой пятилопастной примасутурой.

И.А. Михайлова считает, что стимулирование перестройки перегородок и лопастной линии вызвано изменением формы раковины. При рассмотрении крупных таксонов напрашивается вывод, что преобразование формы раковины в конечном итоге влечет за собой изменение лопастной линии. Однако, по нашему

мнению, форма раковины аммонитов, рассматриваемая изолированно, не может определить способ изменения лопастной линии в онтогенезе раковины. В пределах таксонов семейственного и надсемейственного рангов существует единый тип онто-филогенеза лопастной линии, независящий от колебания формы оборотов раковины.

И.А. Михайлова затрагивает также вопрос о взаимосвязи лопастной линии и скульптуры. По ее мнению, прочность раковины обеспечивается за счет скульптуры и складчатости перегородок. Если скульптура раковины усиливается, то степень рассеченности лопастной линии, как правило, уменьшается. У одновозрастных гладких или слабоскульптированных форм лопастная линия, напротив, обычно более сложная.

Из вышеизложенного можно заключить, что подавляющее большинство исследователей находят прямые взаимосвязи между формой раковины, поперечным сечением оборотов, скульптурой, с одной стороны и лопастной линией - с другой. Аптские аммониты дают много примеров для подтверждения правдивости этой закономерности.

Известные в апте филлоцератиды - Phyllopachycers, Euphylloceras, Salfeldiella характеризуются сложно рассеченными лопастными линиями с большим количеством элементов. У первого из этих родов обороты вздутые, а у остальных - дискоидальные с высокой степенью инволютности. Лишь Salfeldiella имеет сравнительно менее инволютные обороты и соответственно очень узкий пупок. Поперечное сечение оборотов раковины характеризуется очень узким припупковым участком и заостренным внутренним перегибом. Характер лопастной линии в данном случае находится в тесной зависимости от морфологии раковины, особенно от степени инволютности оборотов. У представителей упомянутых родов первые два оборота полуинволютные, после чего раковина становится инволютной. Вслед за увеличением степени инволютности увеличивается и число лопастей. Так, например, в середине второго оборота лопастная линия состоит из 6-7 лопастей, а через один оборот их число удваивается. Кроме того, у рода Salfeldiella, который характеризуется менее инволютными оборотами, в середине четвертого оборота насчитывается 11 лопастей, а у Euphylloceras и Phyllopachyceras на той же стадии роста их уже 18. Однако было бы ошибкой полностью подчинить характер развития лопастной линии форме раковины. От двух других родов Salfeldiella отличается не только сравнительно меньшим числом лопастей, но и меньшей степенью рассеченности лопастной линии. Это объясняется, скорее всего, наличием более низкого внутрикамерного давления у Salfeldiella, чем у Phyllopachyceras и Euphylloceras. Для более конкретного суждения нет оснований, т.к. в морфогенезе раковины у упомянутых филлоцерасов резкое изменение формы раковины и поперечного сечения оборотов не наблюдается. Хотя подмечена одна интересная деталь. У филлоцератид в морфогенезе лопастной линии новые элементы закладываются в области шва. После редукции внутренней ветви умбиликальной лопасти шестой элемент появляется в конце

первого или в начале второго оборота, у Euphylloceras и Phyllopachyceras - на седле U/I, а у Salfeldiella - на внешнем склоне интернилатеральной лопасти I. Причем в первом случае у шовной линии располагается умбиликальная лопасть, а во втором - седло U/I (рис. 38-40). В обоих случаях новый элемент появляется на внутренней стороне оборота. При уменьшении степени инволютности (у Salfeldiella) место закладки нового элемента отодвигается на внутреннюю сторону. Надо полагать, что в данном случае степень инволютности определяет место закладки новой лопасти.

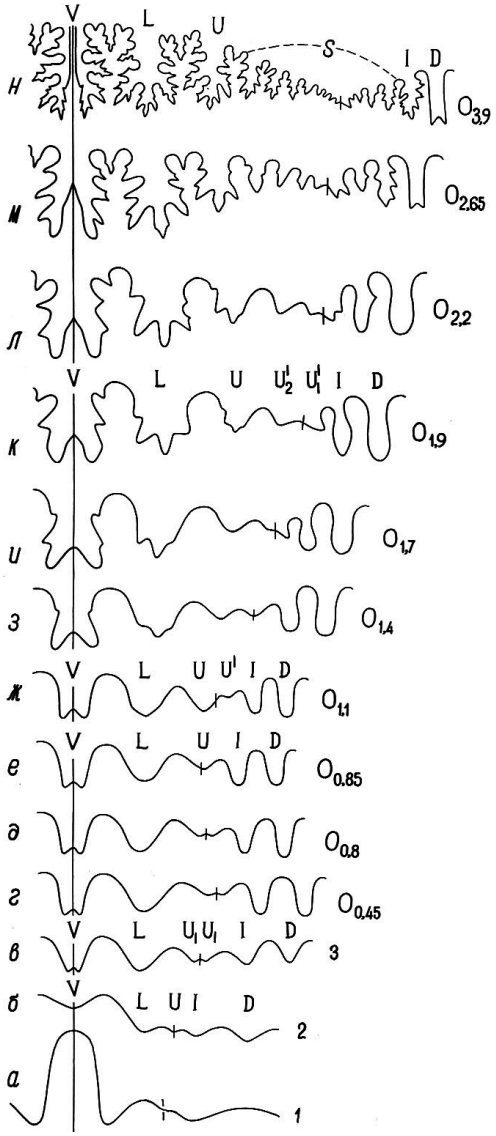


Рис. 38. Изменение лопастной линии в онтогенезе Phyllopachyceras baborense Coq.; экз. № 8 (403/17). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

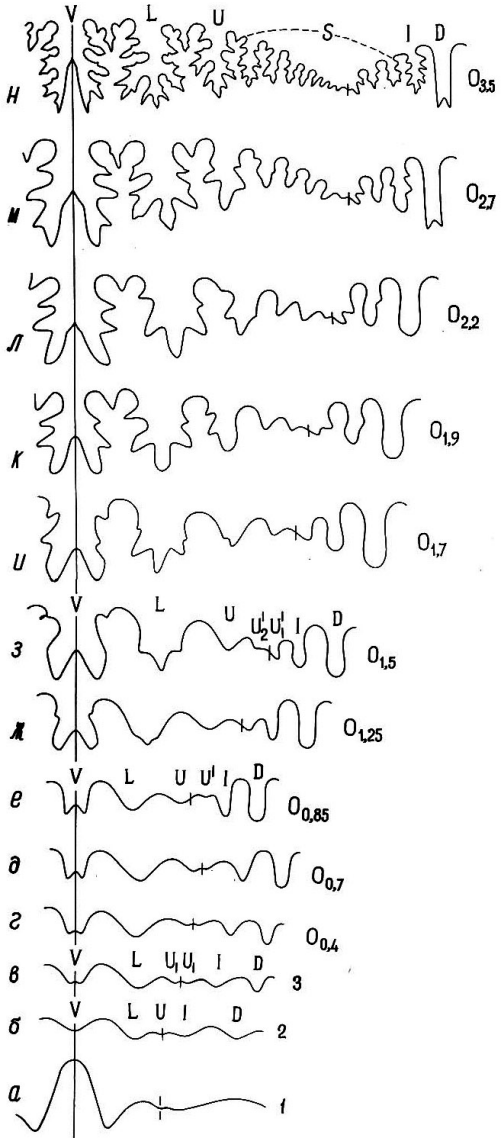


Рис. 39. Изменение лопастной линии в онтогенезе Euphylloceras aptiense Sayn; экз. №8(403/16). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

Представители отряда Lytoceratida, в отличие от Phylloceratida, характеризуются меньшим количеством элементов, что компенсируется высокой степенью рассеченности лопастной линии. Среди литоцератид некоторые группы отличаются друг от друга разными способами развития лопастной линии. Причину следует искать, скорее всего, в изменении формы раковины и поперечного сечения оборотов. Начальные обороты у всех меловых представителей этого отряда объемлющие. Аптские и более молодые литоцератиды имеют шестилопастную примасутуру. Поперечное сечение в начале первого оборота полулунное, с длинными и узкими пупковыми краями (рис. 5). По мере приближения к

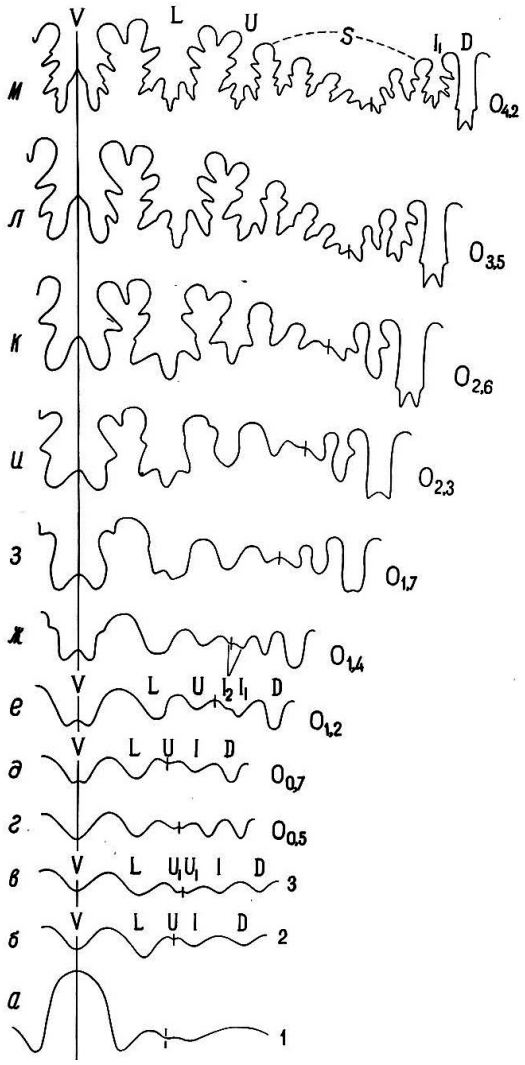


Рис. 40. Изменение лопастной линии в онтогенезе Salfeldiella guettardi Rasp.; экз. №8(403/18). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

первичному пережиму, форма поперечного сечения изменяется довольно резко и становится широкоовальной, а оборот - слабообъемлющим (рис. 5). С этим и должна быть связана редукция внутренней ветви умбиликальной лопасти. В дальнейшем почти у всех представителей этого отряда новый элемент образуется в области шва, на внешнем склоне интернилатеральной лопасти. У тех литоцератид, у которых обороты лишь соприкасаются (Macroscaphitidae, Cicatritidae) новые элементы в онтогенезе не образуются, а у тех, у которых обороты слабо объемлющие (Tetragonitoidea, Protetragonitidae), новые элементы появляются в области шва, на внешнем склоне интернилатеральной лопасти (рис. 41-46). На поздних стадиях развития иногда формируется глубокая и сложно рассеченная интернилатеральная лопасть (Gaudryceratidae). В данном случае это обстоя-



Рис. 41. Изменение лопастной линии в онтогенезе Tetragonites duvalianus d'Orb.; экз. №8(403/13). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

тельство обусловлено, очевидно, частичным увеличением инволютности оборотов. Взаимосвязь формы оборотов и лопастной линии наилучшим образом демонстрируется на примере морфогенеза раковины Jauberticeras, о чем впервые упомянули В.В. Друщиц и И.А. Михайлова (1976). Почти у всех представителей отряда Lytoceratida боковые стороны раковины, где располагаются латеральная и умбиликальная лопасти, округленные. Лишь у упомянутого рода имеются коронатовидные взрослые обороты. У него до конца третьего оборота поперечное сечение широкоовальное. В дальнейшем, в результате расширения вентральной стороны и соответственно редукции боковых сторон, поперечное сечение довольно быстро приобретает трапециевидную форму с двумя (наружным и внут-

ренним) острыми перегибами. Это в значительной мере определяет дальнейшее развитие лопастной линии. В частности, несколько позже после формирования килеватого наружного перегиба, начинается гипертрофированное развитие расположенной здесь умбиликальной лопасти. Она постепенно углубляется, расширяется, расчленяется и в конечном итоге становится наиболее крупной среди других лопастей. Следует заметить, что в рассмотренном случае сперва происходит изменение формы поперечного сечения оборота, а затем изменяется способ расчленения латеральной лопасти. Сдвигов в процессе развития упомянутой лопасти не наблюдается.

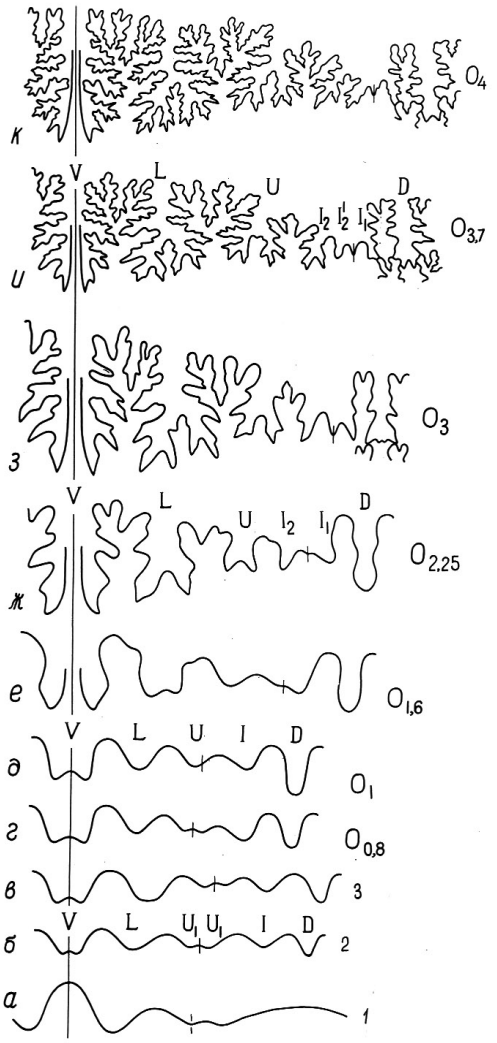


Рис. 42. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudojauberticeras rotundum Eg.; экз. № 8 (403/14). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

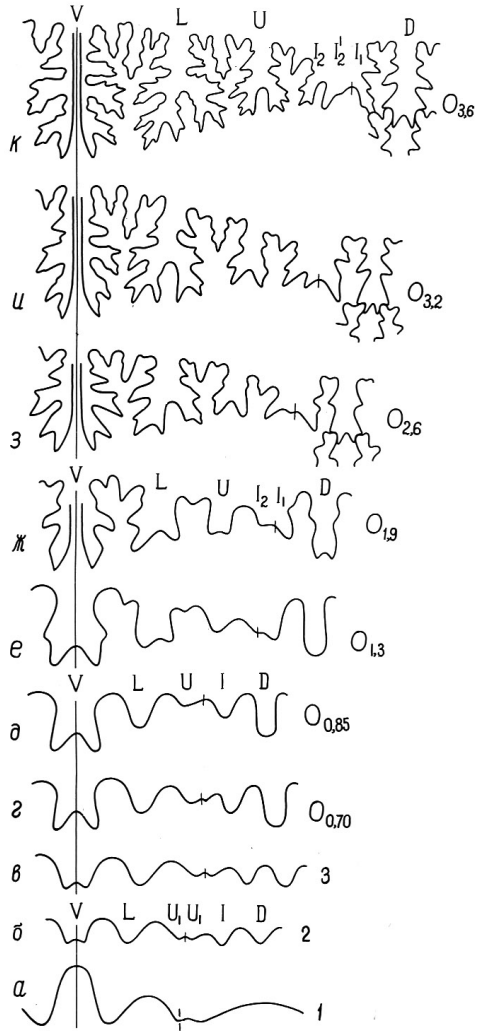


Рис. 43. Изменение лопастной линии в онтогенезе Eogaudryceras sp. juv.; экз. №8(403/15). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

Интересна картина развития латеральной лопасти у Douvilleiceratoidea. У предкового рода этого надсемейства - Paraspiticeras на ранних стадиях развития латеральная лопасть имеет трехраздельную форму (Schindewolf, 1966b; Wiedmann, 1966b). Поперечное сечение раковины характеризуется широкой вентральной стороной, которая довольно резко переходит в боковые стороны. На перегибе располагается вторичное седло, разделяющее центральную и внутреннюю ветви латеральной лопасти. На поздней стадии развития это седло постепенно воздымается и расширяется, в результате чего латеральная лопасть становится асимметрично двураздельной. Такой способ расчленения латеральной лопасти у потомков постепенно сдвигается на все более ранние стадии развития и для

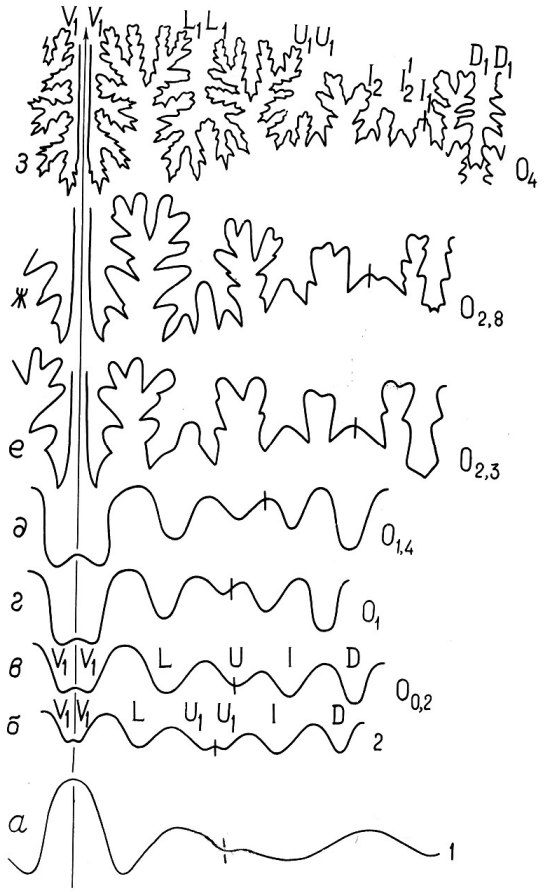


Рис. 44. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudojauberticeras egoiani Scharik., sp. nov.; экз. № 8 (403/36). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

лопастной линии Douvilleiceratoidea становится наиболее существенным. Вместе с тем, у хелоницератин, в конце раннего апта, ответвляется группа аммонитов (объединенная нами в новый род Pseudocheloniceras), раковина которых характеризуется менее широкими и несколько высокими оборотами, а также закругленным наружным перегибом. Соответственно изменяется способ расчленения расположенной на наружном перегибе латеральной лопасти. Вместо двураздельной, в филогенезе она становится трехраздельной.

Наглядные примеры взаимосвязей между лопастной линией и формой раковины дают морфогенетические изучения раковины гетероморфных аммонитов. В данном случае заострим внимание на Ptychoceras (рис. 47) и Matheronites (рис. 48). У обоих родов эмбриональная раковина завернута планоспирально и спереди ограничена первичным пережимом (рис. 49, 50). Существенные изменения в развитии формы оборотов происходят после первичного пережима. У Ptychoceras (рис. 49) раковина выпрямляется и первый ствол приобретает коническую фор-

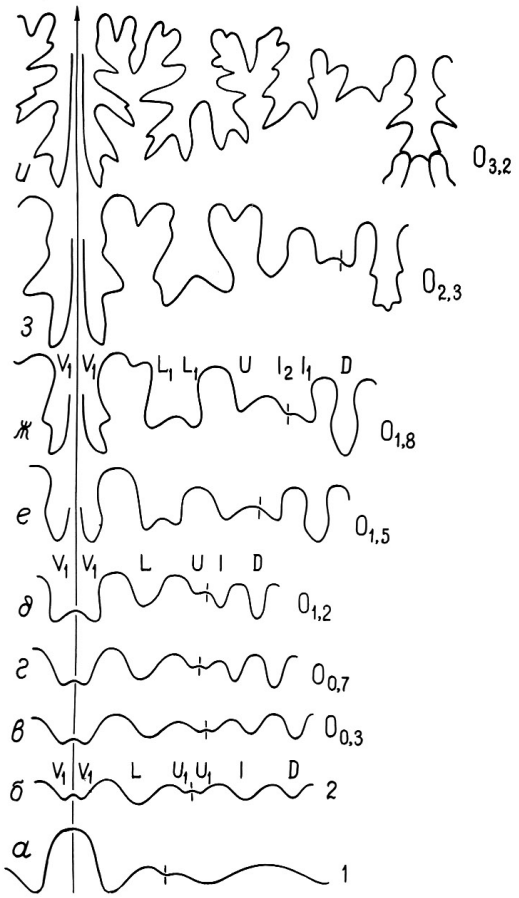


Рис. 45. Изменение лопастной линии в онтогенезе Hemitetragonites sp. juv.; экз. №8(401/4). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

му, с округленным поперечным сечением. Второй и третий стволы характеризуются широкоовально-четырехугольным сечением и имеют довольно глубокую выемку на дорсальной стороне оборота. У Matheronites (рис. 50) за первичным пережимом следует короткая прямая раковина с широкоовальным поперечным сечением. Далее раковина закручивается в одной плоскости. Начиная с третьего оборота, на дорсальной стороне раковины, вследствие приобретения частичной инволютности, образуется выемка. По мере увеличения инволютности оборотов она расширяется и углубляется. В конце первого оборота, в результате сужения раковины и изменения формы поперечного сечения оборота от полулунного до овального, лопастная линия у обеих родов заметно укорачивается, а у Ptychoceras редуцируется умбиликальная лопасть (рис. 51, 52). В дальнейшем, у Ptychoceras в начале второго ствола, а у Matheronites (рис.53, 54) в начале 4-го оборота, в области шва, на седле I/D появляется новая лопасть I^1, которая с возрастом постепенно углубляется. При этом, у обеих родов внешняя ветвь седла I/D посте-

пенно опускается. У других гетероморфных аммонитов (Luppovia, Ammonitoceras, Caspianites и Paraspiticeras), у которых на взрослой стадии планоспирального завивания не образуется выемка на дорсальной стороне раковины, лопасть I^1 не формируется (Wiedmann, 1966b; Schindewolf, 1966b; Богданова, Михайлова, 1975; Какабадзе и др., 1978).

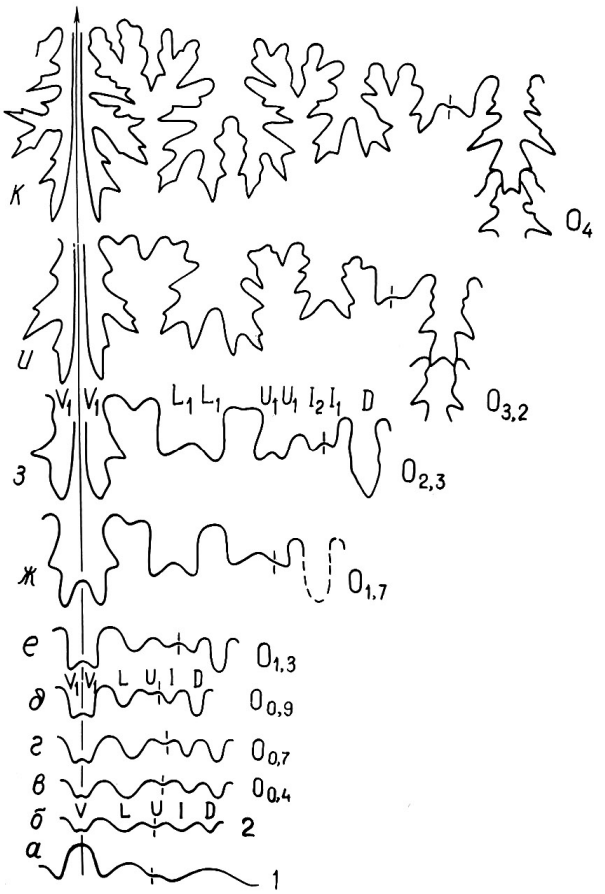


Рис. 46. Изменение лопастной линии в онтогенезе Biasaloceras subsequens Karak.; экз. № 4 (3009/2-189). Крым, с. Партизанское, баррем.

На основании анализа приведенных примеров можно заключить, что у Ptychoceras и Matheronites формирование допасти I^1 и опускание внешней ветви седла I/D коррелятивно должно быть связано с приобретением частичной инволютности оборотов (стволов). Интересно отметить, что у Matheronites на наиболее объемлющих оборотах лопасть I^1 располагается на внутренней стороне оборота, а при уменьшении инволютности занимает место на пупковой стенке.

Коррелятивные связи между лопастной линией и формой оборотов раковины прослеживаются также у мономорфных потомков Ancyloceratina. У представителей Douvilleiceratoidea, Parahoplitoidea, Acanthohoplitoidea и Deshayesitoidea на первом обороте происходит редукция умбиликальной лопасти, что, очевидно,

является результатом сужения раковины и изменения формы поперечного сечения в области первичного пережима. У предкового рода деезитов Turkmeniceras, в результате приобретения частичной инволютности, на пятом или шестом оборотах, на седле I/D, в области шва формируется мелкая лопасть I^1 (Товбина, 1965; Богданова, 1971б). У Deshayesites и Dufrenoyia (рис. 55), в результате увеличения инволютности, рядом с I^1 появляются новые допасти I^2 и I^3.

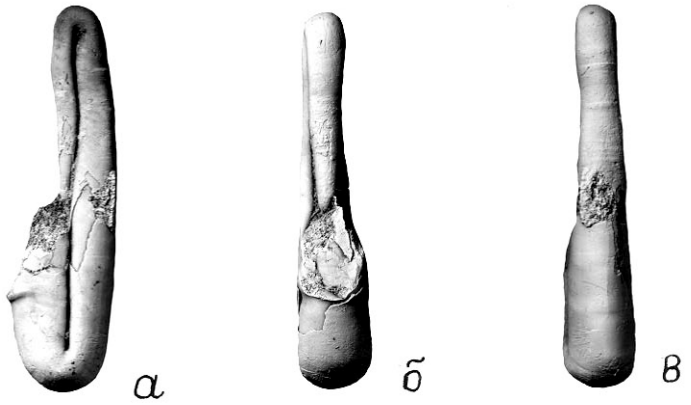


Рис. 47. Ptychoceras minimum trifida Wiedm., Kakab., Scharik., экз. № 8 (401/57). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

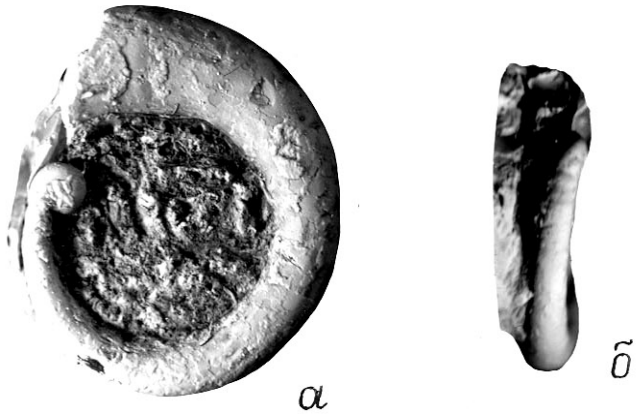


Рис. 48. Matheronites ridzewskyi Karak.; экз. № 8 (108/2). Дагестан, г. Касумкент, нижний апт.

У нового рода Hokodziceras (рис. 56), который условно относится нами к Acanthohoplitoidea, как и у большинства представителей этого надсемейства, новый элемент закладывается в области шва, на внешнем склоне интернилатеральной лопасти. Позже, в результате уменьшения инволютности, интернилатеральная лопасть смещается на внешнюю сторону оборота и остается недоразвитой, что коррелятивно может быть связано с уменьшением инволютности оборотов. Однако при этом лопастная линия в целом остается слаборассеченной.

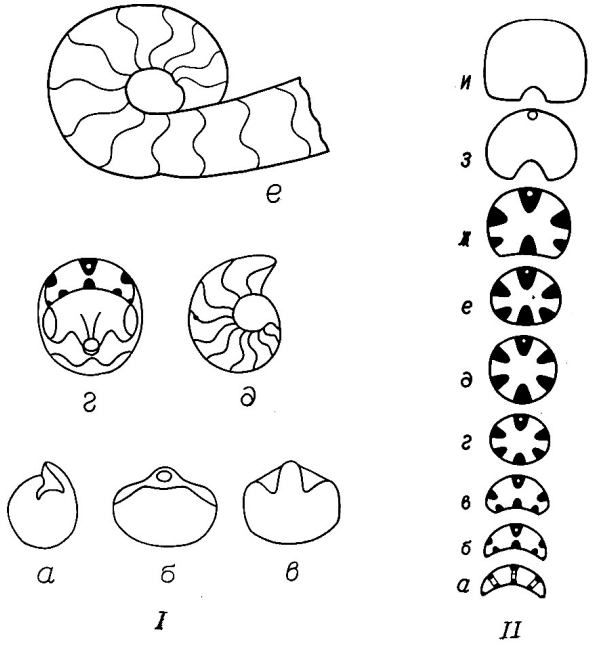


Рис. 49. Ptychoceras minimum Rouch.; I - а-в - протоконх; экз. № 8 (403/9); г, д - первый оборот; экз. № 8 (403/7); е - первый оборот и начало первого ствола; экз. № 8 (403/9); II – изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины; экз. № 8 (403/9); а - 3-я перегородка; б - 11-я перегородка, конец 1-го оборота; в - 13-я перегородка, начало первого ствола; г - 16-я перегородка; д - 27-я перегородка, е - конец первого ствола; ж - начало второго ствола; з - 2/3 части второго ствола; и – начало третьего ствола. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

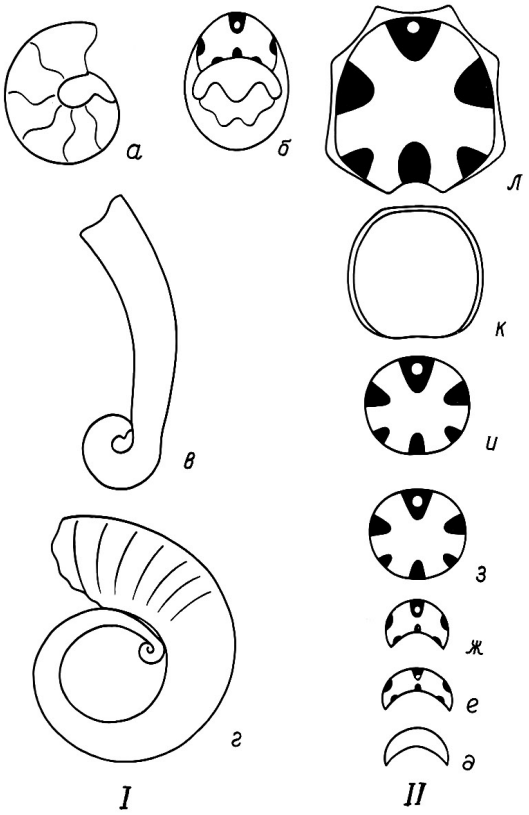


Рис. 50. Matheronites ridzewskyi Karak.; экз. № 8 (108/2) ; I - а, б – протоконх и первый оборот; в - первый оборот и начало второго оборота; г - начальные обороты; II - изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины; д - третья перегородка; е - 6-я перегородка; ж - 8-я перегородка, конец первого оборота; з - 12-я перегородка, начало 2-го оборота; и -1,5 оборота; к - 2,7 оборота; л - начало 5-го оборота. Дагестан, г. Касумкент, нижний апт.

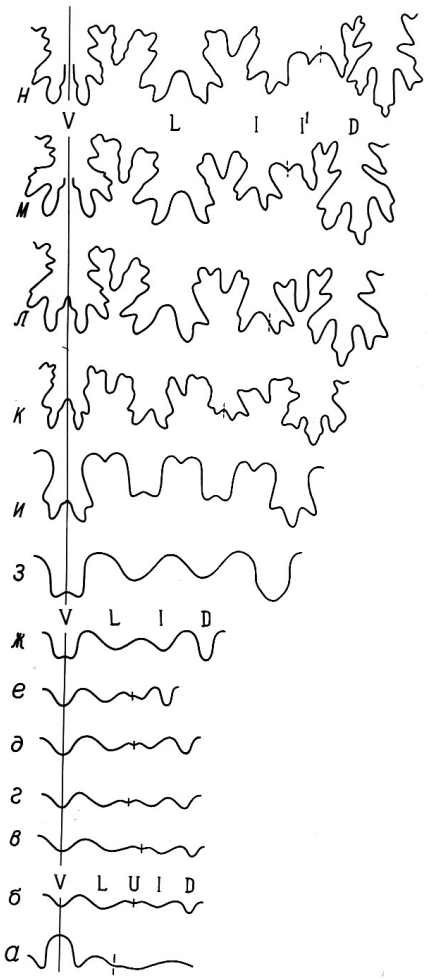


Рис. 51. Изменение лопастной линии в онтогенезе Ptychoceras minimum minimum Rouch.; а -з - 1, 2, 3, 7, 10, 12, 19, 25-я линии; и - 1/3 первого ствола; к - конец первого ствола; л - начало второго ствола; м - 1/4 второго ствола; н - середина второго ствола; а-з - экз. № 8(403/9); и - экз. № 8 (403/11); к-н - экз. № 8 (403/12). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

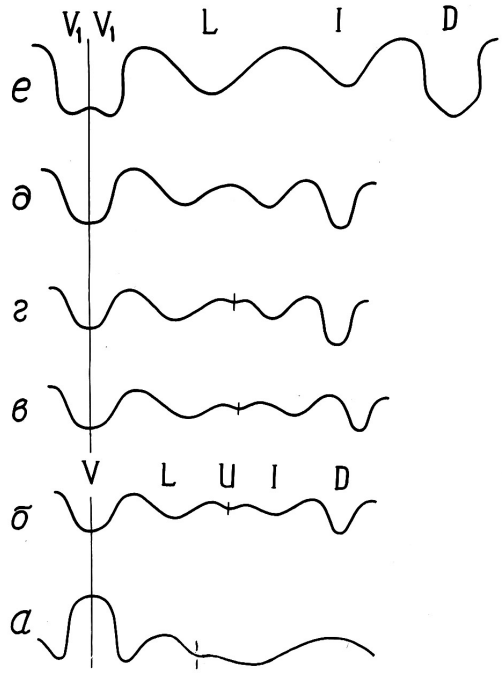


Рис. 52. Изменение лопастной линии в онтогенезе Ptychoceras sp. juv.; экз. № 8 (403/8); а-е - 1, 2, 4, 12, 15 и 22-я линии. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

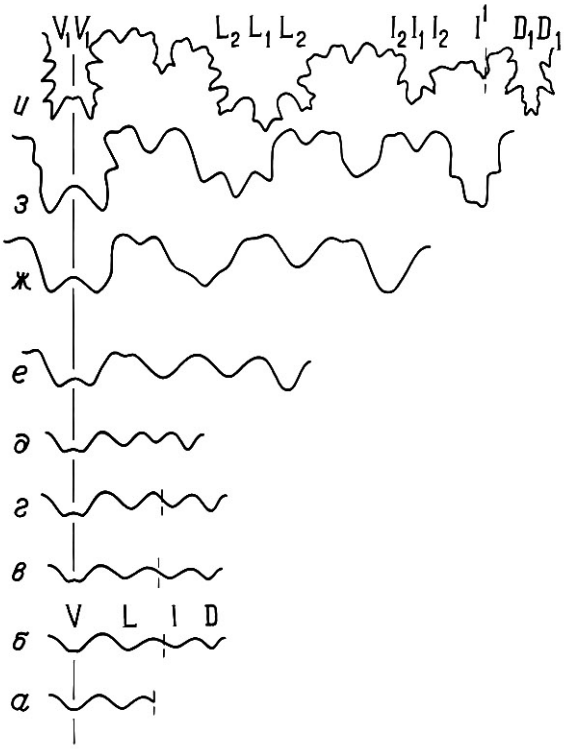


Рис. 53. Изменение лопастной линии в онтогенезе Matheronites ridzewskyi Kar.; а-ж - 2-я, 3-я, 5-я, 8-я (конец первого оборота), 11-я, 19, 23-я линии; з - начало 3-го оборота; и - конец 4-го оборота. а-з - экз. № 8 (108/2), и - экз. № 8(108/4); Дагестан, г. Касумкент, нижний апт.

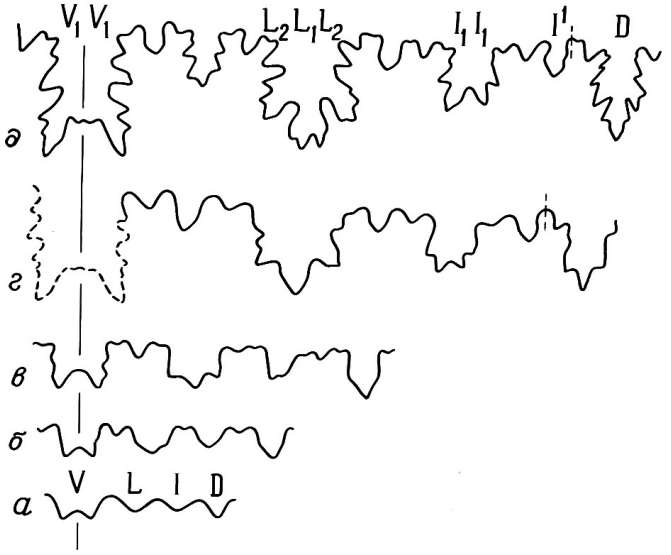


Рис. 54. Изменение лопастной линии в онтогенезе Matheronites ridzewskyi Kar.; экз. №8 (108/3); а - начало 2-го оборота; б - 1,6 оборота; в - конец 2-го оборота; г - 2,2 оборота; д - начало 4-го оборота. Дагестан, г. Касумкент, нижний апт.

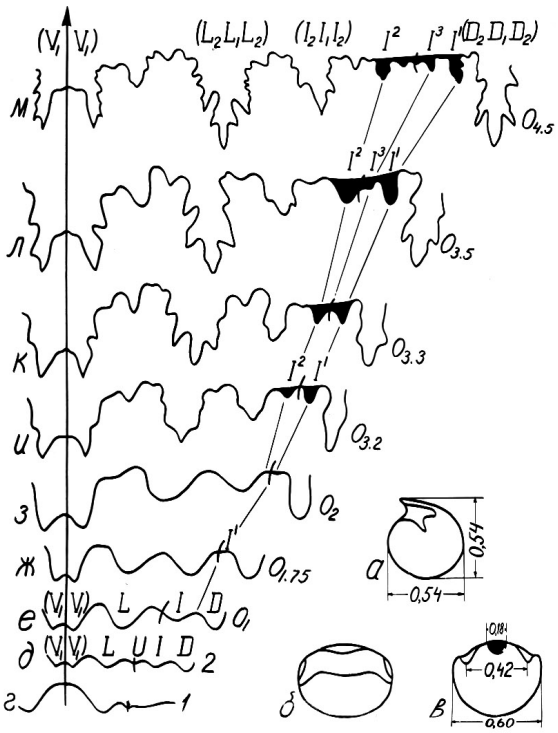


Рис. 55. Dufrenoyia casey Kvant.; экз. № 4 (3057/5-3); а-в - протоконх; г-м - изменение лопастной линии в онтогенезе. Дагестан, с. Леваши, нижний апт.

У представителей надсемейства Acanthohoplitoidea, которые характеризуются большим разнообразием формы поперечного сечения оборотов и скульптуры, можно отметить следующие характерные особенности. У одновозрастных видов, при почти одинаковой степени инволютности, количество лопастей остается приблизительно одинаковым. Однако у видов с широкоовальным сечением раковины, по сравнению с формами, имеющими высокоовальное сечение, довольно часто наблюдаются узкие лопасти и заметно широкие седла. Вместе с тем, у грубоскульптированных форм (Colombiceras, Protacanthoplites, Paracanthohoplites, Diadochoceras, Acanthohoplites ex gr.bigoureti) - менее расчлененные лопастные линии по сравнению с слабоскульптированными представителями упомянутого надсемейства (Acanthohoplites ex gr. nolani, Hypacanthoplites ex gr. nolaniformis).

При конвергентном сходстве морфологии раковины лопастная линия у разных филогенетических групп сохраняет свойственные ей основные черты развития. Примером может послужить поразительное сходство общей формы раковины и скульптуры Epicheloniceras и Parachelonicerasнадсемейства Douvilleiceratoidea и Diadochoceras и Paradiadochoceras надсемейства Acanthohoplitoidea. У первой пары лопастная линия типично дувиейцератидная и характеризуется асимметрично двураздельными латеральной и интернилатеральной лопастями. У другой же пары линия акантогоплитидовая, имеющая трехраздельную латеральную лопасть.

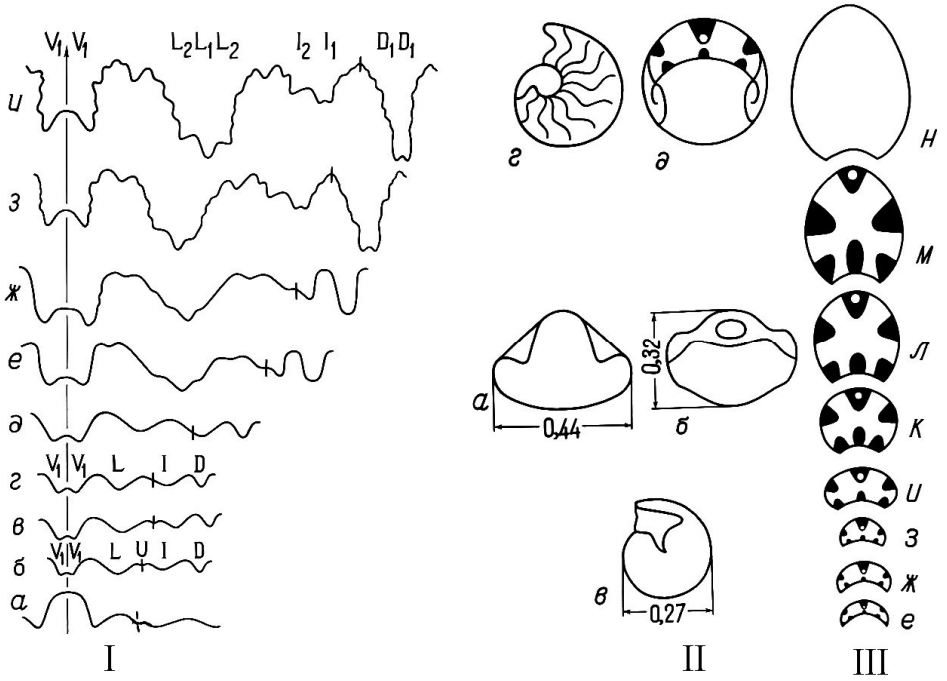


Рис. 56. Hokodziceras druschitsi Scharik., sp. nov.; экз. № 8 (401/5); I - изменение лопастной линии в онтогенезе; II - а-в - протоконх; г-д - первый оборот; III - изменение формы поперечного сечения раковины в онтогенезе; е - 4-я перегородка; ж - 10-я перегородка; з - 15-я перегородка, конец 1-го оборота; и - 1,5 оборота; к - 2,6 оборота; л - 3,7 оборота; м - 4,3 оборота; н - конец пятого оборота. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

Коренные изменения формы раковины сразу после первичного пережима, наблюдаемые в гетероморфных аммонитах, создают благоприятную почву для конвергентного развития лопастной линии. В результате исчезновения инволютных частей раковины происходит редукция развитых здесь элементов. В большинстве случаев у них линия состоит из четырех лопастей - VLID. Гетероморфные аммониты – Luppovia, Caspianites, Matheronites, отчасти и Hemihoplites и Paraspiticeras, скорее всего, имевшие разные корни, по способу морфогенеза лопастной линии мало чем отличается друг от друга. В подобных случаях сравнительно легко можно отличить друг от друга гетероморфы, имевшие литоцератидные и аммонитидные корни. У первых латеральная лопасть двураздельная, а у вторых - трехраздельная.

При изучении морфогенеза раковины представителей подотряда Perisphinctina было замечено явление гетеротопии в формировании лопасти U^1. Она появляется около вершины седла U/I или же на внешнем склоне интернилатеральной лопасти. Гетеротопия зависит от того, какой участок располагается у шовной линии, т.е. место закладки лопасти U^1 определяется степенью инволютности оборотов. У наиболее древних представителей Perisphinctina она появляется в конце второго оборота, т.е. тогда, когда раковина еще сильно инволютная и седло U/I

располагается у шовной линии (рис. 57). У сравнительно молодых представителей перисфинктин - у Olcostephanoidea этот элемент появляется на третьем обороте, в пределах интернилатеральной лопасти. На этой стадии роста инволютность оборотов сравнительно уменьшается, в результате чего на шовной линии располагается основание или внешний склон допасти I (рис. 58).

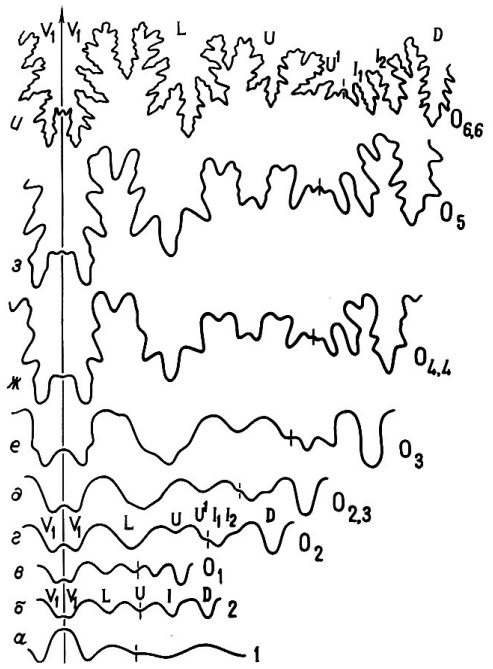


Рис. 57. Изменение лопастной линии в онтогенезе Stephanoceras sp.; экз. № 589. Верхний байос, местонахождение неизвестно.

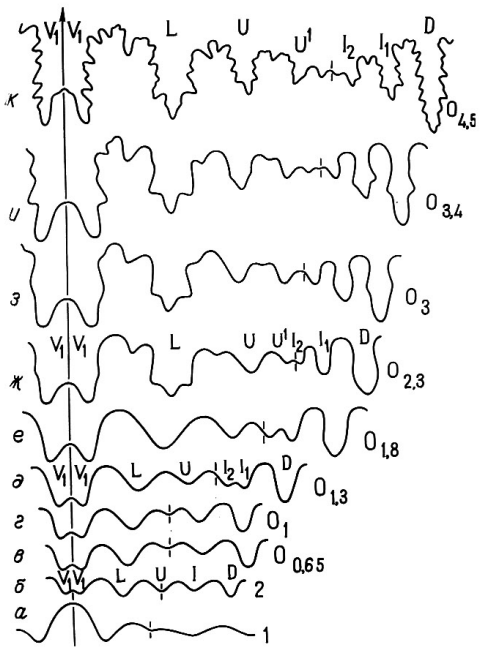


Рис. 58. Изменение лопастной линии Epivirgatites nikitini Mich.; экз. № 4 (11/4). Русская платформа, р. Волга, пос. Кашпир, средневолжский подъярус.

Увеличение объемлемости оборотов и соответственно увеличение площади инволютной части оборотов, очевидно, может стать причиной появления новых элементов. Примерами могут служить представители Cardioceratoidea, у которых внутреннее седло становится рассеченным на две самостоятельные части в результате формирования здесь дополнительной лопасти I^1 (рис. 34).

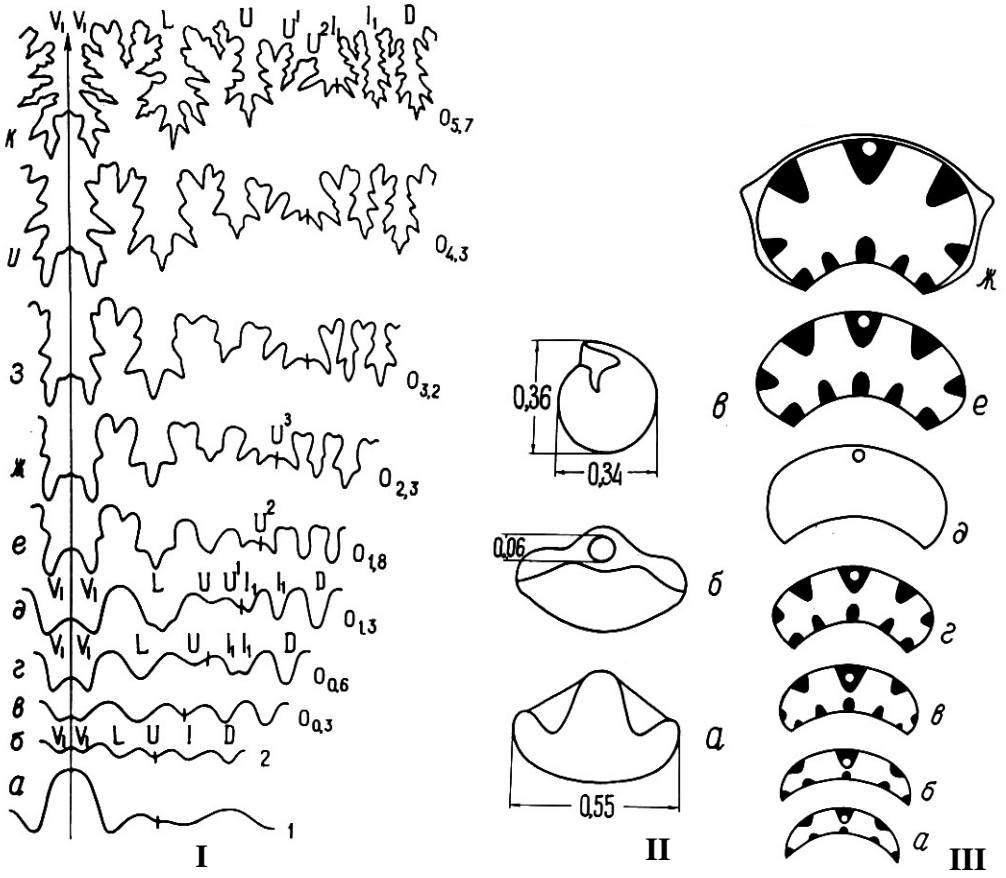


Рис. 59. Neoastieria reliqua Eg.; экз. № 8 (103/33); I - изменение лопастной линии в онтогенезе; II - протоконх; III - изменение формы поперечного сечения оборотов в онтогенезе: а - примасепта; б - 0,3 оборота; в - 1,5 оборота; г - 1,8 оборота; д - 3,4 оборота; е - начало 5-го оборота, ж - конец 6-го оборота. Дагестан, с. Акуша, клансей.

Нельзя не согласиться с мнением И.А. Михайловой о том, что изменение формы поперечного сечения оборотов у Desmoceratoidea не влияет на развитие лопастной линии, так как основные черты строения линии уже сформированы до наступления момента коренных изменений в скульптуре и поперечном сечении оборотов. Как уже отмечалось, это обстоятельство является результатом ускорения развития лопастной линии. Позднеаптский род Neoastieria (рис. 59) характеризуется довольно грубой скульптурой и широкоовальным поперечным сече-

нием оборотов. Однако по сравнению с одновозрастным слабоскульптированным Pseudosilesites (рис. 60) или со среднеаптским Zuercherella, имеющих высокоовальные обороты, никаких различий в развитии лопастной линии не наблюдается. Нет различий и в степени рассеченности лопастной линии.

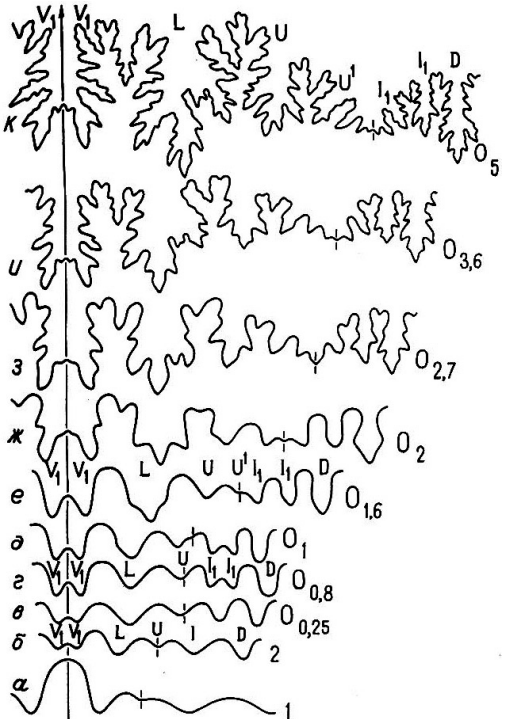


Рис. 60. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudosilesites seranoniformis Eg.; экз. № 8 (404/9). Западный Кавказ, р. Вулан, клансей.

В некоторых филогенетических ветвях Perisphinctina лопастная линия упрощается, что, скорее всего, коррелятивно связано с наличием грубой скульптуры и уменьшением степени инволютностн. Например, у представителей Himalayitidae, Polyptychitidae, Holcodiscidae, Pulcheliidae рисунок лопастной линии заметно упрощается, а иногда сокращается количество элементов по сравнению с анцестральными формами. У Leymeriellidae, в отличие от предковых форм, по этой же причине укорачиваются отдельные элементы лопастной линии. Особенно бросается в глаза уменьшение размеров лопастей и увеличение ширины седел (рис. 61).

Прежде чем завершить рассмотрение данной проблемы, следовало бы вкратце коснуться еще одного вопроса - редукции элементов лопастной линий, что, по всей вероятности, также связано с изменением формы раковины и поперечного сечения оборотов.

Редукция умбиликальной лопасти впервые была подмечена М.А. Михайловой (1976а-г) у представителей Parahoplitoidea, Acanthohoplitoidea, Deshayesitoidea и Douvilleiceratoidea в конце первого оборота. Почти одновременно подоб-

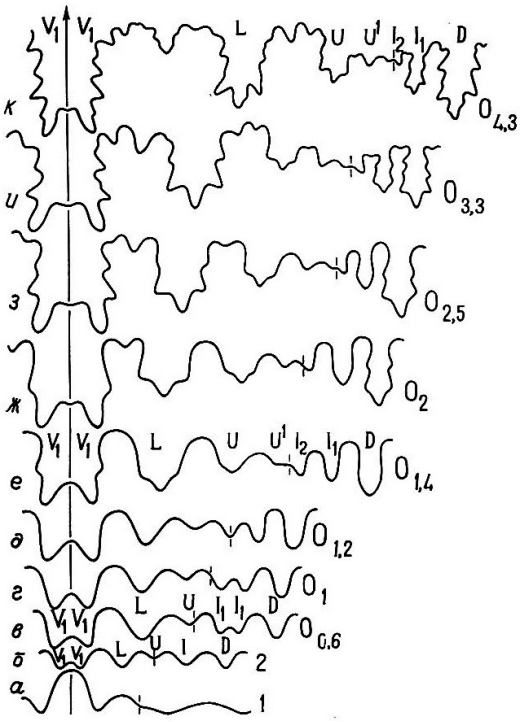


Рис. 61. Изменение лопастной линии в онтогенезе Leymeriella tera Sav.; экз. № 1309/1. Западный Копет-Даг, ущелье Чалсу, нижний альб.

ное явление было описано у представителей Ancyloceratoidea (Богданова, Михайлова, 1975; Какабадзе и др., 1978) и Scaphitoidea (Михайлова, 1978а; Михайлова, Терехова, 1982). Впоследствии редукция умбиликальной лопасти была обнаружена нами у представителей Turrilitoidea (Шарикадзе, 1982, 1986; Wiedmann et al., 1990) и подтверждена у мономорфных потомков Ancyloceratina (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1983; Друщиц и др.,1982; Кванталиани и др., 1986). Кроме того, редукция шестого элемента, как было сказано, наблюдается в разных группах аммоноидей - у представителей Phylloceratida, Lytoceratida, Cardioceratoidea и Haploceratoidea (Schindewolf, 1968; Михайлова, 1978а; Кривошапкина, 1978; Грабовская, 1981; Шарикадзе, 1984а-в; см.здесь рис. 38-45, 62). В этих случаях, в отличие от вышеприведенных примеров, редуцируется не целиком умбиликальная лопасть, а ее внутренняя ветвь. На приводимых рисунках хорошо видно как по мере уменьшения инволютности оборота и смещения умбиликальной лопасти к наружной стороне в онтогенезе, одна из ее ветвей постепенно поднимается по внутреннему склону лопасти U, укорачивается и на второй половине первого оборота полностью исчезает. Аналогичная картина наблюдается у позднемеловых Gaudryceras sp., G. tenuiliratum Yabe, Anagaudrycerae sp., Parajaubertella kavakitana Mat. (Михайлова, 1977, 1978а, 1979а, 1983). Вместе с тем, у некоторых представителей Placenticeratidae, Olcostephanoidea и Desmoceratoidea редукция шестого элемента (I_1) не происходит (рис. 58-61; см. также Михайлова, 1974а,б, 1983; Алексеев, 1982; Грабовская, 1984 и др.).

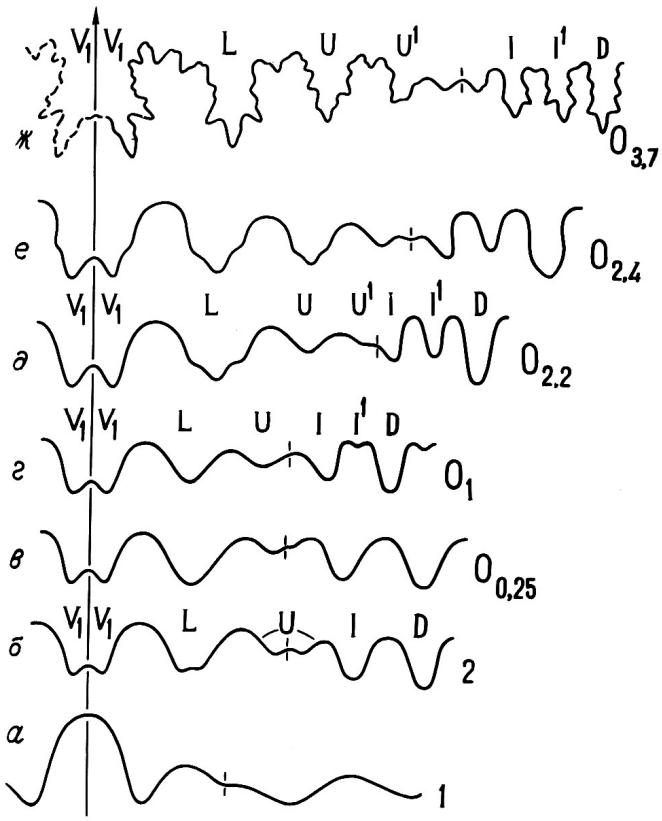


Рис. 62. Изменение лопастной линии в онтогенезе Macrocephalites sp. juv.; экз. № 31/1. Северный Кавказ, р. Ардон, нижний келловей.

Интересно заметить, что редукция умбиликальной лопасти зафиксирована американскими палеонтологами (Spinosa et al.,1975) у раннепермского Paracel-tites elegans Girty. Вторая линия у этого вида трехлопастная - VUD, а третья линия - пятилопастная - VLUID. В конце первого оборота, в результате редукции умбиликальной лопасти, линия становится четырехлопастной - VLID. Замечательно также то, что во всех рассмотренных случаях происходит редукция того элемента, который располагается на шовной линии.

Преобразования, происходящие на ранних стадиях онтогенеза, влияют на дальнейшее развитие лопастной линии и по мере возможности требуют объяснения. В связи с этим, по нашему мнению, встают два главных вопроса: по какой причине случается редукция и что происходит в дальнейшем с редуцированным элементом.

Редукцию умбиликальной лопасти (U) у гетероморфных аммонитов И.А. Михайлова связывает с резким изменением формы раковины после первичного пережима. Выпрямление раковины после первичного пережима и соответственно исчезновение инволютных частей оборота неизбежно повлекло за собой упрощение перегородки и редукцию пятой лопасти. Наличие пятилопастной примасуту-

ры с последующей редукцией умбиликальной лопасти у аммонитов с мономорфной раковиной (Douvilleiceratoidea, Deshayesitoidea, Parahoplitoidea и Acanthohoplitoidea) является, наряду с другими признаками, несомненным свидетельством в пользу того, что их предками были аммониты с гетероморфной раковиной.

По отношению к гетероморфным аммонитам подобное объяснение редукции вполне приемлемо. Но с другой стороны, если пойти по этому пути, то неизбежно можно прийти к ошибочному выводу. Так, например, если у Scaphitoidea, а также у всех мономорфных аммонитов, включая и пермский Paraceltites, у которых в конце первого оборота происходит редукция лопасти, то их прямые предки также должны характеризоваться гетероморфной раковиной. Кроме того, следует обратить внимание на то обстоятельство, что редуцируется лишь тот элемент, который располагается в области шва. По нашему мнению, главной причиной редукции является изменение формы поперечного сечения в конце первого оборота раковины. В области первичного пережима раковина довольно заметно суживается, увеличивается в высоту и становится слабо инволютной, а внутренний перегиб расширяется и закругляется. Как было отмечено при рассмотрении вопросов эмбрионального развития, подобные изменения выражены не только у гетероморфных аммонитов и их мономорфных потомков, но наиболее резко у литоцератид и филлоцератид, а также у некоторых кардиоцератоидей и гаплоцератоидей. В результате сужения раковины и изменения формы поперечного сечения оборотов происходит частичная перестройка конструкции септ, что прямо связано с размерами и конфигурацией расположенных здесь линий. Они укорачиваются в длину, иногда до размеров примасутуры, а отдельные элементы суживаются и уменьшаются. Вместе с тем, нельзя забывать и то обстоятельство, что умбиликальная лопасть является самой молодой и вместе с тем самой маленькой среди других лопастей просутуры и примасутуры. В силу сказанного вышеупомянутые изменения, происходящие в морфологии раковины, оказывают наибольшее влияние, в первую очередь, на дальнейшую судьбу этой лопасти. У гетероморфных аммонитов и их мономорфных потомков она бесследно исчезает; у некоторых Lytoceratida и Phylloceratida, а также у Cardioceratoidea и Haploceratoidea редуцируется ее внутренняя ветвь; у других же аммонитов сильно уменьшается в размерах, часто принимая вид небольшой выемки (рис. 3, 58, 61).

По мнению И.А. Михайловой (1983), редуцированный элемент не восстанавливается. Формировавшаяся у Scaphitoidea, Parahoplitoidea и Acanthohoplitoidea после редукции на седле L/I лопасть является аналогом умбиликальной лопасти. За этой лопастью условно оставлено прежнее название - первая пупковая лопасть и сохранен символ U^1 (умбиликальная лопасть с символом U по терминологии, применяемой нами).

Анализируя данные о редукции (Spinosa et al., 1975; Михайлова, 1976а-г, 1978а; Кривошапкина, 1978), Ю.Д. Захаров (1984) приходит к заключению, что у мезозойских аммоноидей редуцированный элемент впоследствии восстанавли-

вается полностью. В случае с пермским Paraceltites elegans, по мнению того же автора, вслед за редукцией умбиликальной лопасти (U) логичнее всего ожидать ее восстановление, а не формирование новой лопасти I^1. Однако приходится констатировать, что умбиликальная лопасть после определенного времени вторично зарождается на внутреннем седле, между лопастями I и D.

С.Н. Алексеев и М.Н. Вавилов (1983) считают, что в подобных случаях в действительности происходит не редукция, а объединение (слияние) элементов. Как было показано выше, при редукции умбиликальная лопасть или ее внутренняя ветвь постепенно уменьшаются в размерах в онтогенезе и в конечном итоге исчезает полностью. Интересно, с каким же элементом сливается умбиликальная лопасть у гетероморфных аммонитов и их мономорфных потомков, когда на ее месте образуется седло?

Лопасти, как уже говорилось, выполняют функцию прикрепления мягкой части тела к стенке раковины, т.е. представляют собой прикрепительные органы. Среди них первичные лопасти (в том числе лопасть U) являются продуктом длительного эволюционного развития, для которых характерно строго определенное место и время закладки в онто-филогенезе, что прочно закреплено в генетическом коде. В рассмотренных случаях, после редукции умбиликальной лопасти, новый элемент появляется в среднем после 0,5-2 оборота, что, по современным рассчетам соответствует большому отрезку времени, приблизительно 1-3 годам. Исходя из сказанного, естественно допустить, что происходит не восстановление редуцированного элемента, а формирование совершенно новой лопасти, исполнявшей ту же функцию. Иными словами вместо исчезнувшего появляется не гомологичный, а аналогичный элемент. По этому поводу следует также заметить, что у некоторых представителей Phylloceratida, Cardioceratoidea и Haploceratoidea вместо редуцированной внутренней ветви умбиликальной лопасти не появляется не только гомологичная, но и аналогичная лопасть.

В завершении можно высказать следующие общие соображения.

1. Лопастная линия развивается в тесной зависимости от формы раковины, поперечного сечения оборотов и скульптуры. Сперва изменяется форма оборотов, а вслед за ней - лопастная линия. Эта взаимосвязь прослеживается во всех изученных крупных таксономических группах аммоноидей.

2. Форма оборотов и скульптура раковины являются адаптивными признаками, характеризующимися большим разнообразием, лабильностью и пластичностью, сравнительно легко подчиняющимися видоизменению. Лопастная линия генетически более стабильна и по этой причине более консервативна. Она частично подчиняется изменениям, происходящим в морфогенезе скульптуры и поперечного сечения. Резкие изменения формы раковины и поперечного сечения оборотов в конечном итоге вносят свои коррективы в морфогенез лопастной линии. Но перестраивается она не полностью, а по существу изменяется лишь способ развития того элемента, который располагается в той области раковины, которая подверглась видоизменению. Так как в онто-филогенезе чаще всего

преобразуются пришовные участки раковины, наибольшему изменению подвергаются расположенные здесь элементы лопастной линии, преимущественно умбиликальная и интернилатеральная лопасти. По этой же причине у мезозойских аммоноидей наиболее консервативны среди элементов лопастной линии латеральная и, особенно, вентральная лопасти.

3. Количество элементов, развитых в припупковой области раковины у мономорфных аммонитов, находится в прямой зависимости от степени инволютности оборотов: при увеличении объемлемости раковины увеличивается количество элементов и наоборот. Степень инволютности определяет способ расчленения расположенных в области шва элементов и довольно часто является причиной гетеротопии.

4. При изменении формы раковины от мономорфной к гетероморфной, число лопастей примасутуры сокращается, происходит редукция умбиликальной лопасти, что становится причиной конвергентного развития лопастной линии в некоторых группах гетероморфных аммонитов. В результате приобретения у гетероморфных аммонитов частичной инволютности оборотов наблюдается обратная картина - появляются новые элементы лопастной линии.

5. Морфологически конвергентно сходные таксоны сохраняют свойственный им общий план развития лопастной линии.

6. Образование резких, килеватых перегибов (наружного и внутреннего) раковины создает предпосылки для формирования новых элементов или гипертрофированного развития расположенных здесь элементов.

7. В результате уменьшения инволютности оборотов и развития грубой скульптуры в филогенезе часто происходит упрощение рисунка лопастной линии и сокращение количества вторичных элементов.

8. Случаи редукции умбиликальной лопасти или ее внутренней ветви обусловлены, скорее всего, сужением раковины и изменением формы оборотов от полулунно-инволютной до широкоовально-слабообъемлющей в области первичного пережима. По этой же причине уменьшаются размеры расположенных здесь лопастей. Сформировавшаяся на седле L/I новая лопасть вместо исчезнувшей умбиликальной лопасти (U) является не гомологичным, а аналогичным элементом и должна обозначаться другим символом**.**

ГЛАВА VIII. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ АПТСКИХ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ЮРСКО-МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

У мезозойских аммоноидей начальные лопастные линии от последующих резко отличаются конфигурацией и количеством элементов. На ранней стадии роста лопастные линии представляют собой синусоиду, с плавно переходящими элементами, описывающими при этом довольно широкие дуги. По внешнему сходству с линиями далеких предков, их можно отнести к "агониатитовому" типу лопастных линий. У взрослых экземпляров линия сильно рассечена, осложнена многочисленными вторичными элементами, контуры которых часто преломляются. Такая лопастная линия и является настоящим "аммонитовым" типом. Примечательно, что ни у одного изученного мезозойского аммонита развитие лопастной линии не начинается сразу с "аммонитового" типа. Все они проходят в онтогенезе более или менее длительную стадию "агониатитового" типа развития.

Как показало изучение позднеюрско-раннемеловых аммоноидей, а также анализ литературных данных, способ и степень дифференциации лопастной линии могут быть довольно различными. Новый элемент может появляться в разных местах - на седле, на склоне или в пределах лопасти. Кроме того, вновь образованный элемент может получить дальнейшее развитие, а иногда оставаться недоразвитым. И. Видманн и И. Кульман (Wiedmann, Kullmann, 1980) недоразвитые лопасти называют "вырезами". У скафитов "вырезы" седел развиваются до размеров настоящих лопастей. Они были названы И. Видманном (Wiedmann, 1965) "псевдолопастями". Лопасти, которые образуются путем деления первичной лопасти, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) называет "впадинами". По его мнению, размеры элементов ничего не значат для определения - является ли вновь образованный элемент самостоятельным или нет. Он считает, если вновь образованный элемент мигрирует от шовной линии к наружной стороне, достигает размера лопасти и дифференцируется, то это значит, что его следует рассматривать как лопасть.

Картина осложняется образованием нового элемента на склоне первичного седла (лопасти). По мнению подавляющего большинства исследователей, в данном случае трудно различить, происходит формирование новой или расчленение уже существующей лопасти. С.Н. Алексеев и М.Н. Вавилов (1983) считают, что решение вопроса зависит от того, какой элемент "подготовился" - лопасть или седло. В большинстве случаев перед усложнением старый элемент проходит стадию подготовки. Он сначала расширяется, растягивается, затем уплощается, а в конце появляется новый элемент. По мнению упомянутых авторов, такая "подготовка" элемента иногда хорошо заметна и интерпретация в этом случае не составляет особого труда.

Касаясь вопроса формирования новых элементов лопастной линии, К. Динер (Diener, 1916a) отмечает, что если вновь образованный элемент возникает

на склоне, связывающем основание лопасти и смежное седло, решение зависит от субъективного восприятия.

По нашему мнению, усложнение лопастной линии определено разными факторами, причем наиболее существенными, скорее всего, являются рост внутрикамерного гидростатического давления в онто-филогенезе, изменение формы раковины и тахигенез. При "агониатитовом" контуре лопастной линии прикрепление мягкого тела к стенке раковины и противостояние внутрикамерному гидростатическому давлению осуществляется, очевидно, по всему периметру лопасти. Такой тип прикрепления мягкого тела к стенке раковины можно называть "линейным". После очередного передвижения животного в жилой камере, лопасти впервые прикрепляются к месту будущей секреции септы. Не случайно, что наиболее сильно развитыми и дифференцированными среди других элементов лопастной линии мезозойских аммоноидей в подавляющем большинстве случаев являются вентральная и латеральная лопасти, которые раньше всех начинают передвигаться и раньше всех прикрепляются, почему и подвергаются наибольшему воздействию внутрикамерного давления. Не удивительно, что среди других элементов первой в онто-филогенезе начинает дифференцироваться вентральная лопасть.

Расчленение существующих первичных элементов лопастной линии подразумевает смену "агониатитово-линейного" типа прикрепления "аммонитово-точечным". Перед формированием новой лопасти обычно происходит видоизменение или, как называют С.Н. Алексеев и М.Н. Вавилов (1983), "подготовка" места закладки нового элемента - его растягивание и уплощение. Если это осуществляется на седле, то его вершина постепенно уплощается, расширяется и вначале появляется мелкое углубление в виде выемки, которое в онто-филогенезе может приобрести самостоятельность (рис. 63Б). Например, формирование неолатеральных лопастей у агониатитов, адвентивных лопастей - у некоторых цератитов, псевдолатеральных - у плацентицератид, или лопасть I^1 у кардиоцератоидей и т.д.

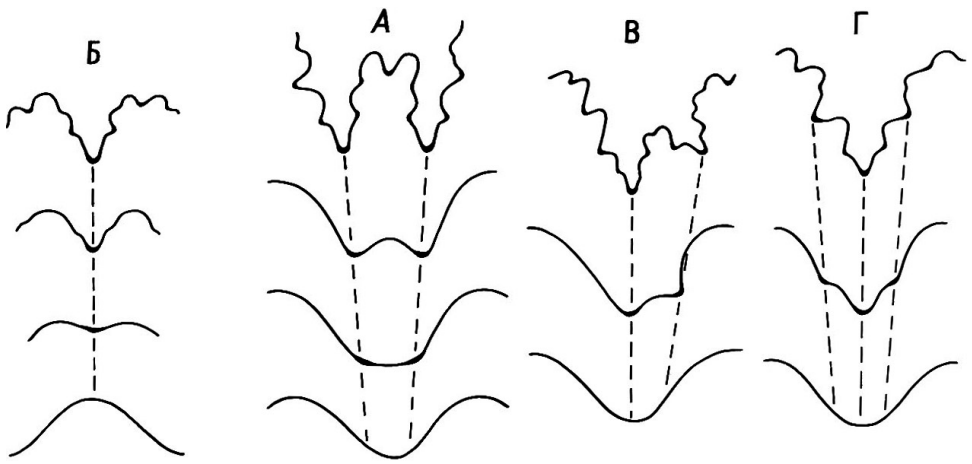


Рис. 63. Схема расчленения лопастной линии.

Первичная лопасть может разделяться на две или три ветви. При этом дифференциация может осуществляться симметрично или асимметрично. Когда у основания первичной лопасти симметрично и одновременно зарождаются две новые точки прикрепления, основание лопасти постепенно растягивается и уплощается. По мере возрастания внутрикамерного гидростатического давления, расположенная между этими точками часть мягкого тела постепенно дугообразно выгибается вперед как резиновая лента. В результате в центральной части основания первичной лопасти появляется вторичное мелкое седло (рис. 63А). Муральная часть заднего конца тала в этом случае фактически раздваивается и пространство между симметрично расположенными вновь образованными ветвями занимает камеральная жидкость.

Если в пределах первичной лопасти две новые точки прикрепления будут формироваться одновременно и асимметрично - одна в самом центре основания лопасти, а другая недалеко от нее, на склоне - то результат будет как при эффекте резиновой ленты. Однако в данном случае первичная лопасть (мягкое тело) будет раздваиваться асимметрично (рис. 63В).

При одновременном зарождении трех точек прикрепления в нижней части первичной лопасти - одной в центральной части, у основания, а других на склонах, эта лопасть будет симметрично расчленяться на три ветви (рис. 63Г).

Как отмечалось, предметом дискуссии является время и место закладки нового элемента на склоне лопасти (седла). В ряде случаев картина осложняется тем, что новый элемент может мигрировать в онто-филогенезе с места зарождения к вершине седла, как это наблюдается у филлоцератид, кардиоцератоидей, акантогоплитоидей, а также у дувиейцератоидей. Бывает, что новый элемент смещается к основанию первичной лопасти, например у Perisphinctoidea. В таких случаях действительно трудно определить, в результате чего происходит формирование нового элемента - за счет расчленения седла или лопасти. Однако такая постановка вопроса, по нашему мнению, неоправдана с точки зрения функционального значения лопастной линии. Во всех рассмотренных случаях происходит формирование новых "опорных точек прикрепления", первичное расположение которых не имеет принципиального значения. В случае, когда они закладываются у основания первичной лопасти (рис. 63А,В), можно констатировать, что "лопасть зарождается в лопасти". Ничего удивительного в этом нет, так как происходит перестройка в прикрепительном механизме животного от гониатитового-линейного к аммонитовому-точечному. Практически формируется прикрепительный орган нового типа, который анатомически представляет собой дифференцированный отросток заднего конца тела. Когда "опорные точки прикрепления" закладываются в пределах лопасти, формально происходит расчленение старого элемента, но в действительности формируются новые лопасти. По нашему мнению, прежде чем ответить на вопрос: расчленяется лопасть или седло, следует определить место закладки нового элемента у предковой группы.

У позднеюрско-раннемеловых аммоноидей формирование дополнительных элементов начинается, в подавляющем большинстве случаев, с вентральной стороны и этот процесс направляется в сторону шовной линии. Вместе с тем, внутренний перегиб является той областью, где происходит формирование целой серии новых элементов, что часто приводит к образованию сутуральной лопасти. Например, у представителей Perisphinctina ее формирование происходит за счет расчленения первичного внешнего склона интернилатеральной лопасти, а у Phylloceratida - а результате дифференциации лопастей U^1 или I_2.

О степени дифференциации лопастной линии представление дает кратность деления первичных элементов, в первую очередь, лопастей. Наивысшей степенью дифференциации характеризуются представители Lytoceratida. Например, аптский Hemitetragonites на пятом-шестом оборотах имеет пятикратное деление (рис. 15); филлоцератиды - трехкратное деление. Приблизительно такой же степенью дифференциации характеризуются десмоцератоидей (рис. 59, 60). Подавляющее большинство юрско-меловых аммонитид имеют двухкратное деление.

В отличие от мономорфных аммоноидей, у гетероморфов дифференциация всех первичных элементов происходит почти одинаково и одновременно по всему периметру (рис. 51, 53), что коррелятивно должно быть связано с редукцией инволютной части раковины, синхронным перемещением и прикреплением муральных частей заднего конца тела.

При регрессивном развитии лопастной линии уменьшается кратность деления первичных элементов. Провисающая сутуральная лопасть довольно часто имеет тенденцию к выпрямлению, при уменьшении глубины вторичных элементов. Кратность деления, очевидно, находится в прямой зависимости от величины внутрикамерного гидростатического давления. Чем выше давление, тем больше количество "опорных точек прикрепления".

У наиболее вероятных предков аммоноидей - бактритоидей в лопастной линии развиты две лопасти - вентральная и латеральная. Эти лопасти унаследовали примитивные раннедевонские агониатиты. Несколько позже у них появляется третий элемент - дорсальная лопасть. Таким образом, у подавляющего большинства девонских аммоноидей первичные лопастные линии состоят из трех лопастей - вентральной, латеральной и дорсальной. Первая из них занимает место в середине вентральной стороны, вторая располагается на боковой стороне и частично в области шва, а третья - в середине дорсальной стороны. Как уже отмечалось, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1929) эти три лопасти считал основными и называл протолопастями. Выяснилось, что дальнейшее развитие лопастной линии происходит по двум направлениям (Schindewolf, 1954а,б, 1963, 1968). Новые элементы могут возникнуть в результате расчленения наружного седла - V/L или внутреннего седла - I/D. В первом случае может произойти расчленение и внутреннего седла, однако тогда латеральная лопасть всегда приходится на шовную линию. Во втором случае латеральная лопасть мигрирует на боковую

сторону и часто у шва располагается седло L/I. Эти два различных способа образования новых элементов О. Шиндевольф противопоставил друг другу и соответственно обозначил типами "A" и "U". "A" тип развития встречается у палеозойских аммоноидей - у гониатитов, а " U " тип характерен для пермских цератитов и всех мезозойских аммоноидей (Schindewolf, 1954а,б, 1963, 1968, Руженцев, 1960; Шевырев, 1968, 1986 и др.). Однако в эту схему своеобразный диссонанс внесли исследования К. Спинозы и его коллег (Spinosa et al., 1975), согласно которым у наиболее древних цератитов, у раннепермского Paraceltites, после трехлопастной примасутуры, на третьей линии сразу возникают две новые лопасти - одна на седле V/U , а другая на седле U/D. В конце первого оборота редуцируется расположенная на шве умбиликальная лопасть. Несмотря на это, большинство исследователей (Wiedmann, Kullmann, 1980; Михайлова, 1983; Захаров, 1984; Шевырев, 1986 и др.) традиционно считают, что у мезозойских аммоноидей развитие лопастной линии происходит по " U" типу. К сказанному можно добавить, что "A" тип развития не известен среди триасовых аммоноидей. Кроме того, у Paraceltites, после редукции умбиликальной лопасти, новый элемент (лопасть I^1) закладывается в области шва и в дальнейшем смещается к наружной стороне.

У юрских аммоноидей в результате расчленения седла L/I появляется пятый элемент - умбиликальная лопасть. Такой тип примасутуры, как отмечалось, является основным для юрско-меловых аммоноидей. Кроме того, у некоторых позднемеловых плацентицератид примасутура достигает наивысшей степени дифференциации - появляется шестой элемент в результате расчленения интернилатеральной лопасти. Таким образом, основное направление развития лопастной линии аммоноидей можно выразить формулой:

$$VL \rightarrow VL{:}\,D \rightarrow VL{:}\,ID \rightarrow VL\dot{U}\,ID \rightarrow VL\dot{U}\,I_1I_1D$$

Как показали исследования В.Е. Руженцева (1960, 1962), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1968), И.А. Михайловой (1983) и других исследователей, новые элементы лопастной линии появляются на поздней стадии онтогенеза, которые в результате тахигенеза постепенно сдвигаются на ранние стадии развития. По мнению И. Видманна и И. Кульмана (Wiedmann, Kullmann, 1980), типом эволюционного развития лопастной линии является аддитивный типогенез. От себя заметим, что ведущую роль в эволюции лопастной линии подавляющего большинства юрско-меловых аммоноидей играет ускорение развития.

Прежде чем приступить к рассмотрению типов морфогенеза лопастной линии аптских аммоноидей, следовало бы коснуться вопроса, связанного с развитием септ и лопастных линий аммоноидей.

Г.Г. Свинертон и А.Е. Трумэн (Swinnerton, Trueman, 1918) попытались путем изучения срезов септ восстановить картину онтогенетического развития лопастной линии. Для достижения поставленной цели они отпиливали напильником периферию обломков оборотов раковины и зарисовывали картину

"лопастной линии", которая напоминала развитие лопастной линии в онтогенезе. Аналогичную мысль высказал и А.И. Джанелидзе (1946).

Предложенный Г.Г. Свинертоном и А.Е. Трумэном способ получения информации о развитии лопастной линии встретил резкую критику со стороны О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1968). Септа, по его мнению, перестраивается в целом и тем самым искажает первоначальное состояние, особенно в тех случаях, когда ранее возникшие лопасти в процессе развития отстали, а возникшие позже - опередили их, или когда произошли вторичные смещения. Критически рассматривая конкретные примеры, приводимые Г.Г. Свинертоном и А.Е. Трумэном, О. Шиндевольф отмечает, что этот способ не позволяет сделать никаких выводов относительно строения примасутуры и последующих ранних линий, не говорит также ничего о формировании отдельных элементов лопастной линии. К тому же грубый и сложный способ Свинертона и Трумэна не заслуживает поддержки.

В процессе изготовления аншлифов раковин можно легко убедиться, как постепенно упрощается рисунок лопастной линии. Сначала исчезают наиболее мелкие и соответственно молодые элементы, вслед за ними - второстепенные лопасти и седла, а затем - и первичные элементы. В конечном итоге септа в медиальной плоскости представляет собой дугу, обращенную выпуклостью адорально. Возникает естественный вопрос: нет ли какой-нибудь закономерности в развитии септы (лопастной линии)? Здесь следует оговориться: контуры аншлифов септы условно мы будем называть "лопастными линиями", хорошо понимая, что они не являются настоящими лопастными линиями, изучаемыми в онтогенезе раковины.

Нами были прошлифованы фрагменты оборотов раковины представителей филлоцератид, литоцератид и анцилоцератид (рис. 64, 65, 68, 70, 71). Кислотной обработке были подвергнуты также экземпляры Cadoceras (Cardioceratoidea) (рис.72). Замечу, что картина развития отдельных элементов септы (лопастной линии), полученная в результате применения описанных методов, обнаруживает поразительное сходство с онтогенезами тех же элементов "настоящей" лопастной линии.

Для представителей Douvilleiceratoidea наиболее характерна двураздельность латеральной лопасти. Причем, у одного из наиболее древних родов – Prochelonicerаs эта лопасть делится почти симметрично (рис. 64), а у сравнительно молодого представителя этого подсемейства, у Epicheloniceras - резко асимметрично (рис. 65). Аналогичная картина наблюдается в развитии этой лопасти, полученная в результате прошлифовки фрагментов оборотов раковины Prochelonicerаs sp. juv. и Epicheloniceras sp. juv. По мере интенсивного шлифования и проникновения в глубь раковины, вторичные элементы постепенно сглаживаются (рис. 64 б-е; 65 б-е). Причем исчезновение их происходит в строго определенной обратной последовательности тому, что наблюдается при их зарождении в онтогенезе (рис. 66, 67).

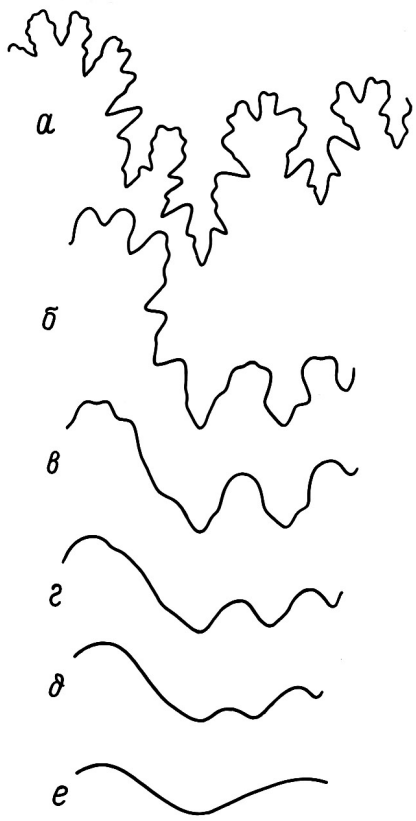


Рис. 64. Срезы латеральной лопасти септы Procheloniceras sp. juv.;экз. № 8 (64/60). Грузия, с. Ципа, нижний апт.

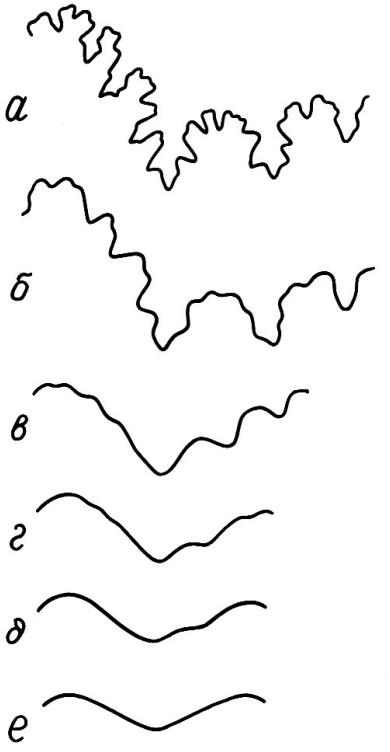


Рис. 65. Срезы латеральной лопасти септы Epicheloniceras sp. juv.; экз. № 8 (101/441). Дагестан, с. Хаджалмахи, средний апт.

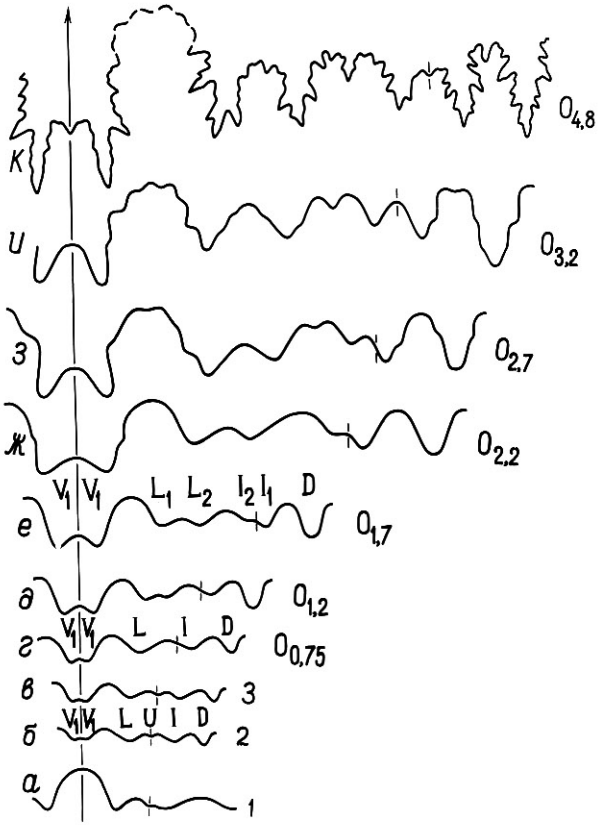


Рис. 66. Изменение лопастной линии в онтогенезе Prochelonicerasalbrechtiaustriae Hoh.; экз. № 8 (64/115). Грузия, с. Ципа, нижний апт.

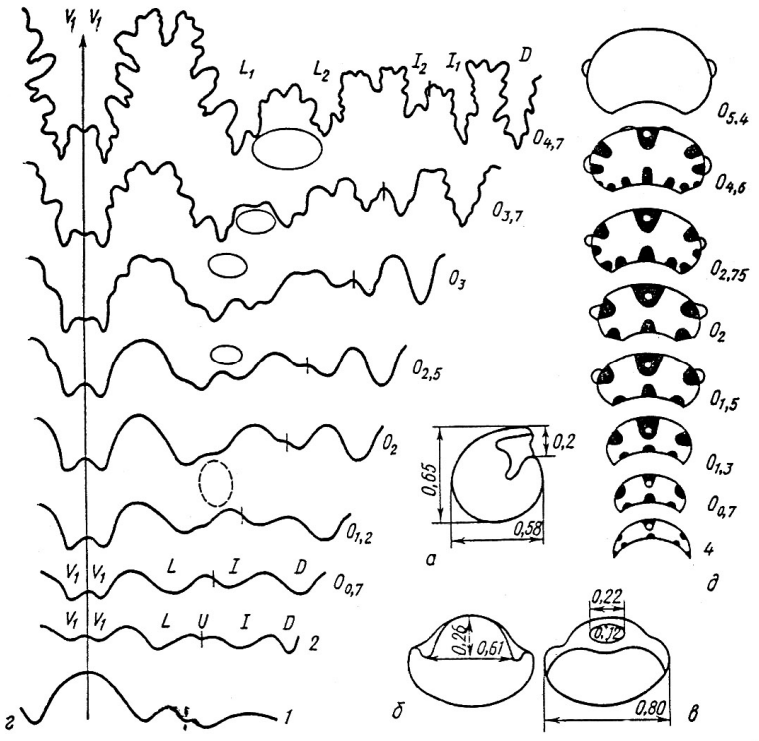


Рис. 67. Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz.; экз. № 409/230; а-в – протоконх; г - изменение лопастной линии в онтогенезе; д – изменение поперечного сечения оборотов раковины в онтогенезе.



Рис. 68. Срезы латеральной лопасти септы Acanthohoplites nolani nodosa Eg.; экз. № 8(403/148); шестой оборот. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

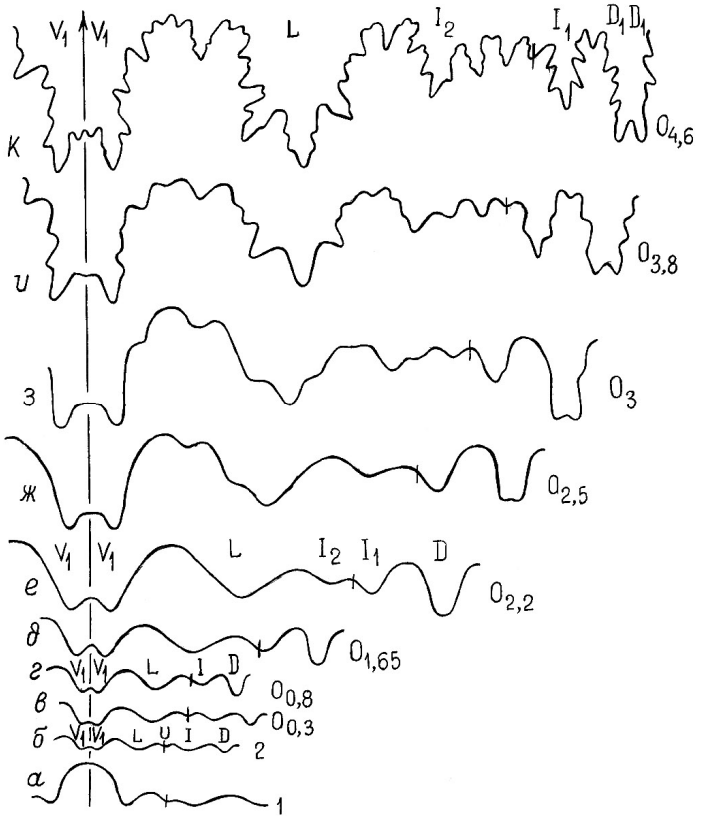


Рис. 69. Изменение лопастной линии в онтогенезе Acanthohoplites ex gr. bigoureti Seun.; экз. № 8 (106/14). Дагестан, с. Мекеги, клансей.



Рис. 70. Срезы латеральной лопасти септы Tetragonites duvalianus d'Orb.; экз. №8(301/1); шестой оборот. Северный Кавказ, р. Урух, средний апт.

У Acanthohoplitoidea латеральная лопасть, в большинстве случаев, асимметрично трехраздельная (рис. 22, 23); у Acanthohoplites nolani nodosa Eg.- также асимметрично трехраздельная (рис. 68а). Наружная ветвь более крупная и приподнятая, чем внутренняя. На приведенных рисунках срезов септы (рис. 68б-е) хорошо видно, что формирование дополнительных элементов происходит совершенно аналогично тому, как это наблюдается в онтогенетическом развитии латеральной лопасти этого рода. Внешняя ветвь зарождается на септе более глубоко (т.е. раньше), чем внутренняя (рис.69).

У тетрагонитоидеа, как известно, лопастная линия довольно сильно рассечена; латеральная лопасть слегка асимметрично двураздельна. Эти ветви, со своей стороны, усложнены элементами второго-четвертого порядка (рис. 41). На приведенных рисунках аншлифов септы Tetragonites duvalianus d'Orb. латеральная лопасть также разделяется асимметрично (рис. 70). Септа гофрируется таким же образом, как лопастная линия в онтогенезе.

Для лопастной линии филлоцератид, помимо других существенных признаков в онто-филогенезе, характерна еще и такая закономерность: вторичная лопасть вентральных седел сначала зарождается на склоне, затем в онтогенезе смещается к вершине седла. Пришлифовки вентральной стороны раковины

показали, что в отличие от онтогенетического развития элементов, расположенных в этой области оборота, вторичная лопасть с самого начала зарождается на вершине седла (рис. 71б,в).

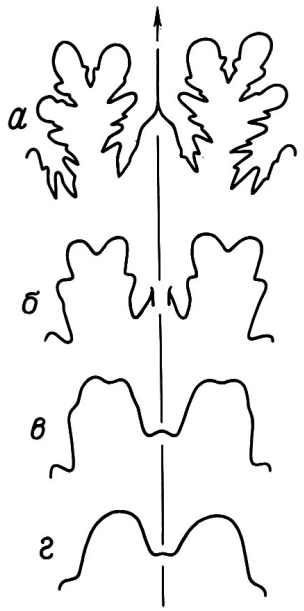


Рис. 71. Срезы вентральной части септы Salfeldiella paquieri Sayn; экз. № 8 (403/151); шестой оборот. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, средний апт.

Обработке кислотой был подвергнут фрагмент оборота Cadoceras sp.juv. Сравнения зарисовок лопастной линии, полученных таким путем (рис. 72), с рисунками настоящих лопастных линий Cadoceras elatmae Nik. (рис. 34), показывает, что в развитии отдельных элементов существенного различия нет. Вместе с тем, полностью восстановить ход развития септы невозможно из-за растворения пришовных участков раковины. У Cadoceras, как показывает онтогенетическое развитие лопастной линии (рис. 73), лопасть I^1 иногда зарождается асимметрично и затем мигрирует к вершине седла I/D. Если судить по рисункам Cadoceras sp. ind. (рис.72 г,в), можно констатировать, что подобно филлоцератидам, у него лопасть I^1 образуется на септе на вершине седла I/D.

Как видим, путем изготовления срезов септы или кислотной обработки раковины можно воспроизвести онтогенетическое развитие отдельных элементов лопастной линии. Приобретенный способ дифференциации краев септы в онтогенезе отодвигается без изменения в глубину. Каждая септа взрослого экземпляра является, скорее всего, носителем информации об онто-филогенетическом развитии лопастной линии. Вместе с тем, смещение второстепенных элементов, замеченное в онтогенезе некоторых групп аммоноидей, в развитии септы не наблюдается.

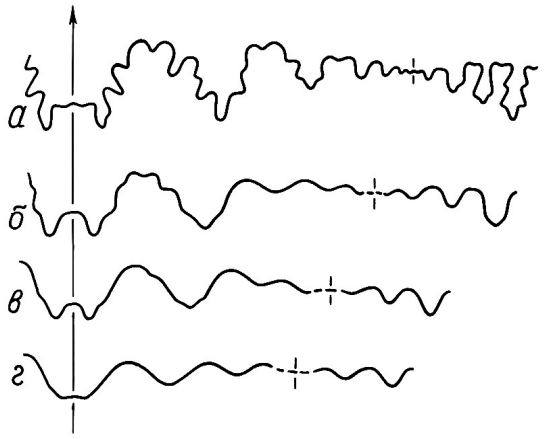


Рис. 72. Cadoceras sp. juv.; экз. № 8 (1001/2); пятый оборот. Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей.

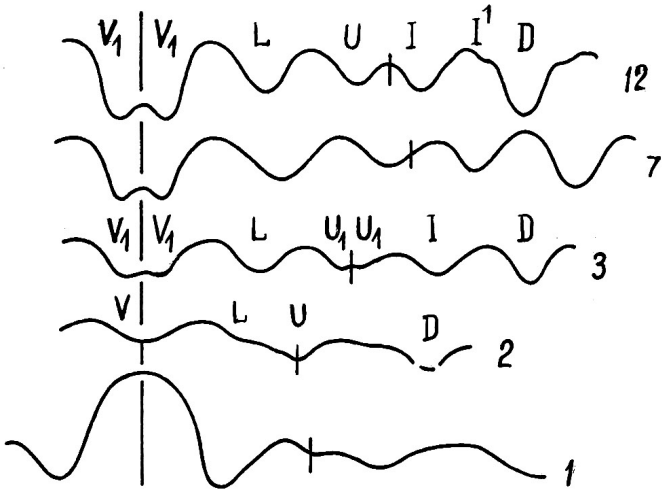


Рис. 73. Изменение лопастной линии в онтогенезе Cadoceras sp. juv.; экз. № 1001/6; Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей. Обозначения: 1,2,3 - 1-я, 2-я, 3-я и т.д. лопастные линии.

Филлоцератиды представляют собою наиболее консервативную группу мезозойских аммоноидей. Их консерватизм заключается, в основном, в удивительном постоянстве рисунка лопастной линии и однообразии морфологических признаков раковины. В морфогенезе лопастной линии аптских филлоцератид намечаются два пути (Шарикадзе, 1984 б,в; Khiami, Murphy, 1988). Просутура трехлопастная - L$\dot{U}$ I, примасутура пятилопастная - VL$\dot{U}$ ID, а третья линия шестилопастная - VLU_1:U_1ID (Шарикадзе, 1984б,в) (рис. 38-40). Наличие трехлопастной просутуры у раннеаптских Holcophylloceras aldersoni Anderson и Phyllopachyceras theresae Anderson установлено М. Хиами и М. Марфи (Khiami,

Murphy, 1988). По данным В.С. Грабовской (1981), у позднемеловых филлоцератид, начиная с четвертой линии до конца первого оборота, тоже замечается деление умбиликальной лопасти. Вблизи первичного пережима происходит редукция внутренней ветви упомянутой лопасти и линия вновь становится пятилопастной. Дальнейшее развитие лопастной линии происходит двумя способами. У Euphylloceras и Phyllopachyceras, так же как у подавляющего большинства юрско-меловых филлоцератид, новый элемент - лопасть U^1 - зарождается на вершине седла U/I. Впоследствии формирование сутуральной лопасти связано с преобразованием этой лопасти. Новые элементы сутуральной лопасти образуются в результате деления как седел, так и лопастей. В первом случае они смещаются на наружную сторону, а во втором - на внутреннюю. Такой тип морфогенеза лопастной линии является основным, так как характерен для подавляющего большинства юрско-меловых филлоцератид.

У представителей Holcophylloceratidae**,** у рода Salfeldiella (Шарикадзе, 1984а) и Holcophylloceras (Khiami, Murphy**,** 1988) лопастная линия развивается иначе, чем у других филлоцератид. В частности, у них наблюдается симметричное или асимметричное деление интернилатеральной лопасти. Сутуральная лопасть формируется в результате расчленения внешней ветви лопасти I. Ее развитие происходит аналогично тому, как это наблюдается в первой группе филлоцератид, т.е. лопасти, зарождающиеся на седле, смещаются на боковую сторону, а элементы, образующиеся в результате деления лопастей, остаются на внутренней стороне оборота. Кроме того, у Holcophylloceratidae до середины первого оборота вентральная лопасть не дифференцируется. Лопастная линия в целом менее расчленена, чем у других филлоцератид, а латеральная лопасть гораздо глубже, чем вентральная. Одной из характерных особенностей лопастной линии олкофиллоцератид является строение наружных седел. У взрослых экземпляров подавляющего большинства филлоцератид они более дифференцированы, чем у Holcophylloceratidae. У последних развиты большие филлоидные лепестки.

У позднемеловых филлоцератид (Грабовская, 1981), по сравнению с аптскими формами, ускорение развития в формировании лопасти не наблюдается. Во всех случаях новая лопасть появляется в конце первого или в начале второго оборота.

Седла у филлоцератид, как было подмечено Н.В. Безносовым (1958), ложно рассечены. В первой половине второго оборота у седла V/L образуется боковой зубец, который постепенно перемещается к его вершине. На внутренней стороне оборота седла во всех случаях цельные.

Одной из характерных особенностей строения лопастной линии филлоцератид является литуидность дорсальной лопасти. Однако у некоторых представителей, например, у Salfeldiella (рис. 40) литуидное строение упомянутой лопасти частично нарушается. Происходит это от того, что основание дорсальной лопасти частично заходит в лопасть предыдущей перегородки. В результате

нижняя часть дорсальной лопасти сужается и на этом месте образуются мелкие боковые зубцы. Аналогичного строения и дорсальная лопасть Euphylloceras ponticuli Rouss. (Друщиц, 1956а, рис. 48). И. Видманн (Wiedmann, 1966б) объясняет образование боковых зубцов локальным утолщением дорсальной лопасти при частичном захождении соседних лопастей друг в друга. К такому же мнению приходит и И.А. Михайлова (1979). Считаю, что, несмотря на причины, вызвавшие образование боковых зубцов, начиная со второй половины 3-го оборота дорсальная лопасть Salfeldiella и некоторых других представителей филлоцератид уже не имеет литуидное строение.

Касаясь особенностей морфогенеза представителей отряда Phylloceratida, И.А. Михайлова (1979, стр.1225-1226) отмечала: "Не до конца решенными остались вопросы: 1) может ли наблюдаться (хотя бы в исключительных случаях) деление внутренней лопасти; 2) может ли сутуральная лопасть возникать в результате преобразования лопасти U^3, а не U^2, как полагает И. Видманн; 3) случайность или исключительность - наличие двураздельности седел на внутренней стороне лопастной линии". Применительно к аптским филлоцератидам на эти вопросы можно ответить следующее: 1) деление интернилатеральной лопасти наблюдается у Salfeldiella, 2) формирование сутуральной лопасти связано у Euphylloceras и Phyllopachyceras с преобразованием лопасти U^1 (U^2 по Михайловой), а у Salfeldiella и Holcophylloceras – с лопастью I_2, 3) двураздельность седел на внутренней боковой стороне оборота не наблюдается (рис.38-40).

Таким образом, в филлоцерасовом типе морфогенеза лопастной линии можно выделить два подтипа:

а) собственно филлоцерасовый; формула лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow VL\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)L(U_1{:}U_1)ID \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}\ U^1ID \rightarrow (V_1V_1)LU\dot{S}\,(U^1)ID$;

б) олкофиллоцерасовый; формула лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow VL\dot{U}\ ID \rightarrow VL(U_1{:}U_1)ID \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}\ ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)LU\dot{S}(I_1)I_1D$, или $L\dot{U}I \rightarrow VL\dot{U}ID \rightarrow VL(U_1{:}U_1)ID \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}I_2\ I_1 \rightarrow (V_1V_1)LU\dot{S}(I_2)I_1D$.

Строение первичных лопастных линий у всех представителей мономорфных аптских Lytoceratida (рис. 41-45) одинаковое: просутура трехлопастная, а примасутура шестилопастная. В конце первого оборота происходит редукция внутренней ветви умбиликальной лопасти и дальнейшее развитие протекает на базе пятилопастной линии. У литоцератин с гетероморфной раковиной - у представителей Cicatritidae и Macroscaphitidae - новые элементы не образуются. Происходит лишь усложнение существующих. У мономорфных Lytoceratina и представителей Tetragonitoidea шестой элемент (лопасть I_2) закладывается на внешнем склоне интернилатеральной лопасти. Однако у аптских Lytoceratoidea дополнительные элементы не появляются; область шва остается слабо рассеченной и приподнятой. У аптских Tetragonitoidea новые элементы возникают в результате расчленения вторичного седла I_2/ I. Литоцератоидей характеризуются крестооб-

разным строением дорсальной лопасти. У всех представителей Lytoceratida лопасти двураздельные. При этом у Gabbioceratidae замечается, как было отмечено выше, гипертрофированное развитие умбиликальной лопасти. Интересная картина наблюдается в строении седел. У Lytoceratoidea седла, в основном, симметрично двураздельные, а у Tetragonitoidea - асимметрично трехраздельные. У мономорфных аптских Lytoceratida с конца третьего - начала четвертого оборота образуются септальные крылья.

У рассматриваемой группы аммонитов в формировании лопасти I_2 наблюдается ускорение развития. У барремских литоцератоидей I_2 появляется в конце второго или начале третьего оборота (рис.46). У аптских же Tetragonitoidea (рис. 41) и Lytoceratoidea (рис. 45) эта лопасть закладывается в начале или в середине второго оборота.

В литоцерасовом типе развития лопастной линии можно выделить два подтипа:

а) собственно литоцерасовый подтип:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L(U_1{:}U_1)ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}ID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2{:}I_1D$;

б) тетрагонитовый подтип:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L(U_1{:}U_1)ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}ID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2{:}I_1D \rightarrow$
$(V_1V_1)LUI_2I_2^1{:}I_1D$.

У гетероморфных аммонитов, которые имеют литоцератидные корни и объединены в подотряд Turrilitina, просутура, скорее всего, трехлопастная, а примасутура четырехлопастная или пятилопастная с последующей редукцией умбиликальной лопасти (рис. 51, 52). Характерной особенностью этой группы аммонитов является то, что количество элементов в морфогенезе не увеличивается; латеральная и интернилатеральная лопасти двураздельные. Исключение составляет Ptychoceras (рис. 51), у которого пятый элемент формируется в результате углубления и расширения вторичной лопасти (I^1), появившейся на седле I/D, что коррелятивно связано с приобретением частичной инволютности второго ствола. Седла и лопасти литоцератидные - симметрично двураздельные. У некоторых групп, имеющих асимметричную раковину, лопастная линия также асимметрична (Михайлова, 1983). В редких случаях у некоторых представителей Ptychoceras происходит отклонение от литоцератидного типа в развитии лопастной линии, что выражается в приобретении трехраздельности лопастей L и I (рис. 74). Однако у Ptychoceras подобные случаи не влияют на общую картину литоцерасового развития лопастной линии. У некоторых представителей Turrilitoidea происходит ранний разрыв вторичного седла вентральной лопасти. В других же случаях, например, у Ptychoceras, эта лопасть до 15-16 линий цельная, нерасчлененная. В подавляющем большинстве случаев интернилатеральная или дорсальная лопасти заметно уступают по размерам другим лопастям.

В туррилитовом типе развития лопастной линии можно установить три подтипа:

а) бакулитовый:

$(V_1V_1)LID \rightarrow (V_1V_1)(L_1L_1)(I_1I_1)D;$

б) собственно туррилитовый:

$(V_1V_1)LID \rightarrow (V_1V_1)LII^1D;$

в) птихоцерасовый:

$L\dot{U}I \rightarrow VL\dot{U}ID \rightarrow VLID \rightarrow (V_1V_1)(L_1L_1)(I_1I_1)D \rightarrow (V_1V_1)(L_1L_1)(I_1I_1):I^1D$, или

$L\dot{U}I \rightarrow VL\dot{U}ID \rightarrow VLID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_2I_1I_2)D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_2I_1I_2):I^1D.$

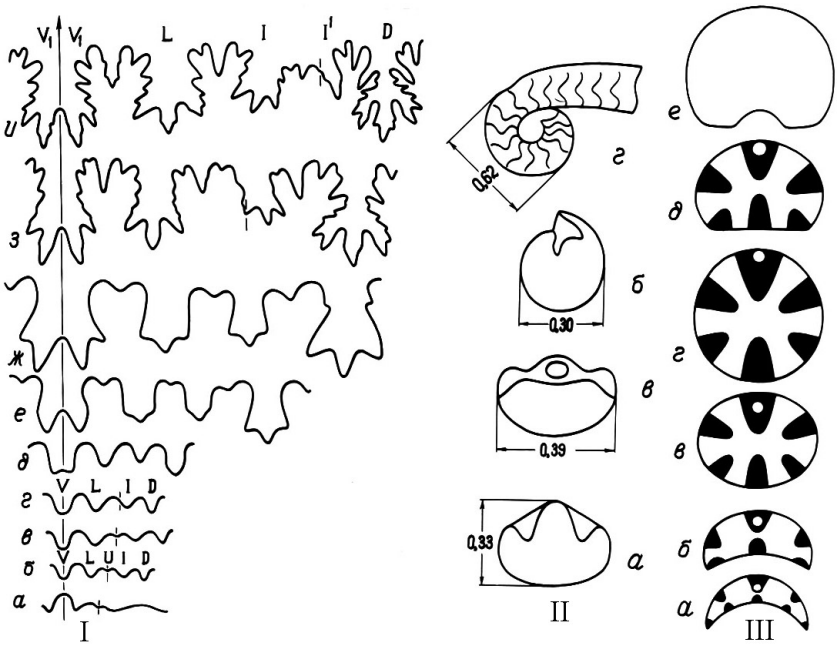


Рис. 74. Ptychoceras minimum trifida Wiedm., Kakab., Scharik.; экз. № 8 (401/57). I - изменение лопастной линии в онтогенезе: а-в - 1-я, 2-я, 6-я линии; г - конец 1-го оборота; д - начало 1-го ствола; е - первая половина 1-го ствола; ж - средняя часть 1-го ствола; з - конец 1-го ствола; и - средняя часть 2-го ствола; II - протоконх, первый оборот и начало первого ствола; III - изменение формы поперечного сечения раковины в онтогенезе; а -четвертая перегородка; б - конец 1-го оборота; в - начало 1-го ствола; г - средняя часть 1-го ствола; д - конец 1-го ствола; е - средняя часть 2-го ствола. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

Меньшим морфогенетическим разнообразием характеризуется лопастная линия у представителей "аммонитовых" гетероморф - Ancyloceratina. По данным Т.Н. Богдановой и И.А. Михайловой (1975), Какабадзе и др. (1978), у изученных ими аптских анцилоцератин просутура двухлопастная. Однако, исходя из общей конструкции просепты, филогенетического развития первичных лопастных линий аммоноидей, мы полагаем, что представители Ancyloceratina, как и все аптские аммоноидей, должны характеризоваться трехлопастной просутурой. Примасутура состоит из пяти лопастей. После редукции умбиликальной лопасти развитие лопастной линии происходит однотипно. Новые элементы в онтогенезе не

возникают. Исключение составляет Matheronites (рис. 53, 54), у которого в результате приобретения частичной инволютности взрослых оборотов, на седле I/D формируется лопасть I^1 (Шарикадзе и др., 1989). Все лопасти, кроме вентральной, трехветвистые, а седла двураздельные. Бросается в глаза то, что в подавляющем большинстве случаев лопасть I с возрастом постепенно уступает другим лопастям по размерам и довольно часто мало чем отличается от вторичной лопасти, расположенной на наружном седле. Кроме того, у некоторых представителей Matharonites, Luppovia и Colchidites лопасть I иногда двураздельная. У Matheronites дорсальная лопасть может быть одноконечной или двураздельной (рис. 51, 52). Формула анцилоцерасового типа развития лопастной линии:

$(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_2I_1I_2)D$, или

$(V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_1I_1)I^1{:}D_1D_1$.

Дувиейцератоидей характеризуются стабильностью развития лопастной линии. У них просутура трехлопастная, а примасутура - пятилопастная. В середине первого оборота происходит редукция мелкой умбиликальной лопасти. Новые элементы появляются на втором или в начале третьего оборота в результате асимметричного деления латеральной и интернилатеральной лопастей. У одного из наиболее древних родов - Procheloniceras и Cheloniceras ex gr. seminodosum Sinz. - латеральная лопасть делится слегка асимметрично (рис. 66, 73), а у всех более молодых представителей этого надсемейства место закладки лопасти L_2 смещается на внутренний склон латеральной лопасти (рис. 67, 76). Что же касается лопасти I_2, то она всегда формируется в области шва, вблизи основания интернилатеральной лопасти. Лопасти L_1 и I_1 более развиты, чем вновь образованные ветви L_2 и I_2. В результате воздымания и расширения вторичных седел, ветви лопастей L и I приобретают самостоятельность. В дальнейшем дополнительные элементы в онто-филогенезе не формируются. Дорсальная лопасть всегда остается одноконечной. Характерной особенностью лопастной линии Douvilleiceratoidea является также господство латерального и внутреннего седел над другими седлами, что хорошо наблюдается уже на ранней стадии развития (рис. 66, 75, 76). Интересно заметить, что ускорение в развитии дополнительных элементов L_2 и I_2 не наблюдается. Более того, прослеживается обратная картина - запоздание в появлении новых элементов (ретардация). Так, например, у Procheloniceras расчленение лопасти L происходит в начале и ли середине второго оборота, а лопасть I дифференцируется в конце этого же оборота. Почти аналогичная картина наблюдается у сравнительно молодых родов - Cheloniceras и Epicheloniceras, а у наиболее молодых представителей - Eodouvilleiceras и Douvilleiceras - деление упомянутых лопастей приурочено к концу второго – началу третьего оборота (Михайлова, 1976в, 1983; Кванталиани, 1989).

Формула дувиейцерасового типа развития лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)L{:}ID \rightarrow (V_1V_1)L_1L_2{:}ID \rightarrow (V_1V_1)L_1L_2I_2{:}I_1D$.

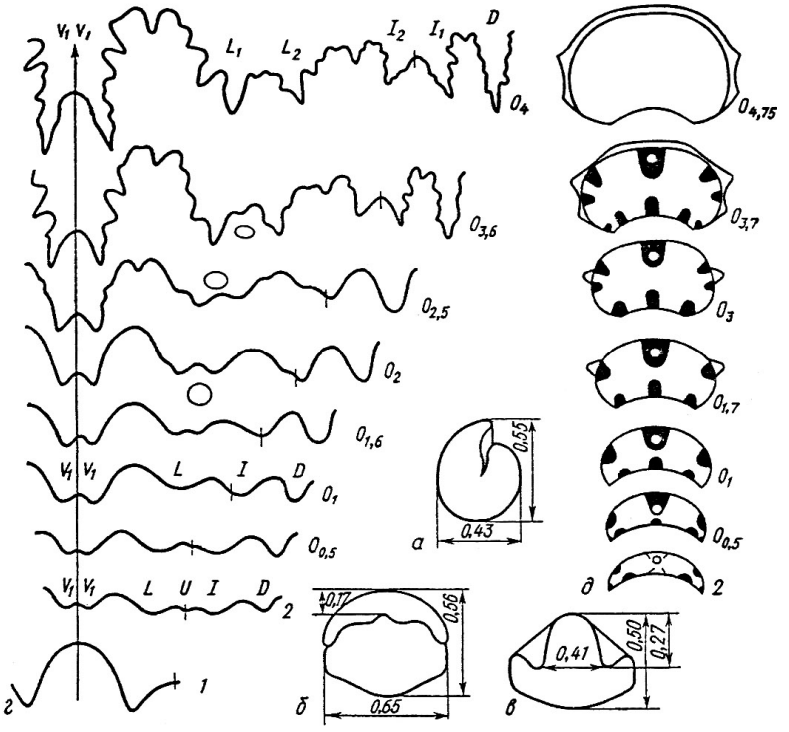


Рис. 75. Cheloniceras seminodosum Sinz.; экз. № 399/230; а-в - протоконх; г - изменение лопастной линии в онтогенезе; д - изменение формы поперечного сечения раковины в онтогенезе. Грузия, с. Ципа, нижний апт.

Акантогоплитовый тип развития лопастной линии формируется на базе дувиейцерасового типа в конце раннего апта. У наиболее вероятных предков Acanthohoplitoidea, у Pseudocheloniceras, в результате коренных изменений, наблюдаемых в развитии латеральной и дорсальной лопастей, происходит перестройка дувиейцерасового типа лопастной линии в акантогоплитовый. В частности, уменьшаются размеры вторичного седла латеральной лопасти, соответственно укорачивается ее внутренняя боковая ветвь. В результате этих изменений латеральная лопасть вторично приобретает трехветвистую форму (рис. 77-81). Кроме того, у дорсальной лопасти в основании появляется мелкое вторичное седло (рис. 78). Уменьшаются в размерах латеральное и внутреннее седла.

Представители Acanthohoplitoidea и Parahoplitoidea характеризуются почти одинаковым планом морфогенеза лопастной линии. Просутура трехлопастная, примасутура пятилопастная. Умбиликальная лопасть довольно быстро редуцируется и дальнейшее развитие происходит на базе четырехлопастной линии. Латеральная лопасть всегда трехветвистая. Новые элементы появляются в результате расчленения первичного внешнего склона интернилатеральной лопасти.

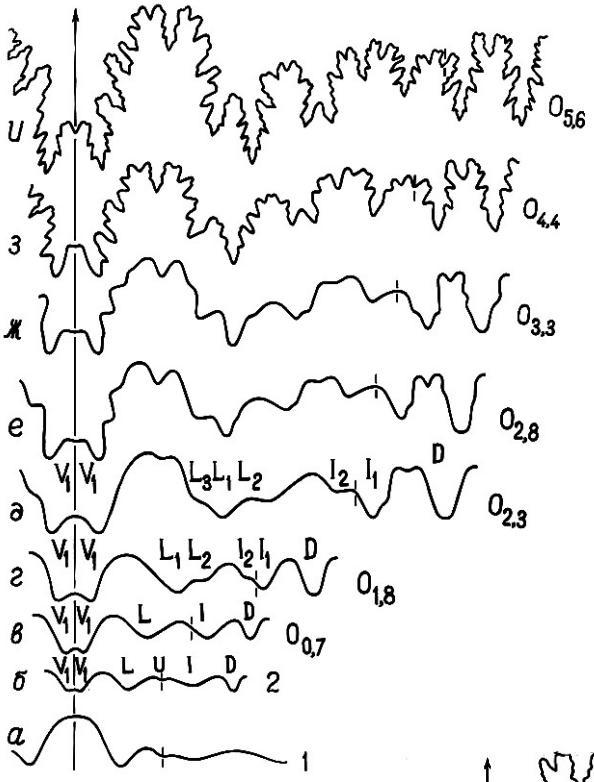


Рис. 76. Изменение лопастной линии в онтогенезе Cheloniceras cornuelianum d'Orb.; экз. № 8 (101/434). Дагестан, с. Хаджалмахи, нижний апт.

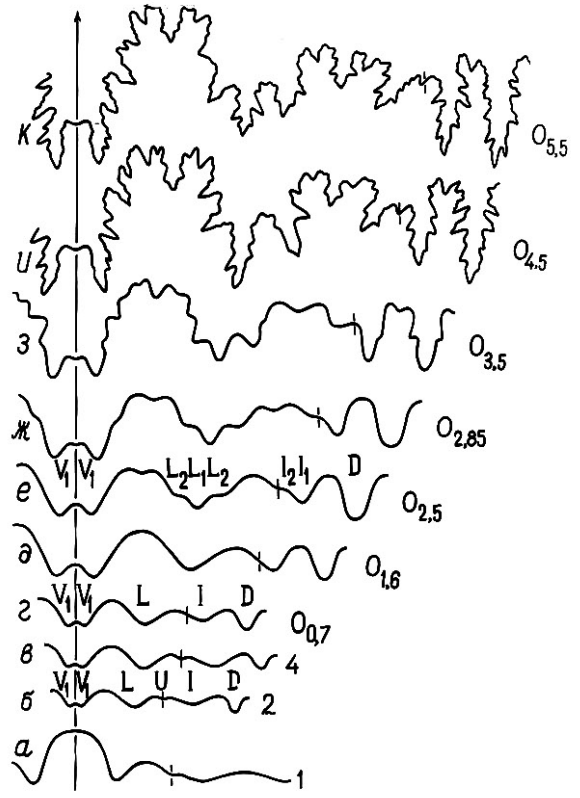


Рис. 77. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudocheloniceras accomodatum Scharik., gen. et sp. nov.; экз. № 4 (3057/5-49). Дагестан, с. Леваши, нижний апт.

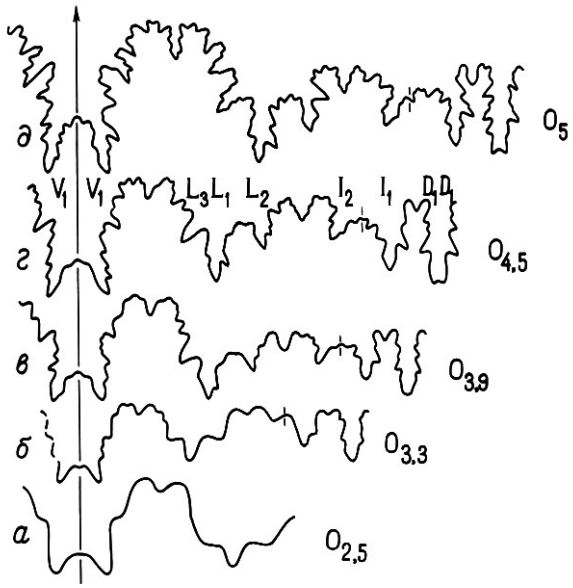


Рис. 78. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudocheloniceras serotinum Scharik., gen. et sp. nov.; экз. № 8 (108/1). Дагестан, г. Касумкент, нижний апт.

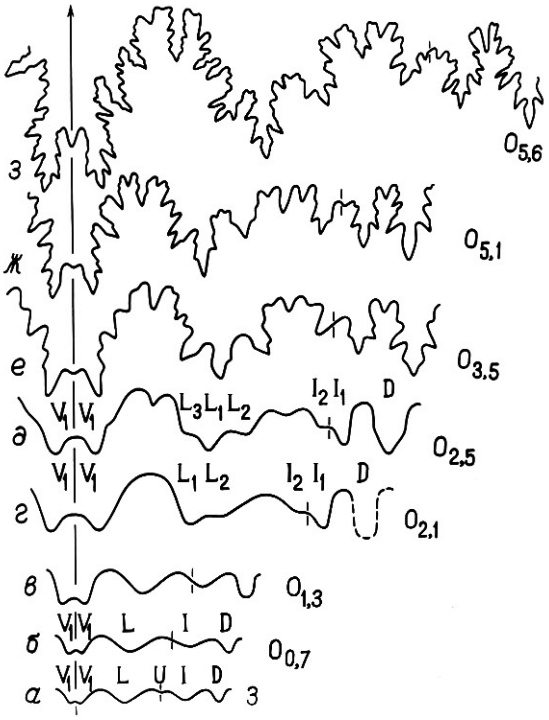


Рис. 79. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudocheloniceras moderatum Scharik., gen. et sp. nov.; экз. № 8 (109/1). Дагестан, с. Аялакаб, нижний апт.

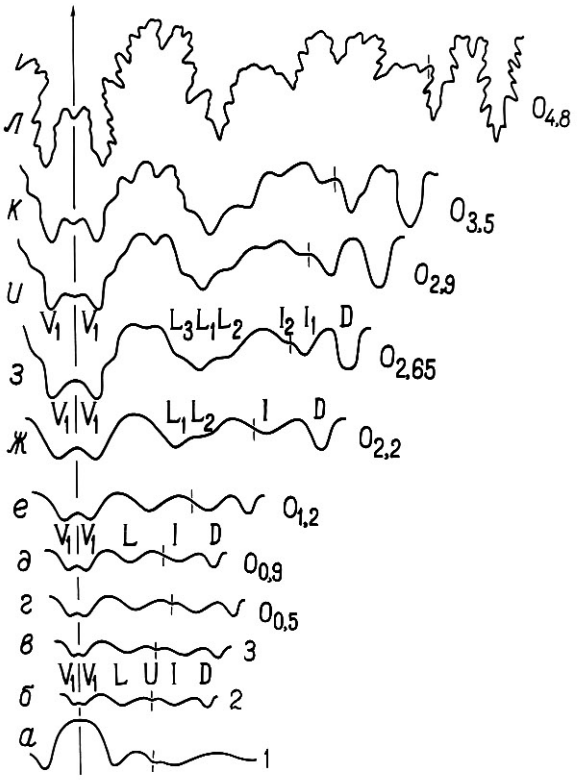


Рис. 80. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudocheloniceras atypicum Scharik., gen. et sp. nov.; экз. № 8 (101/432). Дагестан, с. Хаджалмахи, нижний апт.

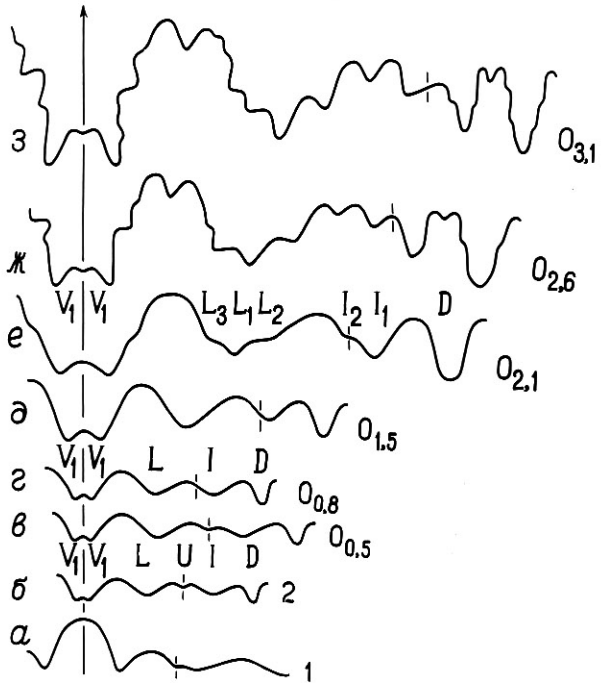


Рис. 81. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudocheloniceras sp. juv.; экз. № 8 (101/433). Дагестан, с. Хаджалмахи, нижний апт.

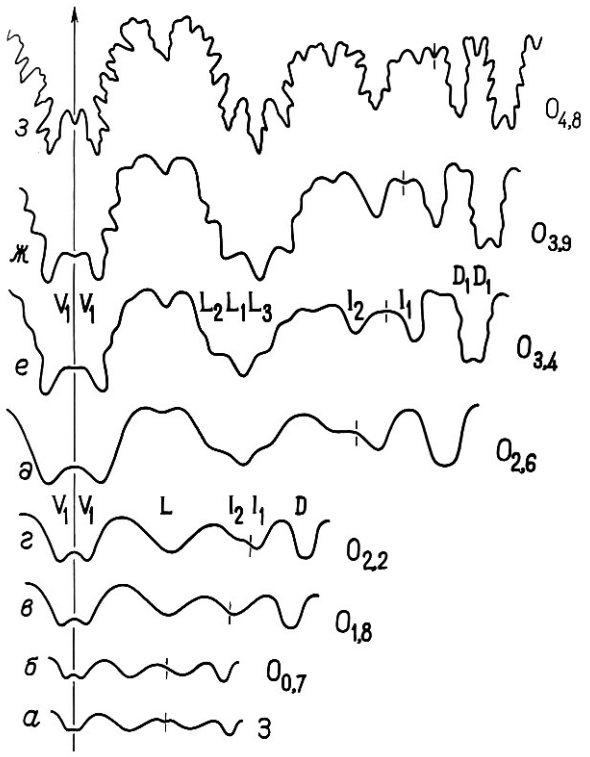


Рис.82. Изменение лопастной линии в онтогенезе Gargasiceras aptiensis Roch; экз. №8(402/5). Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний апт.



Рис. 83. Изменение лопастной линии в онтогенезе Gargasiceras gargasense d'Orb.; экз. №8 (109/4). Дагестан, с. Аялакаб, нижний апт.

У одного из наиболее древних представителей Acanthohoplitoidea – Gargasiceras, новый элемент закладывается на внешнем склоне лопасти I, недалеко от ее основания (рис. 82, 83). У сравнительно молодого рода Colombiceras место закладки лопасти I_2 несколько смещается вверх по склону интернилатеральной лопасти - к ее средней части. Примечательно, что в таких случаях шовная линия

симметрично рассекает интернилатеральную лопасть (рис. 84, 85). У средне- и позднеаптских Protacanthoplites (рис. 86), Diadochoceras (рис. 87), Paracanthohoplites (рис. 88), Chaschupseceras (рис. 89) и Paradiadochoceras (рис. 90, 91) место закладки лопасти I_2 в онто-филогенезе постепенно мигрирует вверх по склону интернилатеральной лопасти, к вершине седла L/I. У наиболее молодых представителей - Acanthohoplites и Hypacanthoplites эта лопасть появляется уже у вершины упомянутого седла (рис. 69, 92-95). Параллельно постепенно расширяется вторичное седло I_2/I_1 и на его вершине закладываются дополнительные мелкие лопасти, которые в дальнейшем в большинстве случаев перемещаются на наружную сторону оборота. У Gargasiceras и Colombiceras упомянутое седло узкое и слабо расчлененное (рис. 82, 83), а у Acanthohoplites и Hypacanthoplites оно довольно широкое, в пределах которого располагается 3-4 дополнительных лопасти (рис. 69, 92-95).

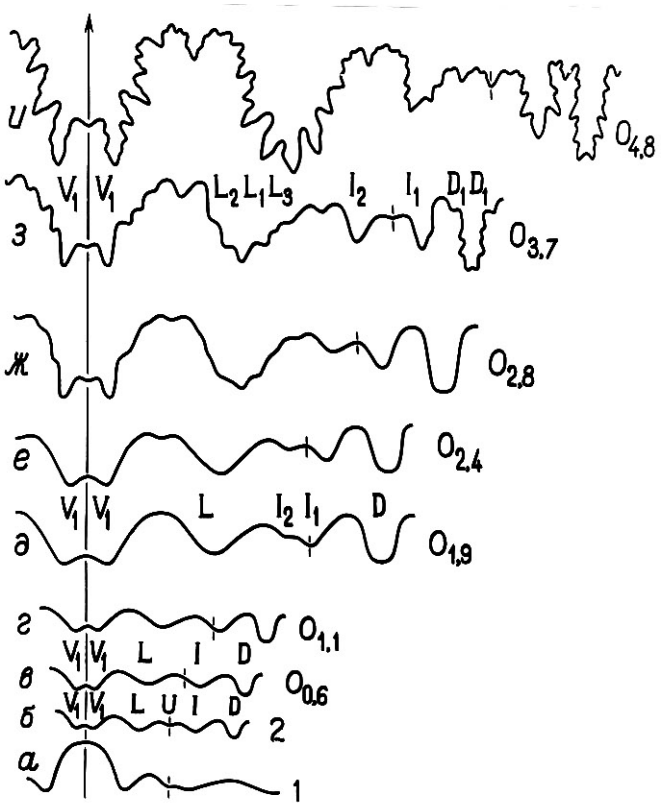


Рис. 84. Изменение лопастной линии в онтогенезе Colombiceras crassicostatum crassicostatum d'Orb.; экз. № 8 (402/4). Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний апт.

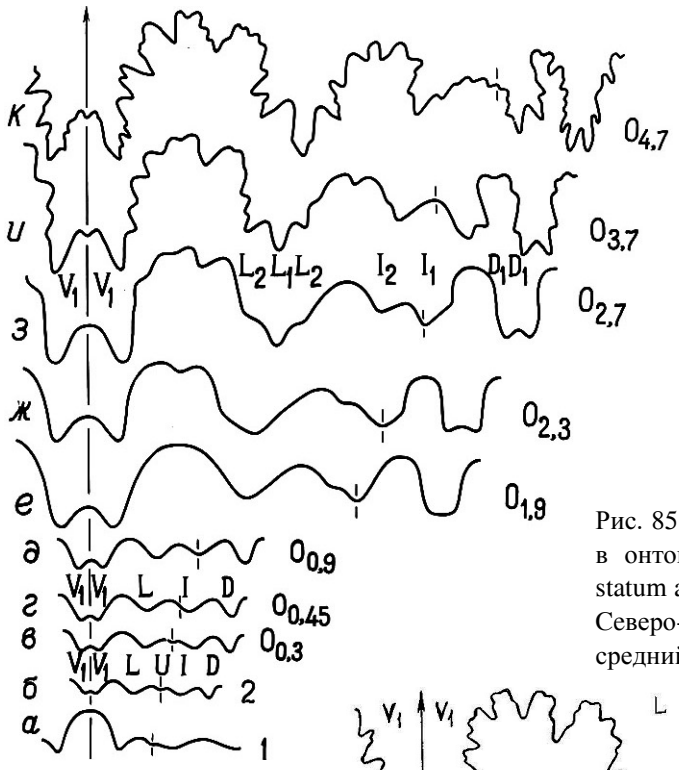


Рис. 85. Изменение лопастной линии в онтогенезе Colombiceras crassicostatum angulata Eg.; экз. № 8 (401/48). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

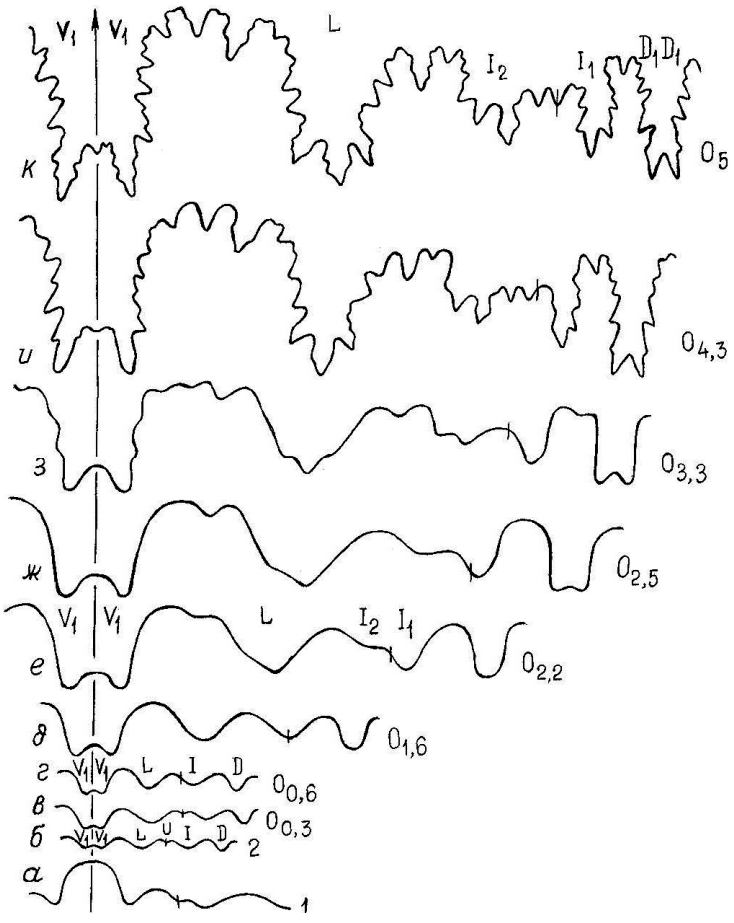


Рис. 86. Изменение лопастной линии в онтогенезе Protacanthoplites abichi Anth.; экз. № 8 (401/55). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

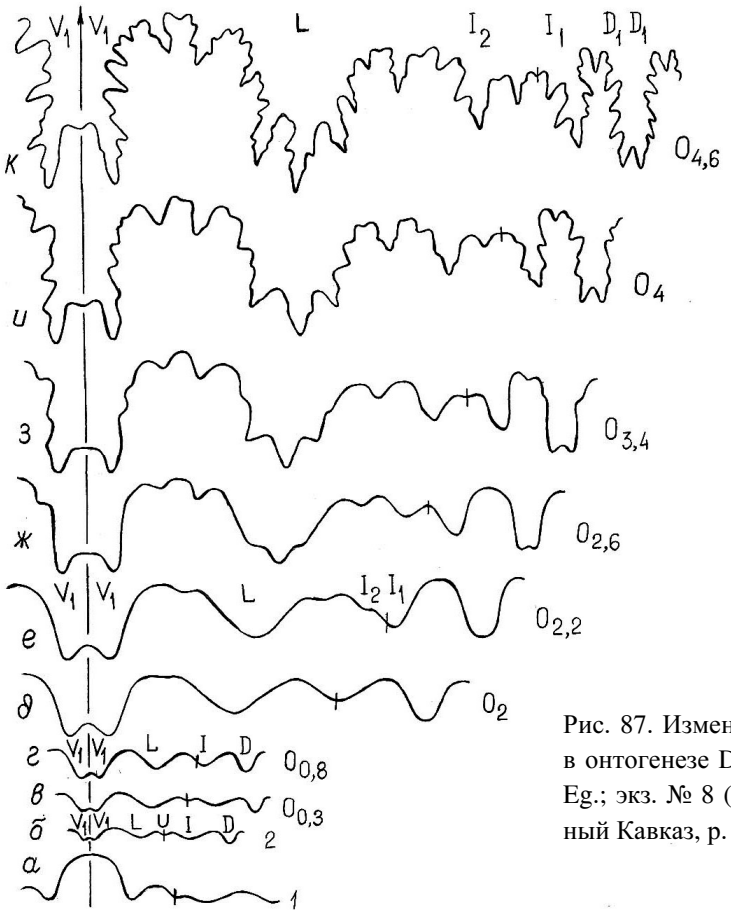


Рис. 87. Изменение лопастной линии в онтогенезе Diadochoceras inaequalis Eg.; экз. № 8 (401/49). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

В морфогенезе лопастной линии акантоплитоидей хорошо наблюдается процесс ускорения развития. В первую очередь это касается лопастей L, I и D. У Pseudocheloniceras и Gargasiceras латеральная и интернилатаеральная лопасти дифференцируются почти одновременно, в начале третьего оборота. Дорсальная лопасть разделяется у Pseudocheloniceras в середине пятого оборота (рис. 78), а у Gargasiceras - в начале четвертого оборота (рис. 82). В дальнейшем, в филогенезе, время формирования новых элементов отодвигается на более ранние стадии развития. Лопасть L у Colombiceras и Protacanthoplites (рис. 84-86) дифференцируется в первой половине третьего оборота, у Acanthohoplites и Diadochoceras (рис. 87, 92-94) - в конце второго или в середине третьего оборота, а у Paradiadochoceras, Hypacanthoplites и Paracanthohoplites (рис. 88, 90, 91, 95) - в середине или в конце второго оборота. Лопасть I_2 закладывается у Colombiceras, Protacanthoplites, Acanthohoplites ex gr. aschiltaensis Anth., Ac. ex gr.bigoureti Seun. и Diadochoceras в конце второго или в середине третьего оборота, а у наиболее молодых представителей Acanthohoplitoidea - A. ex gr. nolani, Paradiadochoceras и Hypacanthoplites - в середине второго оборота. Дорсальная лопасть раздваивается у первой группы аммонитов в интервале середины третьего - четвертого оборотов, а у второй группы - в середине или в конце второго оборота.

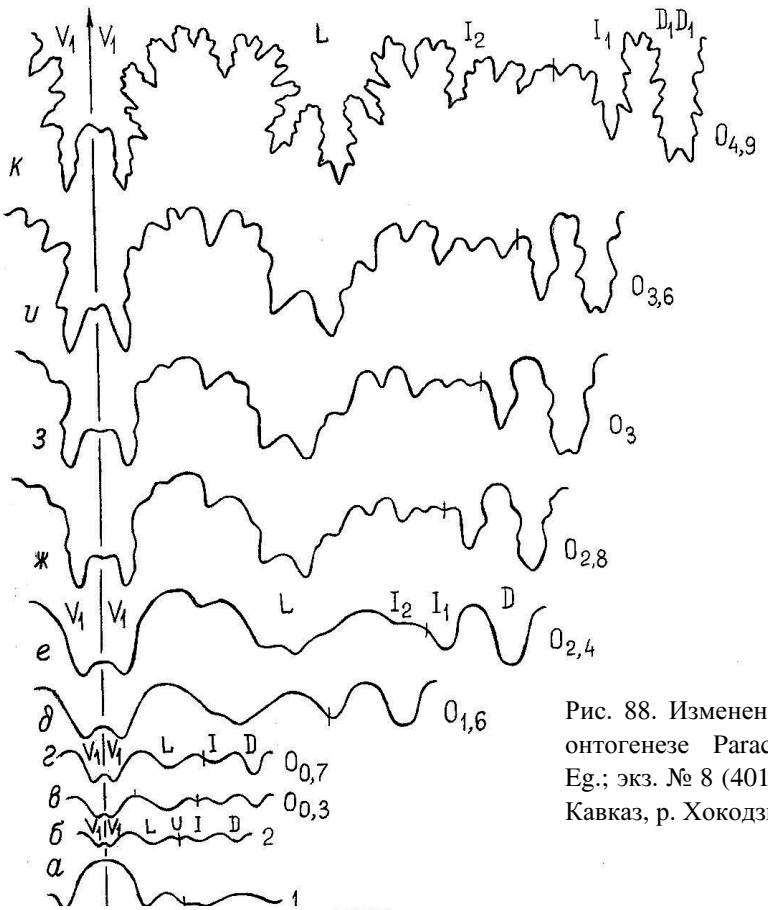


Рис. 88. Изменение лопастной линии в онтогенезе Paracanthohoplites proprius Eg.; экз. № 8 (401/52). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

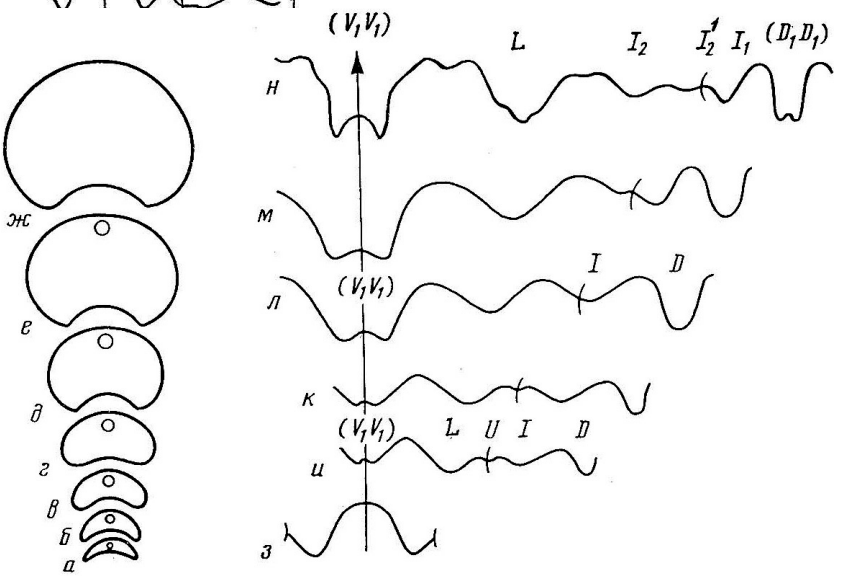


Рис. 89. Chaschupseceras bogdanovae Kvant. et Scharik.; экз. № 8 (105/50). а-ж - изменение формы поперечного сечения раковины в онтогенезе: а - третья перегородка; б - 0,4 оборота, в - 0,6 оборота, г - 1,5 оборота; д - 2,2 оборота, е - 3,5 оборота, ж - 4,3 оборота; з-н - изменение лопастной линии в онтогенезе: з - просутура; и - примасутура; к - третья линия; л - конец 1-го оборота; м - 1,7 оборота; н - 2,8 оборота. Дагестан, с. Муги, клансей.

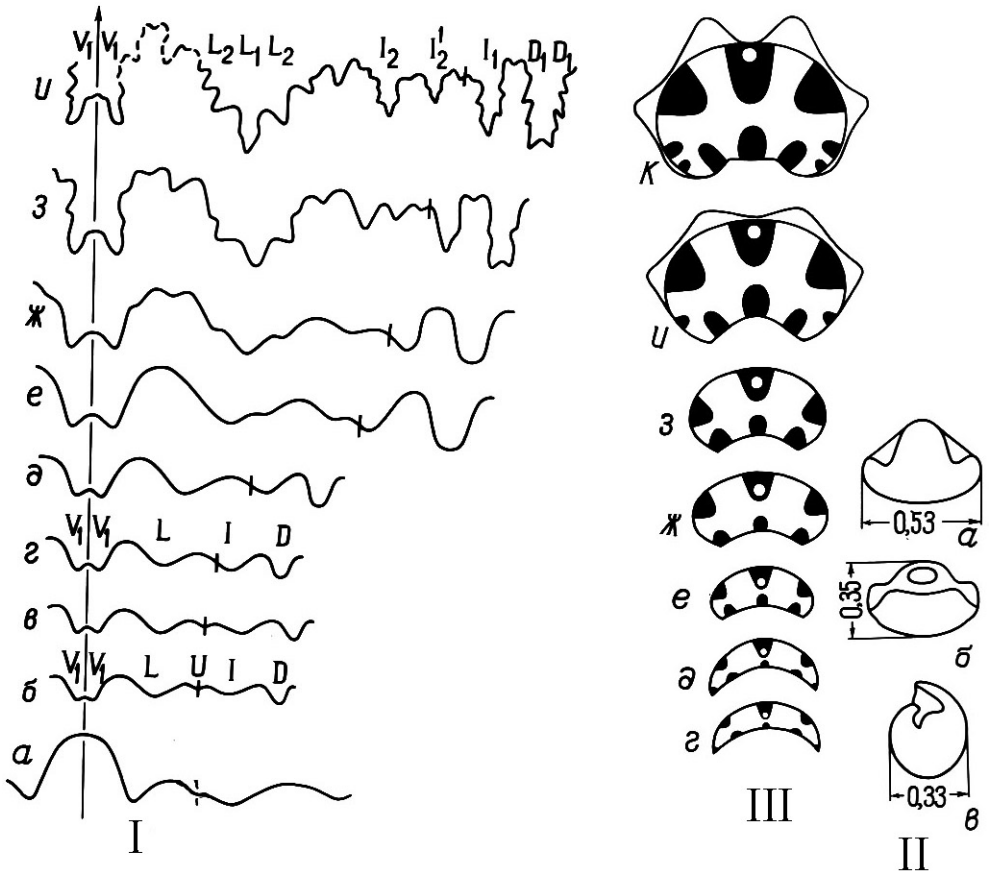


Рис. 90. Paradiadochoceras fragosum Scharik., gen. et sp. nov.; экз. № 8 (403/84); I - изменение лопастной линии в онтогенезе: а - просутура; б - 0,25 оборота; в - 0,5 оборота; г - конец 1-го оборота; д - 1,3 оборота; е - 1,7 оборота; ж - 2,4 оборота; з - 3,4 оборота; и - начало 5-го оборота; II - протоконх; III - изменение формы поперечного сечения раковины в онтогенезе: г - 0,2 оборота; д - 0,35 оборота; е - конец 1-го оборота; ж - 1,3 оборота; з - конец 2-го оборота; и - 3,3 оборота; к - начало 5-го оборота. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

На фоне общего прогрессивного развития, у наиболее грубо скульптированных представителей рассматриваемого надсемейства, у Colombiceras, Diadochoceras, Acanthohoplites ex gr. bigoureti наблюдается некоторое упрощение лопастной линии. Это выражается, главным образом, в уменьшении глубины и числа второстепенных элементов.

Формула лопастной линии акантогоплитового типа развития:

$$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)L{:}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2{:}I_1D \rightarrow$$
$$(V_1V_1)(L_2\,L_1L_2)I_2I^1{}_2 : I^2{}_2I_1\,(D_1D_1).$$

У Parahoplitoidea, в отличие от Acanthohoplitoidea, лопасть U редуцируется несколько раньше, уже на 4-й, или 5-й линии. Дорсальная лопасть в подавляющем большинстве случаев одноконечная, но бывает и двураздельной (рис. 96,

97). Лопасть I_2 закладывается в средней части внешнего склона интернилатеральной лопасти или вблизи вершины седла L/I. Большинство основных элементов расчленяется асимметрично. В целом у Parahoplitoidea лопастная линия рассечена сравнительно слабее, чем у Acanthohoplitoidea.

Формула лопастной линии парагоплитового типа развития:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)L{:}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2{:}\ I_1D$, или

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)L{:}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2{:}\ I_1\,(D_1D_1)$.

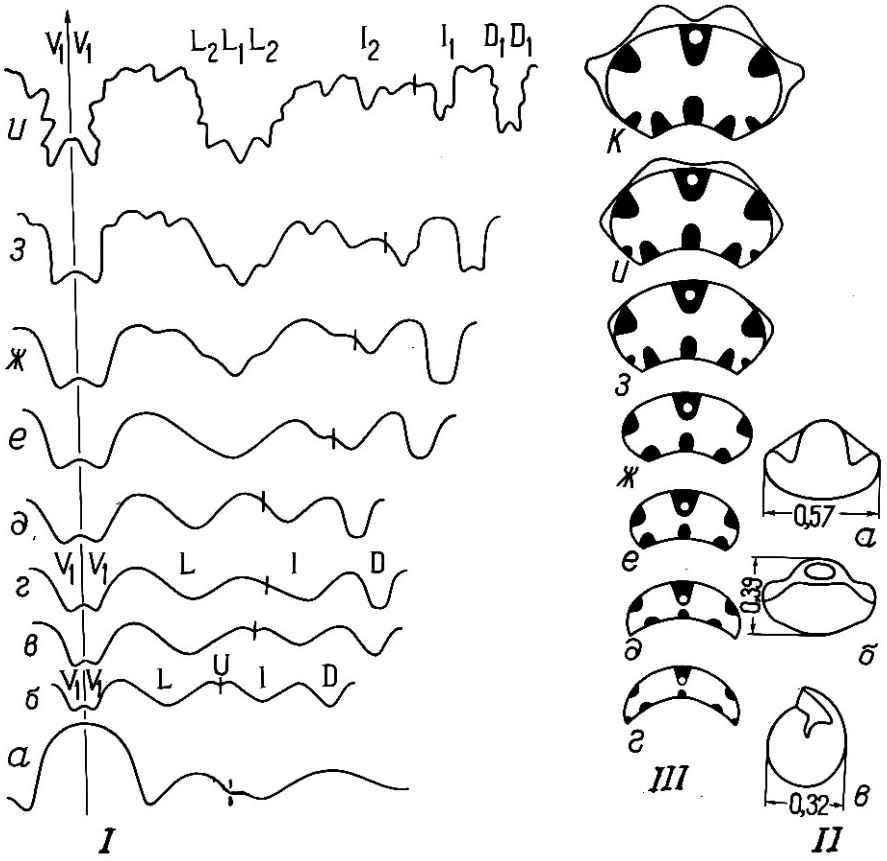


Рис. 91. Paradiadochoceras finitimum Scharik., gen. et sp.nov.; экз. № 8 (403/88); I - изменение лопастной линии в онтогенезе: а-г - 1-я, 2-я, 6-я и 8-я линии; д - 12-я линия, конец 1-го оборота; е - 1,7 оборота; ж - начало 3-го оборота; з - 2,8 оборота; и - 3,7 оборота; II -протоконх; III - изменение формы поперечного сечения раковины в онтогенезе: г-е - 5-я, 7-я, 14-я перегородки, ж - конец 2-го оборота; з - 2,4 оборота; и - 2,8 оборота; к - 3,8 оборота. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

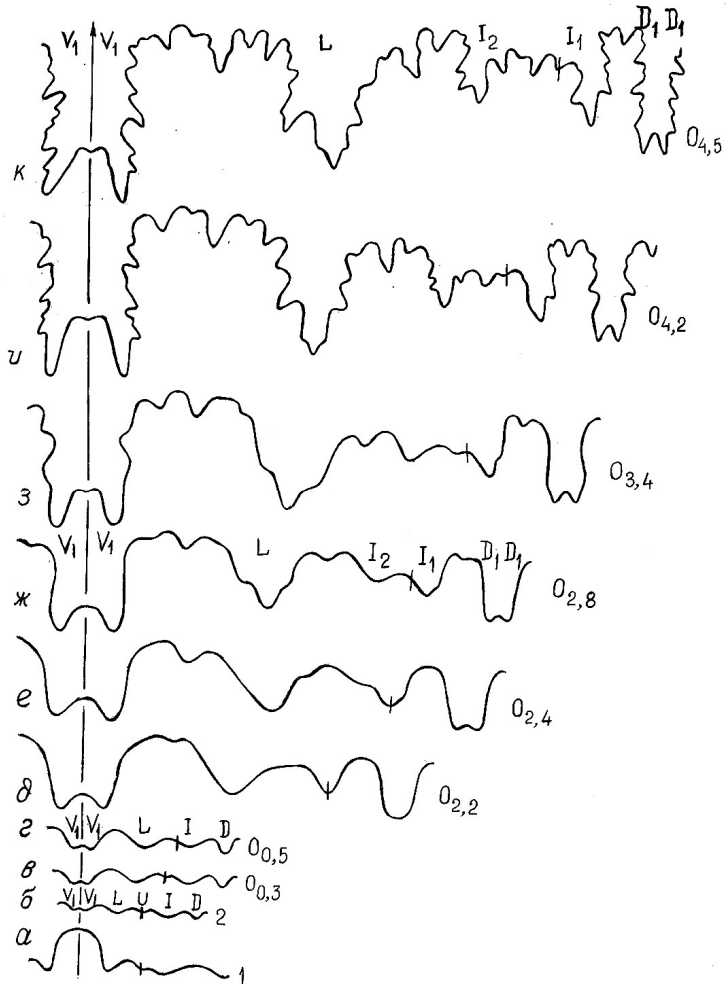


Рис. 92. Изменение лопастной линии в онтогенезе Acanthohoplites aschiltaensis Anth.; экз. № 8 (103/144). Дагестан, с. Акуша, клансей.

Представители Deshayesitoidea характеризуются слабой рассеченностью лопастной линии и небольшим количеством ее элементов, узкими, асимметрично трехраздельными лопастями и сравнительно широкими седлами. Причем, латеральное седло асимметрично двураздельное, внешняя ветвь которого более низкая, чем внутренняя.

Просутура трехлопастная, примасутура - пятилопастная (рис. 55). Умбиликальная лопасть мелкая, имеет вид неглубокой выемки, которая очень скоро, на 4-й или 5-й линии редуцируется. Новые элементы формируются в области шва. Так как представители этого надсемейства характеризуются слабой объемлемостью, особенно на ранних стадиях развития, интернилатеральная лопасть смещается на наружную сторону, а на шве располагается седло I/D. В результате расчленения этого седла образуются новые элементы. По данным С.З. Товбиной

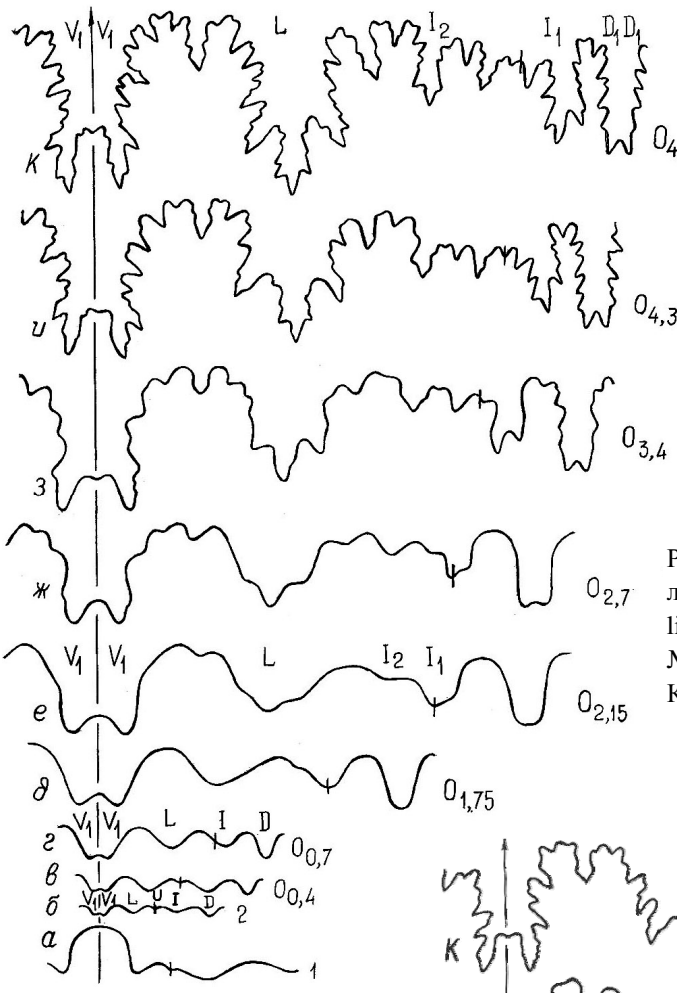


Рис. 93. Изменение лопастной линии в онтогенезе Acanthohoplites prodromus Tovb.; экз. № 8 (401/53). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

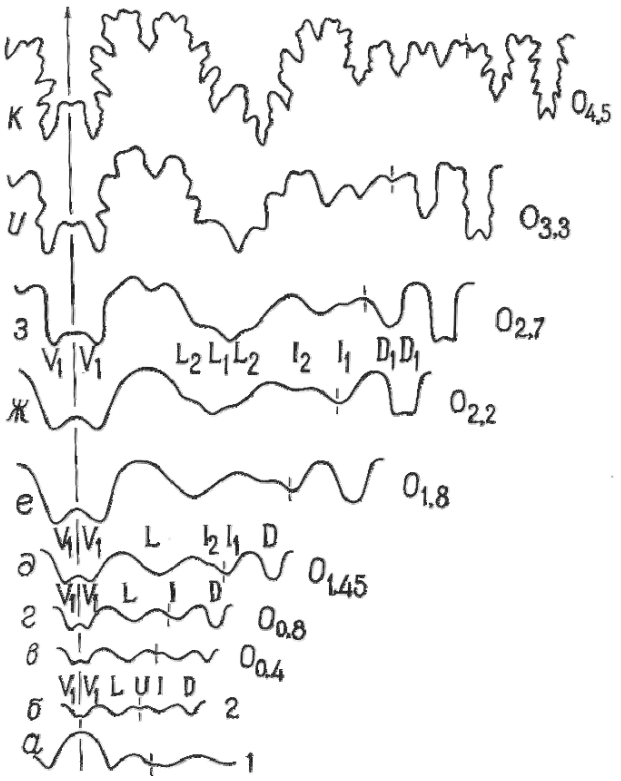


Рис. 94. Изменение лопастной линии в онтогенезе Acanthohoplites nolani nolani Seun.; экз. № 8 (403/41). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

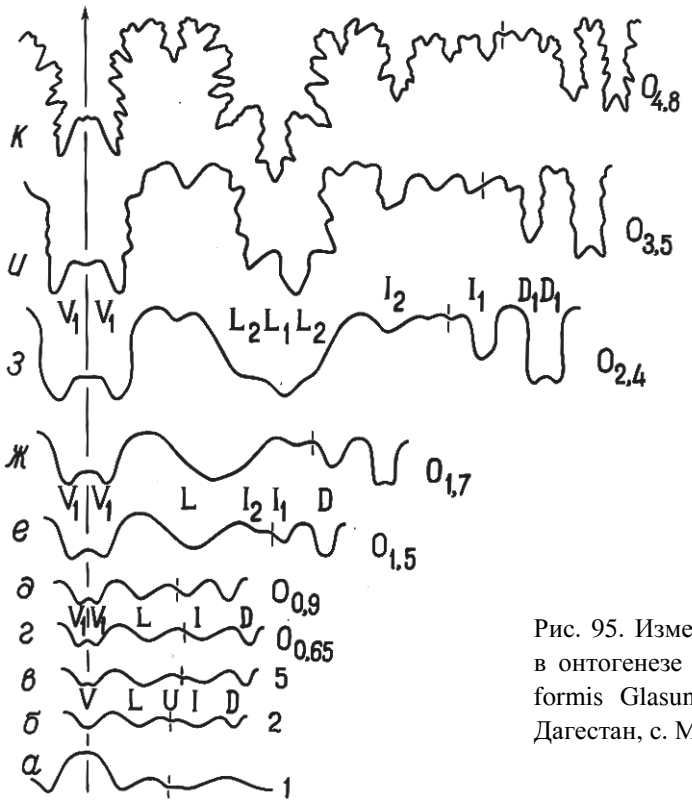


Рис. 95. Изменение лопастной линии в онтогенезе Hypacanthoplites nolaniformis Glasun.; экз. № 8 (105/278). Дагестан, с. Муги, клансей.

(1985) и Т.Н. Богдановой (1971б), у наиболее старого представителя упомянутого надсемейства, у Turkmeniceras лопасть I^1 зарождается на шовной линии несколько асимметрично. Она располагается на вершине седла I/D, поблизости дорсальной лопасти. У Deshayesites и Dufrenoyia эта лопасть закладывается также асимметрично, однако в результате приобретения сравнительно большей обьемлемости оборотов, она смещается на внутреннюю сторону раковины (рис. 55). Кроме отмеченного, характерными особенностями в морфогенезе лопастной линии Deshayesitoidea являются ускорение развитии допасти I^1 и расширение седла I/D. Лопасть I^1 зарождаетея у Turkmeniceras на второй половине третьего оборота, у Deshayesites - на первой половине этого же оборота, а у Dufrenoyia - в конце второго оборота. Седло I/I^1 располагается ниже других.

Деезитовый тип развития лопастной линии:

$$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)L{:}ID \rightarrow (V_1V_1)LI{:}I^1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_2I_1I_2)I^2{:}\ I^1D.$$

Desmoceratoidea занимают значительное место в комплексе не только аптских, но и меловых аммоноидей в целом. Они составляют одну из основных ветвей аммонитов, объединенных в подотряд Perisphinctina. Их корни связываются, очевидно, с среднеюрскими аммонитами. Для полноценного понятия морфогенеза лопастной линии и определения места десмоцератоидей в системе юрско-меловых аммоноидей, рассмотрим основные моменты развития лопастной линии представителей Perisphinctina. Вместе с тем, это дает возможность проследить путь морфогенетических преобразований лопастной линии в большом отрезке времени и выявить некоторые общие закономерности ее развития.

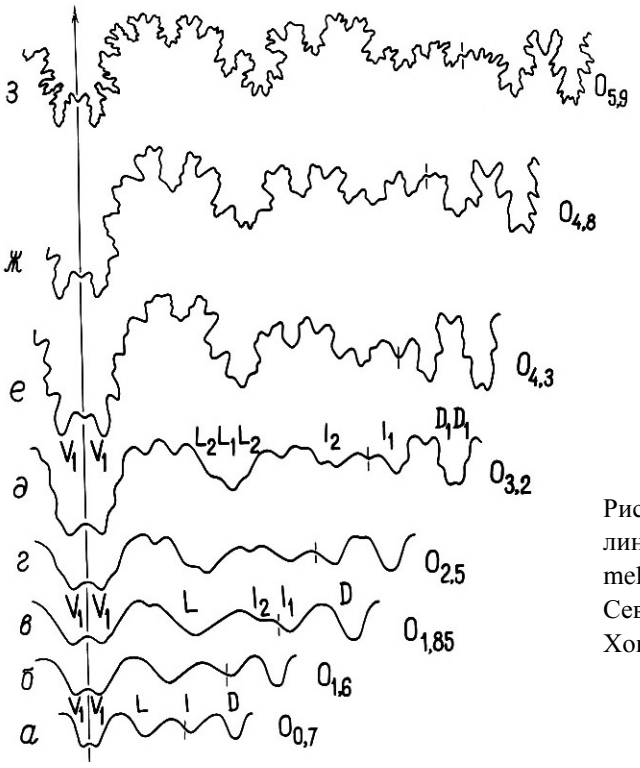


Рис. 96. Изменение лопастной линии в онтогенезе Parahoplites melchioris Anth.; экз. № 8 (401/56). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

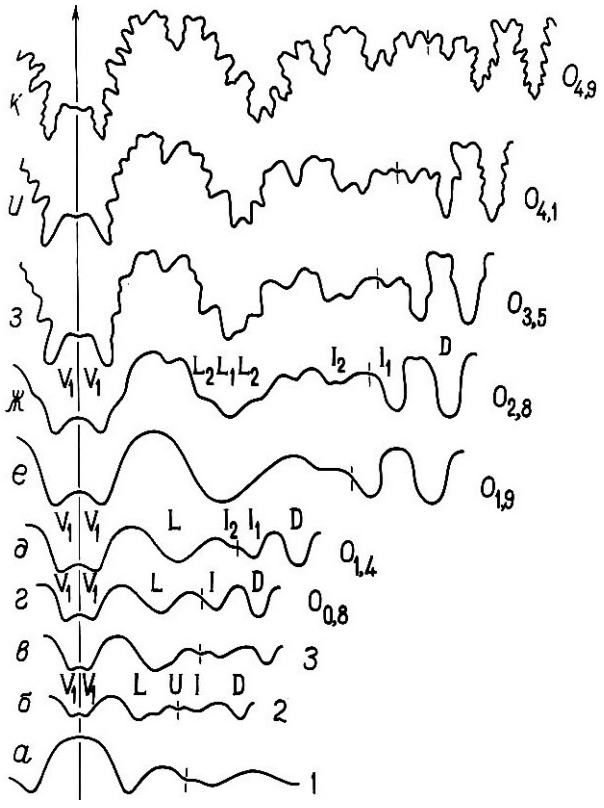


Рис. 97. Изменение лопастной линии в онтогенезе Parahoplites sp. juv.; экз. № 8 (109/3). Дагестан, с. Аялакаб, средний апт.

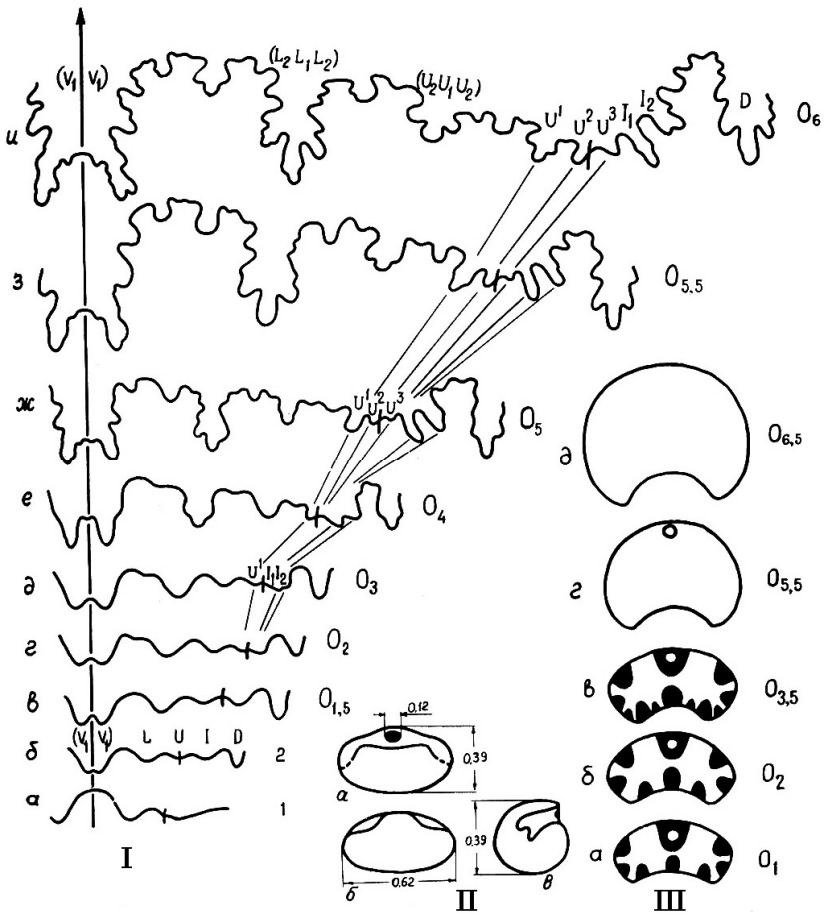


Рис. 98. Properisphinctes pseudobernensis Sas.; экз. № 10/22Е. Изменение лопастной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (III) в онтогенезе; II -протоконх. Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей.

У перисфинктин просутура трехлопастная, а примасутура - четырех- пяти- и шестилопастная (рис. 31). Четырехлопастная примасутура наблюдается в тех случаях, когда она "верхом сидит" на просутуре (рис. 34). Пятилопастную примасутуру имеют абсолютное большинство перисфинктин. Шестилопастная примасутура наблюдается у некоторых плацентицератид ($VLUI_1I_1D$) и макроцефалитид (VLU_1U_1ID). Однако у последних в результате редукции внутренней ветви умбиликальной лопасти линия вскоре становится пятилопастной, а у плацентицератид обе ветви получают дальнейшее развитие в онтогенезе.

Наиболее важное значение для систематики Perisphinctoidea отводится преобразованиям, наблюдаемым в пределах интернилатеральной лопасти и прилегающего к ней седла I/D. Как было показано О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1963), у Hammatoceratidae происходит асимметричное деление лопасти I - I_1I_2. В дальнейшем, обе ветви не усложняются, располагаются на внешнем склоне седла I/D и направлены косо. Почти такая же картина наблюдается у ранних перисфин-

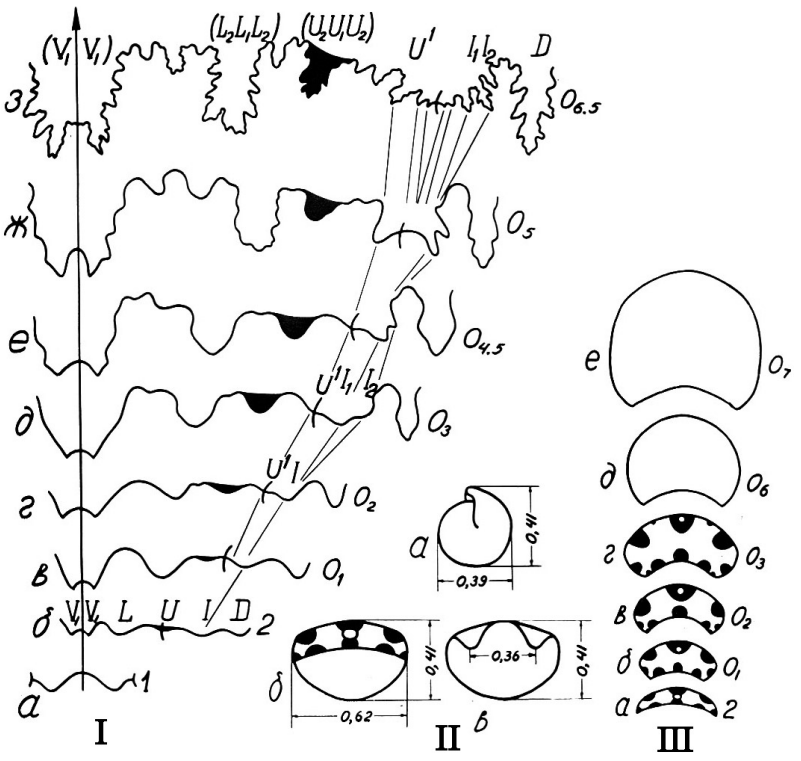


Рис. 99. Flabellisphinctes lateralis Waag.; экз. № 12 (2144/3). Изменение лопастной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (III) в онтогенезе; II - протоконх. Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, средний келловей.

ктов – у Bigotites, Zigzagiceras, "Pseudoperisphinctes" (Schindewolf, 1966a, рис. 302, 303, 305), Bajosisphinctes (Obsoletosphinctes), B. (Semiradzkia), Leptosphinctes (Leptosphinctes) (Безносов, Михайлова, 1981, рис. 1, 3, 4), а также у Reineckia (Schindewolf, 1966a, рис. 338), Collotia (Schindewolf, 1966a, рис.340), келловейских Properisphinctes (рис. 98), Flabellisphinctes (рис. 99), Erymnoceras (рис. 100) и др. Сходная картина наблюдается и у представителей семейства Himalayitidae - Corongoceras, Aulacosphinctes, Micracanthoceras? (Schindewolf, 1966a, рис. 327-330). Разница лишь в том, что у них внутренняя ветвь лопасти I – I_2 и вторичное седло I_1/I_2 более развиты, но в то же время менее косо направлены. Начиная с оксфорда, в развитии лопасти I у некоторых перисфинктов - Properisphinctes, "Prososphinctes", Perisphinctes (Schindewolf, 1966a, рис. 311, 313-315) наблюдается тенденция "скольжения" места закладки I_2 к основанию интернилатеральной лопасти, что в конечном итоге приводит к почти симметричному делению этой лопасти. При этом, внутренняя ветвь интернилатеральной лопасти - I_2 и вновь возникшее вторичное седло развиваются довольно интенсивно и у взрослых экземпляров приобретают полную самостоятельность. Однако в большинстве случаев лопасти I_1 и I_2 расположены несколько косо. Эта тенденция, как уже

отмечалось, резко выражена у предков. Симметричное деление интернилатеральной лопасти в онто-филогенезе прочно закрепляется у потомков. У Olcostephanoidea лопасть I в одних случаях делится несколько асимметрично (Olcostephanidae, Dorsoplanitidae, Ataxioceratidae), а в других - симметрично (Berriasellidae, Craspeditidae). Симметричное деление становится наиболее характерной чертой для Desmoceratoidea и Hoplitoidea. В большинстве случаев, у древних перисфинктов U^1 закладывается раньше, чем I_2, а у молодых представителей наблюдается обратная картина - расчленение допасти I начинается раньше появления U^1.

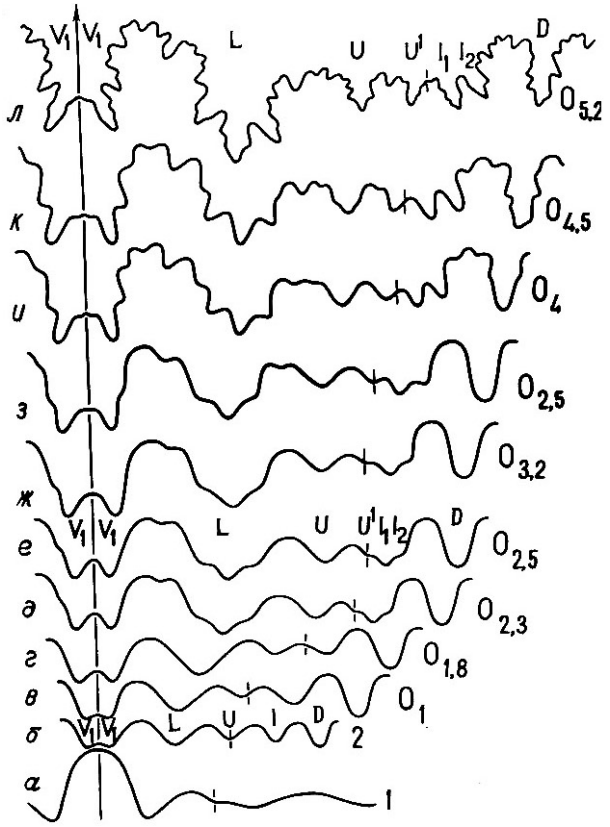


Рис. 100. Изменение лопастной линии в онтогенезе Erymnoceras doliforme Roman; экз. № 20/56-1. Северный Кавказ, р. Черек Балкарский, средний келловей.

В дальнейшем, несмотря на характер первичного деления, внутренняя ветвь лопасти I развивается интенсивнее, чем внешняя и обособившись, занимает место интернилатеральной лопасти. Все элементы лопастной линии располагаются прямолинейно. Сутуральная лопасть формируется в результате расчленения седла U^1/I_2.

Представители Desmoceratoidea и Hoplitoidea по способу ранней дифференциации лопастной линии почти ничем не отличаются от Olcostephanoidea. Лопасть I делится почти симметрично, а позже закладывается лопасть U^1. В дальнейшем ветви интернилатеральной лопасти обособляются - внутренняя занимает

место рядом с дорсальной, а внешняя смещается к шовной линии. В результате расчленения внешнего склона внешней ветви образуется сутуральная лопасть (рис. 59, 60, 101).

Иначе происходит развитие лопастной линии у представителей Stephanoceratidae, Morphoceratidae, а также Parkinsoniidae. В частности, у Stephanoceratidae новые элементы закладываются на склонах лопасти I асимметрично, одновременно или в разное время. На внешнем склоне лопасти I, недалеко от ее

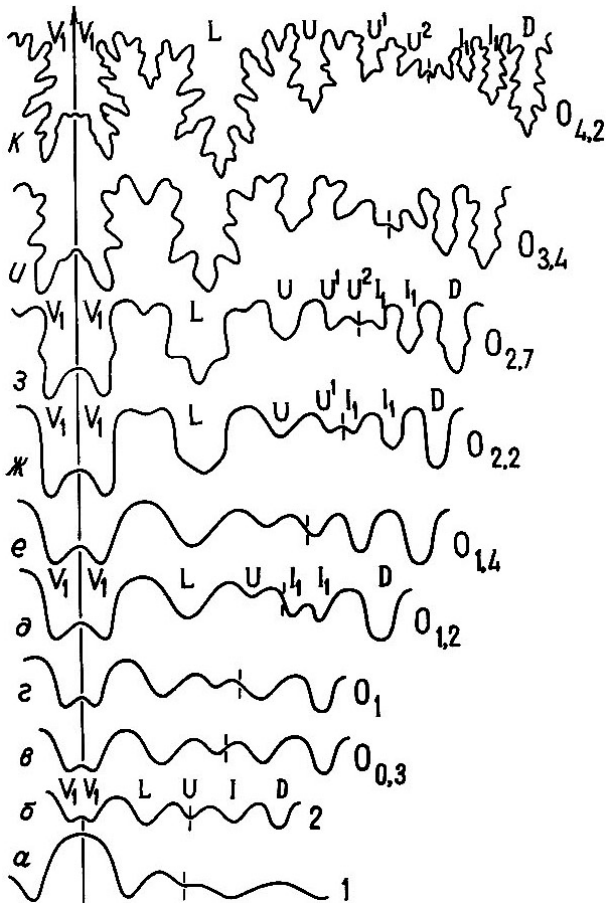


Рис. 101. Изменение лопастной линии в онтогенезе Pseudohaploceras douvillei Fallot; экз. № 8 (107/32). Дагестан, с. Цудахар, нижний апт.

основания появляется лопасть U^1, а на внутреннем склоне, ближе к вершине седла - I_2 (рис. 57). Почти такая же картина наблюдается у Parkinsoniidae (рис. 102) и у Morphoceratidae (Schindewolf, 1965, рис. 297-299). Однако у них новый элемент впервые закладывается на внешнем склоне лопасти I. В дальнейшем лопасть I_2, образующаяся у вершины седла I/D, быстро опускается, углубляется и становится более хорошо выраженной, чем лопасть I_1. Обе ветви расположены косо. У одного из сравнительно молодых представителей Stephanoceratidae – Polyolectites, судя по рисункам О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1965, рис. 258, 259),

новый элемент закладывается ближе к вершине седла I/D. В дальнейшем он углубляется, обособляется и выпрямляется. Если проследить путь развития данной лопасти в филогенезе, то можно заметить, что в отличие от хамматоцератид и ранних перисфинктид, место ее закладки постепенно смещается вверх по внутреннему склону лопасти I, проявляя при этом тенденцию к обособленности и выпрямления.

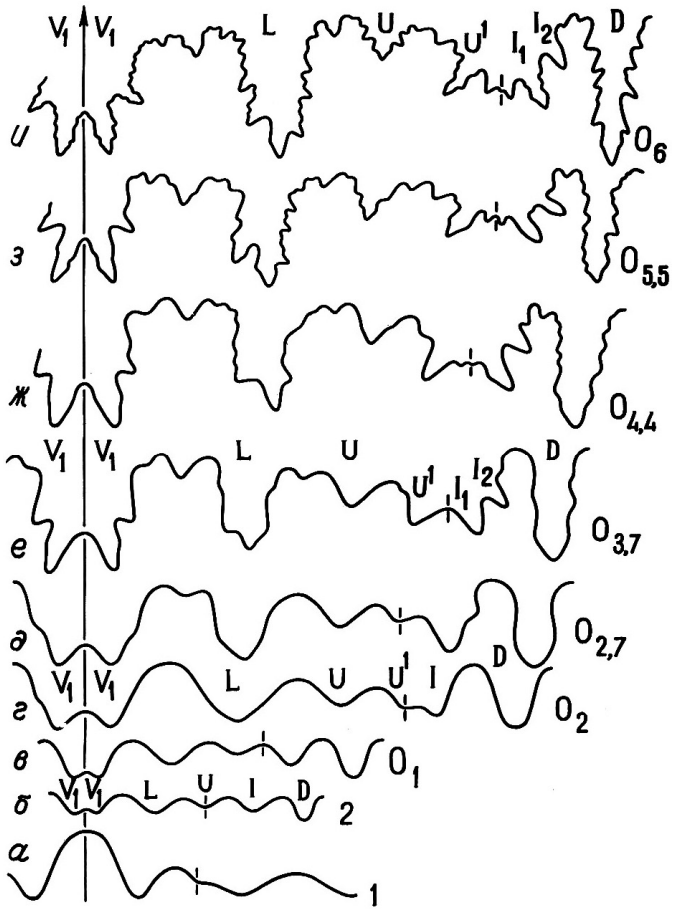


Рис. 102. Изменение лопастной линии в онтогенезе Parkinsonia densicostata Quenst.; экз. № Д-14-/1. Дагестан, с. Голотль, верхний байос.

По плану развития внутренней части лопастной линии особняком стоит целая группа аммонитов, объединяющая семейства Sphaeroceratidae, Macrocephalitidae, Cardioceratidae, Otoitidae и Kosmoceratidae. У анцестральных представителей - Otoitidae и Sphaeroceratidae - новая лопасть закладывается на склоне дорсальной лопасти. В онто-филогенезе она постепенно смещается к вершине седла I/D. При этом, эта лопасть углубляется, становится самостоятельной и фактически занимает место лопасти I. По данным О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1965) и нашим наблюдениям, это явление хорошо прослеживается в филогенетическом ряду Otoitidae → Sphaeroceratidae → Macrocephalitidae → Kosmoceratidae →

Cardioceratidae. Интересная картина наблюдается у представителей семейства Macrocephalitidae, занимающего промежуточное положение. На ранней стадии онтогенеза у некоторых видов лопасть I^1 закладывается симметрично на вершине седла I/D, у других же эта лопасть делит упомянутое седло асимметрично. По данным Ж. Тиерри (Thierry, 1975, 1978), аналогичная картина наблюдается и у других макроцефалитов. Гетеротрпность лопасти I^1 в данном случае, по нашему мнению, может послужить доказательством родственных связей макроцефалитов со сфероцератидами с одной стороны и с кардиоцератидами - с другой.

Что же касается лопасти U^1, то она, в большинстве случаев, закладывается на внешнем склоне лопасти I, ближе к ее основанию. Вместе с тем, для этой группы зафиксировано два случая отклонения в развитии лопастной линии от намеченной выше схемы. В первом случае, у некоторых представителей Otoitidae, в частности, у Otoites и Emileia (Schindewolf, 1965, рис. 246, 250), после образования U^1 и I^1, происходит асимметричное деление интернилатеральной лопасти - I_1I_2, аналогично тому, как это наблюдается у Hammatoceratidae и Perisphinctidae. По нашему мнению, это обстоятельство дает основание предположить наличие родственных связей между хамматоцератидами и отоитидами. Гетеротопность в образовании лопасти U^1 наблюдается также у представителей Kosmoceratidae. В одних случаях она закладывается на внешнем склоне интернилатеральной лопасти, вблизи ее основания (рис. 3), или выше по этому же склону, вблизи вершины седла U/I (Schindewolf, 1965, рис. 271-273). В некоторых случаях она зарождается у основания лопасти I, вследствие чего происходит почти симметричное деление последней. Однако, по нашему мнению, где бы не закладывалась упомянутая лопасть (у основания лопасти I, или у вершины седла U/I), она всегда располагается у шовной линии и, скорее всего, является гомологом лопасти U^1 хамматоцератид.

Рисунки лопастной линии взрослых экземпляров рассматриваемой группы аммонитов и некоторых представителей Olcostephanoidea, а также Desmoceratoidea и Hoplitoidea отчасти похожи друг на друга. Сходство, в первую очередь, состоит в том, что у всех перечисленных аммонитов рядом с дорсальной лопастью располагается вполне обособленная и хорошо дифференцированная лопасть, занимающая место интернилатеральной лопасти. Однако сходство это кажущееся, т.к. в генетическом смысле между этими лопастями нет ничего общего и они являются лишь аналогичными элементами.

Несколько слов о некоторых других закономерностях развития лопастной линии перисфинктин. Большинство представителей этого подотряда характеризуются линией со средней степенью дифференциации. Вместе с тем, в филогенезе наблюдается прогрессивное развитие лопастной линии, что, в частности, выражается в раннем появлении новых элементов в онто-филогенезе у молодых представителей перисфинктин, в увеличении количества элементов и повышении степени ее дифференциации. В общих чертах можно также заключить, что чем сложнее лопастная линия, тем лучше проявляется симметричность ее отдельных

элементов. Можно сравнить в этом отношении Perisphinctidae (рис. 98, 99) или Parkinsoniidae (рис. 102) с Desmoceratidae (рис. 59, 60, 101). Вместе с тем, в отдельных филогенетических ветвях наблюдается обратная картина - упрощение лопастной линии. Это явление, очевидно, связано со специализацией, когда по сравнению с исходной группой, у потомков скульптура становится более грубой и при этом уменьшается степень инволютности, а обороты становятся более широкими. Примером могут служить представители семейства Leymeriellidae (рис. 61), у которых лопастная линия заметно упрощается по сравнению с предковыми формами (например, Pseudosilesites, рис. 60). То же можно сказать о некоторых представителях Himalayitidae, Kosmoceratidae и Polyptychitidae, у которых лопастная линия слабо дифференцирована по сравнению с их предками.

Таким образом, в подотряде Perisphinctina можно выделить следующие морфогенетические типы лопастной линии (рис. 103):

а) перисфинктовый - с асимметричным делением интернилатеральной лопасти (I_1I_2); эти ветви у взрослых экземпляров необособленны и направлены косо. Формула лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1{:}I_1I_2D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1(\dot{S})I_1I_2D.$

б) стефаноцерасовый - с формированием новой лопасти вблизи вершины седла I/D, на внутреннем склоне лопасти I и с ее последующим опусканием. Формула лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}I_1I_2D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1{:}I_1I_2D.$

в) олкостефаноцерасовый - с симметричным (I_1I_1) или асимметричным (I_2I_1) делением интернилатеральной лопасти. Формула лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}I_1I_1D \rightarrow$
$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1(\dot{S})I_1I_1D$, или
$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}I_2I_1D \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}I_2I_1D \rightarrow$
$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1(\dot{S})I_2I_1D.$

г) десмоцерасовый - с симметричным делением интернилатеральной лопасти (I_1I_1) и с образованием провисающей сутуральной лопасти. Формула лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1U_2)\ U^1U^2U^4{:}U^5U^3I_1I_1D.$

д) гоплитовый - с ранним симметричным делением лопасти I, формированием в большинстве случаев линейной сутуральной лопасти, а также псевдолатеральной лопасти. Формула лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1U_2)U^1(\dot{S})I_1I_1D$, или

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1)U{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1)UU^1{:}I_1I_1D \rightarrow (V_1V_1)P(L_2L_1)\ UU^1(\dot{S})I_1I_1D.$

е) кардиоцерасовый - с формированием самостоятельной лопасти на вершине седла I/D. Формула лопастной линии:

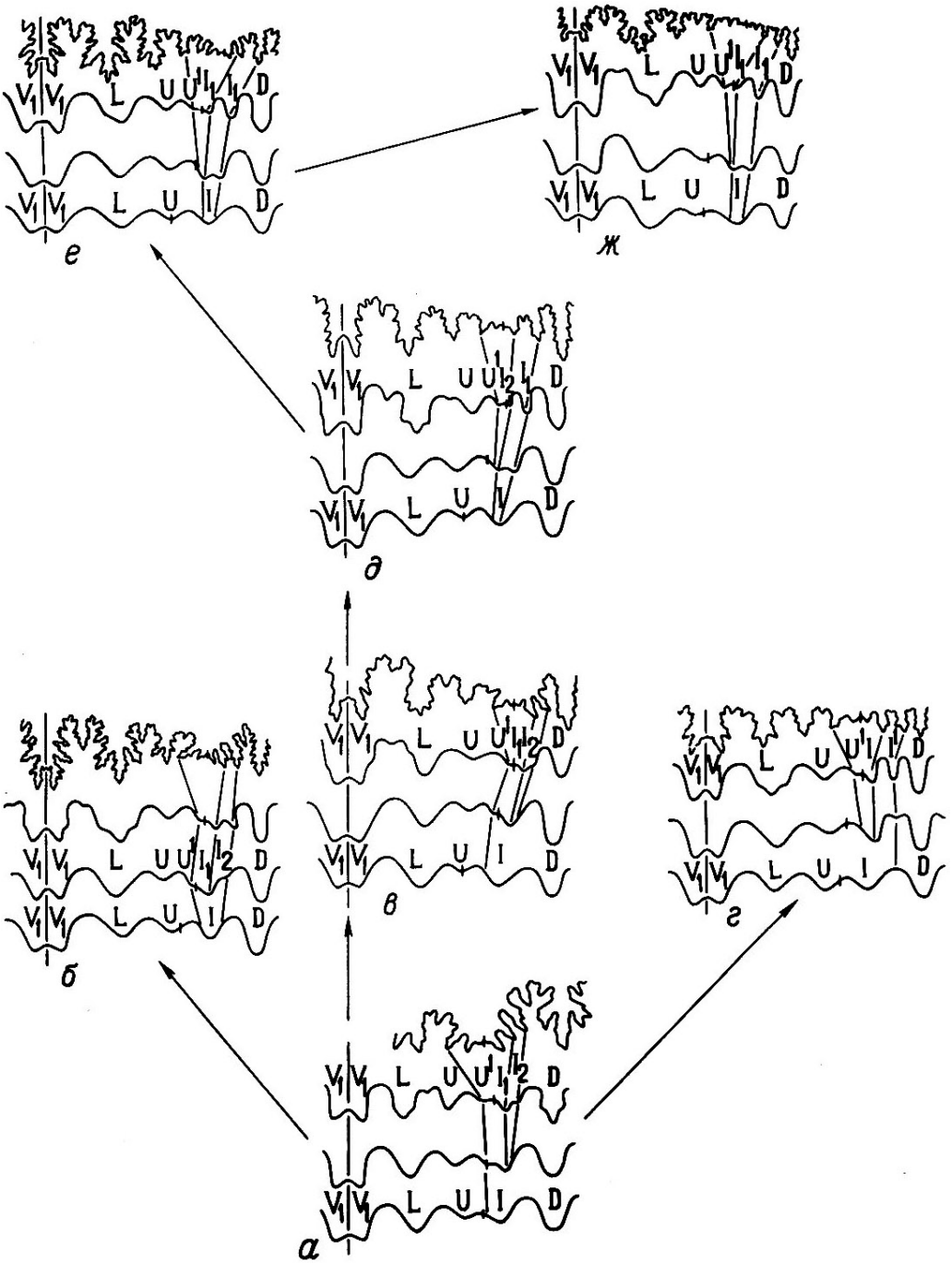


Рис. 103. Типы развития лопастных линий Perisphinctina: а - хамматоцерасовый (Erycites falifax Ark.; по Шиндевольфу, 1965, рис. 245); б - стефаноцерасовый (Stephanoceras sp.); в - перисфинктовый (Indosphinctes nikitinoensis Sas.); г -кардиоцерасовый (Macrocephalites sp. juv.); д - олкостефаноцерасовый (Epivirgatites nikitini Mich.); е - десмоцерасовый (Melchiorites emerici Rasp.); ж - гоплитовый (Cleoniceras dubium I. Mich. et Ter.; по Михайловой, 1983, рис. 89).

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}II^1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1U_2)U^1{:}II^1\,D.$

В аптском веке существовала еще одна маленькая группа аммонитов, которая характеризовалась своеобразным типом морфогенеза лопастной линии. К ней относятся представители надсемейства Haploceratoidea - Aconeceras и Sanmartinoceras. Морфогенез лопастной линии этих родов изучен О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1963), И.А. Михайловой (1978а, 1983) и нами. Просутура трехлопастная, примасутура - пятилопастная, но может быть и шестилопастной. В этом случае в конце первого оборота происходит редукция внутренней ветви умбиликальной лопасти и линия вновь становится пятилопастной. В дальнейшем, в отличие от других аптских аммоноидей, новые элементы возникают в области шва в результате расчленения седла U/I. Часть элементов смещается на наружную сторону оборота, другая же часть - на внутреннюю и таким образом формируется неглубокая, мелкозазубренная сутуральная лопасть. Лопасти трехветвистые, а седла - двураздельные. В целом лопастная линия Haploceratoidea характеризуется большим количеством элементов асимметричного строения и неглубокими лопастями.

Формула гаплоцерасового типа развития лопастной линии:

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L\dot{U}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}U^2ID \rightarrow$
$(V_1V_1)LUU^1U^3{:}\,U^2ID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1(\dot{S})ID$, или

$L\dot{U}I \rightarrow (V_1V_1)L(U_1{:}U_1)ID \rightarrow (V_1V_1)LU{:}ID \rightarrow (V_1V_1)LUU^1{:}ID \rightarrow$
$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UU^1\,(\dot{S})ID.$

Анализируя вышеизложенное, можно констатировать следующие общие закономерности.

1. Конфигурация лопастной линии и ее отдельных элементов определяется, в основном, количеством, местом и временем фиксации “опорных точек прикрепления”, формой раковины и величиной внутрикамерного гидростатического давления.

2. С точки зрения функционального значения лопастной линии, при расчленении ее первичных элементов происходит смена "агониатитово-линейного" типа прикрепления "аммонитово-точечным". Способ дифференциации зависит от того, где, как и когда закладываются опорные точки прикрепления.

3. Степень дифференциации лопастной линии определяется кратностью деления первичных элементов. Наивысшей степенью дифференциации среди аптских аммоноидей характеризуются литоцератиды, а наименьшей – анцилоцератины и их мономорфные потомки. Подавляющее большинство юрско-меловых аммоноидей имеют двукратное деление.

4. Общее прогрессивное развитие лопастной линии аммоноидей шло по пути:

$VL \rightarrow VL{:}D \rightarrow VL{:}ID \rightarrow VL\dot{U}ID \rightarrow VL\dot{U}I_1I_1D.$

5. Путем изготовления срезов септы или кислотной обработки ядра раковины можно воспроизвести онтогенетическое развитие отдельных элементов лопастной линии. При использовании этих методов исчезновение вторичных элементов отдельных лопастей происходит в строго определенной обратной после-

довательности того, что наблюдается в их онтогенетическом развитии. Приобретенный способ гофрировки краев септы (лопастной линии) в онто-филогенезе отодвигается в ее глубину. Каждая септа взрослого экземпляра аммонитов является носителем информации об онто-филогенетическом развитии септальной системы и лопастной линии.

6. Аптские аммоноидей характеризуются большим разнообразием развития лопастной линии. Среди них можно выделить следующие основные морфогенетические типы: филлоцерасовый, литоцерасовый, тетрагонитовый, туррилитовый, анцилоцерасовый, дувиейцерасовый, деезитовый, акантогоплитовый, парогоплитовый, десмоцерасовый и гаплоцерасовый.

7. Ускорение в развитии лопастной линии характерно для подавляющего большинства изученных аммоноидей, в частности, для представителей Lytoceratida, Perisphinctina, Acanthohoplitoidea, Deshayesitoidea. В этом отношении наиболее консервативны представители Phylloceratida и Douvilleiceratoidea. Более того, у последних наблюдается ретардация в развитии лопастей L и I.

8. Довольно часты случаи изменения места закладки новой лопасти в филогенезе. В первую очередь это касается лопастей I_2 - у Acanthohoplitoidea, Perisphinctoidea и Stephanoceratoidea, U^1 - у Perisphinctina, L_2 - у Douvilleiceratoidea, I^1 - у Cardioceratoidea.

9. В онто-филогенезе мономорфных аммоноидей в области шва иногда появляется целая серия новых элементов, в результате чего образуется сутуральная лопасть. У филлоцератид ее формирование происходит за счет расчленения седла U/I или лопасти I_2, у перисфинктин - первичного внешнего склона лопасти I.

10. Наиболее стабильными в онто – филогенезе лопастной линии являются вентральная и латеральная лопасти. У гетероморфных и у некоторых мономорфных аммонитов наибольшей изменчивостью характеризуются дорсальная и интернилатеральная лопасти.

11. Акантогоплитовый тип морфогенеза лопастной линии формируется на базе дувиейцерасового типа путем приобретения вторичной трехраздельности латеральной лопасти и двураздельности дорсальной лопасти.

12. Тенденция к выпрямлению и обособлению несимметричных ветвей интернилатеральной лопасти, наблюдаемая у Perisphinctoidea, находит свое развитие у Olcostephanoidea и прочно закрепляется у Desmoceratoidea и Hoplitoidea, у которых происходит симметричное деление лопасти I и полное обособление ее ветвей.

13. В филогенезе литоцератид, перисфинктин и акантогоплитоидей наблюдается общее прогрессивное развитие лопастной линии, однако разные филогенетические ветви развиваются разными темпами. В некоторых группах наблюдается обратная картина. В частности, у наиболее специализованных форм в большинстве случаев происходит упрощение рисунка лопастной линии. Чем сильнее дифференцирована лопастная линия, тем лучше выражена симметричность ее отдельных элементов и, наоборот, сравнительно слаборассеченные линии характеризуются асимметричным строением элементов.

ГЛАВА IX. ЗНАЧЕНИЕ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

По мнению подавляющего большинства исследователей, для разработки филогенетической систематики аммоноидей первостепенное значение имеет изучение лопастной линии. На раннем этапе исследования основное внимание уделялось лишь морфологической характеристике лопастной линии взрослых экземпляров (Haan, 1825; Buch, 1829а,б, 1832, 1849; d'Orbigny, 1840-1842; Hauer, 1860 и др.). Дж. Холл и Ф.Б. Мик (Hall and Meek, 1855) были первыми, отметившие у некоторых меловых аммонитов признаки рекапитуляции в развитии лопастной линии. В дальнейшем применение онтогенетического метода в изучении лопастной линии аммонитов нашло свое отражение в работах А. Гайэта (Hyatt, 1872), В. Бранко (Branco, 1879-1880), А.П. Карпинского (1890), Дж. Смита (Smith, 1898, 1900, 1901), Ф. Нётлинга (Noetling, 1905, 1906), Р. Ведекинда (Wedekind, 1910, 1913, 1916, 1918) и других. Особый вклад в создание систематики аммоноидей, основанной на изучении морфогенеза лопастной линии, внесли труды О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1929, 1961-1968), В.В. Друщица (1956), В.Е. Руженцева (1960), И. Видманна (Wiedmann, 1966а,б), А.А. Шевырева (1968, 1986), Б.И. Богословского (1969), И. Кульмана и И. Видманна (Kullmann, Wiedmann, 1970), Ю.Д. Захарова (1978), И. Видманна и М. Кульмана (Wiedmann, Kullmann, 1980), Т.А. Ломинадзе (1982), И.А. Михайловой (1983), И.В. Кванталиани (1989) и других.

По мнению Б.Л. Личкова (1926), лопастная линия относится к числу признаков, учитываемых лишь для низших ступеней классификации аммоноидей (для разграничения видовых и родовых категорий). По заключению В.Е. Руженцева (1960), лопастная линия аммоноидей имеет большое значение для систематики при выделении любых таксономических категорий. Е.А.Троицкая (1955) отмечает, что в качестве критерия для дробных систематических подразделений верхнеюрских аммонитов - и родов и видов - лопастная линия не может быть рекомендована. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) придает лопастной линии очень большое, иногда даже решающее значение для выводов, касающихся систематики и истории происхождения аммонитов. По его мнению, значение лопастной линии состоит не в определении видовых и родовых различий, а в отображении более высоких таксономических категорий. Оценивая таксономический ранг основных морфологических признаков лопастной линии, скульптуры, общей формы и поперечного сечения раковины анцилоцератид, М.В. Какабадзе (1981) приходит к выводу, что эти признаки приобретают особое значение при совместном их использовании. Он считает, что тип лопастной линии этой группы аммонитов, а также форма раковины и скульптура первых двух оборотов вместе взятые, являются ведущими диагностическими признаками при рассмотрении таксонов надсемейственного и семейственного рангов. И.В. Кванталиани (1989) отмечает, что лопастная линия, рассматриваемая в онто-

филогенезе на фоне внешних морфологических и внутренних признаков, имеет первостепенное, ведущее значение при установлении семейственных и более высоких таксономических категорий. И.А. Михайловой (1980, 1983), а также Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1983) высшие таксоны юрско-меловых аммоноидей установлены на основании морфогенетического изучения лопастной линии.

На фоне общей положительной оценки лопастной линии для систематики аммоноидей, диссонансом звучат соображения некоторых авторов. Л.Ф. Спэт, например, в начале (Spath, 1919) придавал решающее значение лопастной линии для систематики, а позже диаметрально изменил свои взгляды (Spath, 1933). Н. Арабю (Arabu, 1933) предпочтение отдавал лишь поверхностному сходству строения лопастной линии взрослых экземпляров. Даже такой крупный специалист аммонитов, как В. Аркелл (Arkell, 1957), считал, что лопастная линия признак менее устойчивый, чем скульптура раковины. Он отдавал предпочтение скульптуре раковины, с помощью которой точно можно определить подсемейство. По мнению В. Аркелла, характер лопастной линии зависит от формы раковины.

Даже из краткого обзора литературных источников становится очевидным, что в результате усилий нескольких поколений палеонтологов в настоящее время твердо установлено ведущее значение лопастной линии для классификации аммоноидей. Почти полное единодушие исследователей обусловлено тем, что отдельные стадии развития лопастной линии отображают или рекапитулируют однажды приобретенную последовательность стадий, устойчивость типа онтогенетического развития при огромном разнообразии ее очертаний во взрослом состоянии, почти полном исключении конвергентности в развитии. Среди других морфологических признаков раковины лопастная линия характеризуется стабильностью и определенным консерватизмом в развитии, что находится в прямой зависимости от ее функционального значения. Это обстоятельство определяет первостепенное значение лопастной линии для систематики аммоноидей.

Комплексное морфогенетическое изучение раковины - внутреннего строения, формы оборотов, поперечного сечения, скульптуры и лопастной линии создает надежную основу для построения филогенетической систематики аммоноидей. Среди перечисленных признаков ведущее значение отводится лопастной линии, в онто-филогенезе которой наиболее ярко отображается исторический путь развития аммоноидей. Тот или иной план морфогенетического развития лопастной линии лучше любого другого морфологического признака раковины закрепляется в генетическом коде, рекапитулируется и передается по наследству. Форма раковины, поперечное сечение оборотов являются адаптивными признаками, отображающими реакцию организма на изменения, происходяшие в среде обитания. Эти признаки в подавляющем большинстве случаев гомеоморфны, иногда конвергентны. В морфогенезе формы оборотов и скульптуры раковины часто завуалирован общий ход развития того или иного таксона, труднее выявить

гомологичные элементы строения, чем при изучении лопастной линии. Развитие скульптуры и формы оборотов зависит от экологических факторов, от тех изменений, которые происходят в среде обитания. Развитие же лопастной линии, как уже было показано при рассмотрении ее функционального значения, контролируется внутренними факторами, которые в очень длительное время сохраняют стабильность и направленность.

В подавляющем большинстве случаев новые элементы лопастной линии образуются на поздней стадии онтогенеза, постепенно смещаясь в филогенезе на ранние стадии развития, иногда затрагивая и просутуру. Морфогенетическое изучение раковин позднеюрско-раннемеловых аммоноидей показывает, что развитие лопастной линии дает гораздо больше примеров, чем какой-либо другой морфологический признак. В онтогенезе лопастной линии прослеживается исторический путь развития предковых форм. Это обстоятельство со своей стороны позволяет выявить гомологические элементы в развитии лопастной линии и в конечном итоге установить филогенетические связи между отдельными таксонами.

Общеизвестно, что чем раньше появляется в онтогенезе новый признак строения, тем больше он является показателем высокого таксономического ранга. В этом отношении интерес вызывает первые две лопастные линии. Как уже отмечалось, до достижения высокой степени гофрировки, про- и примасутуры прошли длительный и сложный путь развития, в котором отображены основные моменты эволюции лопастной линии аммоноидей. В связи с этим, большинство исследователей для установления высших таксономических категории (отрядного и подотрядного рангов) аммоноидей первостепенное значение придают строению просутуры и примасутуры (Ружевцев, 1960, 1962; Schindewolf, 1961-1968; Wiedmann, 1966а,б; Богословский, 1969; Wiedmann, Kullmann, 1980; Михайлова, 1983; Шевырев, 1986; Богословская и др., 1990). Так, например, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) по наличию у представителей позднемеловых тетрагонитов шестилопастной примасутуры возвел надсемейство Tetragonitoidea в ранг подотряда. Однако морфогенез про- и примасутуры, как и лопастной линии в целом, является непрерывным процессом, в котором каждому значительному изменению предшествует длительный этап развития (подготовки). Новые элементы в их строении появляются постепенно, в результате ускорения развития. Иногда случается так, что внутри какого-либо таксона новые формы строения существуют рядом со старыми. Например, наличие пятилопастной и шестилопастной примасутур у Placenticeratida. В таких случаях разграничить отдельные группы аммонитов по наличию нового признака становится невозможно.

Аптские аммониты, как пожалуй и подавляющее большинство позднеюрско-раннемеловых аммоноидей, характеризуются наличием трехлопастной просутуры. Вместе с тем, степень гофрировки, форма и размеры ее отдельных элементов не одинаковы в разных группах и могут быть использованы для таксономии. Просутуры литоцератид, филлоцератид, некоторых перисфинктин,

туррилитин, а также анцилоцератин и их мономорфных потомков по размерам и конфигурации вентрального седла довольно отчетливо отличаются друг от друга (рис.28-31).

По сравнению с просутурой, примасутура характеризуется большим разнообразием, что дает возможность для более широкого использования ее для систематики. Однако, как мы уже видели, количество элементов примасутуры иногда колеблется даже в пределах одного и того же рода. У представителей подотряда Perisphinctina примасутура состоит из четырех, пяти и шести лопастей, причем разные типы встречаются у одного и того же таксона. У Cadoceras бывают четырехлопастная и пятилопастная примасутуры. Macrocephalites характеризуется пятилопастной и шестилопастной примасутурами. У представителей Placenticeratidae примасутура состоит из пяти и шести лопастей. У аптских Lytoceratida примасутура шестилопастная, а у более древних представителей этого отряда - пятилопастная. Подобная картина наблюдается у Haploceratoidea - у некоторых аптских Aconeceras примасутура шестилопастная, а у других - пятилопастная. Одна группа Turrilitoidea, очевидно, имеет четырехлопастную примасутуру, а другая характеризуется неустойчивой пятилопастной примасутурой. Примечательно, что неустойчивую пятилопастную примасутуру имеют генетически разные группы аммоноидей - Scaphitoidea, некоторые Turrilitoidea, а также Ancyloceratoidea и их мономорфные потомки.

Из вышесказанного следует, что наличие четырех-, пятилопастной неустойчивой примасутур не имеет значения для установления высших таксономических категорий аммоноидей (подотрядов, надсемейств, а в некоторых случаях и для семейств). Наблюдаемое у аптских и других раннемеловых филлоцератид раннее расчленение умбиликальной лопасти, скорее всего, также не имеет значения для систематики. Как видим, ранняя дифференциация умбиликальной и интернилатеральной лопастей, затрагивающая иногда и примасутуру, также не существенна при систематизации высших таксонов (надсемейства и выше).

Ведущее значение для систематики аммоноидей отводится способу и времени расчленения первичных элементов, степени рассеченности лопастной линии, соотношению между ее отдельными элементами и их размерами, а также строению седел.

Для таксономии Phylloceratida главная роль отводится высокой степони рассеченности лопастной линии, большому количеству элементов, трехраздельности лопастей, строению дорсальной лопасти, расчленению седла U/I или лопасти I и формированию сутуральной лопасти, псевдодвураздельности латерального седла, филлоидности строения седел, разрыву вторичного седла вентральной лопасти.

Для Holcophylloceratidae, в отличие от других филлоцератид, наиболее характерны меньшая степень рассеченности и меньшее количество ее элементов, формирование сутуральной лопасти за счет преобразований, происходящих в

лопасти I, наличие больших филлоидных лепестков на седлах, поздняя дифференциация вентральной лопасти, наличие более длинной латеральной лопасти по сравнению с вентральной лопастью, узких и длинных второстепенных элементов, возникших в результате расчленения первичных лопастей.

Стабильными признаками лопастной линии представителей отряда Lytoceratida являются: небольшое количество элементов, очень высокая степень дифференциации, двураздельность лопастей, формирование септальных крыльев, разрыв вторичного седла вентральной лопасти, образование новых элементов на внешнем склоне интернилатеральной лопасти. Одним из важнейших критериев для разграничения Lytoceratoidea и Tetragonitoidea является строение седел. В частности, у представителей первого надсемейства седла симметрично двураздельные, а у второго - асимметрично трехраздельные. Для Gabbioceratinae значение приобретает также гипертрофированное развитие умбиликальной лопасти.

У представителей подотряда Perisphinctina, куда входят и меловые Desmoceratoidea, латеральная и в большинстве случаев умбиликальная лопасти трехветвистые. Дорсальная лопасть одноконечная, цельная. Большинство перисфинктин характеризуются сутуральной лопастью, формирование которой происходит за счет расчленения первичного внешнего склона интернилатеральной лопасти. Новые элементы возникают в результате расчленения этой лопасти и прилегающих седел. Упомянутые особенности лопастной линии приобретают значение для систематики подотряда в целом. В то же время место закладки новых элементов и в конечном итоге способ расчленения первичных элементов лопастной линии у перисфинктин происходит по-разному, характеризуется стабильностью и имеет первостепенное значение.

Так как наружная часть лопастной линии у подавляющего большинства представителей Perisphinctina развивается по единому плану, для систематики этого подотряда ведущее значение приобретает способ ранней дифференциации внутренней части лопастной линии. Наибольшее внимание следует обратить на способ расчленения лопасти I и седла I/D. В частности, для перисфинктоидей характерно асимметричное деление интернилатеральной лопасти – I_1I_2. Новый элемент образуется на ее внутреннем склоне, вблизи основания. У взрослых форм ветви лопасти I не обособлены и направлены косо, в сторону дорсальной лопасти. Такая модель строения интернилатеральной лопасти характеризуется удивительной стабильностью на протяжении байоса - берриаса. Для другой группы аммонитов, объединенных в надсемейство Stephanoceratoidea, наиболее существенным таксономическим признаком является формирование новой лопасти на внутреннем склоне лопасти I. В отличие от перисфинктоидей, у стефаноцератоидей она зарождается вблизи седла I/D, которая у взрослых форм постепенно опускается и становится крупнее основной ветви интернилатеральной лопасти. Особняком стоит целая группа аммонитов, включенных нами (Ломинадзе и др., 1991) в надсемейство Cardioceratoidea, у которых наиболее

существенной особенностью в развитии лопастной линии является формирование самостоятельной лопасти на вершине внутреннего седла. Для подавляющего большинства представителей Olcostephanoidea, Desmoceratoidea и Hoplitoidea характерно симметричное деление интернилатеральной лопасти. В то же время на первый план выдвигаются другие черты строения лопастной линии. У Olcostephanoidea, в частности, лопасть I делится симметрично или асимметрично примерно в середине второго оборота. У Desmoceratoidea и Hoplitoidea она дифференцируется симметрично и этот процесс постепенно сдвигается на все более ранние стадии развития, затрагивая в некоторых случаях примасутуру. В данном случае первостепенное значение приобретает не только способ расчленения, но и время начала дифференциации интернилатеральной лопасти.

Кроме того, для подавляющего большинства Desmoceratoidea имеют значение довольно высокая степень дифференциации лопастной линии, симметричное строение латерального седла и лопасти, несколько более высокое расположение седла L/U по сравнению с другими седлами, формирование провисающей сутуральной лопасти. Для наиболее специализированной группы этого надсемейства, у Leymeriellidae значение приобретают сравнительно слабая рассеченность лопастной линии, наличие узких лопастей и сравнительно широкого латерального седла, отсутствие сутуральной лопасти и своеобразное строение пришовной области.

Индивидуальность форм, объединенных в надсемейство Hoplitoidea, определяют раннее симметричное расчленение интернилатеральной лопасти, образование провисающей, линейной или воздымающейся сутуральной лопасти. У Placenticeratidae отличительными чертами строения лопастной линии, имеющими значение для систематики, являются формирование дополнительных лопастей на седлах V/L и L/U, а также асимметричное разделение латеральной лопасти – L_2L_1.

Для Aconeceratidae, входящих в состав подотряда Haploceratina, наиболее существенны формирование большого количества новых умбиликальных лопастей в результате расчленения первичного седла U/I, а также несколько более высокое седло L/U и сравнительно мелкие размеры дорсальной лопасти.

Среди аптских аммоноидей Deshayesitoidea довольно хорошо выделяются слабой рассеченностью лопастной линии, небольшим количеством элементов, формированием новых лопастей на седле I/D, ранней редукцией умбиликальной лопасти, асимметричным строением элементов, сравнительно широким боковым седлом и узкой латеральной лопастью. Примечательно также, что наружная часть бокового седла опущена по сравнению с внутренней. Вместе с тем, в морфогенезе лопастной линии представителей этого надсемейства можно установить признаки, которые имеют значение для систематики отдельных родов. Например, у Turkmeniceras лопасть I^1 появляется у шовной линии, а у Deshayesites и Dufrenoyia - за шовной линией, на внутренней стороне оборота. К тому же у двух последних родов седло I/I^1 расширяется и дополнительно

зарождаются новые лопасти I^2 и I^3. У молодых представителей дифференциация седла I/D начинается раньше, чем у Turkmeniceras.

У Douvilleiceratoidea оригинальными чертами строения лопастной линии являются наличие асимметрично двураздельных латеральной и интернилатеральной лопастей, а также господство седла V/L над другими седлами, чем они четко отличаются от других апт-альбских аммоноидей. Наряду с этим, способ расчленения латеральной лопасти и характер развития вторичного седла L_1/L_2 приобретают значение для систематики отдельных таксонов, входящих в Douvilleiceratoidea. В частности, у Procheloniceras и Cheloniceras ex gr. seminodosum Sinz. лопасть L раздваивается слабо асимметрично, тогда как у остальных родов она расчленяется резко асимметрично. Кроме того, у представителей Cheloniceratinae седло L_1/L_2 сравнительно уже, рассечено слабее, чем у Douvilleiceratinae.

Для Acanthohoplitoidea характерно стабильность признаков строения лопастной линии - трехраздельность латеральной и двураздельность дорсальной лопастей, формирование новых элементов в результате расчленения первичного внешнего склона интернилатеральной лопасти. Вместе с тем, в морфогенезе лопастной линии наблюдаются такие признаки, которые могут послужить для разграничения подсемейств, иногда и родов. Например, у Colombiceratinae лопасть I_2 закладывается в середине внешнего склона интернилатеральной лопасти. У Acanthohoplitinae она появляется вблизи вершины седла L/I. У первого подсемейства седло I_2/I_1 сравнительно узкое и слабо рассеченное, тогда как у представителей Acanthohoplitinae, особенно у Acanthohoplites и Hypacanthoplites, это седло гораздо шире и на нем располагается несколько новых лопастей. Кроме того, по степени рассеченности лопастной линии, Colombiceras и Gargasiceras заметно уступают Acanthohoplites или Hypacanthoplites. Интересно заметить, что в этом отношении различия прослеживаются у представителей одного и того же рода. Например, у сравнительно древнего представителя Acanthohoplites - у A. aschiltaensis Anth. (рис. 92) по сравнению с молодым A. nolani nolani Seun. (рис. 94), седло I_2/I_1 более узкое и менее рассеченное.

Для представителей Acanthohoplitoidea характерно и время начала дифференциации первичных элементов - например, между Colombiceras и Acanthohoplites разница в начале дифференциации лопастей L, I и D составляет один оборот.

По типу морфогенеза лопастной линии у Parahoplitoidea много общего с Acanthohoplitoidea. Тем не менее, парагоплитоидей по наличию ряда признаков, имеющих таксономическое значение, довольно хорошо отличаются от акантогоплитоидей. В частности, у Parahoplitoidea редукция лопасти U^1 происходит раньше, на 4-5-ой линии; элементы лопастной линии характеризуются резко выраженной асимметричностью, широкие седла и сравнительно узкие лопасти зазубрены мелкими неглубокими вторичными элементами. Дорсальная лопасть у одних представителей Parahoplites бывает двураздельной, а у других – одно-

конечной, цельной, что было подмечено сперва И.А. Михайловой (1983), а затем - и нами (рис. 96). Исходя из этого, можно констатировать, что в данном случае двураздельность или одноконечность дорсальной лопасти не существенны и не могут служить критерием для разграничения Parahoplitoidea и Acanthohoplitoidea.

Несколько иное значение приобретает лопастная линия для систематики гетероморфных аммонитов. Этот вопрос рассмотрен в работах И. Видманна (Wiedmann, 1968), И.А. Михайловой (1974, 1983), М.В. Какабадзе (1981) и других исследователей, в том числе и наших совместных публикациях (Шарикадзе и др., 1989; Wiedmann, et el., 1990). Как уже отмечалось, при изменении формы раковины от мономорфной к гетероморфной, число элементов лопастной линии сокращается, происходит редукция умбиликальной лопасти. Это создает почву конвергентного развития лопастной линии. В некоторых случаях, когда обороты приобретают частичную инволютность, также могут возникнуть конвергентные элементы. Примером может послужить появление лопасти I^1 у разных генетических групп - у Ptychoceras (Turrilitina) и Matheronites (Ancyloceratina). Тем не менее формирование лопасти I^1 имеет определенное таксономическое значение, так как по наличию этой лопасти довольно легко можно разграничить Ptychoceras от других Turrilitina, а Matheronites - от родственных родов, входящих в Ancyloceratina.

Для определения таксономического значения лопастной линии в гетероморфных аммонитах особое внимание следует обратить на степень ее дифференциации, способ расчленения отдельных элементов, особенно латеральной лопасти, их конфигурацию, размеры и соотношения.

В гетероморфных аммонитах хорошо фиксируется два способа расчленения первичных лопастей. В одном случае происходит двучленное деление латеральной и интернилатеральной лопастей, а во втором эти лопасти становятся трехветвистыми. По нашему мнению, такой способ дифференциации наиболее надежен для разграничения Turrilitina и Ancyloceratina. У представителей первого подотряда, как известно, лопасти L и I двураздельные, а у второго - трехветвистые, что со своей стороны указывает на происхождение Turrilitina от Lytoceratida, а Ancyloceratina - от Ammonitida. Что же касается вентральной и дорсальной лопастей, то они в подавляющем большинстве случаев консервативны - первая бывает двураздельной, а вторая - одноконечной. Вместе с тем, в морфогенезе лопастной линии гетероморфных аммонитов наблюдаются существенные отклонения от общего плана развития. Примером может послужить развитие лопастной линии представителей Ptychoceras и Matheronites. Нами установлено (Шарикадзе, 1982, 1986), что раковина Ptychoceras состоит из протоконха, планоспирального оборота и трех плотно прижатых друг к другу стволов разной формы; просутура двухлопастная[1], а примасутура пятилопастная. К концу планоспирально свернутого первого оборота умбиликальная лопасть U

[1] Наличие лопасти U в просутуре нами было пропущено (Шарикадзе, 1986; Wiedmann et al., 1990).

редуцируется и линия становится четырехлопастной. До 16-18 линий вентральная лопасть остается нерасчлененной. В дальнейшем лопасти V, L и I становятся двураздельными, а лопасть D - трехветвистой. Новый элемент (лопасть I^1) появляется на седле I/D (рис. 51, 52),

Детальное изучение морфогенеза раковины Ptychoceras выявило новые черты строения лопастной линии (Wiedmann et al., 1990). В частности установлено, что в некоторых случаях лопастная линия по-разному развивается не только у отдельных видов Ptychoceras, но и у разных экземпляров одного и того же вида. Это дало возможность в некоторой степени по-иному оценить значение лопастной линии и ее отдельных элементов для систематики Ptychoceras, в том числе для гетероморфных аммонитов.

Нами были изучены лопастные линии P. minimum minimum Rouch., P. minimum trifida Wiedm., Kakab., Scharik., P. renngarteni Eg., P. levigatum Eg., P. parvum Eg., P. sp. juv., P. sp. sp. У абсолютного большинства экземпляров P. minimum и родственных форм (более 50 экз.) лопастная линия развивается по такому же плану, который показан на рис. 51, 52. Однако у пяти экземпляров родственной формы этого вида - у P. minimum trifida - наблюдаются существенные отличия в онтогенезе лопастной линии. Полный морфогенез лопастной линии изучен у P. minimum trifida (рис. 74). Ее раковина, как и у других представителей этого рода, состоит из протоконха, планоспирального оборота и плотно прижатых друг к другу стволов слабоконической трубки. Протоконх (рис. 4, 74) сферовидный, мелких размеров. Ее ширина составляет 0,39 мм, большой диаметр $Д^1$ = 0,33 мм, малый диаметр $Д^2$ = 0,30 мм; диаметр аммонителлы равен 0,62 мм. В начале планоспирального оборота сечение полулунное (рис. 74), ширина заметно превышает высоту. За первичным пережимом раковина выпрямляется и поперечное сечение быстро возрастает в высоту. Сначала она становится овальным, затем - округлым, а в конце первого ствола вновь приобретает овальную форму. В середине второго и третьего стволов прослеживается желобок, в котором частично или полностью помещается первый ствол и планоспиральный оборот (рис. 74).

Лопастная линия характеризуется небольшим количеством элементов. Просутура трехлопастная, а примасутура - пятилопастная: VLU ID (рис. 74). В конце планоспирального первого оборота умбиликальная лопасть U редуцируется. Вентральная лопасть начинает дифференцироваться с 17-ой линии. Резкое отклонение от типичного для рода рисунка лопастной линии наблюдается в конце первой половины первого ствола, когда все лопасти, кроме вентральной, становятся трехраздельными. В то же время каких-нибудь существенных отклонений в развитии седел не наблюдается. Вследствие появления вторичных лопастей они становятся двураздельными. Расположенная на седле I/D вторичная лопасть I^1 в начале второго ствола быстро углубляется и в середине становится почти самостоятельной. Одновременно сильно понижается внешняя ветвь седла

I/D, расположенная между этой и внутренней лопастями. Формула лопастной линии:

$VL\dot{U}ID \rightarrow VLID \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_2I_1I_2)(D_2D_1D_2) \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(I_2I_1I_2):I^1(D_2D_1D_2)$.

Нами изучены также лопастные линии двух других экземпляров P. minimum trifida. У одного лопастная линия изучена примерно с первой трети первого ствола. У него, в отличие от вышеописанного, латеральная лопасть в онтогенезе становится асимметрично трехраздельной вследствие расширения и поднятия внутренней вторичной лопасти. У другого экземпляра все лопасти, за исключением вентральной, трехраздельные, однако латеральная лопасть наглядно асимметричная.

Среди других представителей Ptychoceras, имеющих более крупные раковины (P. renngarteni Eg., P. parvum Eg., P. levigatum Eg.), различие в очертании лопастей L и I наблюдается гораздо чаще. В среднем из 10 экземпляров примерно 3 имеют симметрично или асимметрично (чаще) трехраздельные лопасти L и I, а у остальных эти лопасти двураздельные, литоцератидные. На рисунке 104 приведены наиболее типичные примеры "ненормального" очертания латеральной и внутренней лопастей. Почти у всех экземпляров эти лопасти асимметричные. В частности, у P. cf. renngarteni (рис. 104г) лопасть L трехраздельная, а лопасть I - двураздельная. У P. cf. parvum (рис. 104в) эти лопасти трехраздельные. У одного экземпляра P. cf. levigatum (рис. 104а) латеральная лопасть двураздельная, а внутренняя - трехраздельная; у другого (рис. 104б), наоборот, L - трехраздельная, а I - двураздельная. Однако почти во всех рассмотренных случаях, когда упомянутые лопасти бывают трехраздельными, они все-таки проявляют тенденцию к двураздельности: внутреннее вторичное седло латеральной и внешнее вторичное седло внутренней лопастей приподняты и более крупные, чем соседние вторичные седла.

Анализируя рассмотренные случаи, можно заключить, что у Ptychoceras просутура трехлопастная, а примасутура пятилопастная; умбиликальная лопасть редуцируется в конце первого оборота. Новый элемент (I^1) формируется в результате углубления и расширения вторичной лопасти, появившейся на седле I/D. Из немногочисленных элементов лопастной линии наиболее устойчивы вентральная (двураздельная) и дорсальная (трехраздельная) лопасти. Значительные вариации наблюдаются в развитии латеральной и внутренней боковой лопастей. В большинстве случаев они бывают двураздельными, очень редко - трехраздельными. Сравнительно чаще замечаются "комбинированные варианты", когда на одном и том же экземпляре один из элементов бывает двураздельным, а другой - трехраздельным. Иногда все перечисленные варианты можно обнаружить на разных экземплярах одного и того же вида, или близко стоящих видов. Это тем более удивительно, что во всех случаях морфология раковины не претерпевает каких-либо существенных изменений.

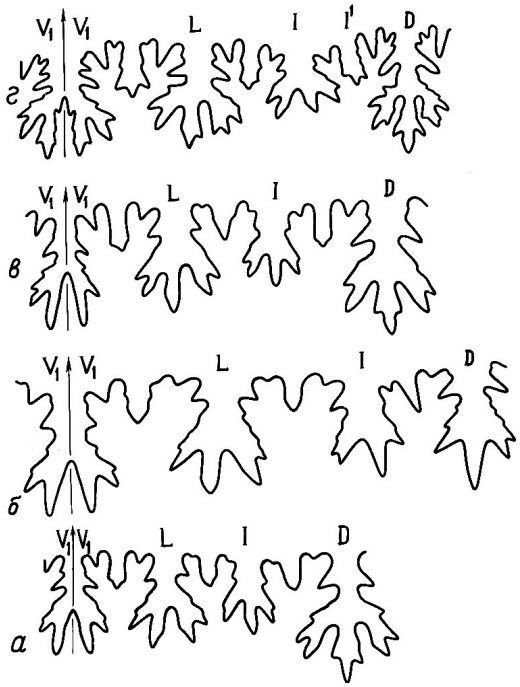


Рис. 104. Лопастные линии представителей рода Ptychoceras d'Orbigny. а - Ptychoceras cf. levigatum Eg.; экз. № 8 (66/2); б - Ptychoceras cf. levigatum Eg.; экз. № 8 (66/3); в - Ptychoceras parvum Eg.; экз. № 8 (66/1); г - Ptychoceras cf. renngarteni Eg.; экз. № 8 (66/4). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

Целенаправленное изучение собственного палеонтологического материала и литературных источников показало, что "неканоническое" очертание элементов лопастной линии довольно часто наблюдается и у других представителей Turrilitoidea, а также Scaphitoidea. В большей степени это касается внутренней боковой лопасти. Например, трехраздельная внутренняя боковая лопасть имеется у Protanisoceras sp. (Михайлова, 1983, стр. 90, рис. 61), Hamites attenuatus Sow. ("Основы...", 1958, стр. 62, рис. 52а), Ptychoceras puzosianum d'Orb. (Михайлова, 1983, стр.84, рис.55), у голотипов и наших многочисленных экземпляров представителей Pseudocrioceratites Egoian (Егоян, 1969, табл. XXV, рис. 57-59), Epacrioceras Egoian (Егоян, 1974, стр. 941, рис.1, 2), а также у Cicatrites abichi Anth. и Rhaeboceras Meek (in "Treatise... ", 1957, 229, фиг. 5). Более того, по данным И. Видманна и И. Диени (Wiedmann and Dieni, 1968, стр. 69 и 71), у некоторых Anisoceratidae на одной стороне раковины интернилатеральная лопасть двураздельная, на другой - трехраздельная. У нашего экземпляра Pictetia sp. из клансея с. Акуша (Дагестан) эта лопасть также трехраздельная, тогда как, по данным А. Орбиньи (d'Orbigny, 1842), В.В. Друщица (1960, стр.257, рис.65) и других авторов, у некоторых видов упомянутого рода лопасть I двураздельная.

Способ дифференциации латеральной и интернилатеральной лопастей часто используют для установления разных таксономических категорий (от

подотряда до рода). Л.Ф. Спэт (Spath, 1939) и В.Л. Егоян (1969, 1974) установили анизоцератидовый род и даже семейство ("Epacrioceratidae" Egoian) на основании трехраздельности или двураздельности лопасти I. По данным Р. Кейси (Casey, 1960), у некоторых представителей Protanisoceratidae лопасти L, I и D бывают двураздельными или трехраздельными. У Protanisoceras (Protanisoceras) cantianum Spath латеральная лопасть двураздельная, а у P.(P.) coptense Casey – трехраздельная. Интернилатеральная лопасть у P.(P.) acteon d'Orb. двураздельная, а у P.(P.) coptense Casey - трехраздельная. Лопасть D у P.(P.) coptense Casey двураздельная, а у P.(P.) raulinianum d'Orb. - трехраздельная.

Известно, что у скафитов лопасть L двураздельная. Однако по данным В. Коббана (Cobban, 1958, фиг. в тексте 3) и И. Видманна (Wiedmann, 1965, фиг. в тексте 58), в онто-филогенезе она может стать трехраздельной. Кроме того, у некоторых экземпляров планоспирально завернутых Tetragonites, Hemitetragonites и Eogaudryceras умбиликальная лопасть иногда также бывает трехраздельной.

Интересная картина наблюдается у молодого экземпляра келловейского Quenstedtoceras sp. juv. (Cardioceratoidea). На одной из сторон оборота просматривается характерный для Cardioceratoidea и всех представителей Perisphinctina рисунок лопастной линии с трехраздельными латеральной и умбиликальной лопастями. На другой же стороне эти лопасти с самого начала дифференциации становятся симметрично двураздельными.

Существенные отклонения в развитии отдельных элементов лопастной линии наблюдаются также у представителей Ancyloceratina (Шарикадзе, Какабадзе, Кванталиани, 1989). В частности, нами было установлено, что внутренняя боковая и дорсальная лопасти у разных экземпляров Matheronites ridzewskyi Karak. развиваются по-разному (рис. 53,54). Большинство изученных форм этого вида имеет двураздельную, а остальные - одноконечную основную ветвь дорсальной лопасти. Своеобразность строения внутренней боковой лопасти проявляется в том, что большей частью она трехраздельная, иногда - двураздельная. Бывают случаи, когда у одного экземпляра на одной стороне раковины она трехветвистая, а на другой - двураздельная. Как выясняется, это не исключение для анцилоцератин. Так, у Luppovia adjiderensis Bogd., Kakab., I. Mich., семейства Ancyloceratidae Gill (Какабадзе, Богданова, Михайлова, 1978, рис. 4) в одном случае лопасть I четко трехраздельная, а в другом - двураздельная. Сходное явление замечено и в гетероцератидах. У лектотипа Colchidites longus Rouch. (Какабадзе, 1971, рис. 20) лопасть I, в отличие от других видов колхидитов, имеет двураздельное, а не трехраздельное очертание.

При сопоставлении лопастных линий мономорфных и гетероморфных аммонитов можно заметить некоторые общие закономерности. У первой группы лопастная линия в общих чертах более сложна как по количеству элементов, так и по степени рассеченности, чем у второй группы. Тем не менее у мономорфных аммонитов лопастная линия показывает более стабильную картину как в онтофилогенезе, так и в морфологии отдельных ее элементов. Как отмечалось, частые

и резкие изменения формы раковины в онто-филогенезе вносят свои коррективы в развитие лопастной линии. Форма раковины представляет собой наиболее рациональный конструктивный элемент, вырабатываемый организмом в процессе длительной адаптации к среде обитания при определенном образе жизни. Морфогенетические изучения раковин показывают, что многие родственные группы мономорфных аммонитов, в онто-филогенезе, очевидно, долгое время не меняли образа жизни. Гетероморфы же, судя по форме их раковин, делали это часто, что, скорее всего, отразилось на организации животного, в первую очередь на прикреплении заднего конца тела к стенке раковины и, в конечном итоге, на стабильности или нестабильности рисунка лопастной линии. Можно констатировать, что морфологическая стабильность раковины, наряду с другими признаками, в конечном итоге определяет устойчивость того или иного плана развития лопастной линии. В рассмотренных случаях трудно сказать, чем конкретно вызваны те существенные отклонения в морфогенезе лопастной линии, которые наблюдаются у Ptychoceras и других гетероморфных аммонитов. По всей вероятности, они контролировались не наследственными факторами. Приведенные примеры показывают, что в данном случае происходит изменение формы прикрепления муральной части заднего конца мягкого тела к стенке раковины: вместо двух опорных точек прикрепления, в пределах первичной лопасти формируются три точки. Надо полагать, что при округленно-овальной форме поперечного сечения оборота и определенной величине внутрикамерного гидростатического давления, такой способ прикрепления для организма был наиболее рациональным.

Рассмотренные случаи убеждают нас в том, что среди других элементов лопастной линии гетероморфных аммонитов наиболее неустойчивыми являются интернилатеральная и дорсальная лопасти. В некоторых случаях, как мы уже увидели, у групп, разных по происхождению, они одинакового очертания и наоборот, у одного и того же вида эти лопасти могут быть разного строения. Анализ имеющегося материала позволяет заключить, что для систематики гетероморфных аммонитов способ дифференциации лопастей I и D имеет ограниченное значение.

Более или менее существенные преобразования, наблюдаемые в морфогенезе лопастной линии, часто используются для систематики. По нашему мнению, лишь тогда, когда различный способ расчленения лопастной линии приобретает стабильность в онто-филогенезе, четко определяются место и время закладки новых элементов, выявляются коррелятивные связи этих изменений, их можно использовать для систематики аммоноидей. Здесь мы сталкиваемся именно с такими "нестандартными" случаями, когда только одна лопастная линия не может оказать услугу для решения вопросов систематики. Более того, по нашему глубокому убеждению, прямолинейный подход к этой проблеме может вызвать путаницу. Лишь на основании комплексного изучения раковины, ее морфологических элементов, внутреннего строения и в первую очередь

лопастной линии, а также проведения морфофункционального анализа, можно решить основные вопросы филогении и систематики не только гетероморфных аммонитов, но и аммоноидей в целом. При разработке систематики отдельных групп аммонитов следует с большой осторожностью определять таксономическое значение отдельных элементов как для гетероморфных, так и мономорфных аммонитов.

Суммируя вышеизложенное, можно заключить следующее.

1. Для выделения таксономических категорий, начиная от рода до отряда включительно, большую роль играет лопастная линия.

2. Степень гофрировки просутуры, форма и размеры ее отдельных элементов частично можно использовать для таксономических целей. Строение примасутуры, как отдельно взятый признак, для установления высших таксономических категорий аммоноидей (подотрядов, надсемейств, а в некоторых случаях и для семейств) значения не имеет. Ранняя дифференциация умбиликальной и интернилатеральной лопастей, затрагивающая иногда и примасутуру, также не имеет существенного значения для систематики высших таксонов (надсемейств и выше).

3. Для систематики аммоноидей важны: а) способ расчленения первичных элементов; б) место и время закладки новых лопастей; в) общее количество первичных и вторичных элементов, их размеры, расположение и соотношение между собой; г) степень рассеченности лопастной линии; д) строение седел. У разных групп аммонитов эти признаки играют разную роль. Вместе с тем в подавляющем большинстве случаев важен не один из перечисленных признаков, а их комплексное (системное) использование.

4. В некоторых случаях по началу дифференциации первичных элементов, а также по размерам вторичных седел и степени их дифференциации можно определить отдельные таксономические единицы аммонитов и их стратиграфическую приуроченность.

5. Двураздельность или одноконечность дорсальной лопасти не может служить критерием для разграничения Acanthohoplitoidea и Parahoplitoidea.

6. Значение лопастной линии для систематики гетероморфных аммонитов несколько ограниченно, причиной тому небольшое количество элементов и случаи конвергентного развития. Способ дифференциации лопастей I и D не имеет или почти не имеет значения для этой группы аммонитов. Основная роль отводится степени дифференциации лопастной линии, способу расчленения отдельных элементов, в первую очередь латеральной лопасти, общей конфигурации первичных и вторичных элементов, их размерам и соотношению, а также строению вторичного седла вентральной лопасти и развитию седел. В первую очередь по этим признакам довольно четко можно разграничить гетероморфы литоцератидового и аммонитидового происхождения.

ГЛАВА X. ОТПЕЧАТКИ МУСКУЛОВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

Данные об отпечатках мускулов мезозойских аммоноидей в литературе встречаются довольно редко. Каждая новая находка этих структур вызывает большой интерес, так как дает возможность судить о строении мягкого тела и образе жизни животного. Г. Крик (Crick, 1898), Д. Джон (Jones, 1961), Р. Джордан (Jordan, 1968), В. Кеннеди и В. Коббан (Kennedy and Cobban, 1976), М. Ракус (Rakus, 1978) описали различные отпечатки на внутренних ядрах аммонитов. По данным упомянутых авторов, встречаются четыре типа отпечатков. 1) пара языкообразных или округлой формы структур, расположенных в задней части жилой камеры, близ умбиликального края (Crick, 1898; Jones, 1961; Jordan, 1968; Kennedy and Cobban, 1976; Rakus, 1978). По мнению этих исследователей, они являются отпечатками ретракторных мускулов. Р. Джордан (Jordan, 1968) и У. Байер (Bayer, 1970) наблюдали темную полосу, идущую параллельно умбиликального перегиба. Они пришли к выводу, что эта полоса соответствует положению мускулов в период роста животного. 2) округленная или полулунно-образная структура небольших размеров, расположенная в задней части жилой камеры, на вентральной стороне (Jones, 1961; Jordan, 1968). Г. Мутвей и Р. Реймент (Mutvei and Reyment, 1973) предполагают, что здесь закреплялась сократительная мышца жабр. Однако по мнению И. Байера (Bayer, 1974), эта структура является местом прикрепления сифона к внутреннему призматическому слою раковины. 3) кольцеобразные структуры (поднятия) в задней части жилой камеры (Crick, 1898; Jordan, 1968). Г. Мутвей (Mutvei, 1957, 1964) сравнивает их с кольцеобразным поднятием наутилуса, на котором закрепляются продольные мышцы мантии и субэпителиальные мускулы. 4) пара крупных языкообразных неопределенного происхождения отпечатков на боковых сторонах жилой камеры и, несколько реже, на фрагмоконе (Jordan, 1968). Описанные Д. Палфраманом (Palframan, 1969) окрашенные участки разных размеров в жилых камерах экземпляров Hecticoceras, по нашему мнению, не имеют ничего общего к мускульным отпечаткам.

У некоторых представителей юрских и меловых аммоноидей Л.А. Догужаева и Г.К. Кабанов (1987, 1988) и Л.А. Догужаева (1991) описали три типа мускульных отпечатков: вентральный, латеральный и дорсальный. Вентральные отпечатки непарные, мелкие, находятся на вентральной стороне, на некотором удалении от последней септы. Латеральные отпечатки самые крупные, вытянуты вдоль спирали и заужены спереди, располагаются на боковых сторонах. Дорсальные отпечатки мелкие, парные, симметричные, находятся в умбиликальных углах вблизи последней септы.

На ядрах и раковинах аптских, а также келловейских аммонитов нами обнаружены следы, оставленные, по всей вероятности, прикрепительными органами мягкого тела. В большинстве случаев они напоминают отпечатки, описан-

ные упомянутыми выше авторами. По структурным особенностям фиксируемые нами следы похожи на отпечатки аддукторных мускулов двустворчатых моллюсков. Это обстоятельство дает возможность предположить, что структуры, о которых идет речь, являются отпечатками мускулов. Они были обнаружены у представителей 22 родов, принадлежащих 15 семействам - у аптских Phylloptychoceras, Euphylloceras, Salfeldiella, Tetragonites, Hemitetragonites, Deshayesites, Epicheloniceras, Colombiceras, Protacanthoplites, Acanthohoplites, Hypacanthoplites, Parahoplites, Aconeceras, Melchiorites, Zuercherella, Pseudosilesites, Pictetia, Ptychoceras, Pseudocrioceratites и у келловейских Indosphinctes (Elatmites), Quenstedtoceras и Longaeviceras. Материалом для изучения отпечатков мускулов послужили хорошо сохранившиеся экземпляры из келловейских отложений Польши, центральной части Русской Платформы, Новой Земли и из аптских образований Ульяновского Поволжья, Северного Кавказа и Дагестана.

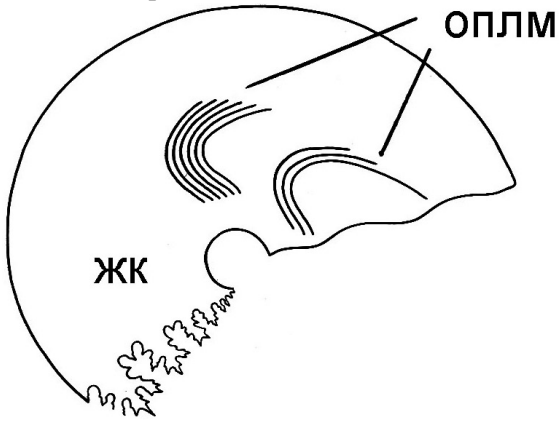


Рис. 105. Salfeldiella guettardi Kasp.; экз. № 8 (401/136); Д=24,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

Обозначения - здесь и на последующих рисунках: ЖК - жилая камера; ОВМ - отпечаток вентрального мускула; ОДМ - отпечаток дорсального мускула; ОЛМ - отпечаток латерального мускула; ОПЛМ - отпечаток переднелатерального мускула.

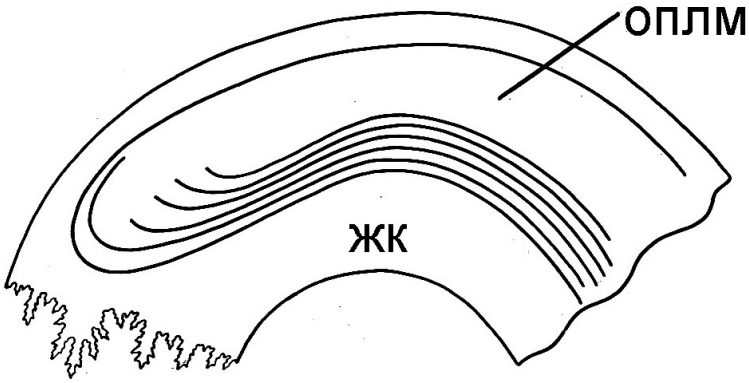


Рис. 106. Melchiorites sp.; экз. № 8 (Хк-15/8); Д=27,5 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

Следы прикрепления мускулов к раковине находятся в задней части жилой камеры, в непосредственной близости с последней лопастной линией (рис. 106-120). Судя по отпечаткам, изученные аммониты характеризовались четырмя типами мускулов (Шарикадзе, Ломинадзе, Кванталиани, 1988, 1989, 1990; Sharikadze, Lominadze, Kvantaliani, 1990): 1) парой латеральных, 2) парой переднелатеральных, 3) вентральным и 4) дорсальным. Первые три соответствуют отмеченным выше типам мускульных отпечатков. Что же касается кольцеобразных поднятий (3-ий тип по той же классификации), они нами не были обнаружены и по-видимому, не являются отпечатками мускулов. В тоже время у аммонитов впервые описываются дорсальные мускульные отпечатки (4-ый тип по нашей классификации). Здесь же необходимо отметить, что на некоторых экземплярах аптских Melchiorites, Zuercherella и Salfeldiella, на боковых сторонах жилой камеры, недалеко от конечной лопастной линией наблюдаются длинные, порой доходящие до переднего края, языкообразные светлые параллельные полоски (рис. 105-106). Эти структуры, скорее всего, соответствуют 4-му типу отпечатков, описанному Р. Джорданом (Jordan, 1968). Строго симметричное расположение по боковым сторонам жилой камеры и то удивительное постоянство конфигурации, которым характеризуются экземпляры одного и того же рода, говорит, что эти отпечатки должны соответствовать местам прикрепления мускулистого органа животного. Мы их условно называем переднелатеральными.

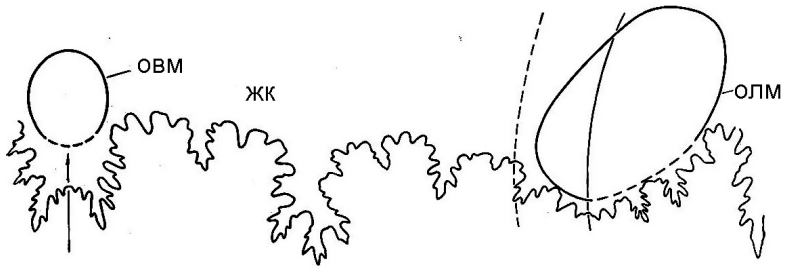


Рис. 107. Indosphinctes (Elatmites) submutatus Nikitin; экз. № 14/6; Д=49,0 мм; Русская платформа, р. Ока, с. Елатьма, келловей.

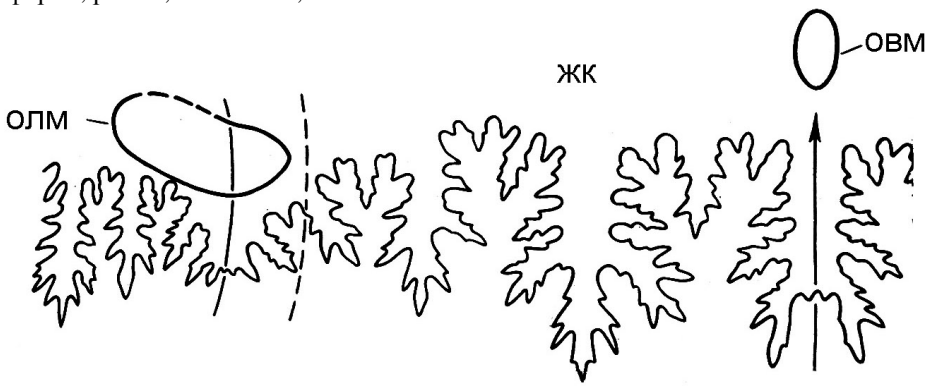


Рис. 108. Pseudosilesites seranoniformis Eg.; экз. № 8 (404/1); Д=19,0 мм. Западный Кавказ, р. Вулан, клансей.

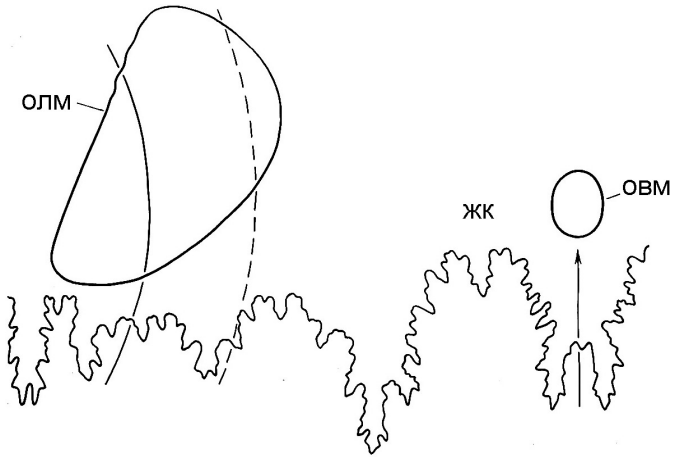


Рис. 109. Colombiceras crassicostatum crassicostatum d'Orb.; экз. № 8 (К-11/1); Д=30,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний апт.



Рис. 110. Ptychoceras sp.; экз. № 8 (401/141); конец 1-го ствола. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

Отпечатки всех типов мускулов на одном экземпляре, как правило, не наблюдаются. Сравнительно часто встречаются отпечатки латеральных и вентрального мускулов. Все они отличаются по местоположению, форме, размерам и структуре. Форма и размеры отпечатков мускулов у представителей разных родов отличаются друг от друга, в пределах же одного рода эти структуры почти одинаковы. Наиболее крупными среди них являются латеральные и переднелатеральные отпечатки. Отпечаток дорсального мускула наиболее мелкий. Наблюдается определенная закономерность - у грубоскульптированных форм, по сравнению с аммонитами, имеющими гладкую или слабоскульптированную раковину, латеральные отпечатки более крупные. По форме наиболее консервативными являются отпечатки вентрального мускула, имеющие в общем округленно-овальную форму. В частности, они бывают закругленной (рис. 107), яйцевидной (рис. 108) или овальной (рис. 109, 110) формы. Более разнообразна конфигурация отпечатков латеральных мускулов. Но в тоже время, как было отмечало выше, в пределах одного семейства конфигурация этих отпечатков в подавляющем большинстве случаев почти одинаковая. Ступнеобразная форма отпечатков характерна для Melchiorites и Zuercherella. Почти аналогичную конфигурацию

имеет отпечаток у Pseudosilesites (рис. 108). Подобной формой характеризуются отпечатки латеральных мускулов Salfeldiella. Но у последнего, в отличие от указанных родов, они имеют "обратную" конфигурацию. Треугольно-округленную форму имеют отпечатки Deshayesites (рис. 111), яйцевидную - Tetragonites (рис. 112), округло-овальную - Ptychoceras, Hemitetragonites (рис. 110, 113), удлиненно-овальную - Longaeviceras (рис. 114), четырехугольно-овальную - Indosphinctes (рис. 107). Своеобразную, треугольно-каплевидную форму имеют отпечатки у представителей Epicheloniceras, Acanthohoplites, Colombiceras, Hypacanthoplites, Protacanthoplites и Parahoplites (рис. 109, 115-118), хотя каждый из этих родов в этом отношении характеризуется индивидуальными особенностями. Своеобразную конфигурацию имеют также переднелатеральные отпечатки. Их

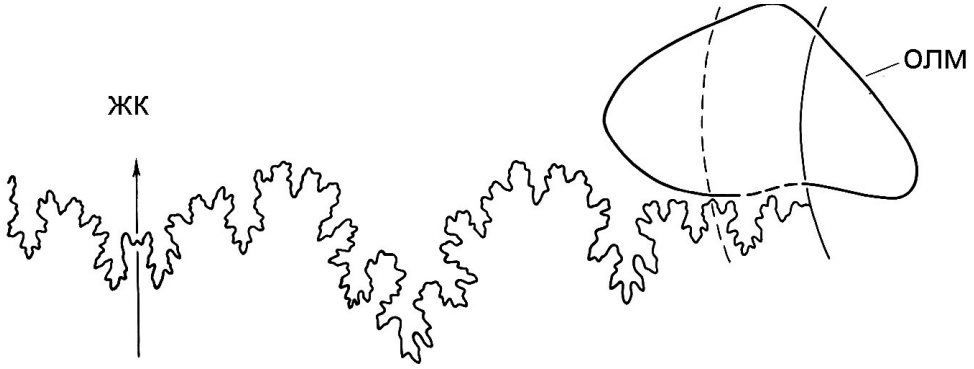


Рис. 111. Deshayesites deshayesi Leym.; экз. № 636; Д=61,0 мм. Ульяновское Поволжье, нижний апт.

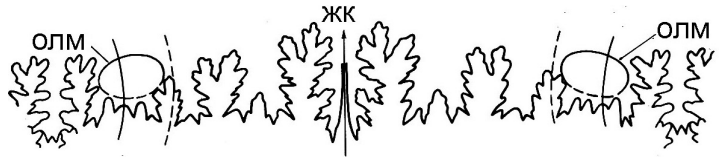


Рис. 112. Tetragonites duvalianus d'Orb.; экз. № 8 (403/99); Д=18,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

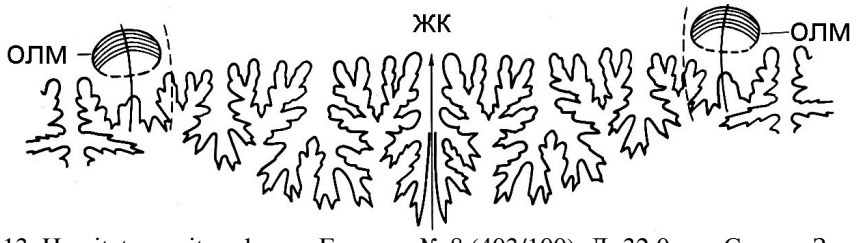


Рис. 113. Hemitetragonites elegans Eg.; экз. № 8 (403/100); Д=32,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

общая форма, как уже говорилось выше, удлиненная, языкообразная, передняя часть которых не замыкается и остается "открытой". У Melchiorites эти отпечатки очень узкие и длинные, у Zuercherella - более широкие, а у Salfeldiella - короткие и слегка асимметричные (рис. 105, 106).

Наиболее изменчива форма дорсального мускула. У Acanthohoplites этот отпечаток узкий и длинный, симметричный или асимметричный, червеобразно извилистый (рис. 116); у Tetragonites и Phyllopachyceras - удлиненно-овальный (рис. 119а). У гетероморфных аммонитов - Ptychoceras, Pictetia и Pseudocrioceratites дорсальный мускульный отпечаток узкий, имеет вытянутую вдоль спирали форму с расширенным передним и узким и длинным задним частями (рис. 119б-г). Однако, у Pseudocrioceratites и Pictetia верхушка переднего края заостренная, а у Ptychoceras - закругленная. Следует здесь же заметить, что у разных представителей Pseudocrioceratites форма дорсального мускульного отпечатка различная - у одних асимметрично-червеобразная, а у других - симметричная, многоугольно-заостренная. У всех изученных планоспирально свернутых аммонитов задний край дорсального мускульного отпечатка примыкает к лопастной линии, а у гетероморфов несколько отдален от него.

Каждый тип отпечатка мускулов занимает определенное положение. Отпечаток вентрального мускула располагается в средней части вентральной стороны, впереди одноименной лопасти. Отпечаток дорсального мускула занимает место на дорсальной стороне, в пределах одноименной лопасти. Отпечатки латеральных мускулов у изученных аммонитов расположены по-разному. Их местоположение часто маркируется позицией интернилатеральной лопасти. В большинстве случаев находятся они на пупковой стенке и в нижней части боковой стороны; сравнительно небольшая часть переходит на внутреннюю боковую сторону. Так, например, более чем 2/3 часть отпечатков мускулов у Epicheloniceras, Parahoplites, Acanthohoplites, Hypacanthoplites, Colombiceras, Protacanthoplites и Deshayesites (рис. 109, 111, 115-118) находится на пупковой стенке и в нижней части внешней боковой стороны, тогда как у Hemitetragonites, Salfeldiella, Melchiorites, Zuercherella (рис. 113) половина отпечатка расположена на внутренней боковой стороне. У Longaeviceras отпечатки почти полностью находятся на пупковой стенке (рис. 114), а у Ptychoceras - на внутренней стороне (рис. 110). Следует отметить также, что у Hemitetragonites, Tetragonites, Deshayesites, Salfeldiella, Melchiorites, Zuercherella и Longaeviceras отпечатки ориентированы по радиусу, а у других родов расположены косо по отношению к плоскости симметрии.

Отпечатки мускулов на внутренних ядрах представлены незначительными возвышенностями, которым на раковинах соответствуют вдавленности. В этом отношении наиболее рельефны вентральные и дорсальные отпечатки мускулов. Это особенно заметно на экземплярах Acanthohoplites и гетероморфных аммонитов. Места прикрепления латеральных и вентрального мускулов отличаются от остальной поверхности внутреннего ядра своеобразным блеском и нередко наличием многочисленных очень мелких, иногда извилистых полосок и линий

дугообразной формы (рис. 115-117). У разных родов линии и полоски имеют различные очертания. Кроме этих, на взрослых экземплярах Tetragonites и Euphylloceras в пределах вентрального мускульного отпечатка видны многочисленные мелкие параллельные борозды (рис. 120). На дорсальных и латеральных мускульных отпечатках упомянутые структуры не были замечены. На некоторых экземплярах Acanthohoplites, Colombiceras, Parahoplites и Epicheloniceras отпечатки латеральных мускулов ограничены спереди довольно глубоким рубцом. Контур же задней части (в том числе вентрального мускульного отпечатка) наблюдается в редких случаях.

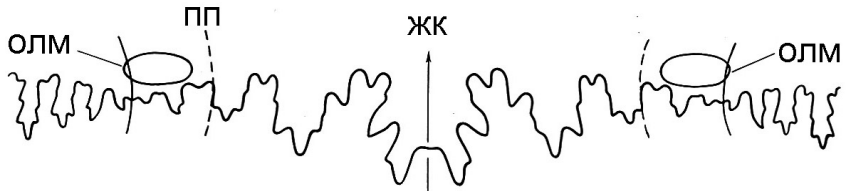


Рис. 114. Longaeviceras sp. juv.; экз. № 2168/1; Д=13,0 мм. Остров Новая Земля, келловей.

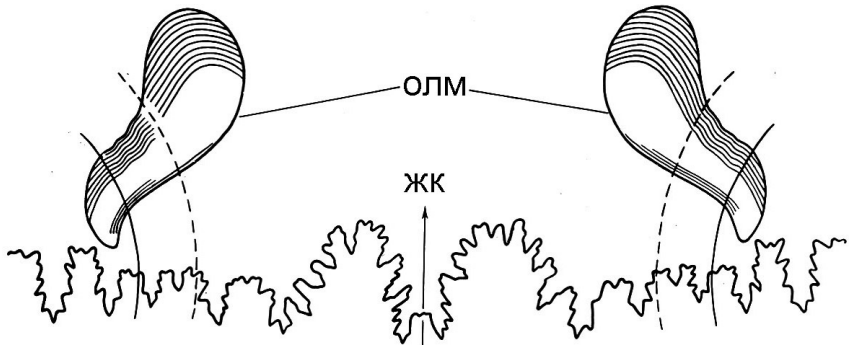


Рис. 115. Epicheloniceras pusillum Kas.; экз. № 8 (101/6-37). Дагестан, с. Хаджалмахи, средний апт.

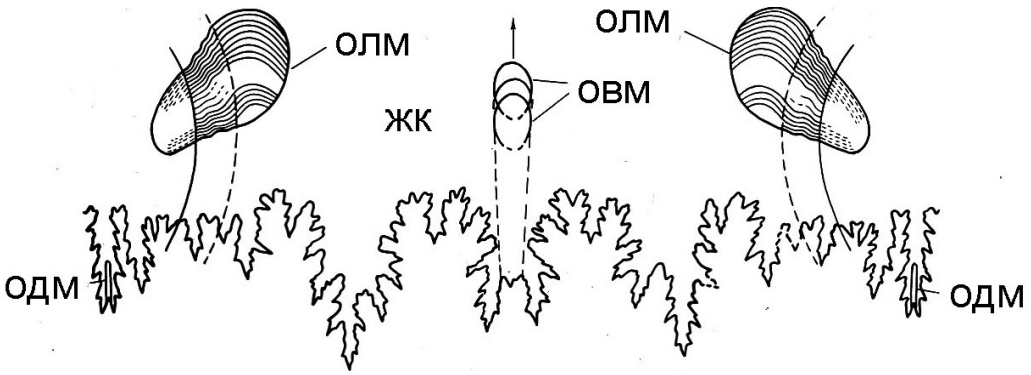


Рис. 116. Acanthohoplites nolani planulata Eg.; экз. № 8 (403/98); Д=56,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

Отпечатки мускулов, как было отмечено выше, наиболее отчетливо наблюдаются в задней части жилой камеры. В пределах же гидростатических камер на ядре обнаружены лишь отпечатки дорсального мускула. В некоторых случаях у экземпляров Acanthohoplites, Epicheloniceras и Indosphinctes (Elatmites) в нижней части боковых сторон фиксируется узкая светлая полоска, идущая параллельно умбиликального края и соединяющаяся в жилой камере с верхним боковым краем отпечатка латерального мускула. Две параллельные линии видны также на вентральной стороне у некоторых изученных экземпляров. Они продолжаются в жилую камеру и прерываются у боков отпечатка вентрального мускула. Эти линии и полоски, по всей вероятности, являются следами перемещения мускулов в жилой камере. Впереди отпечатка дорсального мускула у филлоцератид и гетероморфных аммонитов, подобно мускульным трассам двустворчатых моллюсков, замечается мелкая штриховатость, отражающая следы передвижения мускула на раковине (рис.119 а,б).

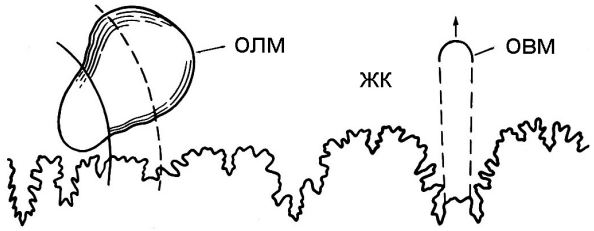


Рис. 117. Parahoplites transitans Sinz.; экз. № 8 (103/59); Д=42,0 мм. Дагестан, с. Акуша, средний апт.

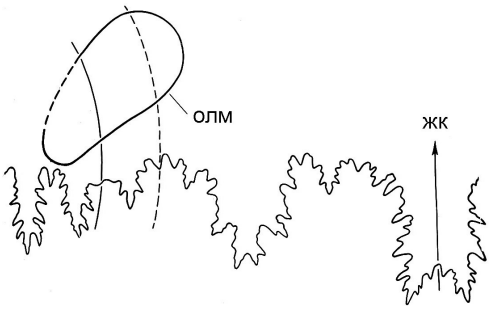


Рис. 118. Protacanthoplites sp.; экз. № 8 (103/97); Д=21,0 мм. Дагестан, с. Акуша, средний апт.

Интересно отметить, что у некоторых экземпляров в пределах жилой камеры часто наблюдаются несколько отпечатков вентрального мускула в виде довольно многочисленных и близкорасположенных дугообразных линий и светлых полосок (рис. 116, 120). Подобное явление не характерно для латеральных и дорсального мускульных отпечатков. По-видимому, при очередном подтягивании вперед в жилой камере, животное "отрывало" дорсальный и латеральные мускулы от места прикрепления и без промежуточной остановки медленно передвигало на определенное расстояние и вновь "присасывало" к раковине. В то же время вентральный мускул, по всей вероятности, начинал передвигаться

задолго до подтягивания тела животного вперед. Перемещение, очевидно, шло дискретно, независимо от других мускулов, на небольшие расстояния.

Так как описанные типы отпечатков мускулов значительно отличаются друг от друга, то можно предположить, что соответствующие им мускулы выполняли различные функции. Например, мускульную систему Aconeceras trautscholdi Л.А. Догужаева (1991) интерпретирует следующим образом. Функциональное значение дорсальных мускулов (латеральных по нашей классификации) сводилось к прикреплению тела к раковине на дорсальной стороне. Вентральный мускул служил для поддержания формы и положения циркумсифонной инвагинации. Латеральные отпечатки (переднелатеральные по нашей классификации) были местами прикрепления ретракторов воронки и головы.

Латеральные отпечатки, как предполагает Р. Джордан (Jordan, 1968), М. Ракус (Rakus, 1978) и мы, должны соответствовать мускулам-ретракторам. Они подобно ретракторных мускулов современного наутилуса (Mutvei and Reyment, 1973), кроме прикрепления мягкого тела животного к стенке раковины, втягивания и вытягивания его в жилой камере, возможно, выполняли и плавательные функции. От заднего конца тела пара латеральных мускулов, по-видимому, тянулась до головы, где прочно сочленялась с головным хрящем. Переднелате-

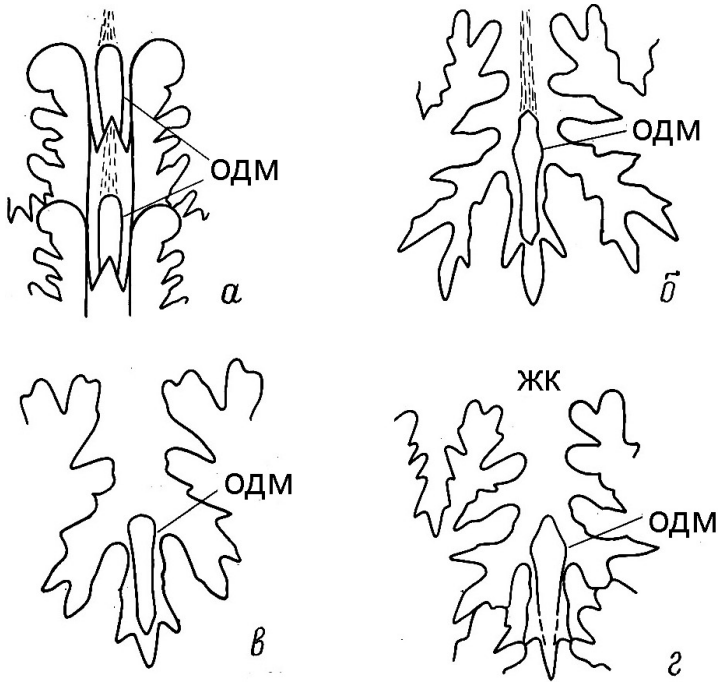


Рис. 119. Отпечатки дорсального мускула. а - Phyllopachyceras baborense Coq.; экз. №8(403/87), Д=24,0 мм; б - Pseudocrioceratites sp.; экз. № 8 (403/92), В=5,8 мм, Ш=5,0 мм; в - Ptychoceras sp.; экз. № 8 (403/86), первый ствол; г - Pictetia sp.; экз. № 8 (403/93), Д=33 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

ральные отпечатки, как предполагает Р. Джордан (Jordan, 1968), принимаются за области кратковременных прикреплений мускулов во время их передвижения при образовании новой камеры. Вентральный мускул, вероятно, был связан с сифоном и служил для поддержания этой части тела. Возможно, этот орган соответствует оттягивающим мускулам ктенидий в двужаберных цефалоподах (Mutvei and Reyment, 1973). Основной функциональной нагрузкой дорсального мускула, вероятно, была прикрепление тела к дорсальной стенке раковины. Наличие многочисленных мускулов у аммонитов, скорее всего, говорит о том, что они были более активными пловцами, чем современный Nautilus.

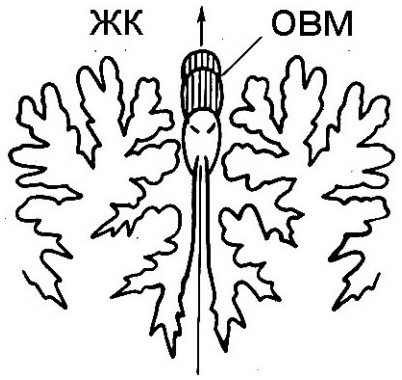


Рис. 120. Tetragonites duvalianus d'Orb.; экз. № 8 (401/81); Д=33,0 мм. Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, средний апт.

Таким образом, изученные нами аммониты характеризуются различными по форме, структуре, размерам и другим признакам отпечатков мускулов. Это обстоятельство, естественно, ставит вопрос о возможности использования их в систематике аммоноидей. Имеющийся в этом отношении материал дает возможность высказать конкретные соображения. Для определения систематического значения отпечатков мускулов главное внимание должно быть уделено их форме, размерам и расположению. У представителей Colombiceras, Protacanthoplites, Acanthohoplites и Hypacanthoplites, т.е. тех родов, филогенетические связи между которыми хорошо установлены онтогенетическими исследованиями, отпечатки мускулов мало чем отличаются друг от друга по основным параметрам. Подобная картина наблюдается и у Melchiorites, Zuercherella и Pseudosilesites, близкие родственные связи которых не вызывают сомнения. Приведенные М. Ракусом (Rakus, 1978) изображения отпечатков латеральных мускулов тоарских литоцератид обнаруживают большое сходство с мускульными отпечатками аптских литоцератид. Эти примеры доказывают, что родственные группы аммонитов имеют сходные очертания отпечатков мускулов. Отпечатки латеральных мускулов акантоплитид (рис. 109, 116, 118) наибольшее сходство обнаруживают с аналогичными структурами Epicheloniceras (рис. 115). Изучение морфогенезов представителей Douvilleiceratidae и Acanthohoplitidae дает основа-

ние полагать, что последние произошли от дувиейцератид, в состав которого входит Epicheloniceras. Отпечатки мускулов у Parahoplites (рис. 117) также имеют сходство с аналогичными структурами представителей Douvilleiceratidae и Acanthohoplitidae (рис. 109, 115, 116, 118). Это обстоятельство, а также близость других морфологических признаков показывает, что предков Parahoplites надо искать среди ранних акантогоплитид или дувиейцератид. Здесь же уместно заметить, что у Protacanthoplites (Acanthohoplitidae) отпечатки мускулов (рис. 118) по форме и в некоторой степени по размерам отличаются от аналогичных структур предкового рода Colombiceras (рис. 109) и потомкового рода Acanthohoplites (рис. 116). Наряду с характерными чертами скульптуры, формы оборотов, это обстоятельство говорит об обособленности Protacanthoplites, самостоятельность которого некоторыми исследователями ставиться под сомнение. В тоже время ввиду резкого отличия отпечатков мускулов, Deshayesites (рис. 111) ничего общего не должен иметь с Parahoplites (рис. 117). То же самое было подтверждено морфогенетическими исследованиями И.А. Михайловой (1957, 1958а,б), хотя впоследствии высказывались предположения о близости Deshayesitidae и Parahoplitidae. Приведенные примеры убеждают нас в том, что отпечатки мускулов можно использовать для решения спорных вопросов систематики и филогении аммоноидей.

Суммируя вышеизложенное, можно прийти к следующим выводам.

1. Позднеюрско-раннемеловые аммоноидей характеризовались, скорее всего, четырмя типами мускулов: двумя парами латеральных и переднелатеральных, вентральным и дорсальным.

2. Отпечатки мускулов отличаются друг от друга местоположением, формой и размерами. Основное функциональное значение мускулов сводилось, очевидно, к прикреплению тела к раковине и обеспечению реактивной локомоции.

3. Родственные группы аммонитов имеют сходные по очертанию и местоположению отпечатки мускулов; их можно использовать с целью уточнения систематики и филогении аммоноидей.

ГЛАВА XI. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ АПТСКИХ АММОНОИДЕЙ

В аптском веке существовали три крупных ствола мезозойских аммоноидей – филлоцератиды, литоцератиды и аммонитиды. Они характеризовались необычным разнообразием формы раковины, скульптуры и лопастной линии.

Систематика аптских, как и меловых аммоноидей в целом, создавалась и развивалась поэтапно, по мере накопления новых данных и применения более усовершенствованных методов исследования. С выходом в свет трех справочников - "Traité de Paléontologie" (1952), "Treatise on invertebrate Paleontology" (1957) и "Основы палеонтологии" (1958, 1962) был создан фундамент систематики и филогении аммоноидей. В названных справочниках юрские и меловые аммоноидей были разделены на три подотряда - Phylloceratina, Lytoceratina и Ammonitina, однако их объем, систематический состав и пути развития понимались поразному.

Э. Басс (Basse, 1952) включила в Lytoceratina все гетероморфные аммониты. В. Аркелл и др. (Arkell, Kummel and Wright, 1957), опираясь на теорию итеративной эволюции, считали, что основными стволами юрско-меловых аммоноидей были филлоцератины и литоцератины, от которых периодически ответвлялись разные группы, пополнявшие ряды аммонитин. В.В. Друщиц (1958) в Lytoceratina, помимо надсемейства Lytoceratoidea, включил лишь одно надсемейство Turrilitoidea, представители которого обладали лопастной линией литоцератидного типа. Несколько лет спустя В.В. Друщиц (1962) названные подотряды возвел в рант отрядов. И. Видманн (Wiedmann, 1962b) в юрско-меловых аммонитах выделил четыре подотряда - Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina и установленный им новый подотряд Hoplitina. Позже И. Видманн (Wiedmann, 1968) предложил новую систему юрско-меловых аммонитов и наметил филогенетические связи. Он отказался от подотряда Hoplitina и в отряд Ammonitida включил четыре подотряда - Lytoceratina, Ancyloceratina, Ammonitina и Phylloceratina. В установленном им новом подотряде Ancyloceratina оказались все гетероморфные аммониты. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) сгруппировал юрско-меловые аммониты в два отряда - Phylloceratida и Lytoceratida. В первом, наряду с филлоцератинами, он включил и цератиты, а литоцератиды разделил на четыре подотряда - Lytoceratina, Tetragonitina, Ammonitina и Ancyloceratina. В последнем подотряде, наряду с Deshayesitoidea, Douvilleiceratoidea и Parahoplitoidea, он поместил все гетероморфные аммониты. В.В. Друщиц и И.А. Михайлова (1974) меловые аммониты разделили на три отряда - Phylloceratida, Lytoceratida и Ammonitida. Они согласились с мнением О. Шиндевольфа об объединении цератитов с филлоцератидами, а в состав Lytoceratida включили Lytoceratoidea, Tetragonitoidea и Turrilitoidea. По их заключению, аммонитиды объединяют формы как с плоскоспиральной, так и гетероморфной раковиной, отказавшись при этом от выделения подотряда Ancyloceratina. Позже И.А. Михайлова

(1980) в отряд Lytoceratida включила четыре надсемейства, два из которых характеризовались мономорфной (Lytoceratoidea и Tetragonitoidea) и два - гетероморфной раковиной (Turrilitoidea и Scaphitoidea). По мнению И.А. Михайловой, надсемейство Lytoceratoidea является основным стволом отряда Lytoceratida. От него в барреме произошли Turrilitoidea, в апте - Tetragonitoidea, а в альбе - Scaphitoidea. В начале юры от Lytoceratida возникли Ammonitida. Одно из крупнейших юрских надсемейств, переходящее в меловой период – Perisphinctoidea дало начало надсемействам Desmoceratoidea и Ancyloceratoidea. От первого возникли Hoplitoidea, а Ancyloceratoidea дали начало трем надсемействам - Deshayesitoidea, Parahoplitoidea и Douvilleiceratoidea. Ч. Райт (Wright, 1980), придерживаясь старой схеме, меловые аммоноидеи рассматривал в составе трех подотрядов - Phylloceratina, Lytoceratina и Ammonitina. В работах, посвященных вопросам систематики и филогении, И.А. Михайлова (1983), Н.В. Безносов и И.А. Михайлова (1983, 1984, 1985) внесли существенные изменения в прежние схемы филогенетических связей и систематики высших таксонов юрско-меловых аммоноидей. Они разделили Lytoceratida на два подотряда - Lytoceratina (подсемейства Lytoceratoidea, Tetragonitoidea и Scaphitoidea) и Turrilitina (надсемейство Turrilitoidea). В отряде Ammonitida выделили четыре подотряда - Haploceratina, Perisphinctina, Ancyloceratina и Ammonitina. В Ancyloceratina они объединили как гетероморфные аммониты (надсемейство Ancyloceratoidea), так и их мономорфные потомки (надсемейства Deshayesitoidea, Douvilleiceratoidea и Parahoplitoidea).

Заканчивая краткий обзор взглядов о систематике и филогении юрско-меловых аммоноидей, следует заметить, что история их развития хорошо освещена в работах В.В. Друщица (1956а), Н.В. Безносова (1958), О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1961-68), Р. Кейси (Casey, 1961-65), И.А. Михайловой (1983), И.В. Кванталиани (1989) и других исследователей. В связи с этим нет необходимости более подробного рассмотрения данного вопроса.

Среди существующих в настоящее время взглядов о систематике и филогении высших таксонов меловых аммоноидей, наиболее приемлемым, по нашему мнению, являются представления В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1974), И.А. Михайловой (1980, 1983), Н.В. Безносова и И.А. Михайловой (1983, 1984, 1985). При рассмотрении вопросов систематики и филогении аптских аммоноидей мы, главным образом, будем руководствоваться данными упомянутых исследователей.

В аптских отложениях распространены около 70 родов аммонитов, группирующихся в 12 надсемействах, 5 подотрядах и 3 отрядах. Нами изучен морфогенез раковин представителей 32 родов, в том числе более 150 онтогенезов лопастной линии. Полученные результаты легли в основу тех изменений, которые внесены нами в систематику и филогению изученных аммонитов.

ОТРЯД PHYLLOCERATIDA ARKELL, 1950

Среди мезозойских аммоноидей филлоцератиды составляют наиболее обособленную и консервативную группу, что выражается в однообразии морфогенеза раковины и лопастной линии на протяжении своего длительного времени существования - от начала триаса до конца мелового периода. Спорными являются вопросы о происхождении и объеме данного отряда. По данными Н.В. Безносова и И.А. Михайловой (1984), отряд Phylloceratida состоит из номинального надсемейства Phylloceratoidea, которое, со своей стороны, объединяет шесть семейств: Ussuritidae Hyatt, Discophyllitidae Spath, Phylloceratidae Zittel, Phyllopachyceratidae Collignon, Juraphyllitidae Arkell и Holcophylloceratidae Druschits. На фоне однообразия морфогенеза лопастной линии, подавляющее большинство названных семейств отличаются друг от друга лишь формой раковины и скульптурными особенностями. Среди названных аммонитов в апте существовали представители лишь Phyllopachyceratidae (Phyllopachyceras) и Holcophylloceratidae (Euphylloceras, Holcophylloceras и Salfeldiella). Первое из названных семейств по типу морфогенеза лопастной линии ничем существенно не отличается от других представителей Phylloceratida. Что же касается Holcophylloceratidae, то у некоторых из них лопастная линия на ранней стадии морфогенеза развивается иначе, чем у других филлоцератид.

Морфогенез лопастной линии филлоцератид изучен Дж. Смитом (Smith, 1898), В.В. Друщицем (1953б, 1956а), Н.В. Безносовым (1958), О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1961, 1968), И. Видманном (Wiedmann, 1968), И.А. Михайловой (1979), В.С. Грабовской (1981), Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1984), М.З. Шарикадзе (1984б), М.Н. Хиами и М.А. Марфи (Khiami and Murphy, 1988). Как выясняется, у подавляющего большинства филлоцератид лопастная линия развивается однотипно. Примасутура пятилопастная. Новый элемент (лопасть U^1) закладывается на седле U/I, с преобразованием которого позже формируется провисающая сутуральная лопасть.

При изучении лопастной линии Salfeldiella, нами (Шарикадзе, 1984б) установлено, что у него, в отличие от других филлоцератид, новый элемент образуется в результате деления интернилатеральной лопасти, а сутуральная лопасть формируется путем преобразования допасти I_2 (или I_1 в случае симметричного деления лопасти I). Позже такой же способ развития лопастной линии был установлен и для Holcophylloceras (Khiami and Murphy, 1988).

Подсемейство Holcophylloceratinae было установлено В.В. Друщицем (1956а) в семействе Phylloceratidae. В новое подсемейство он включил роды: Holcophylloceras Spath, Sowerbyceras Parona et Bonarelli и Salfeldiella Spath. Позже Н.В. Безносов (1958) данное подсемейство возвел в ранг семейства и совместно с подсемейством Holcophylloceratinae, включил в него и установленное им новое подсемейство Pseudophylloceratinae, объединяющее два рода -Pseudophylloceras Besnosov и Euphylloctras Druschits. В настоящее время изучен морфогенез всех 5

родов, входящих в семейство Holcophylloceratidae (Друщиц, 1956а; Безносов, 1958; Schindewolf, 1961; Wiedmann, 1968; Михайлова, 1979, 1983; Шарикадзе, 1984б,в; Khiami and Murphy, 1988). Оказалось, что среди них лишь Salfeldiella и Holcophylloceras характеризуются особым типом развития лопастной линии, заключающимся в делении интернилатеральной лопасти. У других же родов лопастная линия развивается "традиционным" путем - в результате расчленения седла U/I. На основании сказанного, в семейство Holcophylloceratidae, самостоятельность которого ошибочно оспаривается некоторыми исследователями, достоверно можно включить лишь роды Holcophylloceras и Salfeldiella. Что же касается подсемейства Pseudophylloceratinae, а также рода Sowerbyceras, то они, очевидно, должны объединятся в семейство Pylloceratidae.

С Е М Е Й С Т В О HOLCOPHYLLOCERATIDAE DRUSCHITS, 1956

Т и п о в о й род - Holcophylloceras Spath, 1927.

Д и а г н о з. Раковины средних и крупных размеров с дискоидальными, сжатыми с боков инволютными или полуинволютными оборотами. Вентральная сторона закругленная. Пупок узкий, глубокий с отвесными стенками. Раковина украшена тонкими, многочисленными ребрами, более резко выраженными в верхней половине боковых сторон и на вентральной стороне. На ядре наблюдаются серпообразно изогнутые пережимы. Лопастная линия рассечена относительно слабо. Латеральная лопасть всегда длиннее вентральной. Боковое седло пальчато-рассеченное. Новые элементы появляются в результате расчленения интернилатеральной лопасти.

С р а в н е н и е. От других семейств, входящих в Phylloceratida, отличается, главным образом, расчленением интернилатеральной лопасти, сравнительно слаборассеченной лопастной линией и значительно более длинной латеральной лопастью по сравнению с вентральной.

Р о д о в о й с о с т а в: Holcophyllocerae Spath, 1927, Salfeldiella Spath, 1927.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя юра (тоар) – нижний мел (апт) Закаспия, Кавказа, Крыма, Западной Европы, Южной Америки, Африки, Полинезии и Новой Зеландии.

Морфогенез раковины Phylloceratida, по сравнению с другими группами аммоноидей, изучен слабо, вследствие этого, а также наряду с характерным для них консерватизмом, многие вопросы систематики и филогении филлоцератид остаются еще нерешенными. Предложенные разными авторами системы и филогенетические связи иногда резко отличаются друг от друга. Подавляющее большинство исследователей происхождение филлоцератид увязывает с цератитами. Однако остается неясным конкретно какая группа рассматриваемого подотряда появляется впервые и какие именно цератиты были их предками. Много неясного также в филогенетических связях между отдельными группами филлоцератид. Согласно предложенной Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1984)

филогенетической схеме, родоначальником всех юрско-меловых филлоцератид являются Discophylloceratidae. Что же касается интересующих нас Holcophylloceratidae, то они, очевидно, произошли от Phylloceratidae на рубеже ранне-среднеюрской эпох и вымерли в конце аптского века.

ОТРЯД LYTOCERATIDA HYATT, 1889

Литоцератиды объединяют аммониты как с мономорфной, так и гетероморфной раковиной. Они, скорее всего, произошли от филлоцератид в конце триасового периода и просуществовали до конца мела. Это хорошо обособленная группа аммонитов, отдельные филогенетические ветви которой характеризуются стабильностью формы раковины, скульптуры и морфогенеза лопастной лиши. В целом для Lytoceratida характерно небольшое число элементов лопастной линии при высокой степени ее дифференциации, двураздельность лопастей и седел, разрыв вторичного седла вентральной лопасти и наличие септальных крыльев. Просутура у большинства форм, очевидно, трехлопастная, а примасутура пятилопастная, пятилопастная с последующей редукцией умбиликальной лопасти, шестилопастная с последующей редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти и, возможно, четырехлопастная. В подавляющем большинстве случаев новые элементы образуются в результате асимметричного деления лопасти I. Объем отряда Lytoceratida разными авторами трактуется по разному. Наиболее приемлемым нам кажется предложенный Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1983, 1985) и И.А. Михайловой (1983) систематический состав данного отряда. Согласно упомянутым авторам, Lytoceratida разделяется на два подотряда - Lytoceratina (надсемейства Lytoceratoidea, Tetragonitoidea и Scaphitoidea) и Turrilitina (надсемейство Turrilitoidea). Мы располагаем данными морфогенетических исследований раковин представителей аптских Tetragonitoidea, Turrilitoidea и баррем-аптских Lytoceratoidea. Полученные результаты позволяют более детально осветить вопросы систематики и филогении Tetragonitoidea. Прежде чем приступить к рассмотрению этих вопросов, заметим, что представители Turrilitina, которые обладают гетероморфной раковиной, наряду с четырехлопастной примасутурой, имеют и неустойчивую пятилопастную примасутуру. На это указывают результаты морфогенетических изучений раковин аптских Ptychocras (Шарикадзе, 1986; Wiedmann et al., 1990).

Семейство Tetragonitidae установил А.Гайэтт (Hyatt, 1900), в составе 4 родов - Tetragonites, Pseudophyllites, Protetragonites и Gaudryceras. Позже Л. Спэт (Spath, 1927) обособил новое семейство Gaudryceratidae, выделив его из семейства Tetragonitidae. В него, помимо Gaudryceras, Л. Спэт включил два новых рода - Eogaudryceras Spath и Mesogaudryceras Spath. Э. Басс (Basse, 1952) Tetragonitidae отнесла к Lytoceratoidea, в которое включила род Tetragonites с тремя подродами - Jaubertella (=Jauberticeras), Kossmatella и Pseudophyllites. Объем семейства Gaudryceratidae Э. Басс ограничила лишь номинальным родом Gaudryceras. М.

Брейстроффер (Breistroffer et Villoutreys, 1953) в Tetragonitidae выделил два новых подсемейства - Gabbioceratinae и Kossmatellinae. В.В. Друщиц (1958) Lytoceratoidea разделил на три семейства: Lytoceratidae, Tetragonitidae и Gaudryceratidae. Несколько лет спустя он же (Друщиц, 1962) тетрагонитиды возвел в ранг надсемейства. Одновременно, но независимо от В.В. Друщица, также поступил и И. Видманн (Wiedmann, 1962б,в), который рассматривал Tetragonitoidea в составе двух семейств - Gaudryceratidae и Tetragonitidae. М. Марфи (Murphy, 1967) низвел Tetragonitoidea до семейства, в которое включил подсемейства Gaudryceratinae, Tetragonitinae, Gabbioceratinae и Vertebritinae. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968), при изучении лопастных линий позднемеловых тетрагонитид с острова Хоккайдо, обнаружил, что примасутура состоит из шести лопастей. На основании этого признака, а также по наличию сутуральной лопасти, он тетрагонитиды возвел в ранг подотряда. Впоследствии было показано, что позднемеловые тетрагонитиды в действительности имеют шестилопастную примасутуру (Кривошапкина, 1976, 1978; Михайлова, 1977, 1979), а раннемеловые - пятилопастную (Друщиц, Михайлова, 1973, 1974, 1976). Вследствие этого был сделан вывод, что нет убедительных оснований для рассмотрения тетрагонитид в ранге подотряда (Друщиц, Михайлова, 1973). К такому же заключению пришли и мы после изучения аптских тетрагонитид (Шарикадзе, 1984а). Однако, вопреки утверждениям прежних авторов, у аптских тетрагонитид было доказано наличие не пятилопастной, а шестилопастной примасутуры с последующей редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти. Как показало морфогенетическое изучение раковин раннемеловых литоцератид, аптский Hemitetragonites также имеет шестилопастную примасутуру, а более древние литоцератиды - пятилопастную примасутуру. Таким образом, двураздельность лопастей и седел, наличие септальных крыльев, разрыв вторичного седла вентральной лопасти, одинаковый способ образования новых элементов в онтогенезе, а также сходство внутреннего строения раковины (Друщиц, Догужаева, 1981) сближают Tetragonitoidea с Lytoceratoidea и, по нашему мнению, нет необходимости отделения их друг от друга. Оба надсемейства наряду с Scaphitoidea должны рассматриваться в составе подотряда Lytoceratina.

И.А. Михайлова (1983), Н.В. Безносов и И.А. Михайлова (1985) рассматривают Tetragonitoidea в объеме трех семейств - Tetragonitidae, Gaudryceratidae и Gabbioceratidae. И.А. Михайловой были выявлены характерные черты морфогенеза лопастной линии представителей всех трех семейств. Однако в данной системе тетрагонитоидей спорным, на наш взгляд, является систематическое положение и ранг семейства Gaudryceratidae. Опираясь на собственные наблюдения и анализ данных предшествующих исследователей, можно заключить, что данное семейство имеет больше общего с Lytoceratoidea, нежели с Tetragonitoidea. Это в первую очередь хорошо отражено в строении лопастной линии. Седла у Gaudryceratidae, как и у литоцератид, двураздельно симметричные, а у типичных тетрагонитоидей - асимметрично-трехраздельные. Лопастная линия у

Gaudryceratidae, также как и Lytoceratoidea в целом более рассеченная и, соответственно, характеризуется более симметричным строением отдельных элементов, чем это наблюдается у подавляющего большинства Tetragonitoidea. Боковые отростки у дорсальной лопасти у годрицератид более развиты, чем у тетрагонитоидей. Кроме того, по форме оборотов и наличию воротников представители Gaudryceratidae имеют много общего с Lytoceratoidea. Перечисленные признаки, скорее всего, говорят о близком родстве Gaudryceratidae с Lytoceratoidea. Суммируя вышеизложенное, можно констатировать, что Gaudryceratidae является довольно обособленной группой с явно литоцератидными корнями. Наиболее характерной чертой строения лопастной линии представителей годрицератид является формирование крупной, интенсивно рассеченной, в большей степени конусовидной, расположенной на шве интернилатеральной лопасти. Этим они резко отличаются как от Lytoceratoidea, так и Tetragonitoidea. Исходя из сказанного, данную группу аммонитов, по нашему мнению, следует рассматривать в ранге надсемейства Gaudryceratoidea в составе подотряда Lytoceratina.

Н А Д С Е М Е Й С Т В О GAUDRYCERATOIDEA SPATH, 1927

Д и а г н о з. Раковины средней толщины или вздутые с полуэволютными оборотами. Поперечное сечение изменяется от высокоовального до округлого. Выпукло-округленные вентральная и латеральная стороны связаны постепенным переходом. Пупок ступенчатый, от умеренно широкого до довольно широкого. Поверхность раковины покрыта тонкими многочисленными ребрами. Некоторые экземпляры иногда снабжены валикообразными ребрами и воротниками. На ядре довольно часто наблюдаются пережимы. Лопастная линия сильно рассеченная. Лопасти и седла симметрично двураздельные. Интернилатеральная лопасть воронковидная, с многочисленными лепестками. Дорсальная лопасть имеет септальные крылья.

С е м е й с т в е н н ы й с о с т а в: Gaudryceratidae Spath, 1927.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Баррем-маастрихт Кавказа, Закаспия, Западной Европы, Африки, Америки, о-ва Мадагаскар, Гренландии, Камчатки, Сахалина, Индии, Японии, Китая.

Семейство Gaudryceratidae нами рассматривается в объеме двух подсемейств -Gaudryceratinae Spath (роды - Eogaudryceras Spath, 1927; Eotetragonites Breistroffer, 1947; Anagaudryceras Shimizu, 1934; Mesogaudryceras Spath, 1927; Zelandites Marshall, 1926; Gaudryceras Grossouvre, 1894; ? Vertebrites Marshall, 1926; Pseudojauberticeras Scharikadze, gen. nov.) и Kossmatellinae Breistroffer, 1953 (род Kossmatella Jacob, 1907).

Род Pseudojauberticeras Scharikadze, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от pseudos греч. - ложный и Jauberticeras.

Т и п о в о й в и д - Pseudojauberticeras egoiani Scharikadze, sp. nov., верхний апт, зона Acanthohoplites nolani; Северо-Западный Кавказ (рис. 121).



Рис. 121. Pseudojauberticeras egoiani Scharikadze, gen. et sp. nov.; экз. № 8 (401/43) (голотип). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

Д и а г н о з. Раковины небольших размеров с умеренно широким и ступенчатым пупком. Обороты низкие, слабообъемлющие, с шириной, всегда заметно превышающей высоту. Поперечное сечение широкоовальное. Поверхность раковины покрыта многочисленными нитевидными ребрышками, не отражающимися на ядре, которые чаще всего загибаются назад или прямолинейно пересекают вентральную сторону. На латеральных сторонах отмечаются неглубокие частые пережимы, а между ними - слабые валиковидные вздутия. Лопастная линия сильно рассеченная, характеризуется симметричностью отдельных элементов; лопасти и седла двураздельные, симметричные. Новые элементы возникают в области шовной линии в результате деления интернилатеральной лопасти. Имеются септальные крылья.

С р а в н е н и е. От наиболее сходного Eogaudryceras Spath рассматриваемый род отличается сравнительно узким пупком, более широкими оборотами, наличием частых боковых валиковидных вздутий, отсутствием крупных ребер, большим количеством пережимов. Кроме того, у Pseudojauberticeras тонкие ребрышки в большей степени изогнуты назад, а не вперед. В основном те же морфологические признаки отличают описываемый род от Gaudryceras Grossouvre. Кроме того, у первого характерна относительно короткая интернилатеральная лопасть. По наличию широких оборотов, довольно частых пережимов и глубокого пупка, Pseudojauberticeras несколько напоминает Jauberticeras Jacob. Отличается от него, в основном, закругленным сечением оборотов, отсутствием характерного у сравниваемого рода гребневидного резкого перегиба по краям внешней стороны, наличием тонких ребрышек и валиковидных широких вздутии. Кроме того, у описываемого рода латеральное седло симметричное, а у Jauberticeras - асимметричное.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, P.rotundum Egoian из верхнего апта Северо-Западного Кавказа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний апт (клансей) Северо-Западного Кавказа.

Gaudryceratoidea, как было показано выше, более близко стоит к Lytoceratoidea, чем Tetragonitoidea. Наиболее вероятных предков, очевидно, следует искать среди Protetragonitidae (? род Hemitetragonites). На это указывает сходный тип строения наружной части лопастной линии, наличие пережимов и форма оборотов. Gaudryceratoidea от них обособились, очевидно, в барреме. В начале альбского века от годрицератин ответвились Kossmatellinae. Их предком, скорее

всего, был Pseudojauberticeras, который характеризуется слабыми валиковидными вздутиями. Эти скульптурные особенности, как известно, являются характерными для Kossmatellinae.

Судя по ранним стадиям морфогенеза раковины, предками Tetragonitoidea, очевидно, можно считать Protetragonitidae. Они появляются несколько позже годрицератид - в раннем апте. Оба надсемейства просуществовали до конца мелового периода.

ОТРЯД AMMONITIDA HYATT, 1889

К данному отряду относятся аммониты как с мономорфной, так и гетероморфной раковиной, которые достигли максимального разнообразия скульптуры и формы оборотов. Подавляющее большинство аммонитид имеют пятилопастную примасутуру. Некоторые группы (гетероморфы и их мономорфные потомки) характеризуются пятилопастной примасутурой с последующей редукцией умбиликальной лопасти. Очень редко встречаются формы, имеющие шестилопастную примасутуру. Характерной особенностью строения лопастной линии данного отряда является наличие трехраздельной латеральной лопасти. Аммонитиды, очевидно, произошли от филлоцератид в начале юры и вымерли в конце мелового периода. Вслед за Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1983) и И.А. Михайловой (1983), в состав отряда Ammonitida мы включаем четыре подотряда: Ammonitina, Haploceratina, Perisphinctina и Ancyloceratina. Ниже рассматриваются некоторые вопросы систематики и филогении представителей Ancyloceratina и Perisphinctina, которые пользовались наибольшим распространением в аптском веке.

ПОДОТРЯД ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 (EMEND. BESNOSOV AND MICHAILOVA, 1983)

Подотряд Ancyloceratina был установлен И. Видманном (Wiedmann, 1966б). В него он включил все гетероморфные аммониты и два надсемейства с спирально свернутой раковиной (Deshayesitoidea и Douvilleiceratoidea). В основу выделения подотряда было положено наличие четырехлопастной примасутуры. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968), разделяя в основном точку зрения И. Видманна, наряду с Deshayesitoidea, Douvilleiceratoidea и Parahoplitoidea в состав Ancyloceratina включил все гетероморфные аммониты. По мнению В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1974), предложенный И. Видманном подотряд Ancyloceratina является безусловно сборным и полифилетическим. Часть аммонитов с гетероморфной раковиной принадлежит литоцератидам, а часть - аммонитидам. Подотряд Ancyloceratina цитированными авторами был, фактически, отвергнут. Позже И.А. Михайловой (1983), Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1983) была признана самостоятельность Ancyloceratina. При этом они в него внесли существенные изменения. Гетероморфные аммониты, имевшие литоцератидные

корни и характеризующиеся в частности незначительным числом элементов лопастной линии, двураздельностью латеральной и интернилатеральной лопастей, ими были объединены в подотряд Turrilitina Besnosov and Michailova и отнесены к отряду Lytoceratida. В состав Ancyloceratina были включены как гетероморфные аммониты (надсемейство Ancyloceratoidea), так и их мономорфные потомки (надсемейства Douvilleiceratoidea, Deshayesitoidea и Parahoplitoidea). Для них свойственна пятилопастная примасутура с последующей редукцией умбиликальной лопасти. Кроме того, у Ancyloceratina, в отличие от представителей Turrilitina, сифон ближе к центральному положению на первом обороте и может сохранить субцентральное положение и на втором обороте или на выпрямленной части, следующей за пережимом (Догужаева, Михайлова, 1982а,б).

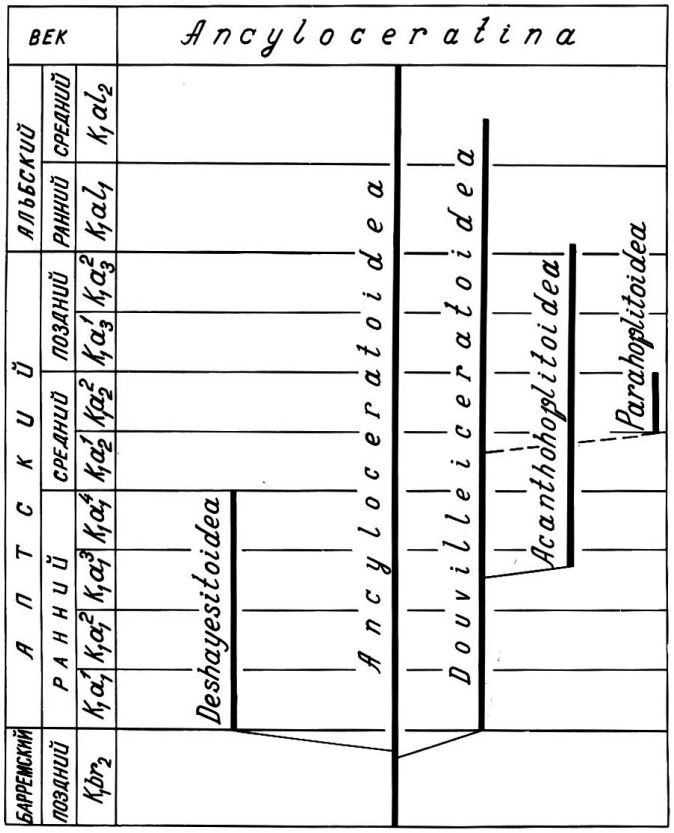


Рис. 122. Филогенетическая схема подотряда Ancyloceratina.

Изменение формы навивания раковины в онто-филогенезе в меньшей степени затрагивает вентральную и частично латеральную стороны оборота. В связи с этим, как было отмечено выше, наибольшей стабильностью среди других элементов лопастной линии характеризуются вентральная и латеральная лопасти. Среди перечисленных признаков при определении отрядной или подотрядной принадлежности гетероморфных аммонитов, по нашему мнению,

решающее значение имеет строение латеральной лопасти. Следует заметить, что для классификации мезозойских аммоноидей двураздельность или трехраздельность латеральной лопасти впервые использовал Л. Первинкьер (Pervinquière, 1907), а вслед за ним - И. Новак (Nowak, 1911, 1915).

Разделяя точку зрения В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1974), И.А. Михайловой (1983), Н.В. Безносова и И.А. Михайловой (1983) о литоцератидном и аммонитидном происхождении гетероморфных аммонитов, подотряд Ancyloceratina, по нашему мнению, следует рассматривать в объеме пяти надсемейств: Douvilleiceratoidea, Deshayesitoidea, Acanthohoplitoidea, Parahoplitoidea и Ancyloceratoidea (рис. 122). Среди них в апте наибольшим распространением пользуются представители первых трех надсемейств. При этом, вопросы систематики и филогении Deshayesitoidea фактически решены благодаря работам И.А. Михайловой (1957, 1958б, 1976б, 1983), Р. Кейси (Casey, 1964), С.З. Товбиной (1965), Т.Н. Богдановой (1971а, 1977, 1979), И.В. Кванталиани (1980) и других исследователей. В связи с этим, нет необходимости рассмотрения здесь надсемейства Deshayesitoidea. Данное надсемейство нами принимается в составе номинального семейства, объединяющего четыре рода: Turkmeniceras Tovbina, Deshayesites Kasansky, Dufrenoyia Burckhardt и Burckhardites Humphrey.

НАДСЕМЕЙСТВО DOUVILLEICERATOIDEA PARONA ET BONARELLI, 1897

Представители данного надсемейства имеют почти глобальное распространение и наряду с Deshayesitoidea и Acanthohoplitoidea играют ведущую роль в комплексе аммонитов аптского яруса. Они появляются в начале аптского века и вымирают, очевидно, в среднем альбе. Характеризуясь определенным консерватизмом морфогенеза лопастной линии, Douvilleiceratoidea, при этом, выделяются среди других аптских аммонитов оригинальными чертами строения скульптурных элементов. На протяжении сравнительно небольшого времени существования они дали взаимозамещающие разные по характеру скульптурные группы, что, со своей стороны, определяет большое их значение для расчленения и корреляции вмещающих отложений. С полной уверенностью можно утверждать, что в настоящее время хорошо изучены морфогенезы лопастной линии, скульптуры, формы оборотов, а также внутреннее строение раковин представителей рассматриваемого надсемейства. Несмотря на это, отдельные вопросы систематики и филогении Douvilleiceratoidea остаются, на наш взгляд, еще нерешенными.

Существуют несколько вариантов систематики данного надсемейства. В "Treatise…" (1957) Douvilleiceratidae, в объеме четырех подсемейств: Douvilleiceratinae, Cheloniceratinae, Parahoplitinae и Acanthohoplitinae, наряду с Deshayesitidae, Pulchelliidae, Trochleiceratidae и другими семействами, рассматривается в надсемействе Hoplitoidea. В "Основах палеонтологии" (1958) дувиейцератиды возведены в ранг надсемейства с двумя семействами -Cheloniceratidae и

Douvilleiceratidae. Р. Кейси (Casey, 1961b, 1962) в Douvilleiceratoidea, кроме номинального семейства, включил Parahoplitidae и Deshayesitidae. Семейство Douviileiceratidae он разделил на три подсемейства: Cheloniceratinae Spath, 1923, Douvilleiceratinae Parona et Bonarelli, 1897 и Roloboceratinae Casey, 1961. К первому из них Р. Кейси отнес роды: Procheloniceras, Cheloniceras с двумя подродами - Cheloniceras, Epicheloniceras и два новых рода - Vectisites Casey и Walpenites Casey; ко второму - Eodouvilleiceras и Douvilleiceras. В третьем подсемействе он объединил два рода - Megatyloceras и установленный им род Roloboceras. И. Видманн (Wiedmann, 1963, 1966b, 1968, 1970) неоднократно отмечал наличие четырехлопастной примасутуры у представителей Douvilleiceratoidea. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966a) и И. Видманн (Wiedmann, 1966b) надсемейство Douvilleiceratoidea включили в Ancyloceratina. Причем, О. Шиндевольф рассматривал Douvilleiceratoidea в объеме трех семейств: Douvilleiceratidae (подсемейства Roloboceratinae, Cheloniceratinae и Douvilleiceratinae). И. Кульман и И. Видманн (Kullmann, Wiedmann, 1970) в Douvilleiceratoidea включили семейства: Douvilleiceratidae, Astiericeratidae, Parahoplitidae и Trochleiceratidae.

Основные положения и особенности морфогенеза лопастной линии, скульптуры и формы оборотов представителей Douvilleiceratoidea убедительно были сформулированы И.А. Михайловой (1957, 1958a, 1976в, 1983). Впервые онтогенез одного из представителей дувиейцератид был описан на примере Epicheloniceras intermedium Kas. (Михайлова, 1957, 1958a). Дальнейшие исследования подтвердили, что у всех дувиейцератоидей новые элементы возникают в результате деления латеральной и интернилатеральной лопастей (Casey, 1961b, 1962, Schindewolf, 1966a; Wiedmann, 1966b, 1968; Мирзоев, 1967). И.А. Михайлова пришла к заключению, что Cheloniceratinae следует рассматривать в ранге подсемейства, а не семейства, как было принято Л. Спэтом (Spath, 1923); Cheloniceras и Epicheloniceras являются самостоятельными родами; Deshayesitoidea, Parahoplitoidea, Douvilleiceratoidea представляют собой таксоны одного ранга и первое надсемейство нельзя противопоставлять двум другим.

Ч. Райт (Wright, 1980) в Douvilleiceratoidea включает, кроме номинального семейства (подсемейства Roloboceratinae, Cheloniceratinae, Douvilleiceratinae), еще два других семейства -Astiericeratidae и Trochleiceratidae.

Мы семейство Douvilleiceratidae рассматривали в составе четырех подсемейств: Roloboceratinae, Cheloniceratinae, Douvilleiceratinae и Parahoplitinae (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1985). Род Epicheloniceras был переведен из хелоницератин в дувиейцератины. В других совместных публикациях (Друщиц и др., 1981, 1982), посвященных изучению морфогенеза раковин двух родов - Cheloniceras Hyatt и Epicheloniceras Casey, подсемейства Cheloniceratinae и Douvilleiceratinae возведены в ранг семейства.

И.В. Кванталиани (1989) предлагает возвести Douvilleiceratidae в ранге подотряда Douvilleiceratina Kvantaliani в составе номинального надсемейства, объединявшее со своей стороны три семейства: Douvilleiceratidae, Acanthohopliti-

dae и Parahoplitidae. Возведение дувиейцератоидей в ранг подотряда и, таким образом, противопоставление его Ancyloceratina, нам кажется преждевременным. Учитывая общность морфогенеза лопастной линии, развития скульптуры и формы оборотов на ранних стадиях роста, мы рассматриваем надсемейство Douvilleiceratoidea в объеме номинального семейства, в составе трех подсемейств: Roloboceratinae, Cheloniceratinae и Douvilleiceratinae, разделяя таким образом точку зрения Р. Кейси (Casey, 1961b, 1962).

Характерными особенностями морфогенеза раковины представителей упомянутого надсемейства являются: боченковидный и веретеновидный протоконх, короткий, в виде ленты или тонкой нити фиксатор, овальный цекум. Просутура трехлопастная, примасутура - пятилопастная с последующей редукцией умбиликальной лопасти. Новые элементы появляются на втором обороте или в начале третьего оборота путем асимметричного деления латеральной и интернилатеральной лопастей. Дорсальная лопасть одноконечная. Седло V/L господствует над другими седлами. Скульптура формируется в пределах 2-5 оборотов. Сразу после первичного пережима сначала появляются боковые бугорки, а затем - ребра. Раннеаптские представители дувиейцератоидей характеризуются наличием 1-2, а более поздние - 3-8 рядами бугорков. Roloboceratinae имеют очень грубую скульптуру с одной сильно развитой парой боковых тупых бугорков, придающих обороту коронатовидный облик. Cheloniceratinae характеризуются двумя или тремя парами бугорков, а Douvilleiceratinae имеют от четырех до восьми пар бугорков.

Вслед за Р. Кейси (Casey, 1961b), подсемейство Roloboceratinae нами рассматривается в объеме двух родов - Roloboceras и Megatyloceras.

В подсемейство Cheloniceratinae, кроме известных родов - Prochelonicerаs, Cheloniceras, Epichelonicerаs, а также Vectisites и Walpenites, можно включить также Parachelonicerаs Collignon и установленный нами новый род Pseudochelonicerаs (см. ниже). В 1977 году В.Л. Егоян (1977) установил новый подрод Prochelonicerаs (Eochelonicerаs) Egoian. Кроме типового вида - Prochelonicerаs (Eochelonicerаs) amadei Uhl., в новый подрод он включил и P. (E.) aff. amadei Uhl., P. (E.) trachyomphalum Uhl., P. (E.) vulanense Eg. и P. (E.) naltschikense Eg. Раковина у названных видов крупных размеров, с очень слабо объемлющими оборотами; поперечное сечение субпрямоугольное, ребра одиночные, наклоненные назад и снабжены тремя парами бугорков - сравнительно слабыми, сближенными приумбиликальными, латеральными и более крупными вентролатеральными. По данным В.Л. Егояна, представители Eochelonicerаs распространены в нижнем апте Северного Кавказа, Северных Карпат, а также в нижнем апте и в верхнем барреме (?) Абхазии. При определении родовой и семейственной принадлежности нового подрода автор опирался и на строение лопастной линии, рассмотренного в работе В. Улига (Uhlig, 1883). Однако, по рисункам, приведеным В. Улигом, невозможно судить о строении латеральной и интернилатеральной лопастях, столь характерных для Douvilleiceratoidea.

Нами в разрезах верхнего баррема (зона Hemihoplites soulieri) Грузии были обнаружены несколько экземпляров типового вида Eocheloniceras. Хотя лопастная линия сохранилась плохо, тем не менее по фрагментам можно судить об ее общих особенностях. У взрослых экземпляров линия состоит из четырех лопастей -V, L, I и D. Латеральная лопасть узкая, асимметрично трехраздельная. Седла почти одинаковые по высоте и асимметрично двураздельные. Таким образом, Eocheloniceras по строению лопастной линии ничего общего не имеет с хелоницерасами и его следует исключить из состава Douvilleiceratidae. По общей форме раковины, характеру скульптуры и строению лопастной линии Eocheloniceras, скорее всего, принадлежит анцилоцератоидеям, возможно, семейству Hemihoplitidae.

Небольщие по размерам роды Vectisites и Walpenites распространены в верхнем апте (в среднем апте по трехчленному делению данного яруса). По рисунку лопастной линии они, безусловно, принадлежат дувиейцератоидеям. Вместе с тем, по форме раковины и характеру скульптуры, они похожи на Cheloniceras и Epicheloniceras и поэтому самостоятельность упомянутых родов и их принадлежность подсемейству Cheloniceratinae несет условный характер. Проблематичным является также систематическое положение рода Paraspiticeras, которого большинство исследователей считают предком Douvilleiceratoidea. Основным препятствием включения данного рода в Cheloniceratinae (или в Roloboceratinae, как это делает Кейси) является наличие гетероморфной раковины на ранней стадии развития (Wiedmann, 1966b; Михайлова, 1983), а также строение латеральной и интернилатеральной лопастей (Schindewolf, 1966a; Wiedmann, 1966b). Paraspiticeras, по нашему мнению, не является настоящим Douvilleiceratoidea и его, скорее всего, следует включить в Ancyloceratidae.

Подсемейству Cheloniceratinae следует отнести также род Paracheloniceras Collignon, который был установлен М. Коллиньоном (Collignon, 1962) как подрод Epicheloniceras. Позже М. Коллиньон (Collignon, 1966) возвел его в ранг рода и поместил в подсемейство Cheloniceratinae. Кроме типового вида - P. wrighti Collignon, М. Коллиньон включил в него и два новых вида - P. guenoti Collignon и P. rerati Collignon. Все они были описаны из верхнеаптских (среднеаптских по трехчленному делению апта) глауконитовых песчаников (зона Aconeceras nisus) о-ва Мадагаскар. Один из перечисленных видов - P.guenoti нами был описан (Шарикадзе, 1975) из среднеаптских отложений окрестностей с. Чумателети (Дзирульский массив).

Этот своеобразный род характеризуется вздутыми полуинволютными оборотами и очень грубой скульптурой, представленной из малочисленных толстых одиночных ребер. Раковины снабжены тремя парами бугорков - приумбиликальными, латеральными и очень крупными, округленными или вытянутыми вдоль спирали - вентральными. По данным М. Коллиньона, лопастная линия такая же, как у Cheloniceratinae - с длинной вентральной и асимметрично двураздельной латеральной лопастью.

В "сгруженном горизонте" Дагестана и в подстилающих слоях нижнего апта нами были обнаружены аммониты, которые по габитусу напоминают виды, группирующиеся в Cheloniceras cornuelianum d'Orb. Они встречаются также на Дзирульском массиве в верхах зоны deshayesi и в расположенной выше зоне furcata. По всей вероятности, они распространены и в Туркмении на том же стратиграфическом уровне. Поводом для таких выводов послужила любезно представленная Т.Н. Богдановой для ознакомления коллекция аптских аммонитов Туркмении. Морфогенетическое изучение раковин этих аммонитов позволило заключить, что они образуют обособленную группу, объединяемую нами в новый род Pseudocheloniceras. По характеру формы раковины и скульптуры, а также некоторым особенностям строения лопастной линии, его можно включить в подсемейство Cheloniceratinae.

В подсемейство Douvilleiceratinae, представители которого характеризуются наличием одиночных сильных ребер и особым способом дифференциации вентральных бугорков, следует включить роды Eodouvilleiceras и Douvilleiceras. К данному подсемейству можно также отнести род Astiericeras Parona et Bonarelli, который обладает раскрученной раковиной на конечной стадии роста. С дувийецератидами его сближает наличие асимметрично двураздельной латеральной лопасти и крупного латерального седла (Wiedmann, 1966б).

Суммируя вышеизложенное, систему надсемейства Douvilleiceratoidea можно представить в следующем виде:

Надсемейство Douvilleiceratoidea Parona et Bonarelli, 1897
Семейство Douvilleiceratidae Parona et Bonarelli, 1897
Подсемейство Roloboceratinae Casey, 1961
Род Roloboceras Casey, 1954
Род Megatyloceras Humphrey, 1949
Подсемейство Cheloniceratinae Spath, 1923
Род Prochelonicerаs Spath, 1923
Род Cheloniceras Hyatt, 1903
Род Epicheloniceras Casey, 1954
? Род Vectisites Casey, 1962
? Род Walpenites Casey, 1962
Род Parachelonicerаs Collignon, 1962
Род Pseudocheloniceras Scharikadze, gen. nov.
Подсемейство Douvilleiceratinae Parona et Bonarelli, 1897
Род Douvilleiceras de Grossouvre, 1894
Род Eodouvilleiceras Casey, 1954
? Род Astiericeras Parona et Bonarelli, 1896

Р о д Pseudocheloniceras Scharikadze, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от pseudos греч. - ложный и Cheloniceras.

Т и п о в о й в и д - Pseudocheloniceras accomodatum Scharikadze, sp. nov. (рис. 123); нижний апт; Дагестан.

Д и а г н о з. Раковина средних размеров с полуинволютными умеренно возрастающими широкоовальными оборотами. Пупок довольно широкий, ступенчатый. Скульптура представлена сильными немногочисленными главными и промежуточными ребрами. Главные ребра несут две пары бугорков – приумбиликальных и латеральных. Переходя на наружную сторону, ребра преломляются, образуя вдольреберные вздутия, между которыми они заметно понижаются. В онтогенезе сперва появляются латеральные бугорки, а затем - ребра. Просутура трехлопастная, примасутура пятилопастная с последующей редукцией умбиликальной лопасти. Новая лопасть (I_2) появляется на внешнем склоне интернилатеральной лопасти. Латеральная лопасть асимметрично трехраздельная. Дорсальная лопасть в большинстве случаев одноконечная, реже - двураздельная.

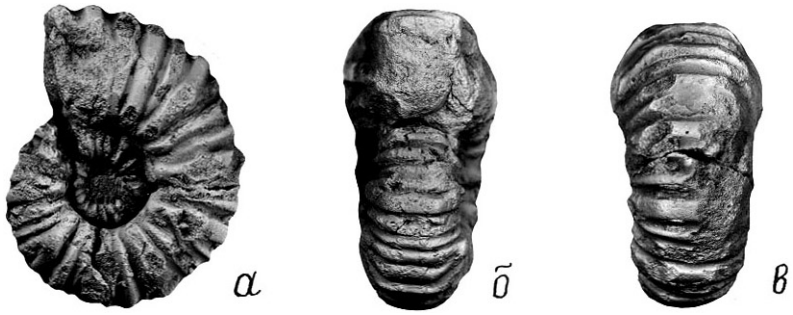


Рис. 123. Pseudocheloniceras accomodatum Scharikadze, gen. et sp. nov.; экз.№ 4 (3057/5-49) (голотип). Дагестан, с. Леваши, нижний апт.

С р а в н е н и е. Pseudocheloniceras характеризуется признаками, являющимися общими как для представителей Douvilleiceratoidea, так и Acanthohoplitoidea. От наиболее близкого рода Cheloniceras новый род отличается несколько более узкими и высокими оборотами, асимметрично трехраздельной латеральной лопастью. Кроме того, в отличие от Cheloniceras, у Pseudocheloniceras латеральное седло не господствует над другими седлами. От Colombiceras описываемый род отличается более широкими оборотами, наличием сравнительно немногочисленных, неуплощенных ребер, асимметричным строением латеральной лопасти и большей частью одноконечной дорсальной лопастью.

В и д о в о й с о с т а в: Pseudocheloniceras accomodatum sp. nov., P. serotinum sp.nov., P. atypicum sp.nov., P. moderatum sp. nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний апт (зоны furcata и ? deshayesi) Дагестана, Грузии и Туркмении.

О филогенетических связях представителей Douvilleiceratoidea имеются различные, иногда противоположные представления. Согласно Э. Басс (Basse, 1952), Cheloniceratidae произошли от Parahoplitidae, а Douvilleiceratidae - от Hoplitidae. Ч. Райт (Wright, 1952) предполагал, что Douvilleiceratidae возникли от Parahoplitidae. Он же наметил филогенетический ряд: Parahoplitidae → Cheloniceratidae → Douvilleiceratidae.

Позже Ч. Райт (Wright, 1980) изменил свою точку зрения и считал, что рассматриваемое подсемейство произошло от Ancyloceratidae.

Значительный вклад в решение вопросов филогении Douvilleiceratoidea внес И. Видманн (Wiedmann, 1966b, 1969). Он доказал, что род Paraspiticeras является общим предком дувиейцератоидей, как это предполагал В. Килиан (Kilian, 1907-1913). На основании морфогенетических исследовании, И. Видманн наметил следующий филогенетический ряд: Paraspiticeras → Cheloniceras → Douvilleiceras → Astiericeras. Предком Paraspiticeras И. Видманном был принят род Leptoceras, характеризующийся гетероморфной раковиной. Таким образом, Douvilleiceratidae являются потомками Ancyloceratidae и должны относиться к Ancyloceratina. Впоследствии эта точка зрения И. Видманна была разделена большинством исследователей (Schindewolf, 1966a, 1968; Михайлова, 1976в, 1980, 1983; Безносов, Михайлова, 1983; Кванталиани, 1989 и др.). С нашей стороны заметим, что разделяя точку зрения И. Видманна о филогенетических связях Douvilleiceratoidea, мы признаем идею своеобразного цикличного развития данного надсемейства - от развернутой раковины к мономорфной и в конце цикла возвращение к гетероморфной раковине. Разделяя во многом представления предшествующих исследователей, предлагаем схему филогенетического развития Douvilleiceratoidea с нашими добавлениями (рис. 124).

Douvilleiceratoidea, сохраняя основные черты строения лопастной линии и раковины, развивались, главным образом, путем преобразования скульптурных особенностей. Основным звеном в эволюции данного подсемейства являлось уменьшение числа ребер и увеличение количества бугорков. Во время своего существования они испытали и бурные темпы развития и глубокие кризисы.

Первый типичный представитель рассматриваемого надсемейства - род Procheloniceras появляется в начале аптского века, в фазе ridzewskyi- turkmenicum и, развиваясь в довольно медленном темпе, вымирает в конце фазы weissi-albrechtiaustriae. Раковина данного рода характеризуется широкоовальными оборотами, покрытыми сильными одиночными ребрами. Они несут пару бугорков - более развитых приумбиликальных и сравнительно слабых верхнебоковых. В фазе weissi- albrechtiaustriae, в результате расширения вентральной стороны раковины, утолщения ребер и гипертрофированного развития верхнелатеральных бугорков, от Procheloniceras ответвились Rolobocerati nae. Эта наиболее специализированная группа раннеаптских дувиейцератоидей, просуществовавшая недолго, вымерла в первой половине фазы deshayesi, не оставив потомков.

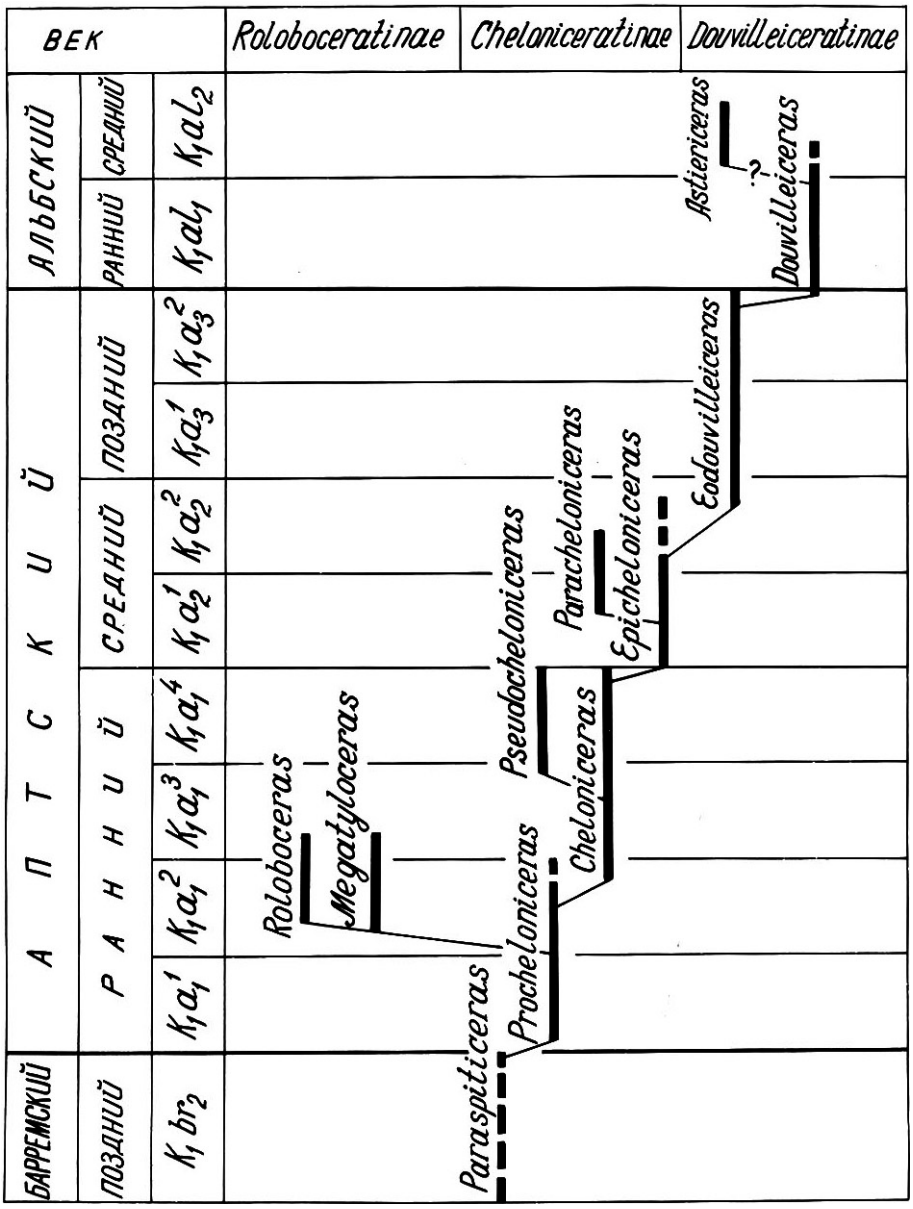


Рис. 124. Филогенетическая схема надсемейства Douvilleiceratoidea.

В конце фазы weissi-albrechtiaustriae от Prochelonіceras возник род Chelonіceras (рис. 124), который просуществовал до конца раннего апта и дивергировавал более быстрыми темпами, чем Prochelonіceras. В первой половине фазы deshayesi среди хелоницерасов господствовали Ch. seminodosum Sinz. и близкие к ним формы, характеризующиеся широкими, слабоинволютными оборотами, покрытыми довольно многочисленными главными и промежуточными ребрами, без ослабления переходящими через наружную сторону. Главные ребра снабжены относительно слабыми приумбиликальными и более крупными

верхнелатеральными бугорками, в которых они разветвляются на две равные ветви. С конца фазы deshayesi развиваются близкие к Ch. cornuelianum d'Orb. виды. У них сравнительно меньшее количество ребер и, что особенно важно, переходя на вентральную сторону, преломляются. В фазе furcata у этой группы видов намечается тенденция образования вентральных вдольреберных утолщений и ослабления ребер между ними. Кроме того, передняя ветвь главных ребер заметно ослабевает. Этот прогрессирующий ствол раннеаптских хелоницерасов дает начало широко распространенному среднеаптскому роду Epicheloniceras.

В конце фазы deshayesi от Ch. ex gr. cornuelianum ответвилась группа аммонитов, объединяемая нами в новый род Pseudocheloniceras. Данный род, скорее всего, является предком надсемейства Acanthohoplitoidea. Несколько раньше (очевидно, от группы Ch. seminodosum Sinz.) обособился род Procolombiceras Scharikadze, принадлежащий к Acanthohoplitoidea.

В первой половине фазы subnodosocostatum среди эпихелоницерасов господствовала группа видов Epicheloniceras martini, у которых хорошо развиты как главные, так и промежуточные ребра, несущие на вентральной стороне вдольреберные бугорковидные утолщения; передняя ветвь главных ребер тоньше задней. По этим признакам данная группа в некоторой степени сохраняет хелоницерасовый облик. Несколько позже, в результате усиления тенденции уменьшения числа ребер с одновременным ослаблением передней ветви главных ребер до полного ее исчезновения и укрупнения вентральных бугорков, возникает группа E. subnodosocostatum Sinz., быстро достигающая расцвета. К этому времени от группы E. subnodosocostatum обособился небольшой, но более специализированный род Parachelonicerаs.

С началом фазы melchioris- abichi совпадает глубокий кризис дувиейцератид, которые оказались, практически, на грани исчезновения. Кризис, очевидно, был преодален в результате приобретения способа дифференциаций вентральных бугорков. С этого переломного момента начался новый этап в развитии дувиейцератид. Усиление темпа дифференциации вентральных бугорков способствовало узкой специализации рассматриваемой группы аммонитов, что, со своей стороны, было вызвано условиями среды обитания. Таким путем возник в конце среднего апта род Eodouvilleiceras, а от него в конце аптского века - род Douvilleiceras, просуществовавший до начала среднего альба. От последнего, по мнению И. Видманна (Wiedmann, 1966b), возник род Astiericeras, живший недолго в среднем альбе. Этим надсемейство Douvilleiceratoidea прекратило, очевидно, свое существование.

Н А Д С Е М Е Й С Т В О ACANTHOHOPLITOIDEA STOYANOW, 1949

Систематическое положение и объем акантогоплитоидей нами понимаются иначе, чем это принято большинством исследователей. В частности, как видно из наименования, семейство Acanthohoplitidae, которое в подавляющем большинст-

ве случаев рассматривается в составе Parahoplitoidea, нами выведен из названного надсемейства и возведен в ранг самостоятельного надсемейства. Оба надсемейства - Parahoplitoidea и Acanthohoplitoidea рассматриваются в составе Ancyloceratina. В предложенном ниже кратком историческом обзоре систематики и филогении Parahoplitoidea (s. lato), естественно, рассмотрены и вопросы истории изучения интересующей нас группы аммонитов.

Акантогоплитоидей, первые представители которых появляются еще в раннем апте, бурно развивались в среднем и, особенно, в позднем апте и вымерли в начале раннего альба, не оставив, по-видимому, потомков. Данное надсемейство является одним из наиболее быстроэволюционирующим среди раннемеловых аммоноидей и имеет почти планетарное распространение. Естественно, что биостратиграфическое расчленение и широкие корреляции аптских отложений чаще всего базируются на этом надсемействе. Кроме того, изучение представителей рассматриваемого надсемейства дает возможность осветить ряд вопросов палеобиологии аммоноидей.

Изученность Parahoplitidae (s. lato) имеет почти вековую историю. Не вдаваясь в подробности рассмотрения истории изучения вопросов систематики и филогении данного надсемейства, вкратце остановимся лишь на ее основных моментах.

Семейство Parahoplitidae впервые предложил Л. Спэт (Spath, 1922) в объеме родов Parahoplitoides Spath (=Deshayesites Kas.), Stenhoplites Spath (=Dufrenoyia Burckh.), Parahoplites Anth., Acanthohoplites Sinzow и Hypacanthoplites Spath, а также подсемейства Douvilleiceratinae. Ф. Роман (Roman, 1938) Parahoplitidae низвел до подсемейства и отнес его к выделенному им новому семейству Palaeohoplitidae Roman. А. Стоянов (Stoyanow, 1949) в Parahoplitidae включил два новых подсемейства - Acanthohoplitinae Stoyanow и Deshayesitinae Stoyanow, а также выделенные им новые роды: Kasanskyella, Sinzowiella, Immunitoceras и Paracanthohoplites. Впоследствии выяснилось, что Sinzowiella и Kasanskyella являются синонимами Parahoplites, а Immunitoceras - Acanthohoplites.

О клансейском роде Paracanthohoplites следует сказать более подробно. Судя по описанию и фотоизображениям типового вида P. meridionalis Stoyanow (Stoyanow, 1949, стр.118, 119, табл. 21, фиг.1-7) он имеет отчетливо выраженную трехрядную бугорчатость; соотношение высоты к ширине колеблется в пределах 1,24-1,31. Установленный В.Л. Егояном (1965) клансейский род Nodosohoplites характеризуется теми же морфологическими признаками раковины и строением лопастной линии. Следует полагать, что если существует группа аммонитов с названными устойчивыми признаками, заслуживающая нового родового названия, то по закону приоритета валидным должно считаться старейшее название – Paracanthohoplites, а название Nodosohoplites - его младшим синонимом. Поэтому, все виды, включаемые в род Nodosohoplites, следует перевести в род Paracanthohoplites.

Ч. Райт (Wright, 1952) семейство Parahoplitidae разделил на два подсемейства - Parahoplitinae и Acanthohoplitinae. При этом он полагал, что подсемейство

Deshayesitinae является синонимом подсемейства Parahoplitinae. В "Treatise..." (1957) Parahoplitidae понижается до подсемейства и наравне с Acanthohoplitinae и Douvilleiceratinae включено в семейство Douvilleiceratidae. В "Основах палеонтологии" (1958) принята, главным образом, классификация, предложенная А. Стояновым (Stoyanow, 1949) с той лишь разницей, что в подсемействе Acanthohoplitinae упразднен род Paracanthohoplites и включены роды Gargasiceras Casey и Diadochoceras Hyatt.

Изучая онтогенезы представителей Parahoplites, Acanthohoplites и Hypacanthoplites, В.В. Друщиц (1956б) приходит к заключению, что нужно сохранить не только самостоятельный ранг Parahoplitidae, но необходимо из него выделить новое семейство Acanthohoplitidae.

Характерные особенности морфогенеза раковины Parahoplitoidea были установлены И.А. Михайловой (1957, 1958а, 1960, 1962, 1963, 1976а,б, 1979б, 1983). Первые онтогенетические исследования, проводимые ею, показали, что: 1) новые элементы лопастной линии возникают путем деления седла, расположенного между пупковой и внутренней боковой лопастями (U/I); 2) дорсальная лопасть двураздельная. Первый признак типичен для акантогоплитин и парагоплитин, а второй - определяет специфику подсемейства Acanthohoplitinae, так как у Parahoplitinae дорсальная лопасть цельная, одноконечная. И.А. Михайлова доказала необходимость выделения из парагоплитид самостоятельного семейства Deshayesitidae и принадлежность родов Diadochoceras и Colombiceras к подсемейству Acanthohoplitinae, а не к семейству Cheloniceratinae.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966b) сначала рассматривал Parahoplitidae в надсемействе Douvilleiceratoidea. Позже он (Schindewolf, 1968) возвел его в самостоятельное надсемейство в подотряде Ancyloceratina. По мнению О. Шиндевольфа, двураздельность или одноконечность дорсальной лопасти, как и различия в скульптуре, не являются отличительными особенностями для подсемейств Parahoplitinae и Acanthohaplitinae и поэтому для выделения Acanthohoplitinae он не видит оснований.

И. Видманн (Wiedmann, 1966b) полагает, что скульптурные особенности не достаточны для выделения семейства и в отличие от многих исследователей, склонен таксономический ранг парагоплитин и акантогоплитин понизить до рода. Он установил, что у Parahoplitidae, также как у Douvilleiceratoidea, наиболее рано асимметрично дифференцируется лопасть I. В этом, по его мнению, состоит генетическая связь между парагоплитидами и дувиейцератидами. Сходство некоторых важных черт парагоплитид и дувиейцератид служит основанием для объединения этих двух крупных групп аммонитов в надсемейство Douvilleiceratoidea.

С.З. Товбина (1970, 1979б), разделяя мнение И. Видманна, относит семейство Parahoplitidae к надсемейству Douvilleiceratoidea. В семействе Parahoplitidae она рассматривает три подсемейства: новое - Colombiceratinae Tovbina и два известных - Acanthohoplitinae и Parahoplitinae.

Вопросов систематики и филогении Parahoplitoidea неоднократно касался И.В. Кванталиани (1970а, 1971б, 1978, 1989). На основании морфологических признаков - наличия трех пар бугорков, он предлагал выделить новое подсемейство Diadochoceratinae Kvantaliani в семействе Acanthohoplitidae. Семейства Parahoplitidae и Acanthohoplitidae И.В. Кванталиани отнес к надсемейству Douvilleiceratoidea. Acanthohoplitidae он рассматривает в объеме трех подсемейств: Colombiceratinae Tovbina, Acanthohoplitinae Stoyanow и Diadochoceratinae Kvantaliani.

Важным моментом в изучении Parahoplitoidea (s. lato) являлось установление И.А. Михайловой (1976а, 1978, 1983) пятилопастной примасутуры с последующей редукцией первой пупковой лопасти (=умбиликальная лопасть) и формирование новых элементов на основе четырехлопастной линии. Вслед за И. Видманном и О. Шиндевольфом, она возвела Parahoplitidae в ранг надсемейства и отнесла к подотряду Ancyloceratina.

Ч. Райт (Wright, 1980) Parahoplitidae, с подсемействами Acanthohoplitinae и Parahoplitinae относит к надсемейству Deshayesitoidea Stoyanow.

Данной проблеме посвящены две наши совместные публикации (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1982). На основании морфогенетического изучения раковин представителей Parahoplites, Acanthohoplites и Epicheloniceras, подсемейство Acanthohoplitinae возведено в ранг семейства, как это было предложено ранее В.В. Друщицем (1956б). Другое же подсемейство - Parahoplitinae, характеризующееся одноконечной дорсальной лопастью, асимметричным разделением лопасти I, а также развитием лопасти L_2, предположительно гомологичной с лопастью L_2 у дувиейцератоидей, в том же ранге отнесено к семейству Douvilleiceratidae.

Нами были изучены морфогенезы раковин нескольких десятков экземпляров Acanthohoplitidae (Procolombiceras - 2 вида, Gargasiceras - 2 вида, Colombiceras - 4 вида, Protacanthoplites - 2 вида, Acanthohoplitee - 5 видов, Paracanthohoplites - 2 вида, Diadochoceras - 1 вид, Hypacanthoplites - 1 вид, Paradiadochoceras - 2 вида, Chaschupseceras - 3 вида, Hokodzicerae - 1 вид) и Parahoplitidae (Parahoplites - 4 вида). В Acanthohoplitidae установлено три новых рода - Procolombiceras (Шарикадзе, 1979), Paradiadochoceras и Hokodziceras (см. ниже).

Как показывают морфогенетические исследования, у представителей акантогоплитид и лопастная линия и скульптура в онтогенезе претерпевают, в основном, однотипные изменения. В частности, они характеризуются трехлопастной просутурой и пятилопастной неустойчивой примасутурой. У ранних акантогоплитид новый элемент образуется на внешнем склоне лопасти I, у поздних же лопасть I_2 закладывается вблизи вершины седла L/I. Дорсальная лопасть всегда двураздельная. В отличие от акантогоплитид, у Parahoplites элементы лопастной линии расчленены асимметрично, а лопасть U редуцируется раньше. Что же касается дорсальной лопасти, то она в большинстве случаев одноконечная (рис. 97), хотя бывает и дзураздельной (рис. 96). Существенными являются различия между рассматриваемыми семействами в скульптурных особенностях и форме оборотов. В частности, у парагоплитид, в отличие от

акантогоплитид, более узкий пупок и более вздутые инволютные обороты, покрытые безбугорчатыми, в большей мере простыми ребрами.

Исходя из вышесказанного, Acanthohoplitidae нами выводится из состава Parahoplitoidea и возводится в ранг самостоятельного надсемейства в составе подотряда Ancyloceratina.

Acanthohoplitoidea нами рассматривается в объеме номинального семейства и трех подсемейств: Colombiceratinae, Diadochoceratinae и Acanthohoplitinae. Морфогенетические исследования показали, что Paracanthohoplites, по характеру формы оборотов, наличием менее грубой скульптурой, более рассеченной лопастной линией, ближе к Acanthohoplites, чем Diadochoceras. Исходя из этого, данный род, по нашему мнению, следует вывести из состава Diadochoceratinae и включить в состав Acanthohoplitinae. В то же время в Diadochoceratinae предлагается включить новый род Paradiadochoceras Scharik., для которого род Diadochoceras является, скорее всего, анцестральным. К Acanthohoplitinae условно относится также новый род Hokodziceras Scharik. По характеру скульптуры, формы оборотов и рисунка лопастной линии род Procolombiceras Scharikadze следует рассматривать в подсемействе Colombiceratinae.

В конечном итоге система надсемейства Acanthohoplitoidea нами предлагается в следующем виде:

Надсемейство Acanthohoplitoidea Stoyanow, 1949
Семейство Acanthohoplitidae Stoyanow, 1949
Подсемейство Colombiceratinae Tovbina, 1979
Род Colombiceras Spath, 1923
Род Gargasiceras Casey, 1954
Род Protacanthoplites Tovbina, 1970
Род Procolombiceras Scharikadze, 1979
Подсемейство Acanthohoplitinae Stoyanow, 1949
Род Acanthohoplites Sinzow, 1907
Род Hypacanthoplites Spath, 1923
Род Paracanthohoplites Stoyanow, 1949
Род Chaschupseceras Kvantaliani, 1968
? Род Hokodziceras Scharikadze, gen. nov.
Подсемейство Diadochoceratinae Kvantaliani, 1978
Род Diadochoceras Hyatt, 1900
Род Paradiadochoceras Scharikadze, gen. nov.

Р о д Paradiadochoceras Scharikadze, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от para греч. - возле и Diadochoceras .

Т и п о в о й в и д - Paradiadochoceras fragosum Scharikadze, sp. nov. (рис.125); верхний апт, зона Acanthohoplites nolani, Северо-Западный Кавказ.

Д и а г н о з. Раковины с малообъемлющими вздутыми оборотами и довольно широким ступенчатым пупком. Ребра сильные, радиальные, немногочисленные. Главные ребра снабжены двумя (верхнелатеральными и вентральными) или тремя (приумбиликальными, верхнелатеральными и вентральными) парами сильных бугорков. Вентральные бугорки очень мощные, тупые, треугольно-овальной формы или вытянутые поперек ребер. Промежуточные ребра располагаются по 1-2 между главными или отсутствуют. Они сопровождаются сравнительно слабыми вентральными бугорками или вдольреберными утолщениями. На вентральной стороне, между бугорками, все ребра сильно понижаются или вовсе прерываются, лопастная линия акантогоплитовая (рис. 90, 91). Латеральная лопасть трехраздельная, шире и длиннее вентральной. Дорсальная лопасть двураздельная. Новые элементы появляются вследствие расчленения первичного внешнего склона интернилатеральной лопасти.



Рис. 125. Paradiadochoceras fragosum Scharikadze, gen. et sp. nov.; экз. № 8 (403/83) (голотип). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, клансей.

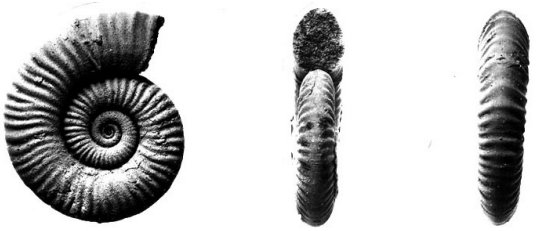


Рис. 126. Hokodziceras druschitsi Scharikadze, gen. et sp. nov.; экз. № 8 (401/129) (голотип). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь, клансей.

С р а в н е н и е. Среди родов, входящих в семейство Acanthohoplitidae, рассматриваемый род наибольшее сходство обнаруживает с Diadochoceras Hyatt, от которого отличается, главным образом, более толстыми оборотами, сравнительно грубой скульптурой, меньшим количеством простых, ветвящихся ребер и более мощными вентральными бугорками. По общей форме и характеру скульптуры рассматриваемый род очень похож на среднеаптский род Parachelonicerаs Collignon. Отличается от него, главным образом строением лопастной линии - трехраздельной латеральной и двураздельной дорсальной лопастей.

В и д о в о й с о с т а в: P. fragosum Scharikadze, sp. nov. и P. finitimum Scharikadze, sp.nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний апт (зона Acanthohoplites nolani) Северо-Западного Кавказа.

Р о д Hokodziceras Scharikadze, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от р. Хокодзь.

Т и п о в о й в и д - Hokodziceras druschitsi Scharikadze, sp. nov. (рис. 126); верхний апт, зона Acanthohoplites nolani, Северо-Западный Кавказ.

Д и а г н о з. Небольшие уплощенные раковины с широким пупком и высокоовальными, очень слабо объемлющими оборотами, имеющими узкую вентральную и широкие латеральные стороны. Скульптура представлена простыми, тонкими, слабо S -образно изогнутыми на боковых сторонах многочисленными ребрами, лишенными бугорков на всех стадиях развития. Лопастная линия слабо рассеченная, характеризуется асимметричностью отдельных элементов (рис. 56). Латеральная лопасть трехраздельная, более длинная, чем вентральная. Интернилатерадьная лопасть, расположенная на умбиликальной стенке, короткая, двураздельная, с недоразвитыми ветвями. Дорсальная лопасть узкая, длинная, двураздельная.

С р а в н е н и е. По морфологическим признакам Hokodziceras резко отличается от всех известных баррем-альбских аммонитов. От Acanthohoplites Sinzow, как и от других родов Acanthohoplitidae, отличается широким пупком, слабо объемлющими узкими оборотами, отсутствием бугорков, слабо рассеченной лопастной линией, конфигурацией и размерами интернилатеральной лопасти. Вместе с тем, общий план морфогенеза лопастной линии описываемого рода напоминает таковой акантогоплитид (трехраздельная латеральная и двураздельные интернилатеральная и дорсальная лопасти), что может быть объяснено родственными связями. Отмеченные выше различия, а также недостаток материала определяют условность отнесения Hokodziceras к семейству Acanthohoplitidae. По рисунку лопастной линии и слабообъемлющим оборотам Hokodziceras имеет некоторое сходство с представителями анцилоцератид. Главными отличительными признаками служат наличие у рассматриваемого рода тонких многочисленных безбугорчатых ребер и мономорфной раковины на всех стадиях развития, а также дзураздельность внутренней боковой и дорсальной лопастей.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний апт (зона Acanthohoplites nolani) Северо-Западного Кавказа.

До 60-х годов прошлого столетия онто-филогенетическими исследованиями акантогоплитоидей (парагоплитоидей) никто не занимался. Предложенные ранее филогенетические схемы основывались лишь на изучении внешних морфологических признаков, в большинстве случаев последних оборотов аммо-

нитов. В результате появились самые различные, иногда диаметрально противоположные точки зрения и представления.

Согласно предлагаемым И.А. Михайловой (1963, 1979а) схемам филогенетического развития, род Parahoplites происходит от Acanthohoplites, а не наоборот, как считалось ранее. И. Видманн (Wiedmann, 1966b), на основании асимметричного расчленения интернилатеральной лопасти $I\text{-}I_2I_1$, аналогично тому, как это происходит у Douvilleiceratoidea, высказал предположение о генетической связи акантоплитид с хелоницерасами. Позже мнение И. Видманна разделила С.З. Товбина (1970, 1979б). По заключений И.А. Михайловой (1983), строение интернилатеральной лопасти не позволяет говорить об едином типе морфогенеза лопастной линии у акантоплитоидей ("парагоплитоидей") и дувиейцератоидей, поэтому связь этих двух надсемейств представляется маловероятной.

После установления нами (Шарикадзе, 1979) нового рода Procolombiceras, казалось бы, что найдено связующее звено между акантоплитоидеями и дувиейцератоидеями. Действительно, Procolombiceras, представители которого были обнаружены в основании зоны furcata Дзирульского массива, по морфологическим признакам с одной стороны похож и на Cheloniceras, а с другой на Colombiceras. Что же касается лопастной линии, то она типично акантоплитовая - с трехраздельной латеральной и двураздельной дорсальной лопастями. Тем не менее без ответа оставался главный вопрос - как и когда произошла перестройка лопастной линии дувиейцерасового типа в акантоплитовый. Ответ на этот вопрос получен, на наш взгляд, после изучения морфогенеза раковины представителей нового рода Pseudocheloniceras Scharikadze. Характерными морфологическими признаками рода являются: широкоовальное (в ребрах – многоугольное) поперечное сечение оборотов, сильные немногочисленные ребра, несущие две пары бугорков. Переходя через наружную сторону, уже на ранних оборотах, ребра довольно резко преломляются, образуя одновременно бугорковидные вздутия, между которыми ребра заметно понижаются. В онтогенезе сперва появляются верхнелатеральные бугорки (начиная с первой половины второго оборота), а затем - ребра. Необходимо заметить, что такая последовательность формирования скульптурных элементов характерна не только для хелоницерасов, но и почти для всех представителей надсемейства Douvilleiceratoidea. Лопастная линия развивается следующим образом. Просутура трехлопастная, а примасутура пятилопастная. Вскоре умбиликальная лопасть редуцируется и дальнейшее развитие происходит на базе четырехлопастной линии (рис. 77-81). В начале третьего оборота у латеральной лопасти одновременно образуются две боковые ветви и она становится симметрично трехраздельной – $L_2L_1L_2$. Иногда она делиться асимметрично - сначала появляется L_2, а несколько позже – L_3. Хотя в дальнейшем, в обеих случаях, внутреннее вторичное седло L_1/L_2 развивается быстрее, чем внешнее седло, в результате чего в конечном счете у взрослых форм латеральная лопасть становиться асимметрично трех-

раздельной с более высокой и крупной внешней ветвью. Внутренняя боковая лопасть начинает асимметрично делиться несколько позже латеральной. Дорсальная лопасть в большинстве случаев цельная, одноконечная, редко двураздельная. Седла у взрослых форм двураздельные, имеют тенденцию выравнивания по высоте. Можно легко заметить, что эта группа аммонитов характеризуется признаками, общими для Douvilleiceratidae и Acanthohoplitidae. В частности, родственные связи с Cheloniceras выражаются в асимметричном делении лопастей L и I, наличии одноконечной дорсальной лопасти. Вместе с тем новый род отличается рядом признаков. У Pseudocheloniceras несколько более узкие и высокие обороты, чем у Cheloniceras. Обращает на себя внимание тот факт, что у Pseudocheloniceras уже на ранних оборотах, на границе наружного перегиба, замечаются вдольреберные бугорковидные утолщения и понижение ребер между ними, т.е. эти характерные черты скульптуры у нового рода рекапитулируются в онтогенезе раньше, чем у предковой формы. Как было отмечено выше, у Pseudocheloniceras на ранних оборотах латеральная лопасть иногда бывает симметрично трехраздельной и благодаря почти равномерному развитию боковых ветвей у взрослых форм, ее асимметричность выражена не так резко, как у Cheloniceras и особенно Prochelonicera s.

По сравнению с ранними представителями семейства Acanthohoplitidae – Gargasiceras, Colombiceras и Procolombiceras, представители Pseudocheloniceras характеризуются в основном асимметричной латеральной и одноконечной дорсальной лопастями. Здесь же следует заметить, что в нашей коллекции имеются экземпляры Pseudocheloniceras с сравнительно нежной скульптурой и менее вздутыми оборотами, у которых вторичное седло L_1/L_2 более низкое и узкое, чем у представленных здесь видов этого рода. В результате разница в размерах боковых ветвей и вторичных седел латеральной лопасти незначительна. К сожалению, неудовлетворительная сохранность материала не дала возможность изучить онтогенез этих видов.

При сравнении ранних стадий развития представителей Pseudocheloniceras, Gargasiceras и Colombiceras выясняется, что сходство лопастной линии, особенно латеральной лопасти, наиболее хорошо выражено на третьем обороте. Они имеют почти одинаковую форму поперечного сечения оборотов и что главное - на границе наружного перегиба несут бугорковидные вздутия, между которыми ребра заметно понижаются. На поздних оборотах ребра на наружной стороне уплощаются, особенно у Colombiceras и Gargasiceras. У последнего, кроме того, в середине наружной стороны они сильно ослабевают или прерываются.

У всех изученных нами видов Colombiceras (C. crassicostatum, C. caucasicum, C. tobleri, C. subpeltoceroides), распространенных в зоне subnodosocostatum, на ранних оборотах наблюдается подобная картина - понижение ребер на наружной стороне между краевыми бугорковидными вздутиями. Этого нельзя сказать про Procolombiceras, у представителей которого ребра, лишенные

краевых бугорковидных вздутий, максимального развития достигают в середине наружной стороны.

В развитии отдельных элементов лопастной линии, скульптуры и формы оборотов в филогенетическом ряду Procheloniceras → Chelonieeras → Pseudocheloniceras можно заметить следующие закономерности. Латеральная лопасть от почти симметрично двураздельной (Procheloniceras) в онто-филогенезе сначала становиться асимметрично трехраздельной в результате резкого асимметричного деления и развития внешней боковой ветви (Cheloniceras). В дальнейшем, в результате постепенного уменьшения размеров вторичного седла L_1/L_2 и одновременно внутренней боковой ветви (Pseudocheloniceras), в конечном итоге она превращается в почти симметрично трехраздельную лопасть (Colombiceras, Gargasiceras). Менее значительны изменения, затронувшие интернилатеральную лопасть. Здесь место закладки новых элементов в филогенезе несколько смещается вверх по внешнему склону этой лопасти. Что же касается дорсальной лопасти, то она, очевидно, у некоторых видов Pseudocheloniceras на поздних стадиях развития становится двураздельной.

Вышеизложенное дает возможность предположить, что Pseudocheloniceras является предком акантоплитид. От него, по-видимому, независимо отходит сначала Gargasiceras (середина фазы furcata), а несколько позже (в конце этой же фазы) - Colombiceras. Первый из них, объединяющий узкоспециализированные виды, вымер еще в первой половине фазы subnodosocostatum. Второй род оказался более жизнеспособным и, по существу, стал общим предком всех представителей акантоплитид (рис.127).

Здесь же закономерно ставится вопрос о положении рода Procolombiceras. Скульптурные особенности ранних оборотов Procolombiceras с одной стороны и Pseudocheloniceras, Gargasiceras и Colombiceras - с другой, в значительной степени отличаются друг от друга. В этом отношении внутренние обороты представителей упомянутого рода очень похожи на Ch. seminodosum seminodosum Sinz. Можно предположить, что данный вид является предком Procolombiceras. Последний, не достигнув значительного прогресса в развитии, вымер в конце раннего апта. Филогенетическая ветвь Pseudocheloniceras → Colombiceras оказалась более долговечной, давшая начало наиболее распространенному в апте надсемейству Acanthohoplitoidea, основными стволами которого являются роды Colombiceras и Acanthohoplites.

Род Colombiceras, просуществовавший в течение всего среднего апта, дивергировал небольшими темпами. В первой половине фазы subnodosocostatum господствовали формы, характеризующиеся дискоидальной раковиной, покрытой довольно многочисленными, уплощенными ребрами, главные из которых разветвляются в нижнебоковых бугорках (группа видов C. crassicostatum). Позже образовались виды (C. tobleri, C. caucasicum, C. sinzowi), имеющие несколько более широкие и низкие обороты, а также пережимообразные углубления перед главными ребрами. Отмеченные черты строения раковины и скульптуры у них

особенно хорошо выражены на средних стадиях развития. Они становятся наиболее характерными для потомкового рода Protacanthoplites, который просуществовал недолго, в течении фазы melchioris- abichi. Данный род, как полагает С.З. Товбина (1979б, 1983), произошел от Colombiceras путем брадигении. Судя по характеру скульптуры и формы оборотов, предком Protacanthoplites был, по нашему мнению, C. tobleri. Protacanthoplites дивергировал в трех направлениях (Товбина, 1979б). Группа видов P. abichi, скорее всего, дала начало Acanthohoplites aschiltaensis и близким к нему видам. По нашему мнению, P. bigoti Seun. является родоначальником тонкоребристой группы Acanthohoplites prodromus. Третья группа видов Protacanthoplites (P. allanovi Tovb., P. kvantaliani Scharikadze sp. nov.), у которых намечается тенденция образования бугорков на вентральной стороне, можно рассматривать в качестве анцестральной рода Diadochoceras.

Сопоставление морфогенезов раковины Diadochoceras и Paradiadochoceras дает возможность судить об их родственных связях. Эта связь выражается, в первую очередь, в однотипном развитии лопастной линии (рис. 87, 90, 91), наличии широкоовальных слабо объемлющих оборотов, сильных, прямых ребер, несущих до трех пар бугорков. Кроме сказанного, принимая во внимание стратиграфическую приуроченность данных родов (Paradiadochoceras встречается в несколько более высоких стратиграфических горизонтах зоны nolani, чем Diadochoceras), можно допустить, что первый был потомком второго. Таким образом, Paradiadochoceras, по нашему мнению, является терминальным членом в наиболее специализированной линии акантогоплитид: Colombiceras (группа C. tobleri) → Protacanthoplites → Diadochoceras → Paradiadochoceras (рис. 127).

Группа видов Acanthohoplites prodromus, которая характеризуется наличием дискоидальной раковины и тонкими многочисленными, изогнутыми на вентральной стороне ребрами, была распространена в первой половине фазы nolani. Она дивергировала, очевидно, по двум направлениям. Во второй половине фазы nolani эта группа дала начало видам, у которых ребра пересекают вентральную сторону с заметным ослаблением в медиальной плоскости и с усилением тенденции к образованию вентролатеральних бугорков (группа A. nolani). Вторая группа, ответвляющаяся от A. prodromus, узкоспециализированна и характеризуется более грубой скульптурой, развитием вентролатеральных бугорков. Эта группа видов объединена в род Paracanthohoplites (= Nodosohoplites). По характеру скульптуры, наличию двух или трех пар бугорков, данный род очень похож на Diadochoceras, что побудило И.В. Кванталиани (1970а, 1971б, 1989) рассматривать его в качестве предка Diadochoceras и объединить оба рода в установленное им подсемейство Diadochoceratinae. Однако это сходство, скорее всего, внешнее, конвергентное. Вентральные бугорки, наличие которых сближают упомянутые роды, возникли параллельно и независимо друг от друга в двух филогенетических ветвях, в процессе адаптации. У предковых форм Diadochoceras бугорки образовались при наличии широких оборотов

и сильных немногочисленных ребер, а у анцестральных форм Paracanthohoplites - на дискоидальной раковине, украшенной сравнительно многочисленными и тонкими ребрами. Кроме того, у Paracanthohoplites лопастная линия более рассеченная, чем у Diadochoceras. В первой половине фазы nolani от группы A. prodromus, очевидно, ответвился род Hokodziceras (рис.127).

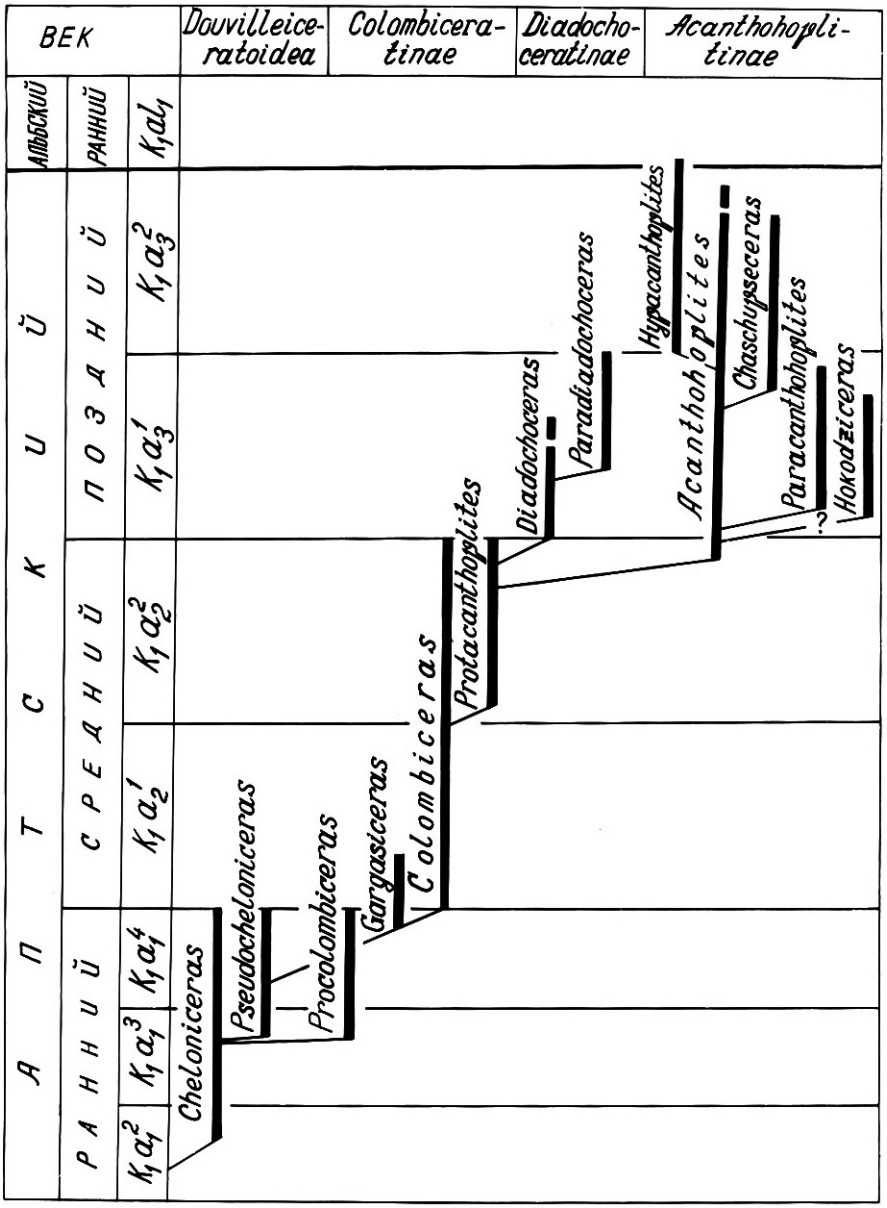


Рис. 127. Филогенетическая схема надсемейства Acanthohoplitoidea.

Во второй половине фазы nolani возникла еще одна обособленная группа видов, объединенная в Chaschupseceras Kvantaliani (Кванталиани, 1968а; Кванталиани, Шарикадзе, 1983). По характеру формы оборотов и скульптуры наиболее вероятным предком данного рода можно считать Acanthohoplites evolutus Sinz.

В конце фазы nolani, в результате усиления тенденции образования вентральных и боковых бугорков и ослабления ребер на вентральной стороне до полного их прерывания, от A. nolani и близких к нему видов обособился род Hypacanthoplites, который бурно развивался в конце аптского века, в фазе jacobi. Едва перешагнув рубеж апт-альба, последние представители Hypacanthoplites вымерли в начале фазы tardefurcata. Этим надсемейство Acanthohoplitoidea прекратило, очевидно, свое существование.

Таким образом, в надсемействе Acanthohoplitoidea можно наметить, по нашему мнению, несколько филогенетических рядов, уходящих своими корнями к роду Cheloniceras (рис. 127): Cheloniceras (группа Ch. seminodosum) → Procolombiceras; Cheloniceras(группа Ch. cornuelianum) → Pseudocheloniceras → Gargasiceras; Cheloniceras (группа Ch. cornuelianum) → Pseudocheloniceras → Colombiceras → Protacanthoplites; Protacanthoplites → Diadochoceras → Paradiadochoceras; Protacanthoplites → Acanthohoplites. Этот последний в процессе дивергенции дал начало четырем ветвям: Acanthohoplites → Chaschupseceras; Acanthohoplitces → Hypacanthoplites; Acanthohoplites → Paracanthohoplites; Acanthohoplites → ?Hokodziceras.

НАДСЕМЕЙСТВО PARAHOPLITOIDEA SPATH, 1922

Как было сказано выше, семейство Acanthohoplitidae выведено из надсемейства Parahoplitoidea и возведено в ранг надсемейства. После ревизии, Parahoplitoidea (s. sticto) представляется монотипическим. В его состав входит лишь одно семейство Parahoplitidae, состоящее, со своей стороны, из номинального рода Parahoplites. Parahoplitoidea имеет очень узкое стратиграфическое распространение, ограничиваясь лишь фазой melchioris-abichi.

По морфогенетическим особенностям, о чем речь шла выше, Parahoplites довольно резко отличается от других аптских аммонитов. Характерной чертой строения скульптуры является наличие бугорков на ранней стадии развития, что впервые было обнаружено И.А. Михайловой (1957) и подтверждено последующими исследованиями (Товбина, 1979; Кванталиани, Шарикадзе, 1980). По мнению И.А. Михайловой (1983), бугорки унаследованы от предковых форм. Следует согласиться с тем, что род Parahoplites произошел от рода Acanthohoplites. Однако, бугорки у Parahoplites, в действительности, представляют собой широкие валикообразные вздутия, которые по форме и размерам резко отличаются от шиповидных и мелких бугорков Acanthohoplitoidea.

Вопрос о филогенетических связях Parahoplites и Acanthohoplites требует дальнейшего разъяснения. В этом отношении первостепенное значение приобре-

тают данные о стратиграфической приуроченности этих родов. Наши детальные стратиграфические наблюдения на Кавказе показали, что представители рода Acanthohoplites встречаются в основном в верхнем апте (клансее). Как редкое исключение, можно упомянуть случаи, когда в разрезах окрестностей с. Акуша и по р. Урух, в верхах зоны melchioris-abichi были встречены несколько экземпляров Acanthohoplites aschiltaensis Anth. По данным В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1966), вид A. aschiltaensis, помимо зоны nolani, широко распространен и в среднем апте, в зоне melchioris. По нашим наблюдениям, в зоне melchioris- abichi распространены аммониты, отдаленно похожие на A. aschiltaensis, но в действительности принадлежащие роду Protacanthoplites. Если даже допустить, что A. aschiltaensis Anth. распространен по всему разрезу зоны melchioris-abichi, как это утверждается в цитируемой работе, то эти данные все-таки будут находиться в противоречии с теми филогенетическими схемами, которые предлагает И.А. Михайлова (1979а, 1983), так как Acanthohoplites, согласно этим схемам, берет начало стратиграфически значительно ниже, на границе нижнего и среднего апта.

Наличие боковых бугорков на ранней стадии онтогенеза, довольно отчетливый выгиб ребер на вентральной стороне, узкий пупок и в меньшей мере форма поперечного сечения оборотов, по нашему мнению, сближают Parahoplites с представителями Cheloniceratinae (Кванталиани, Шарикадзв, 1980, 1982). Однако, в виду резкого отличия в строении латеральной лопасти, связь Parahoplitoidea с Douvilleiceratoidea является гипотетической.

Вопреки утверждению М.Коллиньона (Collignon, 1949) и Н.Димитровой (Dimitrova, 1980), Parahoplitoidea, также как и Acanthohoplitoidea, по мнению И.А. Михайловой (1979а, 1983), А.А. Савельева (1973), И.В. Кванталиани (1989) и других исследователей, к которым присоединяемся и мы, потомков не дает. Маловероятной представляется родственная связь между Parahoplitinae и Leymeriellidae (Dimitrova, 1980), особенно если учесть резкие морфологические различия их представителей и совершенно различный тип развития лопастных линий.

П О Д О Т Р Я Д PERISPHINCTINA BESNOSOW AND MICHAILOVA, 1983

Подотряд Perisphinctina был установлен Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой (1983) в отряде Ammonitida. В него они включили четыре надсемейства: Perisphinctoidea, Stephanoceratoidea, Desmoceratoidea и Hoplitoidea.

Для представителей Perisphinctina характерен широкий спектр развития лопастной линии, а также формы оборотов и скульптуры. Просуществовав длительное время - от байоса до конца мелового периода, они расселились по всей планете, успешно освоив различные экологические ниши. Вместе с тем, большинство из них характеризовались быстрыми темпами эволюции. Эти обстоятельства придают большое значение перисфинктинам для биостратиграфического расчленения разрезов среднеюрско-верхнемеловых отложений и широких корреляций.

Имеющиеся в литературе сведения о систематике и филогенетических связях данной группы аммонитов основаны, главным образом, на изучении морфологии раковины. Хотя в последнее время появились работы, в которых при решении вопросов филогении и систематики определенное внимание уделено и развитию лопастной линии в онтогенезе.

Нами изучены десятки онтогенезов лопастной линии представителей перисфинктин и на этом основании установлены различные тенденции в их развитии (Lominadze, Sharikadze, Kvantaliani, 1990; Ломинадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1991). В рассматриваемом подотряде, как было отмечено выше, по характеру развития, можно выделить шесть типов лопастной линии. По нашему мнению, это обстоятельство, наряду с морфологическими особенностями раковины, дает возможность включить в Perisphinctina следующие надсемейства: Stephanoceratoidea, Cardioceratoidea, Perisphinctoidea, Desmoceratoidea, Olcostephanoidea и Hoplitoidea (Кванталиани, Ломинадзе, 1984; Ломинадзе и др., 1991). На основании изучения морфогенеза лопастной линии, скульптуры и формы оборотов в перисфинктинах можно наметить три филогенетических ряда: 1) Hammatoceratidae → Perisphinctoidea → Olcostephanoidea → Desmoceratoidea → Hoplitoidea; 2) Hammatoceratidae → Stephanoceratoidea; 3) Hammatoceratidae → Cardioceratoidea (рис. 128).

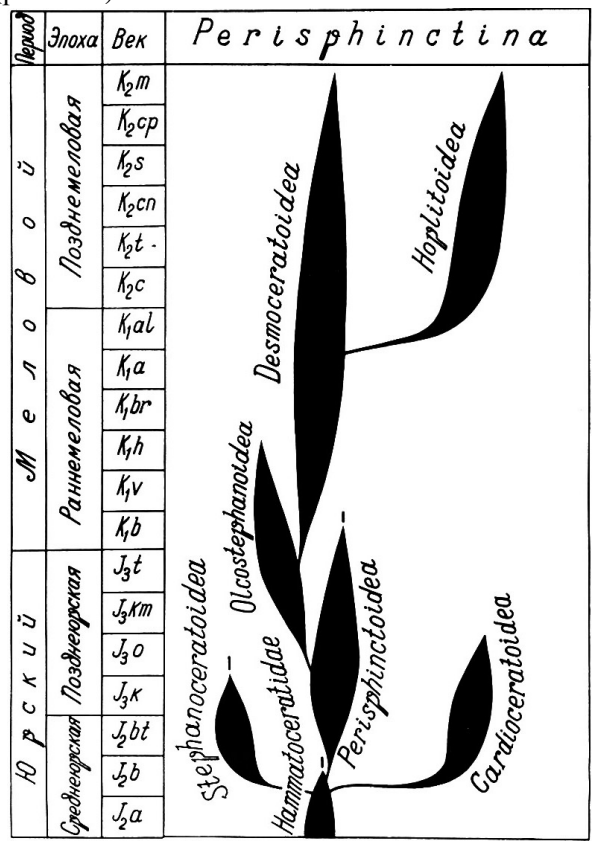


Рис.128. Филогенетическая схема подотряда Perisphinctina.

Как показывает результаты морфогенетических исследований, наиболее древние представители данного подотряда - Perisphictoidea, Stephanoceratoidea и Cardioceratoidea, очевидно, произошли от Hammatoceratidae в раннем байосе независимо друг от друга. По существу, такое положение отражено на филогенетических схемах Г. Вестермана (Westermann, 1956) и О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1965; 1966b) с той лишь разницей, что согласно Г. Вестерману, семейство Otoitidae (Cardioceratoidea в нашем понимании) ответвляется от Stephanoceratidae (Stephanoceratoidea). Из перечисленных выше надсемейств Stephanoceratoidea и Cardioceratoidea вымерли в середине поздней юры, не оставив, очевидно, потомков. Perisphinctoidea, скорее всего, едва перешагнув рубеж юры и мела, вымерли в берриасском веке. Потомки перисфинктоидей - Olcostephanoidea, давшие начало надсемейству Desmoceratoidea, от которого позднее произошли Hoplitoidea, вымерли в конце готеривского века (рис. 128).

Ниже вкратце рассматриваются вопросы систематики и филогении наиболее распространенного в аптское время надсемейства Desmoceratoidea.

НАДСЕМЕЙСТВО DESMOCERATOIDEA ZITTEL, 1895

Меловое надсемейство Desmoceratoidea объединяет аммониты с мономорфной, в большей степени полуинволютными, сравнительно слабоскульптированными раковинами. Морфогенез лопастной линии у представителей данного надсемейства протекает по единому плану, что в основном выражается в симметричном делении интернилатеральной лопасти. Сутуральная лопасть образуется в результате преобразования внешней ветви лопасти I.

Вопросы систематики и объема Desmoceratoidea особых споров и разногласий не вызывают, что, скорее всего, является результатом более или менее четко выраженной стабильности морфогенеза лопастной линии и сравнительно высокой степени изученности. Например, в американском справочнике (Treatise..., 1957), Desmoceratoidea включает семейства: Desmoceratidae, Holcodiscidae, Silesitidae, Kossmaticeratidae, Pachydiscidae и Muniericeratidae. В "Основах палеонтологии" (1962) данное надсемейство рассматривается в составе семи семейств: Desmoceratidae, Silesitidae, Aconeceratidae, Kossmaticeratidae, Pachydiscidae, Hauericeratidae и Holcodiscidae. Не располагая достаточным материалом для подробного рассмотрения систематики и филогении представителей Desmoceratoidea, вкратце коснемся лишь вопроса о систематическом положении семейства Leymeriellidae Breistroffer.

Подавляющее большинство исследователей (Breistroffer, 1951; Wright, 1952; Schindewolf, 1966b; Савельев, 1973; Михайлова, 1973, 1983; Кванталиани, 1980, 1989 и др.) леймериеллид относят к гоплитоидеам. Эта точка зрения отражена в "Treatise..." (1957), "Основах палеонтологии" (1962) и других справочниках. Этому способствовало, по меньшей мере, два обстоятельства. Первое, исторически сложившаяся обстановка. Род Leymeriella был установлен Ш.

Жакобом (Jacob, 1907), в котором он поместил виды, относимые раньше к роду Hoplites. Впоследствии леймериеллы, сначала в ранге подсемейства, а затем семейства, во многих классификационных схемах фигурировали в составе Hoplitidae (-oidea). Второе - некоторое сходство особенностей раковины леймериеллид и представителей гоплитоидей. Что же касается лопастной линии, то Leymeriellidae, судя по ранним стадиям развития, ничем существенно не отличаются как от представителей Desmoceratoidea, так и от Hoplitoidea. Однако на более поздних стадиях эти различия становятся существенными, что, в частности, отражается в упрощении рисунка лопастной линии и в небольшом количестве элементов у Leymeriellidae. По данным И.А. Михайловой (1973, 1983), это обстоятельство коррелятивно связано с уменьшением объемлемости последних оборотов. С нашей стороны к сказанному можно добавить, что упрощение лопастной линии Leymeriellidae, очевидно, обусловлено также усилением степени скульптированности раковины.

Иную точку зрения высказал Р. Кейси (Casey, 1957) по поводу систематического положения упомянутого семейства. На основании подмеченного им сходства в развитии лопастной линии и характера навивания оборотов, леймериеллиды, в ранге подсемейства, включил в состав Lyelliceratidae (надсемейство Acanthoceratoidea). Морфогенетические исследования О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1966b) и И.А. Михайловой (1973, 1983) показали несостоятельность этой точки зрения. Выяснилось, что для Leymeriellidae характерно деление интернилатеральной лопасти, а у Lyelliceratidae новые элементы образуются на седле U/I.

Против отнесения Leymeriellidae к Hoplitoidea имеются существенные возражения. В частности, кроме характера общей формы раковины (наличие слабо объемлющих оборотов и соответственно широкого пупка) и скульптурных особенностей (наличие простых ребер, прерывающихся на наружной стороне с образованием противостоящих бугорков) от гоплитоидей леймериеллиды отличаются, как было сказано выше, и развитием лопастной линии. Эти отличия, как справедливо заметил А.А. Савельев (1975, стр. 180), довольно значительны и что отнесение леймериеллид к гоплитоидеам имеет условное значение. Ради справедливости следует заметить, что по этим же признакам Leymeriellidae еще в большей степени отличаются от десмоцератоидей. Вместе с тем, после выхода работы Р. Бринкманна (Brinkmann, 1937), точка зрения о происхождении леймериеллид от десмоцератид подавляющим большинством исследователей не оспаривается.

В заключении можно сказать, что семейство Leymeriellidae объединяет своеобразную группу аммонитов, которая, в конце аптского века ответвилась от Desmoceratidae. Ставшие на путь узкой специализации, они в течение раннего альба дивергировали высокими темпами, что нашло свое отражение в существенных скульптурных преобразованиях и изменениях способа навивания оборотов, а также в упрощении лопастной линии. Леймериеллиды, скорее всего, представляют собою слепую ветвь десмоцератоидей. Подобные, более или менее специализированные группы также неоднократно ответвлялись от Desmoceratidae в разное

время (например, Holcodiscidae и Silesitidae). Как узкоспециализированная группа, леймериеллиды, очевидно, не должны быть прямыми предками Hoplitoidea. С учетом этих данных, упомянутое семейство, с определенной долей условности, следовало бы включить в надсемейство Desmoceratoidea.

Учитывая сказанное и опираясь на данные прежних исследователей, систематику Desmoceratoidea можно представить в следующем виде:

Надсемейство Desmoceratoidea Zittel, 1895

Семейство Desmoceratidae Zittel, 1895

Семейство Holcodiscidae Spath, 1924

Семейство Silesitidae Hyatt, 1900

Семейство Kossmaticeratidae Spath, 1922

Семейство Pachydiscidae Spath, 1922

Семейство Muniericeratidae Wright, 1952

? Семейство Pulchelliidae Hyatt, 1903

Семейство Leymeriellidae Breistroffer, 1951

К. Циттел (Zittel, 1884) и А. Гайэтт (Hyatt, 1900) связывали Desmoceratoidea с гоплитами. А. Гроссувр (Grossouvre, 1893), Г. Дувие (H. Douville, 1916) и Ф. Роман (Roman, 1938) полагали, что десмоцератоидей происходят от филлоцератид. Г. Зальфелд (Salfeld, 1919), на основании двураздельности интернилатеральной лопасти, считал их потомками Lytoceratidae. По мнению Л. Спэта (Spath, 1923), Desmoceratoidea представляет собой полифилетическую группу, происшедшую от филлоцератид и литоцератид. Позже он (Spath, 1925), частично изменяя свою точку зрения, полагал, что Desmoceratoidea являются потомками филлоцератид. К такому же мнению пришли позже Ч. Райт (Wright, 1955, 1957), И. Видманн (Wiedmann, 1962b) и О. Шиндевольф (Schindewolf, 1961). И. Видманн (Wiedmann, 1966b) допускал возможность происхождения Desmoceratoidea от Haploceras. По заключению О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1966b), десмоцератоидей должны находиться в родстве с группой аммонитов, у которых на ранней стадии онтогенеза лопасть I (U_1 по Шиндевольфу) разделяется. Наиболее вероятными предками десмоцератоидей в этом отношении являются перисфинкты. Эта точка зрения была позже разделена И.А. Михайловой (1983). Как было показано выше, для представителей Desmoceratoidea наиболее характерными морфогенетическими признаками являются раннее симметричное деление интернилатеральной лопасти и формирование сутуральной лопасти за счет расчленения ее внешней ветви. Аналогично происходит развитие лопастной линии у некоторых Olcostephanoidea. Принимая во внимание сходство в строении раковины и скульптурных особенностей, а также стратиграфическое распространение олкостефаноидей и десмоцератоидей, можно предположить, что первый являются предками вторых.

Суммируя вышеизложенное, можно прийти к следующим выводам.

1. Среди аптских аммоноидей установлено 4 новых рода и 26 видов; определено их систематическое положение и намечены возможные филогенетические связи.

2. В отряде Phylloceratida выделена группа аммонитов с ранним расчленением интернилатеральной лопасти. Этот признак является определяющим для семейства Holcophylloceratidae. Данное семейство рассматривается в объеме номинального подсемейства с родами Holcophylloceras и Salfeldiella. Подсемейство Pseudophylloceratinae, а также род Sowerbyceras выведены из состава рассматриваемого семейства и включены в семейство Phylloceratidae.

3. Отряд Lytoceratida, вслед за Н.В. Безносовым и И.А. Михайловой, рассматривается в объеме двух подотрядов - Lytoceratina и Turrilitina. Семейство Gaudryceratidae выведено из состава надсемейства Tetragonitoidea и возведено в ранг надсемейства. Оба надсемейства, наряду с Lytoceratoidea, включены в подотряд Lytoceratina. Доказано прямое родство Gaudryceratoidea с литоцератинами (род Protetragonites).

4. Подотряд Ancyloceratina следует рассматривать в объеме пяти надсемейств: Ancyloceratoidea, Douvilleiceratoidea, Deshayesitoidea, Acanthohoplitoidea и Parahoplitoidea.

5. Надсемейство Douvilleiceratoidea состоит из номинального семейства, включающего три подсемейства: Roloboceratinae, Cheloniceratinae и Douvilleiceratinae. Из подсемейства Cheloniceratinae исключен подрод Prochelonicerаs (Eochelonicerаs) и включен новый род Pseudochelonicerаs. Установлены филогенетические связи между отдельными родами и группами видов дувиейцератоидей.

6. Надсемейство Acanthohoplitoidea включает номинальное семейство Acanthohoplitidae с тремя подсемействами: Colombiceratinae, Diadochoceratinae и Acanthohoplitinae. Род Paracanthohoplites выведен из подсемейства Diadochoceratinae и включен в Acanthohoplitinae. В состав Diadochoceratinae включен новый род Paradiadochoceras. Доказано происхождение Acanthohoplitidae от Cheloniceratinae. Намечены несколько филогенетических рядов в данном надсемействе.

7. Подотряд Perisphinctina рассматривается в составе шести надсемейств: Stephanoceratoidea, Cardioceratoidea, Perisphinctoidea, Olcostephanoidea, Desmoceratoidea и Hoplitoidea. Семейство Leymeriellidae выведено из состава Hoplitoidea и включено в Desmoceratoidea. Предполагается происхождение Desmoceratoidea от Olcostephanoidea.

ГЛАВА XII. БИОСТРАТИГРАФИЯ АПТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КАВКАЗА

О б щ и е с в е д е н и я. История изучения аптского яруса насчитывает более чем 170 лет. Она хорошо изложена в работах С. Фабр-Такси, М. Муллада и Ж. Томеля (Fabre-Taxy, Moullade, Thomel, 1965), В.В. Друщца и И.А. Михайловой (1966,1979), И.А. Михайловой (1983), В.Л. Егояна (1989) и других исследователей. В связи с этим нет необходимости подробно затрагивать вопросы истории изучения стратотипов и развития взглядов о зональном расчленении подъярусов апта. Заострим внимание лишь на наиболее существенные моменты истории изучения биостратиграфии аптских отложений.

Аптский ярус был установлен А. д'Орбиньи (d'Orbigny, 1840-1842) в окрестностях г. Апта (Прованс, Юго-Восточная Франция). К этому ярусу были отнесены глины, соответствующие верхнему неокому и содержащие многочисленные остатки моллюсков, в том числе аммонитов. Следует заметить, что А. д'Орбиньи ограничился лишь краткой характеристикой выделенного им яруса, не определив его границы и объема. Это обстоятельство стало впоследствии причиной возникновения споров и разногласий, продолжающихся по сей день.

В восьмидесятых годах девятнадцатого столетия было проведено подъярусное деление апта. Для нижнего подъяруса А. Тука (Toucas, 1888) предложил название "бедуль". Стратотип этого подъяруса находится у дер. Бедуль и представлен, в основном, мергелями и мергелистыми известняками общей мощностью 180 м. Верхний подъярус был выделен В. Килианом (Kilian, 1887) под названием "гаргас". Стратотип гаргасского подъяруса расположен около дер. Гаргас. Здесь разрез представлен мергелями мощностью около 75 м. Несколько позже Ш. Жакоб (Jacob, 1905,1907) в окрестностях дер. Клансей выделил "клансейский горизонт". Эта часть разреза Ш. Жакобом (Jacob, 1907) была отнесена к низам альба, а границу между альбом и аптом он проводил в основании клансейского горизонта. Подавляющее большинство стратиграфов приняло эту точку зрения. Спустя 40 лет М. Брейстроффер (Breistroffer, 1947), критически проанализировав данные о клансейском горизонте и вмещающей фауне, пришел к заключению, что этот горизонт следует перенести в аптский ярус. Предложение М. Брейстроффера получило широкую поддержку.

Новой вехой в изучении биостратиграфии аптского яруса стал Лионский коллоквиум (Colloque..., 1963), посвященный биостратиграфии нижнего мела Франции. Помимо других проблем, на этом совещании обсуждались вопросы об объеме апта, границе между аптом и альбом и стратиграфическом положении клансейского горизонта. К Лионскому совещанию были переописаны стратотипы бедуля, гаргаса и клансея (Fabre-Taxy, Moullade, Thomel, 1965; Moullade, 1965a,b). Как показывает анализ данных упомянутых авторов, стратотипы подъярусов апта неполные, в них часто наблюдаются перерывы в осадконакоплении, отдельные участки разрезов недостаточно хорошо обнажены или бедны

фаунистическими остатками. По решению Лионского коллоквиума, аптский ярус следует рассматривать в объеме двух подъярусов - нижний (бедульский) и верхний (гаргасский), в верхней части которого выделяется клансейский горизонт. К такому же решению пришла и меловая комиссия МСК СССР (Решения..., 1978). Однако, впоследствии, Меловая комиссия приняла (Постановления..., 1981) трехчленное деление рассматриваемого яруса: нижний (бедульский), средний (гаргасский) и верхний (клансейский). В настоящее время эту точку зрения разделяет большинство стратиграфов. Такая же схема подъярусного расчленения принята в настоящей работе. Некоторые авторы (Cesey, 1961c; Савельев, 1971; Kemper, 1973) являются приверженцами двучленного деления аптского яруса. Следует подчеркнуть, что современное понятие о границах и объемах подъярусов апта не совпадают с представлениями ранних авторов, в том числе и исследователей, которые установили стратотипы. Кроме исторически сложившейся обстановки, причиной такого разнобоя в первую очередь является то, что стратотипы подъярусов апта, как было отмочено выше, не удовлетворяют предъявляемые к ним требования (Стратиграфический кодекс СССР, 1977; Международный стратиграфический справочник, 1978). Кроме того, в результате повышения общего уровня стратиграфо-палеонтологических исследований, в разных регионах устанавливаются новые биостратиграфические единицы, что, со своей стороны, создает предпосылки для пересмотра границ между отдельными стратонами.

Наиболее спорными в настоящее время в стратиграфии апта являются вопросы: 1) проведения границы с барремским ярусом; 2) определения объема подъярусов и проведение границ между ними.

Основоположником зонального расчленения аптского яруса является В. Килиан (Kilian, 1887), который в установленном им гаргасском подъярусе предложил выделить три горизонта (сверху вниз):

1) песчанистые мергели с Ammonites nisus, A. dufrenoyi, A. guettardi, A. martini, Plicatula radiola; 2) мергели с Belemnites semicanaliculatus; 3) изввстнякй с Ammonites martini, A. dufrenoyi, Plicatula radiola, Pecten cottaldi. В последствии В. Килиан (Kilian, 1889; 1907-1913) составил схемы расчленения апта Франции. В дальнейшем эти схемы детализировались и усовершенствовались В. Пакье (Paquier, 1900) и Ш. Жакобом (Jacob, 1907).

В своей работе по нижнему мелу Франции В. Килиан (Kilian, 1907-1913) предлагает новую схему расчленения апта. Нижний апт он расчленяет на две зоны (сверху вниз): 1) Parahoplites deshayesi-Ancyloceras matheroni; 2) Parahoplites weissi-Douvilleiceres albrechtiaustriae. В верхнем апте также выделяются две зоны: 1) Douvilleiceras subnodosocostatum-D. buxtorfi; 2) Hoplites furcatus-Oppelia nisus. В нижней части альба (гольт), приблизительно соответствующей по объему верхнему апту в современном понимании, В. Килиан выделил зону Parahoplites nolani. Вопросы зонального деления аптского яруса отдельных регионов Западной Европы рассматриваются также в работах А. Кёнена (Koenen, 1902), Ш. Жакоба (Jacob, 1905,1907), Е. Штоллея (Stolley, 1908), Е. Ога (Haug, 1911), Л.

Спэта (Spath, 1921), С. Мюллера и Х. Шенка (Muller, Schenck, 1943), М. Брейстроффера (Breistroffer, 1940) и других исследователей.

Принятая на Лионском коллоквиуме биостратиграфическая схема аптских отложений Франции не отличается большой детальностью. В нижнем подъяруее выделяется одна зона - Deshayesites deshayesi. Верхний подъярус, который включает гаргас и клансейские слои, снизу вверх расчленяется на зоны: Aconeceras nisum, Cheloniceras subnodosocostatum (в гаргасе) и Diadochoceras nodosocostatum (в клансее). Нижняя граница апта с барремом определяется по исчезновению Silesites seranonis и по появлению представителей Desheyesites. Верхняя граница с альбом проводится по появлению леймериеллид. Предложенные Р. Кейси (Casey, 1961c) и Е. Кемпером (Kemper, 1973,1976) для Англии и ФРГ схемы расчленения аптского яруса более детальные, чем схема, принятая на Лионском коллоквиуме (табл.2).

Нижнемеловые, в том числе аптские, отложения Кавказа изучались многими поколениями геологов. Результаты этих исследований обобщены в многочисленных печатных публикациях и научных отчетах. Среди них следует отметить работы В.П. Ренгартена (1931, 1951, 1959, 1961), П.Д. Гамкрелидзе (1949), М.С. Эристави (1951, 1952, 1957, 1960, 1962, 1964), Н.П. Луппова (1952), Э.В. Котетишвили (1958,1970,1986), А.Г. Халилова (1959, 1965), В.Л. Егояна (1959,1964,1968,1977,1986), Т.А. Мордвилко (1960, 1962), М.П. Кудрявцева (1960), В.В. Друщица (1960, 1968), В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1966), Н.А. Ясаманова (1967), В.И. Канчели (1968), И.В. Кванталиани (1968б, 1989), В.Т. Акопяна (1970), М.В. Какабадзе (1971,1972,1981), А.Г. Халилова и Г.А. Алиева (1972 а,б), Г.П. Лобжанидзе (1972), А.В. Квернадзе (1972), Н.Н. Квахадзе (1972), И.А. Михайловой (1983), Ш.Г. Келептришвили (1990) и других исследователей. Вопросы биостратиграфии нижнего мела Кавказа освещены также в крупных сводках: Геология СССР (т. X, Грузинская ССР, 1964; т. IX, Северный Кавказ, 1966; т. XVIII, Армянская ССР, 1970; т. XVII, Азербайджанская ССР, 1972), Нижний мел юга СССР, 1985; Стратиграфия СССР, Меловая система, 1986; Зоны меловой системы в СССР, 1989. Вопросам стратиграфии апта Кавказа посвящены несколько наших работ (Шарикадзе, 1972, 1974а,б, 1975, 1977, 1982а; Sharikadze, 1990; Кванталиани, Шарикадзе,1978 а,б; Какабадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1978; Кванталиани, Магалашвили, Квернадзе, Шарикадзе, 1976; Кванталиани, Квернадзе, Шарикадзе, 1982; Кванталиани, Шарикадзе, Какабадзе, 1982; Квернадзе, Шарикадзе, Келептришвили, 1989,1991).

При написании настоящей главы, кроме собственных данных, нами были использованы упомянутые выше работы. Полученные нами результаты, касающиеся биостратиграфии апта Кавказа, основываются на изучении около 70 разрезов. Послойному изучению подверглись наиболее хорошо охарактеризованные аммонитами разрезы Северного Кавказа и Грузии. В Северо-восточной части Северного Кавказа (Дагестана) изучены 13 разрезов, в центральной части Северного Кавказа - 3, на Западном Кавказе - 6, в Грузии - 45, на Малом Кавказе - 2.

Основы зональной стратиграфии аптских отложений Кавказа были заложены В.П. Ренгартеном (1926, 1927б, 1931, 1946, 1951, 1959, 1961), Т.А. Мордвилко (1939, 1956, 1960, 1962, 1970), М.С. Эристави (1945а,б, 1951, 1952, 1960, 1962 и др.) и Н.П. Лупповым (1952, 1956, 1965). Разработанные ими схемы впоследствии детализировались и усовершенствовались М.П. Кудрявцевым (1960), В.В. Друщицем (1963а,б, 1964, 1966), В.В. Друщицем и И.А. Михайловой (1979), В.В. Друщицем и Т.Н. Горбачик (1979), Э.В. Котетишвили (1958, 1968, 1976, 1986, 1989), В.Л. Егояном (1964, 1968, 1969, 1977, 1989), И.В. Кванталиани (1970б, 1971а,б, 1985, 1989), М.В. Какабадзе (1971, 1981, 1982), А.В. Квернадзе (1972), Г.П. Лобжанидзе (1972), М.З. Шарикадзе (1975, 1982), И.А. Михайловой (1983) и другими исследователями.

Особо следует подчеркнуть ту большую роль, которую сыграли Н.П. Луппов и его ученики в детализации схемы расчленения аптских и пограничных с ними отложений (Луппов, Сиротина, Товбина, 1960; Богданова, Луппов, Яхнин, 1963; Товбина, 1963, 1968, 1979а, 1980, 1982, 1983; Богданова, Яхнин, 1967, Урманова, Ташлиев, 1967; Богданова, 1971а, 1978, 1983; Товбина, Богданова, Лобачева, 1985 и др.). На основании детальных палеонтолого-стратиграфических исследований в аптских и пограничных с ними отложениях Туркмении были установлены новые зоны - Turkmeniceras turkmenicum (Товбина, 1963), Acanthohoplites prodromus (Товбина, 1968) и Deshayesites tuarkyricus (Богданова, 1971а, 1983). Кроме того, немаловажную роль в решении ряда вопросов биостратиграфии апта и детализации схем расчленения этих отложений сыграли проведенные экскурсии в 1958 г. по меловым отложениям Кавказа, в 1966 г. - по Средней Азии; обсуждение унифицированных схем расчленения апта по различным регионам (Путеводитель..., 1966; Унифицированные..., 1969; Решения..., 1973, 1977 и др.).

На таблице 2 показана эволюция взглядов о биостратиграфическом расчленении аптского яруса. В этой же таблице помещены составленные нами схемы расчленения аптских отложений как для Северного Кавказа и Грузии, так и для всего Кавказа. На табл. 3 и 4 приведены зональные комплексы аммоноидей апта Северного Кавказа и Грузии.

Границы и объем аптского яруса. Проведение нижней границы апта в первую очередь связано со стратиграфическим положением зон Colchidites securiformis и Turkmeniceras turkmenicum.

Зона Colchidites securiformis выделена М.С. Эристави (1951) и отнесена к нижнему апту. Еще раньше И.М. Рухадзе (Rouchadzé, 1933) упоминал о зоне с Colchidites, которую он также отнес к апту. Позже Н.П. Луппов, Е.А.Сиротина и С.З.Товбина (1960), проводившие исследования в Копетдаге, слои с Imerites, Heteroceres и Colchidites отнесли к верхнему баррему и границу с аптом провели под слоями с Deshayesites. Вопросу о стратиграфическом положении колхидитовых слоев были посвящены специальные работы В.В. Друщица (1963б, 1966), Э.В. Котетишвили (1970) и М.В. Какабадзе (1971). В результате анализа

стратиграфо-палеонтологических исследований был обоснован позднебарремский возраст колхидитовых слоев. В последующих работах (Квахадзе,1972; Квернадзе, 1972; Шарикадзе, 1975; Какабадзе, 1981; Котетишвили, 1986; Кванталиани, 1989 и др.) была подтверждена правильность такого решения. Интересно заметить, что в стратотипе бедуля нижняя часть разреза с Colchidites и Heteroceras также отнесена к верхнему баррему (Synthèse... , 1984). Среди стратиграфов лишь В.Л. Егояном (1969, 1977, 1989) оспаривается самостоятельность и стратиграфическая приуроченность зоны securiformis.

Более остро дискутируется вопрос о стратиграфическом положении зоны Turkmeniceras turkmenicum. Горизонт с turkmenicum был выделен С.З. Товбиной (1963) в Туркмении над слоями с Colchidites nicortsmindensis и Imerites ex gr. giraudi (слои с гетероцератидами) и отнесен к самым верхам верхнего баррема. Впоследствии слои с turkmenicum были переведены в ранг зоны (Богданова, 1971а,б). Так как за пределами Туркмении аналоги этой зоны не были известны, споры о проведении границы между барремом и аптом возобновились с новой силой. Часть исследователей данную зону относят к верхнему баррему (Товбина, 1963, 1979, 1982; Богданова, 1971а,б, 1978, 1983; Луппов, Богданова, Прозоровский, 1972; Какабадзе, 1981; Котетишвили,1989; Прозоровской, 1991), другие же - к аптскому ярусу и границу с барремом проводят под этой зоной (Глазунова, Егоян, Мирзоев, Ткачук, Решения..., 1977; Михайлова, 1970, 1979, 1983; Друщиц, Михайлова, 1979; Кванталиани, 1985, 1989).

Доводы сторонников включения зоны turkmenicum в баррем сводятся в основном к следующему. Комплекс аммонитов зоны turkmenicum состоит преимущественно из эндемичных видов Turkmeniceras и Matheronites. Лишь Matheronites ridzewskyi Kar. известен за пределами Туркмении, но он не может определять возраст зоны turkmenicum. Упомянутая зона представляет собой переходные слои, ярусная принадлежность которых может быть определена условно. По правилу приоритета, зону следует отнести к баррему, а границу с аптом проводить не по появлению первых представителей семейства Deshayesitidae, а по появлению первых представителей рода Deshayesites. По мнению М.В. Какабадзе (1981), при проведении границы между ярусами главное значение должны иметь данные по стратиграфическому распространению не семейств, а родов или более низких таксономических единиц. Анализируя стратиграфическое распространение комплекса аммонитов этой зоны, а также учитывая то обстоятельство, что типичные аптские виды появляются стратиграфически выше зоны turkmenicum, М.В. Какабадзе приходит к заключению, что данная зона должна быть оставлена в барреме.

По мнению А.Е. Глазуновой, В.Л. Егояна, Г.Г. Мирзоева, Г.А. Ткачук, И.А. Михайловой (Решения..., 1977), а также В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1979), В.В. Друщица и Т.Н. Горбачик (1979), зона turkmenicum должна быть отнесена к апту, поскольку род Turkmeniceras является предком рода Deshayesites и входит в состав семейства Deshayesitidae. При проведении

границы баррем-апта по подошве зоны turkmenicum весь ранний апт будет полностью отвечать этапу развития семейства Deshayesitidae от Turkmeniceras до Dufrenoyia. По заключению И.В. Кванталиани (1985, 1989) решающим доводом для отнесения зоны turkmenicum к аптскому ярусу является то, что в комплексе аммонитов этой зоны присутствует наиболее молодой компонент - род Turkmeniceras - представитель семейства Deshayesitidae.

Поскольку зона turkmenicum достоверно не фиксируется ни в стратотипах баррема и апта Франции, ни в разрезах других регионов, то вопрос о ее стратиграфическом положении и соответственно о проведении границы между барремом и аптом должен решаться по туркменскому материалу, на основании анализа вмещающего комплекса аммонитов этой зоны. Интересно отметить, что почти все исследователи, работавшие в Туркмении, зону turkmenicum относят к верхнему баррему. В этом, по нашему мнению, немаловажную роль сыграли исторические предпосылки. В частности, предшествующие исследователи границу между барремом и аптом в туркменских разрезах проводили по кровле мергелистой толщи, выделенной И.И. Никшичем в "свиту Б". Как показали исследования Н.П. Луппова, Е.А. Сиротиной и Т.Н. Богдановой (1960), эта граница должна проводиться внутри "свиты Б", стратиграфически выше слоев, охарактеризованных Heteroceres, Imerites и Colchidites и ниже слоев с остатками Deshayesites. Впоследствии С.З. Товбина (1963) в Туаркыре выделила горизонт с T. turkmenicum в той части разреза, которая, по всей вероятности, заведомо относилась к верхнему баррему (Богданова и др.,1963; Товбина, 1965).

Зона turkmenicum характеризуется следующим комплексом аммонитов (Товбина,1963; Богданова, 1971а,б, 1978): Turkmeniceras turkmenicum Tovb., T. multicostatum Tovb., T. geokderense Tovb., T. rarecostatum Bogd., T. tumidum Bogd., Hemihoplites turkmenicus Lupp., H. brevicostatus Bogd., H. ex gr. ukensis Dimitrova, Matheronites ridzewskyi Kar. Как можно легко убедиться, основную массу приведенного комплекса составляют представители рода Turkmeniceras Tovb. Один экземпляр этого рода был обнаружен в разрезе г. Нальчика (устное сообщение М.В. Какабадзе). Кроме того, несколько обломков внутренних ядер этого рода были встречены в разрезах Дзирульского массива (Sharikadze, 1990). Местными являются также представители Hemihoplites Spath. Что же касается M. ridzewskyi, то этот вид, кроме Закаспия, широко распространен и на Северном Кавказе.

Как показали онто-филогенетические исследования представителей Colchidites (Товбина, 1965), Turkmeniceras (Товбина, 1963, 1965; Богданова,1971б) и Desheyesites (Михайлова, 1957, 1958б, 1970, 1976г, 1983; Casey, 1964; Schindewolf, 1966b; Богданова, 1971б, 1979), род Turkmeniceras принадлежит к надсемейству Deshayesitoidea и является самым ранним ее представителем. По заключению С.З. Товбиной (1965), Colchidites ex gr. shaoriensis и другие близкие виды, у которых коническая спираль очень короткая, являются самыми поздними среди гетероцератид. В связи с этим следует заметить, что по нашим наблю-

дениям группа колхидитов C. shaoriensis в ряде разрезах верхнего баррема Западной Грузии встречается в верхах зоны C. securiformis. В результате анализа морфологического изучения раковин C. aff. shaoriensis Djan. и Turkmeniceras turkmenicum Tovb., С.З. Товбина (1965) пришла к заключению, что C. aff. shaoriensis, по всей вероятности, является предком Turkmeniceras Tovb. Таким образом, намечается филогенетический ряд: Colchidites → Turkmeniceras → Deshayesites → Dufrenoyia. Впоследствии эта точка зрения была принята О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1966b, 1968), Е. Кемпером (Kemper, 1967), Т. Н. Богдановой (1971а,б), И. А. Михайловой (1970). С этим не соглашается В. В. Друщиц (Друщиц, Михайлова, 1979). И. Видманн (Wiedmann, 1962c, 1966b) предполагает, что Deshayesitoidea произошли от гемигоплитид. Он же род Turkmeniceras поместил между Hemihoplites и Deshayesites.

Рассматривая вопрос о стратиграфическом положении зоны turkmenicum, нельзя забывать, что граница между отдельными зонами в некоторых случаях совпадает с границей между ярусами и более высокими стратонами. В подобных случаях этот рубеж должен отражать более крупные перемены в составе фаунистических комплексов, чем это наблюдается между зонами внутри ярусов. По нашему мнению, границу между ярусами и подъярусами целесообразно провести по смене семейств, а между зонами и подзонами - по смене видовых или родовых комплексов. Исходя из вышесказанного, нам кажется естественным проведение границы между барремом и аптом в основании зоны turkmenicum по появлению в разрезах первых представителей надсемейства Deshayesitoidae.

Однозначно решить вопрос о стратиграфическом положении зоны turkmenicum по известным разрезам пограничных отложений баррема и апта Кавказа в настоящее время не представляется возможным. Как выяснилось, этой зоне на Северном Кавказе соответствует зона ridzewskyi (Богданова, 1971б; Какабадзе, 1981). Исходя из этого, естественно ставиться вопрос о стратиграфическом положении слоев с Matheronites ridzewskyi на Северном Кавказе. Прежде чем приступить к рассмотрению этого вопроса, следует заметить, что Matheronites, скорее всего, является не подродом рода Hemihoplites, а самостоятельным родом. При однотипном морфогенезе лопастной линии (Богданова, 1971б; Шарикадзе, Какабадзе, Кванталиани, 1989), Matheronites отличается от Hemihoplites более низкими и широкими оборотами, тенденцией к уменьшению объемлемости последних оборотов, отсутствием вставных ребер и наличием не одной, а двух или трех пар бугорков. По нашему мнению, родовое название Matheronites Renngarten, 1926 следует сохранить для группы видов, близких к M. ridzewskyi Kar. (M. trispinosus Koen., M. heberti Fall., M. brevispinus Koen.). Все указанные виды встречаются в разрезах Северного Кавказа. Необходимо заметить, что Н.П. Луппов (1936) и Н. Димитрова (1967) признают самостоятельность Matheronites Renngarten.

В связи с этим интересное, на наш взгляд, соображение высказал И.В. Кванталиани (1985). Анализируя данные Н.П. Луппова и его учеников по

биостратиграфии пограничных отложений баррема и апта Туркмении, И.В. Кванталиани приходит к заключению, что в тех разрезах, где зона turkmenicum несогласно, с признаками размыва залегает на подстилающие отложения (Туаркыр, Большой Балхан, Кубадаг), матеронитесы находятся во вторичном залегании, а в непрерывных разрезах они отсутствуют (Копетдаг, Малый Балхан), очевидно, из-за того, что находятся стратиграфически ниже и соответственно слои (или зону) с матеронитами следует искать между зонами Turkmeniceras turkmenicum и Colchidites securiformis.

В подавляющем большинстве изученных разрезов Северного Кавказа матеронитесы находятся в переотложенном состоянии в пласте брекчия-конгломерата, подстилающем аптские отложения. В полных разрезах, например, в окрестностях с. Цудахар (Дагестан), в слоях, подстилающих зону ridzewskyi, М.В. Какабадзе (1981) были найдены позднебарремские Paraimerites cf. densecostatus Renng. и Imerites cf. sparcicostatus Rouch. Нами же в разрезе г. Касумкент, в ущелье р. Цмурчай, в пласте глинистых песчаников были встречены: Matheronites cf. ridzewskyi Kar., Turkmeniceras aff. turkmenicum Tovb., Pseudohaploceras sp. ind. Выше по разрезу появляются представители Deshayesites. Таким образом, следует констатировать, что матеронитесы в непрерывных разрезах Северного Кавказа распространены, скорее всего, в слоях, расположенных выше слоев с колхидитами и ниже слоев с деезитами.

Интересно отметить, что при морфогенетическом изучении раковин M. ridzewskyi у двух экхемпляров было замечено смещение оси завивания ранних оборотов (рис. 48). Следует здесь же заметит, что И. Видманн (Wiedmann, 1962c, 1966b) высказал предположение, что некоторые виды Hemihoplites (И. Видманн не считает валидным родовое название Matheronites) могут иметь геликоидальную раковину на ранних этапах развития. Судя по рисунку лопастной линии, способу навивания ранних оборотов, а также характеру скульптуры и формы последних оборотов, можно предположить, что предков Matheronites ex gr. ridzewskyi следует искать среди бугорчатых колхидитов (Imerites или Paraimerites).

Анализируя вышеприведенные данные, можно заключить, что зону Turkmeniceras turkmenicum (также как и матеронитесовые слои) целесообразно отнести к аптскому ярусу и границу с барремом следует провести по подошве этой зоны.

Что же касается вопроса о проведении верхней границы аптского яруса, то он в настоящее время уже не дискутируется. Почти все исследователи проводят границу между аптом и альбом по подошве зоны Leymeriella tardefurcata, что хорошо фиксируется в разрезах по исчезновению Acanthohoplitoidea и по появлению Leymeriellidae и Douvilleiceras.

Нижний апт, его границы и расчленение. Нижняя граница аптского яруса, как было сказано выше, хорошо устанавливается в разрезах по исчезновению Heteroceratidae и по появлению Deshayesitoidea и Cheloniceratinae, а также Matheronites и по пышному развитию Pseudocrioceras. Верхняя граница

нижнего апта подавляющим большинством исследователей проводится по кровле зоны Dufrenoyia furcata или Tropaeum bowerbanki. Следует заметить, что в Юго-Восточной Франции (Colloque..., 1965) граница между нижним и верхним аптом (при двучленном делении аптского яруса) проводится несколько иначе. В частности, как было отмечено выше, в стратотипическом разрезе нижний апт ограничен зоной Deshayesites deshayesi, а верхний апт начинается с зоной Aconeceras nisum.

Проведение границы между нижним и средним аптом по кровле зоны furcata хорошо увязывается с этапами развития аммонитовых комплексов. Ранний апт полностью соответствует этапу развития надсемейства Deshayesitoidea. Он начинается с появлением Turkmeniceras и завершается с исчезновением терминального члена этого надсемейства, рода Dufrenoyia. На этапности развития Deshayesitoidea фактически основывается зональное расчленение и корреляция разрезов нижнего апта различных регионов Земного шара.

Совместно с Deshayesitoidea в раннем апте существовали представители Douvilleiceratoidea (Procheloniceres, Cheloniceras, Pseudocheloniceres, Megatyloceres), Acanthohoplitoidea (Gargasiceras, Procolombiceras), Ancyloceretoidea (Matheronites, Pseudocrioceres, Audouliceras, Tropaeum, Kutatissites, Acrioceras, Helicancylus, Toxoceratoides, Tonohamites), Desmoceratoidea (Pseudohaploceras), Haploceratoidea (Aconeceras, Sanmartinoceras, Pseudosaynella), Lytoceratida (Costidiscus, Ptychoceras), Phylloceratida (Phyllopachyceras, Euphylloceras).

Заключенные между указанными границами слои содержат богатые комплексы аммонитов, позволяющие расчленить их на четыре зоны. В частности, на Северном Кавказе в нижнем апте выделяются зоны (снизу вверх): 1) Matheronites ridzewskyi-Turkmeniceras turkmenicum, 2) Deshayesites weissi-Procheloniceras albrechtiaustriae, 3) Deshayesites deshayesi, 4) Dufrenoyia furcata. В отличие от приведенной схемы, в Грузии в основании нижнего апта вместо зоны ridzewskyi-turkmenicum условно выделяется зона turkmenicum.

Нижняя граница зоны ridzewskyi- turkmenicum (или зоны turkmenicum) совпадает с нижней границей нижнего апта. Она хорошо фиксируется по исчезновению Colchidites, Imerites, Paraimerites, Argvethites, Heteroceras, Barremites и по появлению Turkmeniceras, Matheronites, Pseudohaploceras. Кроме того, на этом рубеже происходит обновление видового состава Pseudocrioceres. Верхняя граница проводится по исчезновению Matheronites, Turkmeniceras и по появлению первых Deshayesites (группа D. weissi). Видовой комплекс аммонитов зоны ridzewskyi- turkmenicum на Северном Кавказе, кроме видов-индексов, включает: Matheronites heberti Fall., M. trispinosus Koen., M. brevispinus Koen., Pseudocrioceras steinmanni Bac., Sim., P. waagenoides Rouch., Audouliceras cf. renauxianum d'Orb., Acrioceras furcatum d'Orb., A. urbani Neum. et Uhl., Pseudohaploceras sp. ind. В основном из-за несогласного залегания апта на подстилающие породы и размыва его нижних горизонтов, эта зона устанавливается не везде. Она сравнительно хорошо прослеживается в некоторых разрезах Центрального и

Южного Дагестана (сс. Акуша, Хаджалмахи, Мекеги, Нижние Чугли, Цудахар, гг. Маджалис, Касумкент).

Как было отмечено выше, в Грузии зона turkmenicum выделяется условно. В ряде разрезов Абхазии, Рачинско-Лечхумской синклинали и на Дзирульском массиве выше зоны securiformis прослеживаются слои, которые охарактеризованы, в основном, Pseudocrioceres waageni Anth., P. kornebaense Kakab., P. anthulai Rouch., P. steinmanni Bac., Sim., P. waagenoides Rouch., Audouliceres cf. renauxianum elegans Kakab. В этих же слоях в Гореша-Харагоульской синклинали были встречены обломки Turkmeniceras sp. ind. Следует отметить, что представители Pseudocrioceras как в Грузии, так и на Северном Кавказе встречаются и в вышеследующей зоне, но они во многих разрезах распространены выше колхидитовых слоев. Видовой комплекс этого рода совместно с представителями Matheronites и Turkmeniceres можно использовать для характеристики нижней зоны нижнего апта.

Зоне ridzewskyi- turkmenicum Северного Кавказа в Грузии соответствуют надколхидитовые слои, условно относимые к зоне turkmenicum. Эта часть разреза нижнего апта Кавказа по стратиграфическому положению и содержанию общих видов аммонитов коррелируется с зоной turkmenicum Туркмении (Котетишвили, 1970; Богданова, 1971б; Шарикадзе, 1975; Какабадзе, 1981). Она, скорее всего, соответствует также зоне Prodeshayesites fissicostatus Англии (Cesey, 1961c), или зоне Prodeshayesites tenuicostatus схемы Северной Германии (Kemper, 1973, 1976).

Зона weissi- alberchtiaustriae, по содержанию богатого и разнообразного комплекса аммонитов, довольно четко отличается от подстилающей зоны. Граница между ними устанавливается, в первую очередь, по исчезновению представителей Matheronites и Turkmeniceras и по появлению первых деезитов. Фаза weissi-albrechtiaustriae знаменуется также развитием Procheloniceras, во второй половине которой появляются мегатилоцерасы и хелоницерасы из группы Ch. seminodosum Sinz. Обновляется видовой состав Pseudocrioceres (табл. 3, 4). Следует заметить, что представители данного рода встречаются в основном в нижней части зоны weissi-albrechtiaustriae.

По содержанию общих видов аммонитов, прежде всего представителей Deshayesites и Procheloniceras, зона weissi-albrechtiaustriae хорошо коррелируется с нижними частями разрезов нижнего апта других регионов. В частности, в Закаспии ей соответствуют зоны Deshayesites tuarkyricus и Deshayesites weissi. В разных регионах Туркмении эта часть разреза нижнего апта раньше выделялась как зона Deshayesites ex gr. weisi Neum. et Uhl. (Луппов др., 1960), или зона weissi (Богданова и др., 1963; Богданова, Яхнин, 1967). Позже Т.Н. Богданова (1971) в нижней части разрезов упомянутой зоны Туркмении выделила новую зону Deshayesites tuarkyricus. Аммонитовый комплекс этой зоны почти целиком состоит из местных представителей Deshayesites (Богданова, 1971, 1983). В этой и вышеследующей зоне weissi Туркмении содержатся общие для Кавказа виды -

Deshayesites consobrinus d'Orb., D. weissi Neum. et Uhl., D. planus Casey. Зону weissi- albrechtiaustriae Кавказа можно сопоставить также с зоной Deshayesites forbesi схем расчленения Англии (Casey, 1961c) и Северной Германии (Kemper, 1973, 1976).

Стратиграфически вышеследующая зона Deshayesitee deshayesi хорошо прослеживается во многих разрезах Кавказа. В аммонитовом комплексе господствуют представители Deshayesites и Cheloniceras. С первой половиной фазы deshayesi фактически совпадает расцвет рода Deshayesites, который затем быстро угасает и на рубеже с фазой furcata прекращает свое существование, уступая место терминальному члену надсемейства Deshayesitoidea - Dufrenoyia. Это обстоятельство определяет положение верхней границы зоны deshayesi в разрезах. Нижняя граница проводится по исчезновению группы видов D. weissi и представителей рода Prochelonicerаs и по появлению D. deshayesi, D. dechyi и близких к ним видов. В северокавказском комплексе аммонитов преобладают представители Deshayesites, а в комплексе Грузии - хелоницерасы (табл. 3, 4). Большинство видов имеет широкое географическое и узкое стратиграфическое распространение. Многие из них в других районах характеризуют верхние горизонты "деезитового" (в отличие от "дуфреноиевого") нижнего апта, т.е. зону deshayesi Закаспия и Поволжья. В данном комплексе содержатся такие виды Deshayesites, которые являются общими для зоны deshaeyesi Кавказа, Англии и Северной Германии (D. deshayesi Leym., D. involutus involutus Casey, D. involutus hythensis Casey, D. vectensis Casey, D. grandis Spath и др.). На этом основании зона deshayesi хорошо сопоставляется с одноименной зоной схем расчленения апта Англии и Германии.

На Северном Кавказе зона Dufrenoyia furcata в подавляющем большинстве разрезах не выделяется. Характерные виды этой зоны, а иногда ниже и вышележащих зон находятся во вторичном залегании в брекчия-конгломератовом слое ("сгруженный горизонт"), подстилающем среднеаптские глинисто-песчанистые породы (Луппов, 1952; Мордвилко, 1960, 1962; Кудрявцев, 1960; Друщиц, 1960; Ренгартен, 1961; Друщиц, Михайлова, 1966; Какабадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1978). Более или менее полные разрезы этой зоны находятся в южном Дагестане и Грузии (на южном крыле Рачинско-лечхумской синклинали и на перифериях Дзирульского массива). В комплексе аммонитов данной зоны (табл. 3, 4) господствуют представители родов Dufrenoyia и Cheloniceras. Объем и границы зоны furcata фактически определяются стратиграфическим распространением Dufrenoyia. Представители этого рода известны из нижнемеловых отложений как Старого, так и Нового света. Они существовали очень короткое время и быстро исчезли в конце раннего апта. В схемах биостратиграфического расчленения аптских отложений Западной Европы, Кавказа и Закаспия дуфреноии характеризуют исключительно зону furcata (или зону Tropaeum bowerbanki).

Довольно существенные преобразования происходят в скульптуре раковины представителей Cheloniceras. В зоне deshayesi в основном распространены

такие виды этого рода (Ch. ex gr. seminodosum Sinz.), у которых главные ребра в верхнебоковых бугорках делятся на две равные ветви. Они, вместе с промежуточными ребрами без резкого перегиба и ослабления переходят на вентральную сторону. У подавляющего большинства видов, распространенных в зоне furcata (Ch.ex gr. cornuelianum d'Orb.), передняя ветвь главных ребер несколько ослабляется по сравнению с задней ветвью и, что главное, переходя на вентральную сторону, ребра резко преломляются и на месте перегиба образуют вдольреберные утолщения. Таким образом, в скульптуре раковины представителей Ch. cornuelianum, Ch. meyendorffi, Ch. disparile и у других близких видов появляются тенденции, которые позже (в среднем апте) становятся характерными у представителей рода Epicheloniceras.

Комплекс аммонитов рассматриваемой зоны интересен и тем, что в нем содержатся компоненты как вымирающих групп, так и новых таксонов, достигших своего расцвета в среднем и позднем апте. В частности, в фазе furcata заканчивают свое существование Dufrenoyia, Cheloniceras, Pseudohaploceras, Costidiscus, появляются представители Acanthohoplitoidea - Gargasiceras Casey и Procolombiceras Scharikadze, пик в развитии достигают Toxoceratoides и Tonohamites.

Анализ стратиграфической приуроченности и географического распространения характерных видов зоны furcata Кавказа показал, что эта зона имеет свои возрастные аналоги в других регионах. В частности, ей соответствует одноименная зона Туркмении (Богданова и др., 1963; Богданова, 1971а; Товбина и др.,1985), зона furcata- bowerbanki Северной Германии (Kemper, 1973, 1976), или зона bowerbanki Англии (Casey, 1961c). Как отмечают французские исследователи (Fabre-Taxy et al., 1965), представители рода Dufrenoyia в стратотипических разрезах апта Юго-Восточной Франции распространены в верхах бедуля и в низах гаргаса. В связи с этим, зону furcata Кавказа можно сопоставить с верхами зоны deshayesi и низами зоны Aconeceras nisum Юго-Восточной Франции.

Средний апт, его границы и расчленение. О положении нижней границы среднего апта было сказано выше. Что же касается вопроса о проведении его верхней границы, то она долгое время дискутировалась в связи с стратиграфическим положением клансейского горизонта (Jacob, 1905, 1907; Haug, 1911; Нацкий, 1918; Эристави, 1945а, 1962; Breistroffer, 1947; Ренгартен, 1951; Луппов,1956; Casey, 1961c; Друщиц, 1963; Друщиц, Михайлова, 1963, 1966; Богданова и др., 1963; Мирзоев, 1964; Лобжанидзе, 1964, 1972; Moullade, 1965б; Егоян, 1965, 1969; Соколов, 1966; Кванталиани, 1968б и др.). После перенесения клансейских слоев в апт, верхняя граница среднего апта в подавляющем большинстве случаев проводится по подошве зоны Acanthohoplites nolani. Она хорошо фиксируется в разрезах по исчезновению представителей Parahoplitoidea (Parahoplites), Colombiceratinae (Colombiceras, Protacanthoplites), Cheloniceratinae (Epicheloniceras) и по появлению некоторых родов Acanthohoplitoidea (Diadochoceras, Paracanthohoplites, Chaschupseceras), Douvilleiceratinae (Eodouvilleiceras).

Кроме того, на рубеже среднего и позднего апта происходит вспышка в развитии рода Acanthohoplites. По данным В.Л. Егояна (1965, 1968, 1969, 1977), представители родов Colombiceras и Parahoplites, помимо среднего апта, встречаются и в клансейских отложениях. По утверждению В.Л. Егояна, на Северо-Западном Кавказе (по р. Хокодзь) представители упомянутых родов встречаются в клансейских отложениях, в тех же конкрециях, что и собственно клансейские формы. По данным В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1966), а также нашим наблюдениям (Кванталиани, Шарикадзе, 1978а,б) в разрезе по р. Хокодзь клансейские отложения несогласно залегают на подстилающие слои гаргаса. В рассматриваемом разрезе совместное нахождение в основании клансея, в пласте брекчия-конгломерата типично клансейских и гаргасских аммонитов можно объяснить лишь только переотложением гаргасских конкреций с заключенной в них фауной.

Отложения среднего апта Кавказа очень богаты фауной, особенно аммонитами. Среди них доминируют представители родов Epicheloniceras, Parahoplites, Protacanthoplites и Colombiceras. На стратиграфическое распространение упомянутых аммонитов фактически основывается расчленение среднего апта. В нижней части разреза среднего апта господствуют представители рода Epicheloniceras, а в верхней - Parahoplites и Protacanthoplites. Среди Colombiceras более или менее четко выделяется два комплекса - C. ex gr. crassicostatum и C. ex gr. tobleri, характеризующие, соответственно нижнюю и верхнюю части разрезов. В результате средний апт хорошо расчленяется на две зоны. Нижняя из них для всего Кавказа именуется как зона Epicheloniceras subnodosocostatum, а верхняя - Parahoplites melchioris - Protacanthoplites abichi (Северный Кавказ), или Colombiceras tobleri-Protacanthoplites abichi (Грузия). Граница между ними проводится по появлению Parahoplites и Protacanthoplites. На этом рубеже значительно обновляется видовой состав Colombiceras (табл. 3, 4).

Послойное изучение разрезов среднего апта Кавказа, анализ распространения вмещающих комплексов аммонитов, а также онто-филогенетическое исследование представителей Epicheloniceras, Gargasiceras и Colombiceras показали, что зону subnodosocostatum можно разделить на две подзоны: нижняя - Epicheloniceras martini orientalis и верхняя - Epicheloniceras buxtorfi. Для нижней подзоны в основном характерны: E. martini orientalis Jac., E. tschernyschewi Sinz., E. eotypicum Casey, E. martinioides Casey, E. gracile rugatum Casey, E. sellindgense selindgense Casey, Colombiceras crassicostatum d'Orb., Gargasiceras aptiensis Roch, Tonohamites aequicingulatus Koen., T. cf. decurrens Spath, Luppovia adjiderensis Bogd., Kakab., I. Mich., а для верхней - Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. buxtorfi Jac. et Tobl., E. stuckenbergi Kas., E. elissoae Scharik., E. claudii Casey, E. sellindgense audax Casey, Colombiceras caucasicum Lupp., C. sinzowi Kas., C. tobleri Jac. et Tobl., Pseudoaustraliceras ramososeptatum Anth., P. pavlowi Wass., Ammonitoceras transcaspium Sinz.

Представители Epicheloniceras, распространенные в нижней подзоне, находятся относительно на низкой ступени развития по сравнению с теми, которые характеризуют верхнюю подзону. Для группы видов E. martini d'Orb., в отличие от видов, группирующихся вокруг E. subnodosocostatum, характерны наличие сравнительно многочисленных (главных и промежуточных) ребер, которые несут на вентральной стороне вдольреберные утолщения. Этим они имеют много общего с Cheloniceras cornuelianum или Ch. meyendorffi и близкими с ними видами, распространенными в подстилающих отложениях нижнего апта. Для группы видов E. subnodosocostatum-E. buxtorfi характерно сильное развитие задней ветви главных ребер, сокращение числа вставных ребер до полного исчезновения, наличие мощных вентральных бугорков, развитых лишь на главных ребрах.

У Colombiceras crassicostatum d'Orb. и близких видов, распространенных, в основном, в нижней подзоне, характерными чертами скульптуры являются: ветвление ребер в нижней части боковых сторон, у пупкового перегиба, отсутствие пережимов перед главными ребрами, ослабление ребер на наружной стороне на ранних оборотах. Этими признаками рассмотренная группа четко отличается от группы видов, близких к Colombiceres tobleri и C. caucasicum, распространенных стратиграфически в более высоких отложениях. Этими же особенностями скульптуры C. crassicostatum и родственные виды обнаруживают сходство с предковыми формами, с Pseudocheloniceras и Gargasiceras. Некоторые виды Epicheloniceras и Colombiceras, распространенные в нижней части разреза среднего апта, поднимаются и в подзону buxtorfi, однако, в основном, они характеризуют подзону Epicheloniceras martini orientalis. Подобная картина наблюдается в большинстве изученных разрезах, описание одного из которых приводится ниже, составленного по р. Лашисгеле, на Дзирульском массиве (Западная Грузия).

Нижний апт, зона Dufrenoyia furcata

1. Чередование серых песчанистых мергелей и плотных среднеслоистых известняков. В подошве прослеживается пласт брекчиевого известняка (0,3 м), который содержит: Dufrenoyia formosa Casey, Procolombiceras antiquum Scharik., P. aptum Scharik., Cheloniceras crassum crassum Spath, Ch. disparile Casey, Ch. seminodosum naltschikensis Niksch., Tonohamites sp., Toxoceratoides sp., Aconoceras sp. В Средней чести пачки встречены: Dufrenoyia cf. furcata Sow., Neohibolites inflexus Stoll ..... 2,7 м

Средний апт, зона Epicheloniceras subnodosocostatum
Подзона Epicheloniceras martini orientalis

2. Сероватые, неяснослоистые мергели, выше переходящие в мергелистые песчаники. В нижней части встречены: Epicheloniceras martini orientalis,

Colombiceras cf. crassicostatum d'Orb., Zuercherella zuercheri Jac., Mesohibolites moderatus Schw. ..... 3 м

Подзона Epicheloniceras buxtorfi

3. Серый песчанистый мергель с Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., Colombiceras subpeltoceroides Sinz., C. subtobleri Kas., C. ex gr. tobleri Jac. et Tobl., Tetragonites duvalianus d'Orb. ..... 0,3 м
4. Чередование серых неяснослоистых мергелистых песчаников и песчанистых глауконитовых мергелей, содержащих в нижней части Mesohibolites moderatus Schw., а в верхней - Euphylloceras aff. velledae Mich. ..... 8,3 м

Зона Colombiceras tobleri-Protacanthoplites abichi

5. Серые среднеслоистые песчанистые мергели. В нижней части встречены: Protacanthoplites abichi Anth., P. sp. ind. ..... 9 м

Зона Epicheloniceres subnodosocostatum Кавказа, по содержанию богатого комплекса аммонитов, хорошо коррелируется с одноименной зоной Туркмении (Унифицированные..., 1969; Богданова, 1971а, 1978; Товбина, 1982, 1983; Товбина и др., 1985). Ее можно сопоставить также с зоной Tropaeum drewi Северной Германии (Kemper, 1973,1976) и с зоной Cheloniceras martinioides Англии (Casey, 1961c). Причем, нижняя подзона схемы Кавказа соответствует, очевидно, подзонам Epicheloniceras gracile и Epicheloniceras debile, а верхняя - одноименной подзоне схемы Англии. Рассматриваемая зона, скорее всего, сопоставляется также с верхней частью одноименной зоны Юго-Восточной Франции (Colloque ..., 1965).

Зональный комплекс аммонитов верхней зоны среднего апта (табл. 3, 4) не характеризуется таким разнообразием, как комплексы ниже- и вышележащих зон. Эта зона, фактически, ограничивается вертикальным распространением в разрезах двух родов - Parahoplites и Protacanthoplites, представители которых совместно с Colombiceras ex. gr. tobleri и C. crassicostatum angulata доминируют в аммонитовом комплексе. Другие виды являются, в основном, транзитными. Как показал анализ стратиграфического распространения Parahoplites и Protacanthoplites, представители последнего рода появляются в разрезах стратиграфически несколько выше, чем парагоплиты. Вместе с тем избрание вторым видом-индексом для верхней зоны среднего апта Protacanthoplites abichi нам кажется оправданным. Во-первых, этим подчеркивается та большая роль, которую играет этот вид, да и вообще представители рода Protacanthoplites Tovbina в комплексе аммонитов верхней зоны среднего апта. Во-вторых, это облегчает корреляцию схем расчленения апта. В верхах рассматриваемой зоны появляются первые представители родов Eodouvilleiceras и Acanthohoplites, которые своего расцвета достигают в позднем апте. Указание о том, что в среднем апте широко распространен Acanthohoplites aschiltaensis Anth. (Друщиц, Михайлова, 1966), нам кажется несколько преувеличенным. Не исключено, что в определении

образцов допущены ошибки, так как A. aschiltaensis Anth. по внешнему облику напоминает представителей рода Protacanthoplites Tovb.

При сравнении приведенных на табл. 3 и 4 комплексов, бросается в глаза два обстоятельства. Во-первых, в разрезах Грузии да и в целом Закавказья отсутствуют представители Parahoplites. Во-вторых, северокавказский комплекс гораздо богат и разнообразен по сравнению с грузинским. Вместе с тем, по наличию общих представителей Protacanthoplites и Colombiceras, эти зоны хорошо сопоставляются друг с другом. Верхняя часть разреза среднего апта Кавказа можно сопоставить с зоной Parahoplites melchioris Туркмении (Решения..., 1969; Товбина, 1982, 1983; Товбина и др.,1965), а также с Parahoplites nutfieldiensis схемы Англии (Casey, 1961c) и Северной Германии (Kemper, 1973, 1976). Возможно, она соответствует верхней части зоны Epicheloniceras subnodosocostatum Юго-Восточной Франции (Colloque..., 1965).

Верхний апт, его границы и расчленение. Вопрос о проведении нижней границы верхнего апта по сей день является предметом дискуссии. Большей частью вызвано это тем, что разными авторами объемы среднего и верхнего апта понимаются по-разному. По различным схемам между зонами Parahoplites melchioris и Acanthohoplites nolani выделялись зоны или слои с характерными аммонитами. Как известно, В.П. Ренгартен (1951) выше зоны Parahoplites melchioris и Parahoplites subcampischei выделил зону Acanthohoplites aschiltaensis и Acanthohoplites evolutus и поместил ее в верхней части верхнего апта. По заключению В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1963, 1966), выделение самостоятельной зоны aschiltaensis либо uhligi не является обоснованным и правомерным. По предложенным Н.П. Лупповым, Е.А. Сиротиной и С.З. Товбиной (1960), а также Т.Н. Богдановой, Н.П. Лупповым и Э.Я. Яхниным (1963) схемам расчленения апт-альбских отложений Туркмении, между зонами melchioris и nolani выделяются слои с Acanthohoplites ex gr. uhligi и Diadochoceras, помещенные упомянутыми авторами в верхах верхнего (среднего, по современному пониманию) апта. По мнению В.А. Короткова и И.А. Михайловой (1964), эти слои являются аналогами зоны aschiltaensis, но в противоположность последней, в ряде мест Закаспия действительно могут быть выделены. Однако, по заключению цитированных авторов, нельзя отделить слои с Acanthohoplites ex gr. uhligi и Diadochoceres от зоны nolani. Также нельзя выделить слои с Diadochoceras, так как представители этого рода встречаются совместно с A. ex gr. nolani Seun.

По поводу стратиграфического положения слоев с Diadochoceras можно сказать следующее. В.В. Друщиц и И.А. Михайлова к данному роду относят, кроме D. nodosocostatum d'Orb. и близких к нему форм и группу видов, которые были объединены в Paracanthohoplites Stoyanow, 1949 (= Nodosohoplites Egoian, 1965). Paracanthohoplites, очевидно, является потомком Acanthohoplites ex gr. prodromus Tovb. и филогенетически не связан с Diadochoceras Spath (s. str.). Как показали многолетние полевые наблюдения на Кавказе, Paracanthohoplites в целом характеризует зону nolani, представители же рода Diadochoceras приуро-

чены в основном к нижней части разреза верхнего апта. Кроме редких случаев, они не поднимаются до уровня стратиграфического распространения A. nolani и близких к нему видов. Таким же стратиграфическим распространением характеризуется упомянутый род в разрезах верхнего апта Закаспия, ограничиваясь зоной Acanthohoplites prodromus (Товбина, 1968, 1980).

А.А. Савельев и В.П. Василенко (1963) в верхнем апте Мангышлака выделили зону Acanthohoplites aschiltaensis. Однако, несколько позже А.А. Савельев (1966, 1971) отказался от этой зоны. В том же регионе М.И. Соколов (1966) в составе зоны bigoureti выделил подзону uhligi-aschiltaensis. Позже С.З. Товбина (1968), в Туркмении, между зонами melchioris и nolani выделила новую зону Acanthohoplites prodromus и отнесла ее к верхнему апту. В комплексе аммонитов упомянутой зоны превалируют представители Diadochoceras, A. prodromus Tovb., A.enodis Tovb. и близкие к ним формы. Решением Межведомственного стратиграфического совещания по мезозою Средней Азии (Самарканд, 1971), зона prodromus в унифицированной схеме Запада Средней Азии была включена в нижнюю часть верхнего апта. И.А. Михайлова, В.Л. Егоян, Г.А. Ткачук, А.Е. Глазунова и Ю.Н. Андреев не считают самостоятельной зону prodromus и рассматривают эти слои как нижнюю часть зоны nolani. По мнению В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1979), И.А. Михайловой (1983), возможность выделения самостоятельной зоны prodromus представляется весьма спорной. A. prodromus Tovb. очень трудно отличить от A. nolani Seun. и, возможно, является одним из его подвидов. Уже по этой причине выделение указанной зоны представляется излишним. Упомянутая зона с характерным видовым комплексом была установлена И.В. Кванталиани (1971) на Дзирульском массиве, в окрестностях с. Цедани, однако впоследствии (Кванталиани, 1989) отказался от него.

Нами (Шарикадзе, 1977) на южной периферии Дзирульского массива, стратиграфически выше зоны C. tobleri, были выделены слои с Protacanthoplites, которые ошибочно были отнесены к верхнему апту. Как показало последующее изучение разрезов апта Кавказа, слои, содержащие представителей Protacanthoplites, должны быть отнесены к среднему апту и границу с верхним аптом следует проводить в кровле слоев, охарактеризованными Parahoplites, Protacanthoplites и Colombiceras.

Намеченные филогенетические ряды в надсемействе Acanthohoplitoidea имеют существенное значение для зонального расчленения средне- и особенно верхнеаптских отложений. Представители указанных филогенетических групп встречаются в разрезах в разных ассоциациях, но характеризуются довольно строгой стратиграфической последовательностью. В частности, в верхней части среднего апта встречаются Colombiceras ex gr. tobleri и Protacanthoplites, в нижней части верхнего апта - Diadochoceras, A. ex gr. prodromus и Paracanthohoplites, в средней части - A. ex gr. nolani, Paradiadochoceras, Paracanthohoplites, Chaschupseceras, а в верхней части – Hypacanthoplites.

Анализируя результаты стратиграфических наблюдений и онто-филогене-

тических исследований представителей Acanthohoplitoidea, а также принимая во внимание данные предыдущих исследователей, верхний апт Кавказа следует расчленить на две зоны: нижнюю Acanthohoplites nolani и верхнюю – Hypacanthoplites jacobi. Вместе с тем, в нижней зоне предлагается выделить две подзоны: нижняя - Diadochoceras nodosocostatum и верхняя - Acanthohoplites uhligi (табл. 3 и 4).

Нижняя подзона зоны nolani Кавказа в основном характеризуется: Diadochoceras nodosocostatum d'Orb., D. inaequalis Eg., D. mutabilis Eg., D. spinosum I. Mich., D. rectangulatum Eg., Acanthohoplites prodromus Tovb., A. enodis Tovb., Paracanthohoplites proprius Eg., P. crebricostatus I.Mich., P. hokodzense I. Mich., P. sp. sp. Наиболее распространенными в верхней подзоне являются: Acanthohoplites nolani nolani Seun., A. nolani crassa Sinz., A. nolani nodosa Eg., A. nolani planulata Eg., A. nolani exiquecostata Eg., A. trautscholdi Sim., Bac., Sor., A. uhligi Anth., A. subangulatus Sinz.

Рассматриваемые подзоны прослеживаются в некоторых разрезах Северного Кавказа, Абхазии и Дзирульского массива. Для примера приведем описание разреза окрестностей с. Гореша (Западная Грузия), составленного нами в ущелье р. Квадаура (Дзирульский массив).

Средний апт, зона Colombiceras tobleri - Protacanthoplites abichi

1. Серые среднеслоистые глауконитовые мергели, содержащие Protacanthoplites cf. abichi Anth., P. sp. ind., Eodouvilleiceras sp. ind., Pseudocrioceras sp. ind., Mesohibolites moderatus Schw. ..... 2,3 м

Верхний апт, зона Acanthohoplites nolani,
Подзона Diadochoceras nodosocostatum

2. Серые среднеслоистне мергели с Acanthohoplites prodromus Tovb., A. cf. aschiltaensis Anth., A. aff. evolutus Sinz., Diadochoceras cf. nodosocostatum d'Orb. ..... 2,4 м

Подзона Acanthohoplites uhligi

3. Чередование тонко- и среднеслоистых, белесовато-серых известняков и песчанистых мергелей, содержащих Acanthohoplites nolani nolani Seun., A. nolani crassa Sinz., A. aff. uhligi Anth., Eodouvilleiceras cf. clansayense Jac., Neohibolites strombecki Mull. ..... 5,5 м

Зона Hypacanthoplites jacobi

4. Серые неяснослоистые песчанистые мергели, содержащие в нижней части: Hypacanthoplites nolaniformis Glasun., H. ex gr. sarasini Coll., Phyllopachyceras cf. baborense Coq., Aucellina caucasica Buch, A. aptiensis d'Orb., A. anthulai Pavl., Plicatula iflata Sow., а в верхней - Inoceramus saratoviensis Glasun., Aucellina caucasica Buch, A. aptiensis d'Orb., A. anthulai Pavl., Plicatula inflata Sow ..... 13,5 м

Зона nolani Кавказа по своему объему, скорее всего, соответствует двум зонам Туркмении - Prodromus и nolani (Решения..., 1977; Товбина, 1982, 1983;

Товбина и др., 1985). Причем, подзона nodosocostatum, по сходному комплексу аммонитов, коррелируется с зоной prodromus, а подзона uhligi - с зоной nolani. Рассматриваемая зона Кавказа сопоставляется с подзоной Nolaniceras nolani схемы расчленения Англии (Casey, 1961c) и с одноименной зоной Северной Германии (Kemper, 1973,1976). Она, скорее всего, соответствует также нижней части зоны nodosocostatum Юго-Восточной Франции (Colloque. . ., 1965).

На границе между зонами nolani и jacobi происходит сильное сокращение видового состава рода Acanthohoplites, на смену приходят представители рода Hypacanthoplites. Исчезают роды: Diadochoceras, Paracanthohoplites и Paradiadochoceras. Зона jacobi, фактически, ограничивается стратиграфическим распространением Hypacanthoplites (табл. 3, 4). Верхняя граница рассматриваемой зоны проводится по исчезновению Acanthohoplitoidea, родов Eodouvilleiceras, Neoastieria и Pseudosilesites и по появлению Leymeriellidae и Douvilleiceras.

Зона jacobi Кавказа, по содержанию общих видов Hypacanthoplites, сопоставляется с одноименной зоной Туркмении (Решения..., 1977; Товбина, 1982, 1983; Товбина и др.,1985) и Северной Германии (Kemper, 1973, 1976). Она, скорее всего, соответствует двум подзонам- Hypacanthoplites anglicus и Hypacanthoplites rubricosus схемы расчленения Южной Англии (Casey, 1961c). Рассматриваемая зона, очевидно, коррелируется также с верхней частью зоны Diadochoceras nodosocostatum Юго-Восточной Франции (Colloque…, 1965).

Характеристика аптских отложений Кавказа. Отложения апта, как и другие ярусы нижнего мела, в виде узкой полосы окаймляют Большой Кавказский хребет почти со всех сторон. Они развиты также в северо-западной части Закавказского межгорья и на Малом Кавказе. По всей рассматриваемой территории аптский ярус представлен гетерогенными фациями и принимает участие в строении разных тектонических зон. На Северном Кавказе образования апта обнажаются в пределах Краевой подвижной зоны Предкавказской плиты - в Западно-Кубанской и Терско-Каспийской передовых прогибах и разделяющего их Северо-Кавказского краевого массива. Причем, в северо-восточной части Северного Кавказа (Дагестан) они принимают участие в строении различных складок, в центральной его части падают моноклинально на север, а на северо-западном и юго-восточном окончаниях переходят на Южный склон Большого Кавказа. В пределах Грузии они принимают участие в строении Гагрско-Джавской и Местийско-Тианетской зон. На Грузинской глыбе аптские отложения развиты, в основном, в Абхазии, в Окрибе, на южном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали и на южной и восточной периферии Дзирульского массива. На Малом Кавказе они распространены в Севано-Акеринской зоне, однако наиболее хорошо представлены в Кафанском районе.

На Северном Кавказе аптский ярус преимущественно представлен алевролитами, глинами и песчаниками, заключающие конкреции сидерита и плотного карбонатного песчаника разных диаметров (от нескольких см до 3-4 м). На Южном склоне Большого Кавказа в строении апта принимают участие в

основном флишевые образования. В Шовско-Пасанаурской подзоне апт представлен свитой Дгнали (глинистые сланцы, аргиллиты, мергели и песчаники). В Тианетском и Жинвальском районах, а также на Гомборском хребте аптскому ярусу, очевидно, соответствует свита Тетрахеви (глины, аргиллиты, песчаники, известняки и мергели). На юго-восточном окончании Большого Кавказа (в пределах Азербайджана) аптские отложения характеризуются фациальным однообразием и представлены в основном глинами с редкими прослоями песчаников и известняков. На Грузинской глыбе и в Гагрско-Джавской зоне в строении разрезов апта принимают участие, в основном, известняки и мергели. Выше по разрезу наблюдается повышение содержания терригенного материала. На Малом Кавказе отложения апта представлены известняками, мергелями, глинами, песчаниками, туфопесчаниками, туфобрекчиями, туфоконгломератами.

Наиболее полные и хорошо охарактеризованные аммонитами разрезы апта прослеживаются на северо-восточной и центральной частях Северного Кавказа и на Грузинской глыбе. Общая мощность аптских отложений Кавказа колеблется в очень широких пределах - от единичных до нескольких сотен метров.

Прежде чем приступить к подъярусной характеристике аптских отложении Кавказа, вкратце остановимся на вопросе о взаимоотношении рассматриваемого яруса с подстилающими образованиями. Что же касается покрывающих пород апта, то о них речь пойдет при характеристике верхнеаптских отложений.

В восточной части Северного Кавказа (Центральный Дагестан) аптские породы в основном согласно налегают на глинисто-песчанистые образования верхнего баррема. Эти последние почти не содержат аммонитов, но хорошо охарактеризованы двустворками и брахиоподами. Лишь в окрестностях с. Цудахар в глинистых песчаниках верхнего баррема М.В. Какабадзе (1981) были найдены характерные для колхидитовых слоев аммониты: Imerites cf. sparcicostatus Rouch. и Paraimerites cf. densecostatus Renng. Стратиграфически выше согласно следуют серые песчаники нижнего апта, содержащие Matheronites ridzewskyi Kar., M. sp, ind., Acrioceras cf. furcatum d'Orb. В северо-западной части Дагестана, в окрестностях г. Ботлиха на алевролитах и песчаниках, соответствующих, скорее всего, верхнему баррему, несоглано налегают среднеаптские глинистые песчаники и глины. В основании прослеживается пласт брекчия-конгломерата (0,5 м) с включениями желваков фосфоритов (т.н. "сгруженный горизонт") и охарактеризованный смешанной фауной всех четырех зон нижнего апта. Средний апт, скорее всего, здесь начинается с зоны melchioris - abichi.Такая же картина наблюдается и западнее г. Ботлиха, в Ингушетии, в разрезах р. Камбилеевка и его правого притока р. Бардабос. По данным М.В. Какабадзе и И.В. Кванталиани (1991) в упомянутых разрезах средний апт несогласно залегает на барреме. В основании среднего апта также развит "сгруженный горизонт" (0,7-1,0 м), в котором, в отличие от разреза г. Ботлиха, кроме раннеаптских аммонитов, встречаются и позднебарремские виды.

В центральной части Северного Кавказа, в междуречье рр. Гизельдон и Ардон, по данным В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1966), а также нашим наблюдениям, баррем постепенным переходом связывается с аптом, а западнее разные возрастные горизонты апта несогласно налегают на барреме и на более древние образования, вплоть до пестроцветной свиты верхней юры (р. Шедок). В основании апта прослеживаются базальные образования - брекчия-конгломератовый слой, содержащий желваки фосфоритов и переотложенную фауну нескольких зон нижнего апта, а также верхнего баррема. По р. Урух апт начинается желтовато-серым конгломератом, переходящим выше в песчанистые известняки (0,4 м) с Matheronites ridzewskyi Kar., Euphylloceras aptiense Sayn, Phyllopachyceras prendeli Kar., Deshayesites deshayesi Papp, Protetragonites crebrisulcatus Uhl. и др. Выше следуют песчанистые глины и алевролиты зоны deshayesi. В окрестностях г. Нальчика, в русле р. Белой Речки, на неровной поверхности барремских песчаников залегает пласт конгломерата, переходящий выше в песчанистые алевролиты, в которых содержатся фосфоритизированные ядра аммонитов верхнего баррема (колхидитовых слоев) и нижнего апта (зона Matheronites ridzewskyi-Turkmeniceras turkmenicum): M. ridzewskyi Kar., M. trispinosus Koen., M. brevispinus Koen., Colchidites ex gr. colchicus Djan., Paraimerites cf. gumbriensis Rouch., Heteroceras cf. elegans Rouch., H. ex gr. astieri d'Orb., Argvethites lashensis Rouch., A. cf. raricostatus Kakab., A. sp. Стратиграфически выше следуют темно-серые глины с Deshayesites ex gr. weissi Neum. et Uhl.

На северном склоне Северо-Западного Кавказа нижний апт согласно налегает на верхний баррем. В разрезе р. Пшеха, по данным К.В. Какабадзе (1981) и нашим наблюдениям, за фаунистически хорошо охарактеризованными слоями с Colchidites стратиграфически выше согласно следуют отложения, содержащие матеронитесы, а еще выше по разрезу появляются первые деезиты.

На западном окончании Большого Кавказа, в Сочинском районе, в ущелье р. Агура, по данным В.П. Ренгартена (1927б), М.С. Эристави (1963) и других исследователей, на барремские известняки трансгрессивно залегают клансейские отложения. По нашим наблюдениям (Кванталиани, Квернадзе, Шарикадзе, 1982), в ядре и на крыльях Ахунской антиклинали, у подножья Орлиной скалы, в русле р. Агуры, на размытой поверхности барремских известняков несогласно залегает брекчия-конгломератовый слой красноватого цвета (2м), состоящий из хорошо окатанных галек плотных известняков. Как показал анализ стратиграфо-палеонтологических наблюдений, в данном разрезе трансгрессивно залегает на барремские отложения не клансей, а нижний альб с переотложенной аптской фауной. Выше по разрезу следуют песчанистые мергели нижнего альба.

В Западной Абхазии, в южной части распространения субплатформенных фаций (р. Баклановка, сс. Хопи, Отхара, Хашупсе, Ачмарда) нижний апт с признаками размыва залегает на барремские известняки. На южном крыле Ахштырской антиклинали (с. Багнаргэс), в результате предальбского размыва, из разреза выпадает весь аптский ярус (Кванталиани, 1968б). В Центральной

Абхазии, на перифериях Келасурского массива, в разрезах по рр. Гумиста, Келасури, Джампал, Кодори, с. Дерекеи) апт представлен слоем брекчия-конгломератового известняка (0,8-3 м). Нижняя граница этого слоя с барремом неотчетливая, а верхняя - резкая, волнистая. По данным В.В. Друщица и др.(1959, 1962), А.В. Квернадзе (1972) и нашим наблюдениям, в брекчия-конгломератовом слое, совместно с барремскими, содержатся и аптские аммониты. В остальных разрезах Абхазии, расположенных восточнее Келасурского массива (кроме разрезов по рр. Улыс, Моква и Гализга), нижний апт с признаками размыва, с брекчия-конгломератом в основании несогласно залегает на верхний баррем.

В подавляющем большинстве разрезах Мегрелии, Окрибы и Рачинско-Лечхумской синклинали между аптом и барремом наблюдается постепенный переход. На северном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали, между сс. Тола и Цеси, по данным И.В. Кванталиани и Н.Н. Квахадзе (1971), разрезы апта неполные. В этой полосе сеноман трансгрессивно залегает (с запада на восток) сначала на альбские, затем на верхнеаптские (р. Рицеули) и, наконец, на барремские отложения (с. Квацхути).

Аптские отложения в виде узкой полосы тянутся вдоль южной и восточной периферий Дзирульского массива. На южном сегменте они принимают участие в строении Гореша-Харагоульской синклинали, Чхерской антиклинали и Молитской синклинали (с запада на восток), а на восточной периферии образуют моноклиналь с падением слоев на юго-восток. Стратиграфия этих отложений изучалась П.Д. Гамкрелидзе (1949), М.С. Эристави (1952, 1960, 1964), Э.В. Котетишвили (1961, 1970, 1986), Г.П. Лобжанидзе (1964, 1972), И.В. Кванталиани (1970, 1971а), М.В. Какабадзе (1971,1981), М.З. Шарикадзе (1974а,1975; Sharikadze, 1990) и другими исследователями. Многие из них в Гореша-Харагоульской и Молитской синклиналях описывали непрерывные разрезы барремских и аптских отложений. Лишь на восточной периферии Дзирульского массива Г.П. Лобжанидзе было установлено наличие конденсированного брекчия-конгломератового слоя в основании нижнего апта, содержащего смешанную фауну двух нижних зон нижнего апта - weissi - albrechtiaustriae и deshayesi. Это было подтверждено и последующими исследователями.

Нами было установлено (Шарикадзе, 1974а, 1975; Sharikadze, 1990), что во всех известных разрезах южной и восточной периферий Дзирульского массива между барремом и аптом наблюдается стратиграфическое несогласие разного масштаба.

В Гореша-Харагоульской синклинали нижний апт несогласно, местами с признаками размыва налегает на колхидитовых слоях. В подошве прослеживается слой зеленовато-серых, песчанисто-глауконитовых глинистых мергелей (0,2-0,7 м), которые наряду с белемнитами, двустворчатыми и гастроподами, содержат слабоокатанные ядра Colchidites cf. multicostatus Kakab., C. cf. shaoriensis Djan., C. cf. veleurensis Kakab., C. cf. securiformis Sim., Bac., Sorok. и

обломки раковин Turkmeniceras sp. ind. Следует заметить, что ядра гастропод, двустворчатых и аммонитов представлены выветренными серовато-желтыми песчанистыми мергелями, которые по цвету и литологическому составу резко отличаются от вмещающих пород. Стратиграфически выше 0,4-0,7 м по разрезу появляются первые деезиты и прохелоницерасы: D. weissi Neum. et Uhl., D. cf. planus Casey, Procheloniceras albrechtiaustriae Hoh., P. pachystephanum Uhl., P. marcomannicum Uhl. и др. Стратиграфически еще выше следуют зоны deshayesi и furcata.

В пределах Чхерской антиклинали и в Молитской синклинали верхнебарремские отложения, скорее всего, размыты. Здесь на известняках нижнего баррема несогласно, с признаками размыва и с брекчия-конгломератом в основании залегают разные возрастные горизонты апта начиная от нижнего, до верхнего включительно. В частности установлено, что в окрестностях сс. Небодзири и Молити разрез апта начинается с зоны Deshayesites deshayesi, представленной песчанистыми известняками, содержащими в нижней части Cheloniceras cf. cornuelianum cornuelianum d'Orb. и Deshayesites ex gr. deshayesi Leym. В окрестностях сс. Вахани, Марелиси и по р. Квебисгеле из разреза выпадают нижний и средний апт. В этих разрезах на неровной поверхности нижнебарремских органогенных известняков залегают песчанистые глауконитовые мергели верхнего апта (зона Acanthohoplites nolani), содержащие в нижней части Acanthohoplites cf. trautscholdi Sim., Bac., Sor., A. ex gr. nolani Seun., A. sp. ind.

На восточной периферии Дзирульского массива, в разрезах сс. Ципа, Чумателети, Биджниси, Цивцкаро, Цхетиджвари, в кровле барремских известняков прослеживаются массивные брекчиевые известняки 2,5-3 м мощности, содержащие толстые раковины Amphidonta. На них налегает пласт брекчия-конгломерата (0,2-0,3 м) с глауконитово-песчанистым цементом, который непосредственно подстилает нижнеаптские образования и обильно содержит аммониты, двустворчатые, белемниты, гастроподы. В разрезе с. Ципа в этом слое нами были обнаружены: Imerites favrei Rouch., Colchidites multicostatus Kakab., C. sp. ind., Barremites strettostoma Uhl., Deshayesites planus Casey, D. cf. weissi Neum. et Uhl., D. cf. deshayesi Leym., Procheloniceras albrechtiaustriae Hoh., P. pachystephanum Uhl., Cheloniceras seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum pygmaea Niksch., Pseudohaploceras matheroni d'Orb., Pseudocrioceras waageni Anth. и др. По данным Г.П. Лобжанидзе (1964), Э.В. Котетишвили (1970) и М.В. Какабадзе (устное сообщение), брекчия-конгломератовый слой разреза с. Цхетиджвари содержит: Procheloniceras albrechtiaustriae Hoh., Cheloniceras cornuelianum pygmaea Niksch., Deshayesites deshayesi Leym., D. dechyi Papp, D. ex gr. weissi Neum. et Uhl., Ptychoceras meyrati Oost., Colchidites sp. ind. и др. В нижней части вышележащих песчанистых мергелей и известняков Э.В. Котетишвили (1970) были обнаружены аммониты, характерные для зоны deshayesi (D. deshayesi Leym., D. dechyi Papp, Ch. cornuelianum cornuelianum

d'Orb. Ch. seminodosum Sinz. и др.). На основании приведенных данных можно заключить, что на восточной периферии Дзирульского массива разрез апта начинается с зоны deshayesi. Позднебарремские аммониты, также как и аммониты, характерные для зон weissi- albrechtiaustriae и ?turkmenicum в подстилающем слое брекчия-конгломерата, скорее всего, находятся во вторичном залегании. Нижележащие брекчиевые известняки, очевидно, относятся к верхам нижнего баррема, или низам верхнего баррема.

Таким образом, во всех изученных разрезах Дзирульского массива апт несогласно залегает на барреме. Выпадение из разрезов ряда возрастных горизонтов баррема и апта и, соответственно, уменьшение мощностей этих ярусов, скорее всего, связано с колебательными тектоническими движениями, которые в данном районе наиболее сильно выявились вблизи сводовой части Чхерской антиклинали, а в меньшей степени - в Гореша-Харагоульской синклинали. Следует заметить, что подобная картина наблюдается в других районах Западной Грузии (Абхазия) и Северного Кавказа, что говорит о широкомасштабном характере баррем-аптского несогласия.

На юго-восточном окончании Большого Кавказа (в пределах Азербайджана), в бассейне реки Тагирджалчай и на горе Шахдаг отложения апта отсутствуют в результате позднемеловой трансгрессии. Они принимают участие в разрезах нижнего мела начиная с бассейна р. Велвеличай и далее на юго-восток, вплоть до Каспийского моря. Рассматриваемые отложения согласно залегают на глинистые породы баррема и также согласно перекрываются такими же породами альба.

На Малом Кавказе аптские породы согласно налегают на известняки верхнего баррема. Лишь в разрезе с. Керджаланлы они с известковым конгломератом в основании несогласно налегают на барреме.

Нижний апт. В Южном Дагестане (рр. Цмурчай, Ханагчай, Уллучай) нижний апт представлен, в основном, серыми глинистыми песчаниками, песчанистыми глинами и алевролитами, общая мощность которых увеличивается с ЮВ на СЗ от 10 до 30 м. В упомянутых разрезах фаунистически хорошо фиксируются почти все четыре зоны нижнего апта. Нами устанавливается, что в разрезах по рр. Цмурчай и Ханагчай зона weissi - albrechtiaustriae с признаками размыва несогласно залегает на подстилающую зону ridzewskyi-turkmenicum. Небольшой мощностью (0,5-3 м) характеризуется зона furcata, которая также несогласно налегает на зону deshayesi (Ханагчай, Уллучай) или на зону weissi - albrechtiaustriae (Цмурчай). В основании прослеживается маломощный слой (0,3-0,5 м) брекчия-конгломерата, содержащий включения желваков фосфоритов и окатанные ядра аммонитов как нижележащих зон, так и самой зоны furcata ("сгруженный горизонт"). Ниже приводится описание разреза нижнего апта, составленного нами в долине р. Цмурчай, в 3 км севернее от г. Касумкент.

K_1br_2 1. Серые глинистые песчаники и песчанистые глины с прослойками карбонатных песчаников, содержащих, по данным Т.А. Мордвилко (1962) Acrioceras furcatum d'Orb., Neohibolites cf. ewaldi Stromb .. 35 м

$K_1a_1^1$ 2. Серые глинистые песчаники и песчанистые глины с прослойками карбонатных песчаников, содержащие в верхней части Matheronites cf. ridzewskyi Kar., Turkmeniceras aff. turkmenicum Tovb., Pseudohaploceras sp. ind. ..... 5 м

$K_1a_1^2$ 3. На неровной поверхности нижележащей пачки залегают серые рыхлые алевролиты с включениями зерен фосфоритов и песчаников. Здесь были встречены: Deshayesites ex gr. planus Casey, D. sp. ind., Pseudocrioceras cf. waageni Anth., а также слабоокатанные ядра Matheronites cf. ridzewskyi Kar., Acrioceras furcatum d'Orb. ..... 0,5 м

$K_1a_1^3$ 4. Серые неяснослоистые глины с Deshayesites sp. ..... 1,3 м

$K_1a_1^4$ 5. На неровной поверхности пачки 4 несогласно налегает брекчия-конгломератовый слой, содержащий желваки фосфоритов и окатанные ядра аммонитов: Deshayesites deshayesi Leym., D. dechyi Papp, D. planus Casey, D. formosus Bogd., Kvant., Scharik., D. cf. involutus Spath, Dufrenoyia furcata Sow., Cheloniceras cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. reductum Scharik., sp. nov., Aconeceras haugi Sarasin, Pseudosaynella josaensis Sornay et Marin, Pseudohaploceras matheroni caucasica Lupp., P. cf. douvillei Fall., Tonohamites aequicingulatus Koen., T. decurrens Spath. ..... 0,3 м

6. Серые песчанистые мергели с Dufrenoyia furcata Sow., D. cf. dufrenoyi d'Orb., D. cf. mackesoni Casey, D. sp. ind., Cheloniceras cornuelianum cornuelianum d'Orb., Tetragonites cf. depereti Kil. ..... 0,8 м

7. Серые алевролиты с Cheloniceras cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. aff. cornuelianum d'Orb., Ch. seminodosum uralica Niksch. ..... 2 м

$K_1a_2^1$ 8. Серые алевролиты с Colombiceras crassicostatum d'Orb., Epicheloniceras martini orientalis Jac., E. sp. juv..... 2 м

В Центральном Дагестане (сс. Акуша, Цудахар, Муги, Мекеги, Аялакаб, Леваши, Хаджалмахи, Нижние Чугли, Мурада) нижний апт представлен глинистыми алевролитами, песчаниками, глинистыми песчаниками и глинами, общая мощность которых колеблется в пределах от 18 (Аялакаб) до 71 м (Акуша). В этих отложениях найдена очень богатая и разнообразная фауна, позволяющая почти во всех изученных разрезах провести зональное расчленение. Сверху они несогласно покрываются фосфоритовым ("сгруженным") горизонтом. По данным Т.А. Мордвилко (1962) и М.П. Кудрявцева (1960), в Дагестане, в более полных разрезах (сс. Акуша, Гергебиль и др.), нижний апт развит за счет слоев, подстилающих фосфоритовый горизонт со смешанной фауной. Верхняя граница нижнего апта М.П. Кудрявцевым, по фаунистическим данным, часто определяется тем же фосфоритовым горизонтом. Следующая

выше пачка черных глин и алевролитов В.П. Ренгартеном условно датируется ранним (бедуль), а М.П. Кудрявцевым и Т.А. Мордвилко - поздним (гаргас) аптом. Как показал анализ стратиграфо-палеонтологических наблюдений (Какабадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1978), сгруженный горизонт в Центральном Дагестане содержит разнообразную фауну как нижнего, так и среднего апта: части зоны deshayesi, целиком зоны furcata и нижней части зоны subnodosocostatum: Deshayesites dechyi Papp, D. deshayesi Leym, D. consobrinoides Sinz., Dufrenoyia furcata Sow., D. subfurcata Kas., Epicheloniceres martini orientalis Jac., E. martinioides Casey, E. cf. tschernyschewi Sinz., Colombiceras subtobleri Kas., Gargasiceras gargasense d'Orb. и др. В разрезах окрестностей сс. Леваши, Хаджалмахи, Цудахар и Акуша непосредственно над сгруженным горизонтом, в глинистых алевролитах, нами впервые было обнаружено множество фрагментов Colombiceras cf. caucasicum Lupp., C. ex gr. crassicostatum d'Orb., C. sp., Epicheloniceras sp. ind. Следовательно, слои, залегающие непосредственно выше сгруженного горизонта, относятся к зоне subnodosocostatum среднего апта. Исходя из вышесказанного, можно заключить, что верхняя часть зоны deshayesi и следующая за ней зона furcata в упомянутых разрезах Центрального Дагестана отсутствуют вследствие их размыва, а их фауна находится во вторичном залегании в сгруженном горизонте. Средний апт в этом районе со стратиграфическим несогласием залегает на нижний апт.

В Северном Дагестане размыв подстилающих средний апт отложений нижнего апта шел еще глубже, затрагивая, очевидно, и верхнюю часть баррема. Так например, северо-западнее г. Ботлиха, по дороге, идущей в сторону с. Тандо, сгруженный горизнт залегает на барремские алевролиты и песчаники и содержит характерные комплексы аммонитов всех четырех зон нижнего апта: Matheronites ridzewskyi Kar., M. heberti Fall., M. brevispinus Koen., M. trispinosus Koen., Deshayesites weiesi Neum. et Uhl., D. planus Casey, Procheloniceres albrechtiaustriae Hoh., Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. kiliani Koen., Kutatissites rachathaensis Kakab., Dufrenoyia dufrenoyi d'Orb., D. cf. furcata Sow., D. cf. mackesoni Casey и др. Судя по данным В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1986), М.В. Какабадзе и И.В. Кванталиани (1991) такая же картина наблюдается в Чечено-Ингушетии, в разрезах по р. Чанты-Аргун, Камбилеевка и Бордабос. В подстилающем средний апт сгруженном горизонте, кроме раннеаптских аммонитов, встречаются и представители позднебарремских Colchidites, Heteroceres, Argvethites и Paraimerites. Это обстоятельство указывает на размыв отложений верхнего баррема и нижнего апта.

В центральной части Северного Кавказа нижний апт развит от р. Гизельдон до р. Большая Лаба. Восточнее р. Шедок они отсутствуют и вновь появляются в разрезах Западного Кавказа. По всей этой территории они размыты среднеаптской трансгрессией (Друщиц, Михайлова, 1966). Нижнеаптские отложения рассматриваемой части Северного Кавказа представлены, в основном, глинами, алевролитами и песчаниками. Их минимальная мощность наблюдается в разрезе

р. Урух (7 м), а максимальная - в окрестностях г. Кисловодска (около 110 м). Как было сказано выше, в этом районе (западнее р. Ардон) нижнеаптские отложения несогласно залегают на подстилающие породы готерива-баррема и верхней юры. Их разрезы неполные и в подавляющем большинстве случаев начинаются с зоны weissi – albrechtiaustriae или deshayesi. Характерные аммониты верхнего баррема и нижних зон нижнего апта иногда находятся во вторичном залегании в конгломератовом слое, подстилающем разные возрастные горизонты нижнего апта.

На северном склоне Северо-Западного Кавказа нижний апт представлен флишоидными отложениями мощной толщей (до 500 м) глинисто-песчанистых и алевролитовых пород. К этому подъярусу соответствуют верхи афипской свиты и целиком убинская свита (Егоян, 1965, 1969, 1977, 1986). Согласно схеме расчленения апта Северо-Западного Кавказа (Егоян, 1969, 1977), нижний апт подразделяется на две зоны: нижнюю weissi - albrechtiaustriae и верхнюю - deshayesi. Слои с Matheronites ridzewskyi и колхидитами, а также слои с Dufrenoyia furcata в качестве самостоятельных зон не выделяются, так как по мнению В.Л. Егояна, их стратиграфическое положение не совсем ясно. Первые из них включены условно в состав зоны weissi - albrechtiaustriae, а вторые - в зону deshayesi. В самых верхах афипской свиты, представленной песчаниками и конгломератами, встречаются: Prochelonicerasex gr. albrechtiaustriae, Eochelonicerasvulanensis Eg., колхидиты и первые деезиты. Убинская свита, представленная, в основном, песчаниками и аргиллитами (до 400-500 м), содержит: Deshayesites deshayesi Leym., D. dechyi Papp, D. sp. sp., Prochelonicerasalbrechtiaustriae Hoh., Cheloniceras cornuelianum cornuelianum d'Orb., Costidiscus striatisulcatus d'Orb. и др. С севера Северо-Западный Кавказ ограничивает Хадыженская зона, на восточном окончании которой, в долинах рр. Пшеха и Курджипса, нижняй апт представлен т.н. нижней подсвитой Самурской свиты, сложенной в основном песчано-алевритовыми глауконитовыми породами (до 150 м). В разрезах рр. Пшеха и Курджипса содержатся: Deshayesites cf. latilobatus Sinz., Prochelonicerasalbrechtiaustriae Hoh., Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Audouliceras renauxianum pschechaensis Eg., Matheronites ridzewskyi Kar., Mesohibolites beskidensis Uhl. В самых низах подсвиты встречаются и колхидиты (Егоян, 1977).

В Западной Абхазии, в полосе переходных фаций, в разрезах по рр. Псоу и Арква нижнеаптские отложения представлены песчанистыми и известковистыми мергелями общей мощностью 10-17 м. В полосе субплатформенных фаций (разрезы по рр. Бзыби, Баклановка, окрестностей сс. Ачмарда, Хашупсе, Отхара, Хопи, г. Гагра) разрезы нижнего апта сложены мелководными карбонатными отложениями, в основном тонко- и среднеслоистыми известняками и известковистыми мергелями. Наименьшая их мощность (1,5-2,3 м) наблюдается в разрезах с. Ачмарда и по р. Баклановка, наибольшая - по р. Хашупсе - 32 м. В разрезах Баклановка, Хопи, Отхара, Хашупсе, Ачмарда нижний апт с признаками размыва залегает на барремские известняки.

В разрезах по р. Хашупсе и в окрестностях г. Гагра хорошо выделяются фаунистически обоснованные две зоны - weissi - albrechtiaustriae и deshayesi. Зона furcata выделяется условно, по стратиграфическому положению. В разрезе левого притока р. Хашупсе, между отложениями, содержащими Colchidites и Prochelo-niceras, прослеживаются слои плотных пелитоморфных известняков и мергелей (6,5 м) без характерной фауны, которые скорее всего, соответствуют зоне turkmenicum. В зоне weissi – albrechtiaustriae, кроме видов-индексов, встречаются: Prochelonicerasпachystephanum Uhl., Pseudohaploceras ramosum Bogd., Costidiscus cf. striatisulcatus d'Orb. Зона deshayesi, кроме вида-индекса, содержит: Deshayesites dechyi Papp, Chelonicerasseminodosum seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Pseudohaploceras matheroni d'Orb., P. cf. douvillei Fall.

Как было отмечено выше, в пределах Келасурского поднятия апт представлен пластом массивного брекчиевого известняка. В нем содержится смешанная фауна барремского и аптского возраста: Colchidites sp., Biasaloceres subsequens Kar., Deshayesites dechyi Papp, Chelonicerasseminodosum seminodosum Sinz., Colombiceras sp., Euphylloceras velledae velledae Mich., Acanthohoplites aschiltaensis Anth., Paracanthohoplites subaschiltaensis Eg., Desmoceras falcistriatum Anth., Iberithyris longiformis Kvakh.

В восточном направлении мощность нижнеаптских отложений постепенно увеличивается и по р. Гализга достигает 29 м. В этой полосе нижний апт представлен, в основном, известняками и мергелистыми известняками. По р. Гализга фаунистически хорошо устанавливается зона deshayesi, включающая D. aff. deshayesi Leym., Pseudohaploceras douvillei Fall., Chelonicerascf. cornuelianum cornuelianum d'Orb. (12 м).

Восточнее р. Гализга мощность нижнего апта вновь уменьшается и в разрезах Восточной Абхазии варьирует в пределах 3-14 м. Здесь рассматриваемый подъярус представлен пелитоморфными известняками и мергелистыми известняками, в которых очень редко встречаются аммониты: Prochelonicerasalbrechtiaustriae albrechtiaustriae Hoh., Chelonicerasseminodosum seminodosum Sinz., Deshayesites sp. ind., Pseudocrioceras sp. ind. Вопрос о зональном расчленении нижнего апта Восточной Абхазии пока остается открытым (Квернадзе, 1972).

Фаунистически хорошо охарактеризованные разрезы нижнего апта Грузии известны в Окрибе, на южном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали и Дзирульском массиве. В окрестностях с. Годогани нижний апт представлен неяснослоистыми известняками серого цвета (2,5 м), содержащими Deshayesites deshayesi Leym., Chelonicerasseminodosum seminodosum Sinz., Pseudocrioceres kutatissiensis Rouch., P. dichotomum Rouch. Они несогласно, с брекчия-конгломератовым слоем в основании (0,25м) налегают на верхнебарремские известняки с Colchidites. В рассматриваемом разрезе известняки нижнего апта, со своей стороны, несогласно перекрываются песчанисто-глауконитовыми мергелями зоны tobleri - abichi. В расположенных севернее разрезах (сс. Гумбри, Дзедзилети, Горди, р. Семи) нижний апт представлен маломощными (2-3 м)

глауконитовыми глинистыми известняками, на которых несогласно налегают разные возрастные горизонты среднего и верхнего апта (Девдариани и др., 1975).

На южном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали, в разрезах сс. Твиши, Никорцминда, Бетлеви, на крыльях Лебечинской синклинали, в ущелье р. Ладжанури, в Шкмерской синклинали (с. Шкмери) нижний апт согласно залегает на зону Colchidites securiformis и представлен, в основном, тонко- и среднеслоистыми известняками, мергелистыми известняками и песчанистыми мергелями общей мощностью 14-24 м. Здесь выделяются почти все зоны нижнего апта. Наиболее полными и фаунистически охарактеризованными являются разрезы окрестностей сс. Бетлеви и Твиши. Первый из них интересен и тем, что в нем впервые в этом регионе фаунистически хорошо фиксируется зона furcata. Разрез в окрестностях с. Бетлеви составлен в ущельях р. Велеура и ее правого притока.

$K_1br_2^5$ 1. Серовато-белесоватые, неясно слоистые известковистые мергели, содержащие Colchidites cf. securiformis Sim., Bac., Sor., C. cf. shaoriensis Djan., C. cf. ratshensis Rouch., Heteroceras cf. elegans Rouch. и др. ..... 1 м

$K_1a_1^{1+2}$ 2. Чередование серовато-белых толстослоистых пелитоморфных плотных известняков и среднеслоистых мергелистых известняков. Выше от подошвы на 0,3 м обнаружен Prochelonicerasцf. albrechtiaustriae Hoh., а выше на 1,5 м - Costidiscus cf. striatisulcatus d'Orb., Prochelonicerasцsp. ind., Aconeceras sp. ind ..... 3 м

Перерыв в обнажении ..... 1,5 м

$K_1a_1^3$3. Сероватые массивные песчанистые мергели, содержащие в верхней части Chelonicerasцcf. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Deshayesites cf. dechyi Papp, D. aff. dechyi Papp, Costidisus cf. striatisulcatus d'Orb., Aconeceras sp. ind ..... 2,5 м

4. Чередование тонкослоистых желтовато-серых песчанисто-известковистых мергелей и толстослоистых песчанистых мергелей. В нижней части встречены: Deshayesites deshayesi Leym., D. cf. dechyi Papp, Pseudohaploceras douvillei Fall., P. matheroni caucasica Lupp., Costidiscus striatisulcatus d'Orb., C. cf. microcostatus Sim., Bac., Sor., а в верхней - Cheloniceras cf. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Opis rionensis Rouch ..... 4,5 м

$K_1a_1^4$5. Чередование серовато-белых пелитоморфных толстослоистых известняков и тонкослоистых серых песчанистых мергелей. В нижней части встречены: Dufrenoyia dufrenoyi d'Orb., Cheloniceras cf. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. cf. seminodosum naltschikensis Niksch., Ptychoceres sp. ind. Выше от подошвы на 1,5 м содержатся: Dufrenoyia subfurcata Kas., D. cf. furcata Sow., Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum cornuelianum

d'Orb., Tonohamites cf. aequicingulatus Koen., Toxoceratoides royerianus d'Orb., Pseudocheloniceras sp., Pseudohaploceras sp., Aconeceras sp. ind ..... 2,5 м

$K_1a_2^1$ 6. Сероватые, хрупкие, пелитоморфные известняки и мергелистые известняки. На 2 м выше от подошвы встречены: Epicheloniceras martini orientalis Jac., Colombiceras cf. crassicostatum d'Orb., C. cf. subpeltoceroides Sinz., Euphylloceres cf. aptiense Sayn. ..... 3,5 м

В разрезе с. Твиши между фаунистически охарактеризованными зонами securiformis и weissi-albrechtiaustriae прослеживаются плотные темно-серые среднеслоистые известняки (около 10 м), содержащие Pseudocrioceras sp., Acrioceras furcatum d'Orb. Этот стратиграфический интервал разреза соответствует, по всей вероятности, зоне turkmenicum. В этом же разрезе зона furcata отсутствует. На размытой поверхности известняков зоны deshayesi несогласно налегают мергелистые известняки среднего апта.

В западной части северного крыла Рачинско-Лечхумской синклинали, в ущельях рр. Акисцкали, Чорджосцкали и Гвиарасгеле нижний апт представлен маломощными (5-7 м) тонкослоистыми известняками и мергелями, согласно залегающими на верхнебарремские известняки. По р. Рицеули разрез нижнего апта сложен средне- и толстослоистыми известняками (7 м), содержащими в средней и верхней частях Cheloniceras cf. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Deshayesites ex gr. deshaysi Leym., Aconeceras sp. ind., Neohibolites ewaldi Stromb. Выше они трансгрессивно перекрываются глауконитовыми песчаниками и мергелями сеномана. Здесь разрез апта заканчивается, по всей вероятности, зоной deshayesi. Восточнее рассмотренного разреза отложения апта размыты сеноманской трансгрессией (Кванталиани, Квахадзе, 1971).

На Дзирульском массиве, в пределах Гореша-Харагоульской синклинали, нижний апт представлен, в основном, песчанистыми мергелями и известняками, мощность которых изменяется в пределах 12,5-21,5 м. Содержание песчанистого материала увеличивается вверх по разрезу. В окрестностях сс. Хорити, Учамети, Лаше и ущелья р. Лашисгеле в основании зоны furcata прослеживается маломощный слой брекчиевого известняка (0,3 м), содержащий смешанную фауну этой и нижележащей зоны deshayesi (Шарикадзе, 1975, 1982). По-видимому, на таком же стратиграфическом уровне находится в разрезах сс. Мсхлити и Небодзири слой брекчия-конгломерата (0,1-0,2 м), который содержит окатанные ядра Cheloniceras sp. ind., Deshayesites sp. ind.

В Молитской синклинали и на юго-восточной периферии массива мощность и фации нижнего апта претерпевают значительные изменения. Здесь они с брекчия-конгломератом в основании несогласно залегают на известняки ургонской фации нижнего баррема. В полосе Ципа-Сурами они представлены песчанистыми известняками. В западном направлении постепенно повышается содержание песчанистого материала в разрезах. В этом же направлении

уменьшается их мощность от 26 м до 9 м. Между сс. Деиси и Молити они, скорее всего, размыты (Шарикадзе, 1974а, 1975).

На восточной периферии массива нижний апт представлен тонко- и среднеслоистыми известняками мощностью 30-40 м (Лобжанидзе,1964, 1972). Эти отложения очень бедны фауной и содержат лишь обломки представителей Pseudocrioceres и Cheloniceres.

В нижнем апте Дзирульского массива фаунистически фиксируются все четыре зоны. Слои, соответствующие зоне turkmenicum, характеризуются Turkmeniceras sp. ind., Pseudocrioceras kornebaense Kakab., P. anthulai Rouch., P. steinmanni Bac., Sor. В зоне weissi- albrechtiaustriae, кроме видов-индексов, встречаются: Prochelonicerаs pachystephanum Uhl., P. marcomannicum Uhl., P. dechauxi Kil., Deshayesites planus Casey, а также представители родов Cheloniceras и Megatyloceras. Зона deshayesi, кроме вида-индекса, содержит: Deshayesites involutus hythensis Casey, D. cf. vectensis Speth, Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum cornuelianum d'Orb., представителей Megatyloceras и Costidiscus. Зона furcata устанавливается в окрестностях сс. Хорити, Гверки, Учамети, в ущелях рр. Лашисгеле и Корнеба (Шарикадзе, 1975, 1982). Здесь встречается следующий комплекс аммонитов: Dufrenoyia praedufrenoyi Casey, D. furcata Sow., D. cf. formosa Casey, D. cf. subfurcata Kas., Cheloniceras disparile Casey, Ch. meyendorffi d'Orb., Ch. cornuelianum cornuelianum d'Orb. и др.

На юго-восточном окончании Большого Кавказа нижнему апту соответствует пачка зеленовато-серых глин и нижняя часть свиты пестроцветных глин (Халилов, 1965). Разрезы нижнего апта литологически представлены известковистыми глинами, глинами и известковистыми песчаниками, мощность которых колеблется от 40-50 м до 110-150 м.

На Малом Кавказе нижний апт известен в пределах Кафанского антиклинория, Гочасского, Хузабиртского и Агджакендского синклинориев. В Кафанском антиклинарии нижний апт развит в окрестностях сс. Агарек, Егвард, Саралы Хаштаб, Кахнут и Давид-Бек. Разрезы в основном сложены глинами, мергелями, песчаниками, известняками и туфопесчаниками, общая мощность которых колеблется от 80-100 до 280 м. В Гочасском синклинории нижний апт представлен вулканогенными породами - туфопесчаниками, туфогравелитами, туфобрекчиями, среди которых чередуются прослои известняков и глинистых песчаников (около 250 м). В Хузабиртском синклинории в разрезах нижнего апта превалируют туфопесчаники, песчаники и известняки (15 м), а в Агджакендском синклинории - глины и песчаники (40-50 м). В данном регионе разрезы нижнего апта охарактеризованы следующими аммонитами: Deshayesites weissi Neum. et Uhl., D. dechyi Papp, Prochelonicerаs albrechtiaustriae Hoh., Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cf. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Pseudohaploceras matheroni d'Orb., Pseudocrioceras cf. waageni Anth., Costidiscus microcostatus Sim., Bac., Sor., C. recticostatus d'Orb. и др. (Ренгартен, 1959; Халилов, 1959; Акопян,1970; Халилов, Алиев, 1972б).

Средний апт. На северо-восточной части Северного Кавказа средний апт представлен алевролитами, песчанистыми и глинистыми алевролитами, песчаниками, глинами, глинистыми песчаниками и песчанистыми глинами, в которых часто встречаются конкреции плотных известковистых песчаников. В разрезах Центрального Дагестана они образуют несколько горизонтов. В этих конкрециях заключена очень богатая и разнообразная фауна, позволяющая почти во всех изученных разрезах произвести зональное расчленение. В разрезах сс. Акуша, Муги и Хаджалмахи зона subnodosocostatum подразделяется на две подзоны. В Южном Дагестане средний апт согласно налегает на породы нижнего апта. Мощность среднеаптских отложений постепенно увеличивается в северо-западном направлении от 6,6 м (Касумкент) до 84 м (Маджалис). При этом мощность нижней зоны колеблется от 2 до 49 м, а верхней - от 4,6 до 35 м. В Центральном Дагестане породы среднего апта несогласно залегают на зону deshayesi с брекчия-конгломератовым слоем в основании. Их мощность постепенно уменьшается в северо-западном направлении от 144 м (Акуша) до 63 м (Мурада). Мощность нижней зоны соответственно колеблется от 30 до 97 м, а верхней - от 15 до 47 м. Ниже приведем описание разреза среднего апта, составленного нами в окрестностях с. Акуша, на склонах ущелья р. Акушанка.

$K_1a_1^3$ 1. Серые песчанистые глины. В кровле прослеживаются прослои известковистых песчаников и алевролитов. В верхней части пачки встречены: Deshayesites deshayesi Leym., D. dechyi Papp, D. formosus Bogd., Kvant., Scharik., D. cf. michailovae Bogd., Kvant., Scharik., Pseudohaploceras ramosum Bogd., Cheloniceras cornuelianum cornuelianum d'Orb ..... 10,5 м

$K_1a_2^1$ 2. Брекчия-конгломерат с Deshayesites consobrinoides Sinz., D. dechyi Papp, D. deshayesi Leym., D. lavaschensis Kas., Dufrenoyia furcata Sow., D. subfurcata Kas., Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Epicheloniceras martini orientalis Jac., E. martinioides Casey, Colombiceras sp. ind., Pseudohaploceras ex gr. matheroni d'Orb., Salfeldiella guettardi Rasp. ..... 0,3 м

3. Темно-серые глины с Colombiceras ex gr. crassicostatum d'Orb., Epicheloniceras sp. ind. ..... 4 м

4. Чередование алевролитов и песчаников, содержащих в нижней части Epicheloniceras martini orientalis Jac. E. sp. ind. ..... 25 м

5. Серовато-желтоватые неплотные песчаники, в которых прослеживаются два уровня конкреций известковистых плотных песчаников. Выше от подошвы на 30 м встречены: Colombiceras subpeltoceroides Sinz., C. cf. sinzowi Kas., C. sp. ind., еще выше на 5 м - Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. intermedium Kas., E. sp. sp., Colombiceras caucasicum Lupp., C. subpeltoceroides Sinz., C. ex gr. crassicostatum d'Orb., C. sp. sp., Desmoceras falcistriatum Anth., Cicatrites abichi Anth ..... 45 м

6. Серовато-желтые тонко- и среднезернистые песчаники с тремя горизонтами конкреций известковистых плотных песчаников, прослеживающихся в 3, 7 и 19 м от подошвы. В нижней части пачки содержатся: Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. intermedium Kas., E. pusillum Sinz., E. gracile rugatum Casey, Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., C. tobleri discoidalis Sinz., C. sinzowi Kas., C. cf. treffryanus Karst., C. subpeltoceroides Sinz., Desmoceras akuschaense Anth., Zuercherella zuercheri Jac., Melchiorites melchioris Tietze, Sanmartinoceras clansayense Eg., Hamiticeras pilsbryi Ander., Ptychoceras puzosianum d'Orb., Pseudocrioceratites cf. pseudoelegans Eg., а в средней и верхней частях - Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. intermedium Kas., E. sellindgense sellindgense Casey, E. sellindgense audax Casey, E, buxtorfi Jac. et Tobl., E. cf. claudii Casey, Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., C. tobleri discoidalis Sinz., C. sinzowi Kas., C. subpeltoceroides Sinz., Sanmartinoceres clansayense Eg., Pseudocrioceratites rotundus Eg., Ptychoceras cf. renngarteni Eg., Tetragonites depressus Rasp., Euphylloceras paquieri Sayn, E. subalpinum subalpinum d'Orb., Salfeldiella guettardi Rasp. . . .. 23 м

$K_1a_2^2$ 7. Те же породы. В основании, в конкреционном горизонте, были встречены: Parahoplites melchioris Anth., Hamiticeres cf. pilsbryi Ander., Salfeldiella guttardi Rasp ..... 7 м

8. На размытой поверхности пачки 7 залегает брекчия-конгломератовый слой, содержащий Parahoplites cf. campischei Pict. et Ren., Protacanthoplites cf. abichi Anth., P. cf. quadratus Kas ..... 0,15 м

9. Темно-серые глины. Выше от подошвы на 0,4 и 17,5 м прослеживаются два горизонта конкреций, которые содержат: Parahoplites melchioris Anth., P. multicostatus Sinz., P. transitans Sinz., P. schmidti Jac. et Tobl., P. maximus Sinz., P. subcampischei Sinz., Sanmartinoceras clansayense Eg., Tetragonites depressus Rasp. ..... 25 м

10. Коричневатые плотные песчаники с конкрециями плотных карбонатных песчаников. В нижней части встречены: Parahoplites cf. campischei Pict. et Ren., Protacanthoplites abichi Anth., P. rectangularis Kas., а в верхней - Parahoplites melchioris Anth., P. campischei Pict. et Ren., Protacanthoplites quadratus Kas., Zuercherella zuercheri Jac. et Tobl., Acanthohoplites aschiltaensis Anth. ..... 15 м

$K_1a_3^1$ 11. На неровной размытой поверхности пачки 10 залегает желтовато-серый брекчия-конгломерат с Protacanthoplites cf. abichi Anth ..... 0,1 м

12. Темно-серые глины, содержащие по данными В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1966) Acanthohoplites aschiltaenais Anth., A. uhligi Anth., A. tenuicostatus Sinz ..... 40 м

В Северном Дагестане мощность среднего апта вновь уменьшается и в окрестностях г. Ботлиха не превышает 14 м. Это обстоятельство, очевидно, вызвано и тем, что из разрезов выпадают нижние горизонты среднего апта. В разрезе г. Ботлиха средний апт представлен лишь его верхней зоной - melchioris - abichi, которая несогласно налегает на алевролиты и песчаники верхнего баррема.

В центральной части Северного Кавказа разрезы среднего апта сложены, преимущественно, глинами, алевролитами и песчаниками, в которых содержатся конкреции известковистых песчаников разной величины и формы. Они иногда ориентированы в одной плоскости и образуют конкреционные горизонты. Мощность этих отложений в междуречье Асса-Ардон составляет 50-60 м. В западном направлении мощность постепенно увеличивается до 210-230 м (р. Чегем, г. Нальчик), после чего вновь уменьшается и в междуречье Большая Лаба-Фарс колеблется в пределах 15-40 м. В полосе рр. Большая Лаба-Фарс средний апт трансгрессивно налегает на пестроцветную свиту верхней юры или на породах готерива. Еще западнее мощность вновь увеличивается и в ущельях рр. Белая и Хокодзь составляет 110-160 м. В этих разрезах средний апт трансгрессивно налегает на барремские отложения (Друщиц, Михайлова, 1966).

В разрезах по рр. Урух, Кубань, Малый Зеленчук, Хеу и окрестностей г. Кисловодска хорошо фиксируются обе зоны среднего апта, а в первых трех из них нижняя зона расчленяется и на подзоны. По р. Урух мощность зоны subnodosocostatum составляет 80-83 м и обильно содержит пиритизированные ядра представителей Epicheloniceras , Colombiceras, Luppovia, Pseudoaustraliceras, Zuercherella, Desmoceras, Sanmartinoceras, Hamiticeras, Pseudocrioceratites, Argonauticeras, Jauberticeras, Tetragonites, Ptychoceras, Salfeldiella, Euphylloceras, Phyllopachyceras. В зоне melchioris – abichi, кроме видов-индексов, встречаются: Parahoplites schmidti Jac. et Tobl., Protacanthoplites qurdratus Kas., P. rectangularis Kas., Acanthohoplites aschiltaensis Anth., Colombiceras crassicostatum angulata Eg., Melchiorites melchioris Tietze, Zuercherella zuercheri Jac., Sanmartinoceras clansayense Eg., Ptychoceras renngarteni Eg. и др.

По рр. Кубань и Малый Зеленчук нижняя подзона зоны subnodosocostatum, представленная алевролитами и карбонатными песчаниками (15-28 м), содержит: Epicheloniceras martini orientalis Jac., E. martinioides Casey, E. tschernyschewi Sinz., Colombiceras crsssicostatum d'Orb., C. subpeltoceroides Sinz., C. subtobleri Kas., Gargasiceras aptiense Roch и др. Верхняя подзона, сложенная теми же породами (20-30 м), характеризуется: Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. intermedium Kas., E. sellindgense audax Casey, E. buxtorfi Jac., E. tschernyschewi Sinz., Colombiceras caucasicum Lupp., C. sinzowi Kas., Hamiticeras pilsbryi Ander. и др. Зона melchioris - abichi, представленная песчаниками и алевролитами (9-40 м), кроме видов-индексов, содержит: Parahoplites schmidti Jac. et Tobl., P. campischei Pict. et Ren., P. cf. grossouvrei Jac., Protacanthoplites quadratus Kas., Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., C. tobleri discoidalis Sinz. и др.

На Северо-Западном Кавказе средний апт представлен довольно мощной толщей (300-400 м) флишоидных отложений - известковистыми песчаниками, глауконитовыми песчаниками, глинами, алевролитами. В них часто содержатся конкреции карбонатных песчаников удлиненной или изодиаметрической формы. На северо-западном склоне Кавказа среднему апту соответствует нижняя часть свиты Шапсухо. На южном склоне свита Шапсухо в юго-восточном направлении замещается дольменной свитой. Зональное расчленение среднего апта удается в разрезах рр. Пшеха, Пшиш (на северном склоне) и Вулан (южный склон). В разрезах Пшеха и Пшиш средний апт начинается верхней пачкой брахиоподового горизонта, представленной алевролитами, песчаниками, гравелитами, глинами и конгломератами. Выше по разрезу следуют глинистые алевролиты, песчаники и глины. Нижняя зона среднего апта данного региона характеризуется: Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. ex gr. martini d'Orb., Colombiceras caucasicum Lupp., C. crassicostatum d'Orb., C. subpeltoceroides Sinz., и др. Верхняя зона, кроме видов-индексов, содержит: Parahoplites maximus Sinz., P. subcampischei Sinz., P. cf. schmidti Jac. et Tobl., Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., Protacanthoplites abichi Anth., Pseudoaustraliceras pavlowi Wass. и др. (Луппов, 1952; Егоян, 1964, 1968, 1969).

В Западной Абхазии, в полосе переходных фаций (разрезы по рр. Псоу и Арква), средний апт представлен известковистыми мергелями и мергелями общей мощностью 25-35 м. В юго-восточном направлении, в полосе субплатформенных фаций, их мощность резко уменьшается. На северном крыле Ахштырской антиклинали, в долине р. Хашупсе, в окрестностях г. Гагра в строении среднего апта принимают участие мергели и мергелистые известняки, мощность которых составляет всего 1,2-5 м. Такой же фацией представлен разрез среднего апта в ущелье р. Бзыби (3 м). Восточнее расположенных разрезов мощность среднеаптских отложений сначала увеличивается до 14 м (с. Отхара), затем уменьшается до 2 м (с. Хопи), а в разрезе р. Баклановка вновь увеличивается до 14,4 м. Сложены они, в основном, мергелями, известковистыми и глинистыми мергелями и мергелистыми известняками.

Зональное расчленение среднего апта в Западной Абхазии удается в разрезах окрестностей г. Гагра, с. Отхара и по рр. Хашупсе и Баклановка. В разрезе по р. Баклановка зона subnodosocostatum расчленяется на подзоны. В упомянутых разрезах нижняя зона среднего апта характеризуется следующим комплексом аммонитов: Epicheloniceras martini orientalis Jac., E. cf. subnodosocostatum Sinz., Colombiceras caucasicum Lupp., C. subtobleri Kas. и др. В зоне tobleri- abichi, кроме видов-индексов, встречаются: Colombiceras tobleri discoidalis Sinz., Protacanthoplites bigoti Seun., P. rectangularis Kas., Pseudoaustraliceras pavlowi Wass. и др.

В Центральной Абхазии среднеаптские отложения вновь появляются по р. Улыс и в разрезах, расположенных восточнее, мощность увеличивается от 4-6 м (р. Улыс) до 26,5 м (р. Гализга). Разрез среднего апта по р. Гализга сложен

толсто- и среднеслоистыми известняками и мергелистыми известняками с прослойками мергелистых глин. Нижняя зона (22 м) содержит: Epicheloniceras martini orientalis Jac., Colombiceras ex gr. crassicostatum d'Orb., Hamiticeras cf. pilsbryi Ander., а в верхней зоне (4 м) встречаются: Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., C. cf. subpeltoceroides Sinz. и др.

В Восточной Абхазии разрезы среднего апта представлены теми же породами - известняками, мергелистыми известняками и мергелями. Их мощность в полосе р. Гализга- с. Речхи уменьшается до 3-8 м, в разрезах с. Чегали и р. Гальумля увеличивается до 18-15 м, а в разрезах по рр. Эрисцкали, Тебена, Олори и Ингури вновь уменьшается и колеблется в пределах 1,5-6 м. Разрезы среднего апта Восточной Абхазии бедны аммонитами и не поддаются расчленению (Квернадзе, 1972).

В Окрибе средний апт представлен, в основном, глинисто-песчанистыми мергелями и известняками, общая мощность которых составляет 2,5-3 м. По данным Е.И. Девдариани, М.В. Какабадзе, Н.И. Квахадзе и Э.В. Котетишвили (1975), а также нашими наблюдениями, на юго-западном обрамлении Окрибы разрезы аптских отложений неполные. В южной части района, в полосе Цхалтубо-Годогани, на размытой поверхности отложений нижнего апта (зона deshayesi) залегает пласт брекчия-конгломерата (0,3-0,4 м), выше которого следуют песчанисто-глауконитовые мергели 2,5 м мощности (зона tobleri- abichi), следовательно, здесь отсутствуют зоны furcata и subnodosocostatum. В окрестностях сс. Дзедзилети и Горди на зону deshayesi несогласно залегают клансейские глауконитовые известняки и мергели. В основании прослеживается пласт брекчия-конгломерата (0,3-0,8 м) с переотложенной фауной баррем-среднего апта и в некоторых местах нижней зоны клансея.

На южном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали средний апт представлен, в основном, известняково-мергелистой фацией, обогащенной глинисто-песчанистым материалом. Мощность отложений колеблется в пределах 8,5 (с. Бетлеви) - 27 м (с. Твиши). Почти во всех изученных разрезах они согласно залегают на породы нижнего апта и также согласно перекрываются отложениями клансея. Лишь в окрестностях с. Твиши среднеаптские известковистые мергели и известняки, с брекчия-конгломератом в основании, несогласно залегают на зону deshayesi и также несогласно перекрываются мергелями верхнего апта. Подавляющее большинство разрезов этого района хорошо охарактеризованы аммонитами, что дает возможность их зонального расчленения. Ниже приводится описание разреза, составленного нами в окрестностях с. Бетлеви. Здесь стратиграфически выше зоны furcata согласно следуют:

$K_1a_2^1$ 1. Сероватые хрупкие пелитоморфные известняки и мергелистые известняки. В нижней и средней частях пачки встречены: Epicheloniceras martini orientalis Jac., Colombiceras cf. crassicostatum d'Orb., C. cf. subpeltoceroides Sinz., Euphylloceras cf. aptiense Sayn ..... 3,5 м

2. Те же породы, более глинистые. Встречены: Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., Colombiceras cf. subpeltoceroides Sinz., C. cf. tobleri Jac. et Tobl., Euphylloceras cf. seresitense seresitense Perv. ..... 2,5 м

$K_1a_2^2$ 3. Неяснослоистые белесовато-серые песчанисто-известковистые мергели, содержащие в средней части Protacanthoplites cf. abichi Anth., Colombiceras cf. tobleri Jac. et Tobl., Epicheloniceras sp. ind., а в кровле - Colombiceras sp. ind., Epicheloniceras sp. ind. ..... 3 м

$K_1a_3^1$ 4. Чередование сероватых среднеслоистых песчанисто-мергелистых известняков и песчанистых мергелей, содержащие в нижней части Acanthohoplites sp. ind., в средней части - Acanthohoplites cf. aschiltaensis Anth., A. aff. trautscholdi Sim., Bac., Sor., Paracanthohoplites multispinatus Anth., а в верхней - Aucellina caucasica Buch, A. aptiensis d'Orb. ..... 12,5 м

На южной и юго-восточной периферии Дзирульского массива средний апт представлен, в основном, глауконитовыми песчанистыми мергелями и мергелистыми песчаниками общей мощностью 8-15 м. В разрезах сс. Мсхлити и Неводзири наблюдается примесь вулканического материала. В ущелье р. Квебисгеле и окрестностях сс. Марелиси и Вахани они размыты, в разрезах сс. Ципа, Неводзири и Молити с признаками размыва залегают на породы нижнего апта. В остальных же разрезах наблюдается постепенный переход между нижним и средним аптом (Шарикадзе, 1974а, 1975).

На восточной периферии Дзирульского массива разрезы среднего апта сложены мергелистыми глауконитовыми песчаниками и песчанистыми мергелями в нижней части и мергелистыми известняками, мергелями и глинистыми мергелями - в верхней. В направлении с ЮЗ на СВ примесь песчанистого материала в разрезах постепенно уменьшается, а мощность отложений увеличивается от 35-40 м (рр. Сурамула, Шуагеле) до 50-60 м в ущелье р. Чератхеви (Лобжанидзе, 1972).

Подавляющее большинство разрезов среднего апта данного региона, благодаря обильному содержанию аммонитов, хорошо расчленяются на зоны, иногда и подзоны. Нижняя зона охарактеризована следующими видами аммонитов: Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. martini orientalis Jac., E. elissoae Scharik., Colombiceras crassicostatum d'Orb., C. caucasicum Lupp., C. subpeltoceroides Sinz., C. sinzowi Kas., Zuercherella zuercheri Jac. и др. Зона tobleri – abichi, кроме видов-индексов, содержит: Colombiceras tobleri discoidalis Sinz., Protacanthoplites monilis Tovb., P. mirus Tovb., P. cf. bigoti Seun., Acanthohoplites bigoureti Seun. и др.

На юго-восточном окончании Большого Кавказа среднеаптские отложения известны в Хозанской, Дибрарской и Северо-Кобыстанской зонах. По данными А.Г. Халилова (1965), А.Г. Халилова и Р.А. Алиева (1972), среднему апту здесь соответствует верхняя часть пестроцветной ханагинской свиты. Эта свита по

всей площади распространения выдерживает свой фациальный облик. Она представлена в основном глинистыми породами и преимущественно охарактеризована белемнитами. Границы среднеаптского подъяруса в данном регионе трудно установить в виду фациальной однородности аптских отложений. Мощность подъяруса колеблется в пределах 45-100 м. В разрезе по р. Атачай, в верхней части ханагинской свиты Р.А. Алиевым, Х.Ш. Алиевым и Л.А. Порошиной (1964) была установлена зона subnodosocostatum, содержащая, кроме вида-индекса, Epicheloniceras tschernyschewi Sinz., E. martini orientalis Jac., E. martini caucasica Anth., Crioceratites elegans d'Orb., Euphylloceras velledae Mich.

На Малом Кавказе, в Кафанской зоне, средний апт представлен трансгрессивной (окузаратской) свитой осадочных и вулканогенных пород. В разрезе окрестностей с. Давид-Бек мощность этих отложений составляет около 150 м. К западу, на Окузаратском хребте и в ущелье р. Воротан разрез среднего апта сложен туфобрекчиями, туфоконгломератами, туфопесчаниками и известняками общей мощностью 300 м, которые трансгрессивно налегают на подстилающие отложения.

В окрестностях сс. Агарек, Егвард и Саралы Хаштаб средний апт представлен песчаниками, песчанистыми мергелями, туфопесчаниками, мергелями. Нижняя часть разреза, соответствующая зоне subnodosocostatum (82 м), содержит: Colombiceras crassicostatum d'Orb., C. tobleri discoidalis Sinz., Epicheloniceras martini d'Orb., Tetragonites duvalianus d'Orb., Desmoceras akuschensis Anth. и др. Верхняя же часть разреза, соответствующая, очевидно, зоне tobleri- abichi (74 м), охарактеризована аммонитами: Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., Epicheloniceras cf. tschernyschewi Sinz., Protacanthoplites cf. bigoti Seun., Acanthohoplites aschiltaensis Anth., Tetragonites duvalianus d'Orb., Euphylloceras cf. subalpinum subalpinum d'Orb. (Халилов, 1959; Ренгартен,1959; Акопян, 1970; Халилов, Алиев, 1972).

Верхний апт. В восточной части Северного Кавказа верхний апт развит повсеместно, фациальная однородность которого хорошо выдерживается по простиранию. Разрезы верхнего апта сложены алевролитами, глинами, песчаниками, включающими конкреции карбонатных песчаников сферической или удлиненной формы и различной величины. Эти отложения в подавляющем большинстве случаев согласно налегают на породы среднего апта и за исключением некоторых разрезов Южного и Северного Дагестана, также согласно перекрываются мергелисто-глинистыми образованиями нижнего альба. Почти во всех изученных разрезах фаунистически хорошо фиксируются обе зоны клансея. Нижняя из них характеризуется следующими видами: Acanthohoplites nolani nolani Seun., A. nolani crassa Sinz., A. subangulicostatus Sinz., A. trautscholdi Sim., Bac., Sor., A. aschiltaensis Anth., A. uhligi Anth., A. laticostatus Sinz., A. migneni Seun., A. tersus Eg., A. bergeroni Seun., A. bigoti levicostata Eg., A. bigoureti bigoureti Seun., Diadochoceras sp., Paracanthohoplites multispinatus Anth., Desmoceres falcistriatum Anth., Pseudocrioceratites cf. pseudoelegans Eg. и др. Зона jacobi,

кроме вида-индекса, содержит: Hypacanthoplites nolaniformis Glasun., H. asper Glasun., H. crassus Sinz., H. sarasini Coll., H. compressus Kas., H. stephanoides Kas., H. anthulai Kas., H. tscharlokensis Glasun., H. karlukensis Lupp., Eodouvilleiceras badkhyzicum Urm., E. trituberculatum Sacharova, Neoastieria reliqua Eg., Pseudisilesites seranoniformis Eg., Tetragonites duvalianus d'Orb., Salfeldiella guettardi caucasica Sayn и др.

В Южном Дагестане, в разрезе р. Цмурчай, мощность песчанистых алевролитов и глин верхнего апта составляет 8,5 м, на которых согласно налегают глины и мергелистые глины нижнего альба. В северо-западном направлении в разрезах увеличивается содержание песчанистого материала. В этом же направлении увеличивается их мощность до 55-75 м. В разрезах рр. Ханагчай и Уллучай верхняя зона клансея неполная ввиду трансгрессивного залегания среднеальбских терригенно-карбонатных отложений. Мощность нижней зоны в этих разрезах составляет, соответственно, 51 и 45 м, а верхней 25 и 4,5 м.

В Центральном Дагестане мощность клансея в разрезах окрестностей сс. Акуша, Муги и Цудахар составляет, соответственно, 73, 58 и 94 м. В разрезах сс. Мекеги и Аялакаб мощность уменьшается до 58 и 35,5 м. В разрезах, расположенных северо-западнее, в окрестностях сс. Леваши, Хаджалмахи и Мурада мощность верхнего апта постепенно увеличивается от 64-70 м до 98 м. В упомянутых разрезах Центрального Дагестана верхний апт согласно налегает на подстилающие породы среднего апта и также согласно покрываются образованиями нижнего альба. Лишь в разрезе окрестностей с. Мекеги нижний (или средний) альб с признаками размыва залегает на зону jacobi. Интересно отметить, что в акушинском разрезе, Т.А. Мордвилко (1956, 1962), на основании содержания Leymerielle bogdanovitschi Glasun., L. revili Jac. и Neohibolites cf. minor Stoll., в нижнеальбских отложениях установила зону Leymeriella tardefurcata. Наличие этой зоны в рассматриваемом районе Н.П. Кудрявцев (1960) и И.В. Кванталиани (1989) поставили под сомнения. Однако, по нашим наблюдениям, данная зона нижнего альба действительно существует в Центральном Дагестане. Для подтверждения ниже приводится описания разреза верхнего апта и нижнего альба, составленного нами на восточной окраине с. Муги. Здесь стратиграфически выше зоны melchioris- abichi согласно следуют:

$K_1a_3^1$ 1. Сероватые слабосцементированные алевролиты, содержащие выше от подошвы на 20 м Acanthohoplites uhligi Anth., A. trautscholdi Sim., Bac., Sor., A. sp. ind. ..... 45-50 м

2. Желтовато-серые плотные песчаники с конкрециями ..... 3,5 м

$K_1a_3^2$ 3. Темно-серые глинистые алевролиты, переходящие в песчанистые алевролиты. Выше от подошвы на 30 м прослеживается горизонт конкреций. В нижней части пачки встречены: Hypacanthoplites jacobi Coll., H. elegans Frit., H. nolaniformis Glasun., H. sarasini Coll. .... 35 м

4. Желтовато-серые песчаники, содержащие желваков фосфоритов. В средней части пачки встречены: Hypacanthoplites jacobi Coll., H. nolaniformis Glasun., H. tscharlokensis Glasun., H. restrictus Eg., H. elegans Frit., H. incognitus Kvant., H. spathi Dut., H. clavatus Frit., H. asper Glasun., H. anthulai Kas., H. sarasini Coll., Acanthohoplites bigoureti bigoureti Seun., A. bigoureti subraretuberculata Kvant., Pseudosilesites seranoniformis Eg., Epacrioceras rarum Eg., Hemitetragonites citocrescetus Eg., Tetragonites duvalianus d'Orb., Phyllopachyceras baborense Coq., Euphylloceras cypris cypris Fall. et Term., E. seresitense seresitense Perv. ..... 8,5 м

5. Серые неясно слоистые алевролиты ..... 0,8 м

$K_1al_1^1$ 6. Серый мергелистый известняк с Leymeriella terdefurcata Leym., L. cf. tenuicostata Sav., L. sp. ind ..... 0,4 м

7. Чередование мергелистых известняков, мергелей и глин ..... 5 м

$K_1al_1^2$ 8. Те же породы. Выше от подошвы на 1,5 м встречены: Hamites (Stomohamites) cf. lineatus Spath, Inoceramus concentricus Park., I. sp. ind ..... 8,8 м

$K_1al_2^1$ 9. Те же породы. В подошве встречены: Hoplites dentatus dentatus Sow., H. dentatus recusatus Sow., H. sp. ind., Inoceramus concentricus Park. ..... 8 м

В Северном Дагестане мощность клансея колеблется в пределах от 25-27 м (Хадумское ущелье) до 77-78 м (с. Чиркота). В разрезе окрестностей г. Ботлиха клансейские глинистые песчаники и глины (66 м), с маломощным пластом конгломерата (0,1 м) в основании, несогласно залегают на подстилающие породы среднего апта. В Хадумском ущелье на зону jacobi также несогласно залегают черные глины среднего альба (Мордвилко, 1962). В остальных разрезах верхний апт постепенным переходом связывается с нижним альбом.

По рр. Шаро-Аргун, Чанты-Аргун и Асса к верхнему апту относится толща песчанистых глин, чередующаяся с песчанистыми мергелями и мергелистыми песчаниками, общая мощность которых колеблется в пределах 140-200 м.

В центральной части Северного Кавказа, в междуречье рр. Гизельдон и Урух разрезы верхнего апта сложены, в основном, глинами и алевролитами, общая мощность которых постепенно уменьшается в западном направлении от 106 до 58 м. По р. Ардон нижняя зона клансея характеризуется: Acanthohoplites uhligi Anth., A. trautscholdi Sim., Bac., Sor., A. bigoureti bigoureti Seun., A. cf. nolani Seun., Ptychoceras minimum Rouch., а в зоне jacobi, кроме вида-индекса, встречаются: Hypacanthoplites nolaniformis Glasun., H. tscharlokensis Glasun., H. anthulai Kas., H. sp. sp., Tetragonites cf. duvalianus d'Orb., Salfeldiella aff. guettardi Rasp. К западу клансейские отложения хорошо прослеживаются по рр. Хеу, Чегем, Баксан, Кума, а также в окрестностях гг. Нальчика и Кисловодска. Они здесь представлены, в основном, песчаниками и алевролитами, общая мощность кото-

рых колеблется в пределах 70-100 м. В районе г. Кисловодска они с признаками размыва залегают на песчаники среднего апта. В остальных же разрезах наблюдается постепенный переход между средним и верхним аптом (Друщиц, Михайлова, 1966).

В разрезах по рр. Кубань и Малый Зеленчук, изученных нами послойно, клансей представлен, в основном, глауконитовыми и карбонатными песчаниками общей мощностью 63-68 м. По разрезу прослеживаются несколько горизонтов конкреций плотных карбонатных песчаников. В конкрециях заключены представители характерных для клансея родов аммонитов, позволяющие расчленить вмещающие породы на зоны и подзоны. В разрезе по р. Кубань нижняя зона несогласно перекрывается верхней зоной. В зоне nolani, кроме вида-индекса, встречаются: Acanthohoplites prodromus Tovb., A. enodis Tovb., A. bigoureti bigoureti Seun., A. sp. sp., Diadochoceres nodosocostatum d'Orb., Paracanthohoplites caucasicus Lupp., P. tenuis Eg., P. cubanicus Eg., P. crebricostatus I.Mich., P. sp. sp., Eodouvilleiceras badkhysicum Urm. и др. В зоне jacobi распространены: Hypacanthoplites nolaniformis Glasun., H. kopetdaghensis Glasun., H. clavatus Frit., H. jacobi Coll., H. asper Glasun., H. sarasini Coll., H. tscharlokensis Glasun., H. sp. sp. и др. По р. Кубань на зону jacobi согласно, а по р. Малый Зеленчук несогласно налегают массивные или косослоистые зеленовато-серые глауконитовые песчаники нижнего альба (зона tardefurcata), содержащие Leymeriella tardefurcata Leym., L. rencurelensis Jac., L. tera Sav., L. cf. astrica Glasun., L. rudis Casey, L. sp. sp.

По р. Большая Лаба нижняя зона верхнего апта представлена алевролитами (40 м), на которых несогласно залегают песчаники, переходящие выше в алевролиты. Общая мощность этих слоев, соответствующих зоне jacobi, составляет 70 м. Со своей стороны они также несогласно перекрываются алевролитами нижнего альба. В междуречье рр. Губс и Белая клансейские отложения отсутствуют. Они вновь появляются в разрезе по р. Хокодзь. Как было отмечено выше, в данном разрезе верхний апт несогласно, с пластом конгломерата в основании залегает на породы среднего апта. Заключенные в базальном слое конкреции содержат очень богатую и разнообразную фауну, часть которой изучена В.Л. Егояном (1965, 1969). Достаточно сказать, что среди аммонитов нами определены 40 видов, распространенных в зоне melchioris-abichi и 33 вида, известных в зоне nolani. В этом разрезе верхний апт представлен кварцево-глауконитовыми песчаниками, переходящими выше в алевролиты. Общая мощность составляет около 80 м. В нижней части разреза выделяется зона nolani, а в верхней - зона jacobi.

На Западном Кавказе клансейскому подъярусу соответствует верхняя часть свиты Шапсухо (Егоян, 1969, 1977), которая здесь представлена, в основном, глинами и алевролитами общей мощностью 60-100 м. В них заключены линзы и конкреции плотных карбонатных песчаников. Фаунистически хорошо охарактеризованные разрезы верхнего апта прослеживаются по рр. Пшеха и Пшиш (северный склон западного окончания Кавказа) и по р. Вулан (южный склон). В

первом из названных разрезов, на зону melchioris- abichi, представленной алевролитами и песчаниками и содержащими Parahoplites melchioris Anth., Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., несогласно, с брекчия-конгломератом в основании, залегают темно-серые алевролиты (60 м), в которых встречаются представители родов Acanthohoplites и Paracanthohoplites. В кровле прослеживается линзовидный пласт конгломерата мощностью 1,3 м с конкрециями очень плотных карбонатных песчаников удлиненной или неправильной формы. Некоторые из них переполнены аммонитами. Часть этой фауны изучена В.Л. Егояном (1969). По нашим наблюдениям, одни конкреции содержат аммониты, характерные для зоны nolani (Acanthohoplites nolani nolani Seun., A. uhligi Anth., A. bigoureti bigoureti Seun., A. ex gr. aschiltaensis Anth., A. sp. sp., представителей родов Eogaudryceres, Tetragonites, Jauberticeres, Hemitetragonites, Argonauticeras, Pseudocrioceratites, Pictetia, Ptychoceras, Sanmartinoceras, Beudanticeras, Desmoceras, Euphylloceras, Salfeldiella, Phyllopachyceras, всего 38 видов), а другие же - известных в зоне jacobi (Hypacanthoplites anthulai Kas., H. stephanoides Kas., H. clavatus Frit., H. restrictus Eg., H. jacobi Coll., H. sp. sp., Neoastieria reliqua Eg., Pseudosilesites akushensis I. Mich. и др.). Стратиграфически выше следуют те же алевролиты мощностью около 4 м, которые со своей стороны несогласно перекрываются серовато-синими глинами палеогена. В данном разрезе нижняя, 60 метровая толща соответствует, скорее всего, зоне nolani, а верхняя - 4-х метровая (неполная) - зоне jacobi. Конкреции, заключающие аммониты ноляновой зоны, находятся в переотложенном состоянии в конгломератовом слое.

Сходной фацией представлен верхний апт в верховьях р. Вулан. Видимая мощность глинисто-алевролитовых пород верхнего апта здесь составляет около 95-100 м. В конкрециях карбонатных песчаников, хаотично разбросанных в этих отложениях, заключен богатый комплекс аммонитов, аналогичный комплексу разреза по р. Пшеха.

В Западной Абхазии, в полосе переходных фаций, верхнему апту соответствуют розовато-серые неясно слоистые мергели мощностью 20-25 м. Юго-восточнее отмеченных разрезов, в окрестностях г. Гагра, клансей представлен розовыми и серыми мергелями мощностью 6,5 м. В пределах Ахштырской антиклинали, по данным И.В. Кванталиани и Е.И. Девдариани (1967) и нашими наблюдениями, разрезы аптских отложений неполные. В северном направлении, в результате трансгрессивного залегания нижнего альба, из разрезов апта сначала выпадает зона jacobi (с. Хашупсе), затем и верхние слои зоны nolani (сс. Вели, Менделеево), а в окрестностях с. Ачмарда - весь верхний апт.

На северном крыле Ахштырской антиклинали разрез клансея сложен маломощными (1,4 м) розоватыми мергелистыми известняками (Какабадзе, 1972). Аптские аммониты Западной Абхазии монографически изучены И.В. Кванталиани (1971б).

Восточнее описанных разрезов, в ущелье р. Бзыби, клансейские отложения представлены среднеслоистыми брекчиевыми известняками (2,5 м), а в окрест-

ностях с. Отхара - глинистыми и песчанистыми мергелями (1 м). В ущелье р. Игры, в окрестностях с. Хопи, зона nolani сложена слоистыми мергелями красноватого цвета (3 м), содержащими Acanthohoplites bigoureti rarituberculata Lupp., A. nolani crassa Sinz., Paracanthohoplites multispinatus Anth., Diadochoceras sp. Верхняя же часть этого разреза, представленная тонкослоистыми мергелями и глинами розоватого цвета (2,7 м), по стратиграфическому положению соответствует зоне jacobi. Стратиграфически выше согласно следуют глины альба.

В восточном направлении мощность клансейских слоев постепенно увеличивается и в ущелье р. Баклановка достигает 35 м. Нижняя часть разреза, представленная мергелистыми известняками, известковистыми мергелями и мергелями (около 20 м), охарактеризована аммонитами: Diadochoceras cf. nodosocostatum d'Orb., Acanthohoplites bigoureti bigoureti Seun., A. cf. nolani nolani Seun., Paracanthohoplites cf. multispinatus Anth. Верхняя часть разреза сложена мергелями, известняками и глинистыми мергелями (15 м) с Hypacanthoplites jacobi Coll., H. nolaniformis Glasun., H. tuberculatus Eg.

В разрезе окрестностей Нового Афона мощность клансея вновь уменьшается до 5,6 м, а в пределах Келасурского поднятия эти отложения отсутствуют.

Верхний апт вновь появляется в разрезе по р. Улыс в виде маломощных (до 4 м) слоев глинистых мергелей. Восточнее мощность этих отложении постепенно увеличивается до 38 м по р. Гализга. В этом разрезе нами устанавливаются обе зоны. Нижняя, представленная в основном, мергелистыми известняками и известковистыми мергелями (14 м), содержит A. nolani nolani Seun., A. ex gr. nolani Seun. Верхняя зона сложена известковистыми мергелями и мергелями, в которых встречаются: Hypacanthoplites jacobi Coll., H. nolaniformis Glasun. (24м). Стратиграфически выше согласно следуют песчанистые глины нижнего альба.

В Восточной Абхазии верхний апт развит однородной фацией мергелей и мергелистых известняков. Наименьшая их мощность наблюдается в западной части района, в разрезах по рр. Окуми и Гумуриши (0,2-0,8 м), а наибольшая - в разрезах по рр. Чегали и Гальумля (12-30 м). Большинство из разрезов характеризуется руководящими видами аммонитов, позволяющими произвести зональное расчленение (Кванталиани, Назаришвили, 1968; Квернадзе, 1971, 1972; Квернадзе, Шарикадзе, Келептришвили, 1989 и др.). Эти отложения согласно залегают на породы среднего апта и также согласно перекрываются глинисто-мергелистыми отложениями нижнего альба.

В Окрибе и на южном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали разрезы верхнего апта сложены мергелистыми известняками и мергелями розовато-серого цвета, мощность которых колеблется в широких пределах (3-35 м). Вверх по разрезу содержание глинистого материала увеличивается. Сверху они согласно перекрываются глинами и мергелями нижнего альба. В подавляющем большинстве разрезов верхний апт также постепенным переходом связывается со средним аптом. На юго-западном обрамлении Окрибы (Девдариани и др.,

1975), как было отмечено выше, в окрестностях сс. Дзедзилети и Горди клансейские мергели, с брекчия-конгломератовым слоем в основании, трансгрессивно налегают на зону deshayesi нижнего апта. По нашим наблюдениям, такая же картина замечается в разрезе окрестностей с. Кумистави. Здесь выше белесоватых толстослоистых песчанистых известняков с Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cf. cornuelianum cornuelianum d'Orb., после небольшого перерыва в обнажении (0,2-0,3 м), следуют неяснослоистые серовато-желтые мергели и глинистые мергели (1,5-1,7 м), содержащие Acanthohoplites sp. ind., Aucellina caucasica Buch, A. aptiensis d'Orb.

Несогласное залегание клансея на гаргас устанавливается также в некоторых разрезах южного крыла Рачинско-Лечхумской синклинали (сс. Твиши и Никорцминда). По сравнению с разрезами Окрибы, здесь верхний апт представлен более глубоководной фацией - известняками и мергелями, мощности которых колеблется в пределах 15-35 м.

В разрезах верхнего апта Окрибы и южного крыла Рачинско-Лечхумской синклинали фаунистически относительно хорошо фиксируется зона nolani, которая кроме вида-индекса содержит: Acanthohoplites aschiltaensis Anth., A. cf. bigoureti bigoureti Seun., A. laticostatus Sinz., Paracanthohoplites multispinatus Anth., P. caucasicus Lupp. и др. Верхняя же зона устанавливается, в основном, по стратиграфическому положению. Она содержит комплекс ауцеллин: Aucellina caucasica Buch, A. anthulai Pavl., A. aptiensis d'Orb. и др.

На южной и юго-восточной периферии Дзирульского массива верхнеаптские отложения представлены в нижней части чередованием песчанистых известняков и мергелей, а в верхней, в основном, глинисто-песчанистыми мергелями, обогащенными вулканическим материалом. В окрестностях сс. Марелиси и Вахани, а также в ущелье р. Квебисгеле клансейские слои несогласно налегают на известняках ургонской фации баррема, а в остальных разрезах согласно продолжают отложения среднего апта. В разрезах окрестностей сс. Амашукети, Гореша, Мсхлити, по рр. Лашисгеле и Квебисгеле на верхнеаптские отложения несогласно налегают вулканогенные образования нижнего альба. В других же разрезах упомянутого района наблюдается постепенный переход между аптом и альбом (Шарикадзе, 1975).

На восточной периферии массива верхний апт представлен песчанистыми мергелями и известняками, а также карбонатными песчаниками общей мощностью 17-28 м. В этих отложениях, в отличие от южной периферии массива, примесь вулканического материала не наблюдается. Установлено, что в северо-восточном направлении примесь терригенного материала уменьшается (Лобжанидзе, 1972).

Разрезы верхнего апта и пограничных отложений рассматриваемого региона богато охарактеризованы аммонитами (Кванталиани, 1971, 1974; Лобжанидзе, 1972; Кванталиани и др., 1974; Кванталиани, Шарикадзе, 1974; Шарикадзе, Кванталиани, Квернадзе, 1974; Шарикадзе, 1975; Шарикадзе, Кванталиани, 1975;

Котетишвили,1977 и др.). В разрезах сс. Гореша и Учамети фиксируются обе подзоны зоны nolani. В разрезе окрестностей с. Цедани И.В. Кванталиани (1971) установил зону Acanthohoplites prodromus, которая, скорее всего, соответствует подзоне nodosocostatum по предлагаемой нами схеме расчленения. Зона nolani, кроме вида-индекса, содержит: A. nolani crassa Sinz., A. andranomenensis Breistr., A. uhligi Anth., A. trautscholdi Sim., Bac, Sor., A. prodromus Tovb., A. aschiltaensis Anth., Diadochoceras nodosocostatum d'Orb., Paracanthohoplites multispinatus Anth., P. margaritae margaritae I. Mich., Eodouvilleiceras clansayense Jac. и др. Зона jacobi наиболее хорошо охарактеризована в разрезах сс. Биджниси, Цедани, Чумателети и Лаше. Здесь, кроме вида-индекса, распространены: Hypacanthoplites nolaniformis Glasun., H. asper Glasun., H. tscharlokensis Glasun., H. restrictus Eg., H. rubricosus tenuiformis Casey, H. mananae Kvant., H. incognitus Kvant., H. cf. sarasini Coll., Pseudosilesites seranoniformis Eg., P. abundocostatum Kvant. et Scharik., Neoastieria reliqua Eg. и др. Интересно отметить, что в данной зоне наибольшим распространением пользуются ауцеллины (A. aptiensis, A. anthulai, A. caucasica). Слои, содержащие в большом количестве створки упомянутых видов, можно использовать в качестве маркирующих.

На южном склоне восточного окончания Большого Кавказа верхний апт связан со средним подъярусом постепенным переходом и также согласно перекрывается породами альба. В подавляющем большинстве разрезов клансейские отложения представлены флишеподобным чередованием тонкослоистых темно-серых, желтовато-серых, буровато-серых глин с прослоями серых известковистых глин, мергелей и известняков. Общая мощность этих отложений колеблется в пределах 20-50 м. Они бедны аммонитами, что не дает возможность не только зонального расчленения, но и проведения границ между ниже- и вышележащими образованиями.

Клансей на Малом Кавказе имеет ограниченное распространение и известен лишь в пределах Кафанского антиклинория, а также Гочасского и Сарыбабинского синклинориев (в окрестностях сс. Верхний Агдан, Каладжик, Саралы Хаштаб и по р. Чахмахчай). Данный подъярус здесь представлен мергелями, песчаниками, песчанистыми известняками, туфопесчаниками, общая мощность которых колеблется в пределах 6-55 м. В них содержится довольно богатый комплекс аммонитов: Acanthohoplites aschiltaensis Anth., A. subangulatus Lupp., A. trautscholdi Sim., Bac., Sor., Paracanthohoplites multispinatus Anth., P. armenicus Eg., Hypacanthoplites jacobi jacobi Coll., H. jacobi presula Glasun. (Ренгартен, 1959; Халилов, Алиев, 1972).

В Армянской части Малого Кавказа, в окрестностях с. Давид-Бек (Зейва) нами фаунистически установлено наличие зоны nolani (Кванталиани, Шарикадзе, Какабадзе, 1982). Здесь на среднеаптских вулканогенно-осадочных породах согласно налегают органогенно-обломочные известняки с прослоями туфогенных песчаников (20 м). В нижней части пачки встречены: Diadochoceras cf. nodosocostatum d'Orb., Acanthohoplites nolani crassa Sinz., A. sp. ind., Euphylloceras

sp. Вопрос о наличии верхней зоны клансея и его верхней границе в данном разрезе пока остается открытым.

Подводя итоги биостратиграфических исследований аптских и смежных с ними отложений Кавказа можно прийти к следующим выводам.

1. В результате изучения около 70 разрезов апта и комплексов аммонитов предлагается схема расчленения этих отложений как для Северного Кавказа и Грузии, так и для Кавказа в целом. Граница с барремом проводится по подошве зоны Matheronites ridzewskyi - Turkmeniceras turkmenicum, граница же с альбом - по подошве зоны Leymeriella tardefurcata. В нижнем апте Кавказа выделяются четыре зоны: 1) ridzewskyi- turkmenicum; 2) weissi- albrechtiaustriae; 3) deshayesi 4) furcata. Средний апт рассматривается в объеме двух зон - нижняя subnodosocostatum и верхняя – melchioris- abichi; нижняя зона расчленяется на две подзоны martini orientalis и buxtorfi. В верхнем апте выделяются две зоны, нижняя – nolani и верхняя - jacobi; нижняя зона расчленяется на две подзоны – nodosocostatum и uhligi.

2. Проведено зональное расчленение подавляющего большинства изученных разрезов; уточнены границы между подъярусами и зонами и состав вмещающих комплексов аммонитов; проведено сопоставление схемы расчленения апта Кавказа со схемами Закаспия и Западной Европы; на основании характерного комплекса аммонитов впервые в Грузии обосновывается зона D. furcata; фаунистически подтверждается наличие нижнеальбской зоны tardefurcata в Центральном Дагестане.

3. В результате детальных биостратиграфических исследований устанавливаются: наличие внутриформационных перерывов в некоторых разрезах нижнего апта Южного Дагестана; среднеаптский возраст "сгруженного горизонта" и залегающих выше слоев алевролитов в Центральном Дагестане; трансгрессивное залегание среднего апта на разновозрастные фаунистические горизонты нижнего апта и баррема в Центральном и Северном Дагестане; стратиграфическое несогласие между нижним аптом и барремом в некоторых разрезах Западной Абхазии; трансгрессивное залегание нижнего альба на барреме по р. Агура (Сочинский район); несогласное залегание различных горизонтов апта (от нижнего до верхнего включительно) на барремских отложениях Дзирульского массива.

Таблица 2

Развитие взглядов на зональное расчленение аптского яруса

Килиан (Kilian, 1907-1913)		Жакоб (Jacob, 1907)		Ог (Haug, 1911)		Мюллер, Шенк (Müller, Schenck, 1943)	
Средиземноморская провинция		Французские Альпы				Стандарт меловой системы	
ярусы	зоны	ярус, п/я	зоны	ярусы	зоны	ярус, п/я	зоны
гольт (альб по Орбиньи) (K_1al)	Hoplites tardefurcatus – Hoplites regularis	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al	Hoplites tardefurcatus	K_1al	Leymeriella tardefurcata
	Parahoplites nolani с Douvilleiceras nodosocostatum, D. bigoureti		Douvilleiceras nodosocostatum, D. bigoureti		Douvilleiceras nodosocostatum		Acanthoplites jacobi
Апт (K_1a)	Douvilleiceras subnodosocostatum - Douvilleiceras buxtorfi	K_1a_2	Douvilleiceras subnodosocostatum - D. buxtorfi	K_1a	Douvilleiceras subnodosocostatum- Oppelia nisus	K_1a	Cheloniceras subnodosocostatum
	Hoplites furcatus - Oppelia nisus – Phylloceras guettardi		Oppelia nisus – Hoplites furcatus				Cheloniceras martini
	Parahoplites deshayesi- Ancyloceras matheroni	K_1a_1	Parahoplites deshayesi – Ancyloceras matheroni		Parahoplites deshayesi – Ancyloceras matheroni		Deshayesites deshayesi
Баррем (K_1br)	Heteroceras astierianim – Desmoceras hemiptychum – Macroscaphites yvani	K_1br_2		K_1br	Heteroceras astierianum – Macroscaphites yvani	K_1br	Costidiscus recticostatus
							Heteroceras astierianum

Таблица 2 (продолжение)

Кастани (Castany, 1951)			Ренгартен, 1951		Луппов, 1952, 1956		Сорней (Sorney, 1957)		
Восточный Тунис			Большой Кавказ		Северо-Западный Кавказ		Международный стратиграфический словарь		
ярус, п/ярус		зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус		зоны
K_1al_1		Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata - L. bogdanovitschi	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1		Leymeriella tardefurcata
Аптский (K_1a)	клансей	Douvilleiceras nodosocostatum – Acanthoplites bigoureti		Hypacanthoplites jacobi – Hyp.tscharlokensis		Acanthohoplites jacobi	Аптский (K_1a)	клансей	Acanthoplites bigoureti – Diadochoceras nodosocostatum
				Hypacanthoplites nolani		Acanthohoplites nolani			
	гаргас	Aconeceras nisus	K_1a_2	Acanthoplites aschiltaensis – Ac. evolutus	K_1a_2	Acanthohoplites aschiltaensis		гаргас	Cheloniceras subnodosocostatum – Ch. buxtorfi
				Parahoplites melchioris – P. subcampichei		Parahoplites melchioris – Colombiceras tobleri			
				Colombiceras gargasensis – C. crassicostatum		Salfeldiella guettardi – Cheloniceras subnodosocostatum			
		Hoplites furcatus	K_1a_1	Dufrenoya subfurcata – Dufrenoya furcata	K_1a_1	Deshayesites ex gr. deshayesi – Pseudohaploceras matheroni caucasica			Dufrenoya furcata – Aconeceras nisum, Salfeldiella guettardi
	бедуль	Parahoplites fissicostatus – Hoplites deshayesi		Deshayesites dechyi – Deshayesites weissi				бедуль	Deshayesites deshayesi
									Parahoplites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae
(K_1br)		Macroscaphites yvani – Hoplites angulicostatus		Matheronites ridzewskyi, Tropaeum hillsi, Imerites densecostatus	K_1br_2	Heteroceras ex gr. astierianim – Imerites giraudi	K_1br_2		Heteroceras astieri – Macroscaphites yvani
			K_1br_2	Heteroceras astieri, H. leenhardti, Imerites giraudi					

Таблица 2 (продолжение)

Друщиц, Кудрявцев, 1960			Мордвилко, 1960, 1962		Эристави, 1962			Лионский коллоквиум (Colloque..., 1963, 1965)		
Северный Кавказ			Северный Кавказ и Предкавказье		Альпийская и Средиземноморская области			Юго-Восточная Франция		
ярус, п/ярус		зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны		ярус, п/ярус		зоны
Альб (K_1al)	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata		K_1al_1		Leymeriella tardefurcata
		Hypacanthoplites jacobi		Hypacanthoplites jacobi – Hyp. tscharlokensis	K_1a_3	Acanthoplites bigoureti – Diadochoceras nodosocostatum	Hyp. jac.	K_1a_2	кланей	Diadochoceras nodosocostatum
		Acanthohoplites nolani		Hypacanthoplites nolani			Ac. nolani			
Апт (K_1a_2)	K_1a_2	Parahoplites melchioris	K_1a_2	Colombiceras tobleri - Colombiceras subtobleri	K_1a_2	Colombiceras tobleri			гаргаз	Cheloniceras subnodosocostatum
		Epicheloniceras subnodosocostatum		Cheloniceras tschernyschewi – Ch. subnodosocostatum		Aconeceras nisum				_ _ _ _ _ _ _ ? ? _ _ _ _ _ _ Aconeceras nisum
	K_1a_1	Dufrenoya furcata	K_1a_1	Dufrenoya furcata, Dufrenoya sinzowi, Dufrenoya subfurcata	K_1a_1	Deshayesites deshayesi				
		Deshayesites dechyi – Deshayesites weissi		Deshayesites deshayesi, Deshayesites dechyi, Deshayesites weissi		Deshayesites weissi – Cheloniceras		K_1a_1	бедуль	Deshayesites deshayesi
		Matheronites ridzewskyi – Acrioceras furcatum		Tropaeum hillsi, Matheronites ridzewskyi, Acrioceras furcatum						
Баррем	K_1br	Зоны не выделены	K_1br_2	Barremites vocontius, Heteroceras giraudi, Heteroceras obliquatum	K_1br_2	Heteroceras astieri – Heteroceras leenhardti		Верхний баррем (K_1br_2)		Silesites seranonis

Таблица 2 (продолжение)

Кейси (Casey, 1961, 1965)			Друщиц, Михайлова, 1966		Егоян, 1968			Николов, 1969	
Южная Англия			Северный Кавказ		Западный Кавказ			Болгария	
ярус, п/ярус	зоны	подзоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус		зоны	ярус, п/ярус	зоны
K_1al_1	Leymeriella tardefurcata		K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	клансей	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	
K_1a_2	Hypacanthoplites jacobi	Hypacanthoplites anglicus		Hypacanthoplites jacobi			Diadochoceras nodosocostatum – Acanthohoplites bigoureti (Егоян, 1965, 1969 – клансей относит к аптскому ярусу)	K_1a_3	Diadochoceras nodosocostatum
		Hypacanthoplites rubricosus		Acanthohoplites nolani – Diadochoceras nodosocostatum					
		Nolaniceras nolani							
	Parahoplites nutfieldensis	Parahoplites conningtoni	K_1a_2	Parahoplites melchioris	аптский (K_1a)	гаргаз	Colombiceras tobleri – Parahoplites melchioris	K_1a_2	Cheloniceras (Epicheloniceras) subnodosocostatum
		Tropaeum subarcticum							
	Cheloniceras martinioides	Epicheloniceras buxtorfi		Cheloniceras subnodosocostatum – Colombiceras crassicostatum			Epicheloniceras tschernyschewi – Colomb. crassicostatum		
		Epicheloniceras gracile							
		Epicheloniceras debile							
K_1a_1	Tropaeum bowerbanki	Cheloniceras meyendorffi	K_1a_1	Dyfrenoya furcata – Dufrenoya subfurcata		бедуль	Слои с Dufrenoya furcata		Aconeceras nisum
		Dyfrenoyia transitoria							
	Deshayesites deshayesi	Deshayesites grandis		Deshayesites dechyi – Deshayesites deshayesi			Deshayesites deshayesi	K_1a_1	Deshayesites deshayesi
		Cheloniceras parlinodum							
	Deshayesites forbesi	Deshayesites callidiscus		Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae			Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae		
		Deshayesites kiliani							
		Deshayesites fittoni							
	Prodeshayesites fissicostatus	Prodeshayesites obsoletus					Слои с Matheronites ridzewskyi		
		Prodeshayesites bodei							
Барремский (K_1br)			K_1br_2	Heteroceras astierianum, Imerites giraudi, Colchidites securiformis	K_1br_2		Heteroceras astierianum	K_1br_2	Heteroceras astierianum

Таблица 2 (продолжение)

Кемпер (Kemper, 1971, 1973, 1976)		Лобжанидзе, 1972			Шарикадзе, 1975, 1977		Товбина, 1979	
ФРГ		Юго-Восточнвя периферия Дзирульского массива (Грузия)			Южная периферия Дзирульского массива (Грузия)		Туркмения	
ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус		зоны	ярус, п/ярус	зоны и слои	ярус, п/ярус	горизонт, зоны
K_1al_1	Leymeriella tardefurcata, Proleymeriella schrammeni	K_1al_1		Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata
K_1a_2	Hypacanthoplites jacobi	K_1a_2	клансей	Hypacanthoplites jacobi (?)	K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi	K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi
	Acanthohoplites nolani			Acanthohoplites nolani		Acanthohoplites nolani		Acanthohoplites nolani
						слои с Protacanthoplites		Acnthohoplites prodromus
	Parahoplites nutfieldensis – Parahoplites melchioris		гаргаз	Colombiceras tobleri	K_1a_2	Colombiceras tobleri	K_1a_2	горизонт с Protacanthoplites monilis
								Parahoplites melchioris
	Epicheloniceras laticostatum – Ep. tschernyschewi			Epicheloniceras subnodosocostatum – E. tschernyschewi		Epicheloniceras martini		Epicheloniceras subnodosocostatum
	Tropaeum drewi							
K_1a_1	Dufrenoya furcata – Tropaeum bowerbanki	K_1a_1	бедуль	Dufrenoya furcata (?)	K_1a_1	Dufrenoya furcata	K_1a_1	Dufrenoya furcata
	Deshayesites deshayesi			Deshayesites deshayesi		Deshayesites deshayesi		Deshayesites deshayesi
	Prodeshayesites tenuicostatus (=fissicostatus)			Deshayesites weissi - Procheloniceras albrechtiaustriae (?)		Procheloniceras albrechtiaustriae		Deshayesites weissi
								Deshayesites tuarkyricus
							K_1br_2	Turkmeniceras turkmenicum
K_1br_2	Parancyloceras bidentatum – P. scalare	K_1br_1		Colchidites securiformis	K_1br_2	Colchidites securiformis		Colchidites, Imerites
	Simancyloceras stolleyi					Imerites giraudi		
						слои с Matheronites		

Таблица 2 (продолжение)

Котетишвили, 1976, 1979		Друщиц, Михайлова, 1979		Друщиц, Горбачик, 1979		Постановление МСК СССР (1981)	
Грузия				Юг СССР			
ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны
K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	tardefurcata – schrammeni	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	Proleymeriella schrammeni
K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi	K_1a_3	jacobi	K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi	K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi
	Acanthohoplites nolani		nolani - nodosocostatum		Acanthohoplites nolani – Diadochoceras nodosocostatum		Acanthohoplites nolani
K_1a_2	Colombiceras tobleri	K_1a_2	melchioris	K_1a_2	Parahoplites melchioris	K_1a_2	Parahoplites melchioris
	Epicheloniceras subnodosocostatum		crassicostatum - subnodosocostatum		Colombiceras crassicostatum – Epichel. subnodosocostatum		Colombiceras crassicostatum – Epichel. subnodosocostatum
K_1a_1	Dufrenoya furcata	K_1a_1	furcata	K_1a_1	Dufrenoya furcata	K_1a_1	Dufrenoya furcata
	Deshayesites deshayesi		deshayesi		Deshayesites deshayesi		Deshayesites deshayesi
	Prochelonicerasalbrechtiaustriae – Deshayesites weissi		weissi – albrechtiaustriae		Deshayesites weissi – Prochelonicerasalbrechtiaustriae		Deshayesites weissi – Prochelonicerasalbrechtiaustriae
			turkmenicum		Turkmeniceras turkmenicum		Turkmeniceras turkmenicum
K_1br_2	Colchidites securiformis	K_1br_2	securiformis	K_1br_2	Colchidites securiformis	K_1br_2	Colchidites securiformis

Таблица 2 (продолжение)

Бюснардо (Busnardo, 1984)			Кванталиани, 1985, 1989		Котетишвили, 1986		Хёдемакер, Бюло (Hoedemaeker, Bulot, 1990)	
Юго-Восточная Франция			Кавказ и Крым		Грузия		Средиземноморский регион	
ярус, п/ярус		зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны
K_1al_1		Tardefurcata	K_1al_1	Proleymeriella schrammeni	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata	K_1al_1	Leymeriella tardefurcata
Апт (K_1a)	K_1a_2	Jacobi	K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi	K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi	K_1a_3	Hypacanthoplites jacobi
				Acanthohoplites nolani		Acanthohoplites nolani		Acanthohoplites nolani
		Subnodosocostatum	K_1a_2	Parahoplites melchioris – Colombiceras tobleri	K_1a_2	Colombiceras tobleri	K_1a_2	Colombiceras tobleri
		Martinioides		Epicheloniceras subnodosocostatum		Epicheloniceras subnodosocostatum		Epicheloniceras subnodosocostatum
	K_1a_1	Bowerbanki	K_1a_1	Dufrenoya furcata	K_1a_1	Dufrenoya furcata	K_1a_1	Dufrenoyia furcata
		Grandis		Deshayesites deshayesi		Deshayesites deshayesi		Deshayesites deshayesi
		Hambrovi						
		Matheroni		Deshayesites weissi		Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae		Deshayesites weissi
		Consobrinus						
		Coquandi		Deshayesites tuarkyricus				Deshayesites tuarkyricus
		Prodeshayesites		Turkmeniceras turkmenicum				Горизонт с Turkmeniceras turkmenicum
Баррем	K_1br_2	Colchidites sp.		Colchidites securiformis	K_1br_2	Colchidites securiformis	K_1br_2	Colchidites securiformis

Таблица 2 (продолжение)

<table>
<tr><td colspan="8">Шарикадзе, 1992</td></tr>
<tr><td colspan="3">Грузия</td><td colspan="3">Северный Кавказ</td><td colspan="2">Кавказ</td></tr>
<tr><td colspan="2">ярус, п/ярус</td><td colspan="2">зоны, подзоны</td><td>ярус, п/ярус</td><td colspan="2">зоны, подзоны, слои</td><td>ярус, п/ярус</td><td>зоны, подзоны</td></tr>
<tr><td colspan="2">K_1al_1</td><td colspan="2">Leymeriella tardefurcata</td><td>K_1al_1</td><td colspan="2">Leymeriella tardefurcata</td><td>K_1al_1</td><td>Leymeriella tardefurcata</td></tr>
<tr><td rowspan="6">Апт (K_1a)</td><td rowspan="2">K_1a_3</td><td colspan="2">Hypacanthoplites jacobi</td><td rowspan="2">K_1a_3</td><td colspan="2">Hypacanthoplites jacobi</td><td rowspan="2">K_1a_3</td><td>Hypacanthoplites jacobi</td></tr>
<tr><td>Acanthohoplites nolani</td><td>Acanthohoplites uhligi
Diadochoceras nodosocostatum</td><td>Acanthohopli-tes nolani</td><td>Acanthohoplites uhligi
Diadochoceras nodosocostatum</td><td>Acanthohopli-tes nolani</td><td>Acanthohoplites uhligi
Diadochoceras nodosocostatum</td></tr>
<tr><td rowspan="2">K_1a_2</td><td colspan="2">Colombiceras tobleri – Protacanthoplites abichi</td><td rowspan="2">K_1a_2</td><td colspan="2">Parahoplites melchioris – Protacanthoplites abichi</td><td rowspan="2">K_1a_2</td><td>Parahoplites melchioris – Protacanthoplites abichi</td></tr>
<tr><td>Epicheloniceras subnodosocos-tatum</td><td>Epichel. buxtorfi
Ep. martini orientalis</td><td>Epicheloniceras subnodosocos-tatum</td><td>Epichel. buxtorfi
Ep. martini orientalis</td><td>Epicheloniceras subnodosocos-tatum</td><td>Epichel. buxtorfi
Ep. martini orientalis</td></tr>
<tr><td rowspan="4">K_1a_1</td><td colspan="2">Dufrenoyia furcata</td><td rowspan="4">K_1a_1</td><td colspan="2">Dufrenoyia furcata</td><td rowspan="4">K_1a_1</td><td>Dufrenoyia furcata</td></tr>
<tr><td colspan="2">Deshayesites deshayesi</td><td colspan="2">Deshayesites deshayesi</td><td>Deshayesites deshayesi</td></tr>
<tr><td colspan="2">Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae</td><td colspan="2">Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae</td><td>Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae</td></tr>
<tr><td colspan="2">? Turkmeniceras turkmenicum</td><td colspan="2">Matheronites ridzewskyi – Turkmeniceras turkmenicum</td><td>Matheronites ridzewskyi - Turkmeniceras turkmenicum</td></tr>
<tr><td>Баррем (K_1br)</td><td>K_1br_2</td><td colspan="2">Colchidites securiformis</td><td>K_1br_2</td><td colspan="2">слои Colchidites</td><td>K_1br_2</td><td>Colchidites securiformis</td></tr>
</table>

Т а б л и ц а 3

Состав зональных аммонитовых комплексов аптских отложении Северного Кавказа

Н и ж н и й а п т

Зона Matheronites ridzewskyi - Turkmeniceras turkmenicum

Matheronites ridzewskyi Kar., M. heberti Fall., M. trispinosus Koen., M. brevispinus Koen., Turkmeniceras aff.turkmenicum Tovb., Pseudocrioceras steinmanni Bac., Sim., P. waagenoides Rouch., Audouliceras cf. renauxianum d'Orb., Acrioceras furcatum d'Orb., A. urbani Neum. et Uhl., Pseudohaploceras sp. ind.

Зона Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae

Deshayesites weissi Neum. et Uhl., D. consobrinus d'Orb., D. bodei Koen., D. topley Casey, D. forbesi koeneni Casey, D. callidiscus rugosus Casey, D. ex gr. planus Casey, Procheloniceras albrechtiaustriae albrechtiaustriae Hoh., P. albrechtiaustriae cubanica Eg., P. albrechtiaustriae multicostata Eg., P. pachystephanum Uhl., Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Pseudocrioceras waageni Anth.

Зона Deshayesites deshayesi

Deshayesites deshayesi Leym., D. lavaschensis Kasan., D. dechyi Papp, D. consobrinoides Sinz., D. robustocostatus I. Mich., D. babaschensis Bogd., D. terminalis Bogd., D. involutus involutus Casey, D. involutus hythensis Casey, D. rarecostatus Bogd., Kvant., Scharik., D. formosus Bogd., Kvant., Scharik., D. michailovae Bogd., Kvant., Scharik., D.evolutus Lupp., D. cf. grandis Spath, D. cf. latilobatus Sinz., D. aff. topley Casey, D. sp. sp., Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. cornuelianum pygmaea Niksch., Ch. cornuelianum sinzowi Lupp., Ch. kiliani Koen., Ch. cf. neivai H.da Silva, Pseudohaploceras matheroni matheroni d'Orb., P. matheroni caucasica Lupp., P. ramosum Bogd., P. douvillei Fall., Pseudosaynella bicurvata Mich., P. raresulcata Leym., P. josaensis Sorney et Marin, Aconeceras haugi Sarasin, A. cf. trautscholdi Sinz., Tonohamites aequicingulatus Koen., Toxoceratoides royerianus d'Orb., Protetragonites mediocris Drusch., Phyllopachyceras baborense Coq., Euphylloceras ex gr. thetys d'Orb.

Зона Dufrenoyia furcata

Dufrenoyia furcata Sow., D. subfurcata Kas., D. dufrenoyi d'Orb., D. mackesoni Casey, D. casey Kvant., D. discoidalis Casey, D. praedufrenoyi Casey, D. cf. truncata Sow., D. cf. lurensis Kil., D. cf. notha Casey, Cheloniceras cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. cornuelianum latispinosum Niksch., Ch. cornuelianum naltschikensis Niksch., Ch. cornuelianum sinzowi Lupp., Ch. meyendorffi d'Orb., Ch. gotschei Kil., Ch. crassum crassum Spath, Ch. crassum impar Casey, Ch. mackesoni norfolkense Casey, Ch. Ch. seminodosum uralica Niksch., Ch. reductum Scharik., cf.

disparile Casey, Ch. cf. quadratum Casey, Pseudocheloniceras accomodatum Scharik., P. atypicum Scharik., P. moderatum Scharik., Gargasiceras gargasense d'Orb., Pseudohoploceras matheroni caucasica Lupp., P. cf. douvillei Fall., Aconeceras haugi Sarasin, Tonohamites decurrens Spath, T. aequicingulatus Koen., Toxoceratoides royerianus d'Orb., T. rochi Casey, Costidiscus nodosostriatus paucinodosa Renng., Tetragonites cf. depereti Kil., Euphylloceras paquieri Sayn, E. velledae velledae Mich., Procolombiceras sp. ind.

С р е д н и й а п т

Зона Epicheloniceras subnodosocostatum

Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. buxtorfi Jac. et Tobl., E. stuckenbergi Kas., E. intermedium Kas., E. pusillum Sinz., E. martini orientalis Jac., E. martini caucasica Anth., E. claudii Casey, E. martinioides Casey, E. waageni Anth., E. gracile rugatum Casey, E. sellindgense sellindgense Casey, E. sellindgense audax Casey, E. eotypicum Casey, E. elissoae Scharik., E. cf .cantianum Casey, Colombiceras crassicostatum d'Orb., C. subpeltoceroides Sinz., C. tobleri tobleri Jac. et Tobl., C. tobleri discoidalis Sinz., C. sinzowi Kas., C. caucasicum Lupp., C. treffryanus Karst., C. cf. karsteni Marcu, Gargasiceras aptiensis Roch, Pseudoaustraliceras pavlowi Wass., P. ramososeptatum Anth., Hamiticeras pilsbryi Ander., Desmoceras falcistriatum Anth., D. akuschaense Anth., Melchiorites emerici d'Orb., M. emerici strigosa Fall., Zuercherella zuercheri Jac. et Tobl., Z. cf. leptoviensis Zeuschn., Sanmartinoceras clansayense Eg., Luppovia adjiderensis Bogd., Kakab., I. Mich., L. aff. dostshanensis Bogd., Kakab., I.Mich., Tonohamites aequicingulatus Koen., T. cf. deccurens Spath, Pseudocrioceratites rotundus Eg., P. cf. pseudoelegans Eg., Argonauticeras kudryavzevi Drusch., Jauberticeras latericarinata Anth., J. micheliana d'Orb., Tetragonites duvalianus d'Orb., T. heterosulcatus d'Orb., T. depressus Rasp., Ptychoceras puzosianum d'Orb., P. cf. renngarteni Eg., P. cf. minimum Rouch., P. cf. parvum Eg., Cicatrites abichi Anth., Euphylloceras subalpinum subalpinum d'Orb., E. subalpinum ellipticum Kossm., E. cypris cypris Fall. et Term., E. velledae velledae Mich., E. aptiense aptiense Sayn, Salfeldiella guettardi guettardi Kasp., S. guettardi caucasica Sayn, S. kiliani Sayn, S. paquieri Sayn, S. pura Eg.

Зона Parahoplites melchioris - Protacanthoplites abichi

Parahoplites melchioris Anth., P. maximus Sinz., P. grossouvrei Jac., P. transitans Sinz., P. subcampichei Sinz., P. campichei Pict. et Ren., P. schmidti Jac. et Tobl., P. multicostatus Sinz., P. debilicostatus I.Mich., P. tumidus Eg., P. necopinus Eg., Protacanthoplites abichi Anth., P. bigoti Seun., P. multinodosus Tovb., P. bogdanovae Tovb., P. allanovi Tovb., P. rectangularis Kas., P. quadratus Kas., Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl.,. C. tobleri discoidalis Sinz., C. subpeltoceroides Sinz., C. crassicostatum angulata Eg., Acanthohoplites aschiltaensis Anth., Melchiorites emerici emerici Rasp., M. emerici alpina Kil., Zuercherella

zuercheri Jac., Desmoceras falcistriatum Anth., Uhligella rebouli Jac., Beudanticeras burchanense Eg., Sanmartinoceras clansayense Eg., Pseudoaustraliceras cf. ramososeptatum Anth., Pseudocrioceratites pseudoelegans Eg., Tetragonites duvalianus d'Orb., T. heterosulcatus Anth., T. inflatus Eg., T. depressus Rasp., Protetragonites obliquestrangulatus obliquestrangulatus Kil., Eogaudryceras numidum vocontiana Fall., E. numidum intermedia Fall., Argonauticeras kudryavzevi Drusch., Hemitetragonites elegans Eg., Jauberticeras micheliana d'Orb., J. latericarinata Anth., J. rotunda Eg., Ptychoceras renngarteni Eg., P. parvum Eg., Euphylloceras subalpinum subalpinum d'Orb., E. subalpinum ellipticum Kossm., E. kiliani Sayn, E. velledae velledae Mich., Salfeldiella guettardi guettardi Rasp., S. guettardi caucasica Sayn, S. pura Eg.

В е р х н и й а п т

Зона Acanthohoplites nolani

Acanthohoplites nolani nolani Seun., A. nolani crassa Sinz., A. nolani planulata Eg., A. nolani exiquecostatum Eg., A. nolani nodosa Eg., A. bigoti levicostata Eg., A. aschiltaensis Anth., A. bigoureti bigoureti Seun., A. bigoureti subrarituberculata Kvant., A. planidorsatus Kas., A. bergeroni Seun., A. rotundata Sinz., A. laticostatus Sinz., A. trautscholdi Sim., Bac., Sor., A. uhligi Anth., A. lorioli Sinz., A. evolutus Sinz., A. tersus Eg., A. tenuicostatus Sinz., A. subangulatus Sinz., A. prodromus Tovb., A. enodis Tovb., Diadochoceras nodosocostatum d'Orb., D. inaequalis Eg., D. recticostatum Eg., D. magnificum Eg., D. rotundum Eg., D. mutabilis Eg., D. spinosum I.Mich., Paracanthohoplites subplanatus Eg., P. caucasicus Lupp., P. proprius Eg., P. sinuosocostatus Eg., P. margaritae margaritae I.Mich., P. margaritae tenuicostata Kvant., P. hokodzense I.Mich., P. crebricostatus I. Mich., P. obscurus Eg., P. tenuis Eg., P. cubanicus Eg., P. subaschiltaensis Eg., P. multispinatus Anth., Paradiadochoceras fragosum Scharik., P. finitimum Scharik., Hokodziceras druschitsi Scharik., Eodouvilleiceras clansayense Jac., E. aphanasievi Eg., E. badkhyzicum Urn., E. extenuatum Eg., E. trituberculatum Sacharova, Beudanticeras cf. burchanense Eg., B.(?) planulatum Eg., Neoastieria sp., Sanmartinoceras clansayense Eg., Pseudocrioceratites pseudoelegans Eg., P. rotundus Eg., Tetragonites duvalianus d'Orb., T. heterosulcatus d'Orb., T. inflatus Eg., T. depressus kossmatellifomis Fall., Jauberticeras micheliana d'Orb., J. latericarinata Anth., Pseudojauberticeras subrotunda Eg., P. egoiani Scharik., Eogaudryceras aeolus d'Orb., E. numidum numidum Coq., E. numidum vocontania Fall., Hemitetragonites citocrescetus Eg., H. elegans Eg., Pictetia depressa Pict. et Camp., Argonauticeras kudryavzewi Drusch., Ptychoceras minimum minimum Rouch., P. minimum trifida Wiedm., Kakab., Scharik., P. parvum Eg., P. cf. levigatum Eg., Euphylloceras seresitense boulei Coll., E. cypris cypris Fall., E. thetys majoricense Wiedm., E. paquieri Sayn, E.aphroditae Fall., E. aptiense aplanatum Wiedm., Salfeldiella pura Eg., S. guettardi guettardi Rasp., Phyllopachyceras baborense Coq.

Зона Hypacanthoplites jacobi

Hypacanthoplites jacobi Coll., H. anthulai Kas., H. stephanoides Kas., H. subrectangulatus Sinz., H. tscharlokensis Glasun., H. nolaniformis Glasun., H. compressus Kas., H. microtuberculatus Eg., H. tuberculatus Eg., H. restrictus Eg., H. asper Glasun., H. elegans Fritel, H. karlukensis Lupp., H. milletoides Casey, H. clavatus Fritel, H. sarasini Coll., H. kopetdaghensis Glasun., H. incognitus Kvant., H. spathi Dut., H. crassus Sinz., Acanthohoplites bigoureti bigoureti Seun., A. bigoureti subrarituberculata Lupp., Chaschupseceras caucasicum Kvant. et Scharik., Ch. bogdanovae Kvant. et Scharik., Ch. daghestanicum Kvant. et Scharik., Eodouvilleiceras badkhysicum Urm., E. trituberculatum Sacharova, Beudanticeras burchanense Eg., Pseudosilesites seranoniformis Eg., P. akushensis I. Mich., Neoastieria reliqua Eg., N. nitida Scharik., Epacrioceras rarum Eg., Pseudocrioceratites cf. pseudoelegans Eg., Pictetia depressa Pict. et Camp., Hemitetragonites citocrescetus Eg., Tetragonites duvalianus d'Orb., Euphylloceras cypris cypris Fall. et Term., E. moriezense Sayn, Phyllopachyceras baborense Coq., Salfeldiella guettardi caucasica Sayn.

Т а б л и ц а 4

Состав зональных аммонитовых комплексов аптских отложений Грузии

Н и ж н и й а п т

? Зона Turkmeniceras turkmenicum

Pseudocrioceras waageni Anth., P. cornebaense Kakab., P. anthulai Rouch., P. steinmanni Bac., Sim., P. waagenoides Rouch., Audouliceras cf. renauxianum elegans Kakab., Turkmeniceras sp. ind.

Зона Deshayesites weissi - Procheloniceras albrechtiaustriae

Deshayesites weissi Neum. et Uhl., D. planus Casey, D. consobrinus d'Orb., Procheloniceras albrechtiaustriae albrechtiaustriae Hoh., P. pachystephanum Uhl., P. marcomannicum Uhl., P. dechauxi Kil. et Reb., Ch. seminodosum seminodosum Sinz., Ch. cornuelianum pygmaea Niksch., Megatyloceras coronatum Rouch., M. rouchadzei Scharik., Pseudocrioceras densecostatum Kakab., P. anthulai Rouch., P. phasiensis Rouch., P. abichi Anth., P. waageni Anth., P. sahoriensis Rouch., P. orbygnianum Math., P. lobjanidzei Kakab., Audouliceras tskaltsithelaense Rouch., A. tzotnei Rouch., Australiceras (Proaustraliceras) tournieri Rouch., Acrioceras (Acrioceras) spathi Sark., Kutatissites heliceroides Rouch., K. rionensis Rouch., K. bifurcatus Kakab., K. recticostatus Erist., Helicancylus furcata Kakab., Pseudohaploceras matheroni d'Orb., P. ramosum Bogd., Costidisus microcostatus Sim., Bac., Sor., C. recticostatus d'Orb., C. striatisulcatus d'Orb., Ptychoceras meyrati Oost., Phyllopachyceras baborense Coq.

Зона Deshayesites deshayesi

Deshayesites deshayesi Leym., D. dechyi Papp, D. lavashensis Kas., D. involutus hythensis Casey, D. bogdanovae Scharik., D. cf. vectensis Spath, Cheloniceras seminodosum seminodosum Sinz., Ch .seminodosum naltschikensis Niksch., Ch. cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. cornuelianum latispinosum Niksch., Ch. cornuelianum sinzowi Lupp., Ch. crassum crassum Spath, Megatyloceras coronatum Rouch., M. rouchadzei Scharik., Aconeceras trautscholdi Sinz., Pseudohaploceras matheroni d'Orb., P. douvillei Fall., Macroscaphites yvani Puz., Acrioceras (Acrioceras) dissimilis d'Orb., Pseudocrioceras orbignyanum Math., P. dichotomum Rouch.

Зона Dufrenoyia furcata

Dufrenoyia furcata Sow., D. dufrenoyi d'Orb., D. praedufrenoyi Casey, D. subfurcata Kas., D. cf. formosa Casey, Cheloniceras cornuelianum cornuelianum d'Orb., Ch. cornuelianum latispinosum Niksch., Ch .meyendorffi d'Orb., Ch. disparile Casey, Ch. crassum crassum Spath, Ch. asper Scharik., Ch. seminodosum naltschikensis Niksch., Ch. aff. seminodosum Sinz., Procolombiceras antiquum Scharik., P. aptum Scharik., Aconeceras nisum d'Orb., Toxoceratoides royerianus d'Orb., T. cf. rochi Casey, Tropaeum (Tropaeum) longus Kakab., Acrioceras (Acrioceras) dissimilis d'Orb., Tonohamites cf. aequicingulatus Koen., Pseudocheloniceras sp. ind., Pseudohaploceras sp. ind., Ammonitoceras (Lythancylus) sp.

С р е д н и й а п т

Зона Epicheloniceras subnodosocostatum

Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. tschernyschewi Sinz., E. intermedium Kas., E. pusillum Sinz., E. martini orientalis Jac., E. martini caucasica Anth., E. elissoae Scharik., Colombiceras crassicostatum d'Orb., C. caucasicum Lupp., C. tobleri tobleri Jac. et Tobl., C. tobleri discoidalis Sinz., C. subpeltoceroides Sinz., C. subtobleri Kas., C. sinzowi Kas., C. elissoae Kvant., Acanthohoplites aff. bigoureti Seun., Ammonitoceras transcaspium Sinz., A. colchicum Kakab., Australiceras tenuicostatum Kakab., Pseudoaustraliceras ramososeptatum Anth., P. pavlowi Wass., Hamiticeras pilsbryi Ander., P. aliensis Lobj., Crioceratites elegans d'Orb., Tonohamites picteti Oost., Melchiorites emerici Rasp., M. saltense Kasan., Zuercherella zuercheri Jac., Tetragonites duvalianus d'Orb., Callizoniceras aff. hoyeri Koen., Ptychoceras cf. parvum Eg., Jauberticeras sp., Salfeldiella guettardi Rasp., Euphylloceras velledae velledae Mich., S. aptiense aptiense Sayn.

Зона Colombiceras tobleri - Protacanthoplites abichi

Colombiceras tobleri tobleri Jac. et Tobl., C. tobleri discoidalis Sinz., c. cf. subpeltoceroides Sinz., Protacanthoplites abichi Anth., P. bigoti Seun., P. rectangularis Kas., P. mirus Tovb., P. quadratus Kas., Pseudoaustraliceras pavlowi Wass., Zuercherella zuercheri Jac., Ptychoceras aff. renngarteni Eg., Phyllopachyceras baborense Coq.

В е р х н и й а п т

Зона Acanthohoplites nolani

Acanthohoplites nolani nolani Seun., A. nolani crassa Sinz., A. prodromus Tovb., A. migneni Seun., A. bigoureti bigoureti Seun., A. bigoureti analavelonensis Collig., A. bigoureti luppowi Kvant., A. bigoureti rarituberculata Lupp., A. bigoureti subrarituberculata Kvant., A. bergeroni Seun., A. uhligi Anth., A. subangulatus Sinz., A. aschiltaensis Anth., A. tsagarelii Kvant., A. subangulicostatus Sinz., A. andranomenensis Besair., A. trautscholdi Sim., Bac., Sor., A. laticostatus Sinz., Chaschupseceras abchasicum Kvant., Diadochoceras nodosocostatum d'Orb., D. eristavii Kvant., Paracanthohoplites subplanatus Eg., P. caucasicus Lupp., P. margaritae margaritae I.Mich., P. margaritae tenuicostata Kvant., P. multispinatus Anth., P. cubanicus Eg., P. papavai Kvant., Eodouvilleiceras planum Rouch., E. clansayense Jac., Tetragonites duvalianus d'Orb., T. heterosulcatus Anth., Euphylloceras seresitense seresitense Perv., Phyllopachyceras baborense Coq.

Зона Hypacanthoplites jacobi

Hypacanthoplites jacobi Coll., H. nolaniformis Glasun., H. asper Glasun., H. tscharlokensis Glasun., H. rubricosus tenuiformis Casey, H. restrictus Eg., H. tuberculatus Eg., H. elevatus evanida Breistr., H. sarasini Coll., H. anthulai Kas., H. incognitus Kvant., H. mananae Kvant., H. rectangularis Sinz., H. cf. kopetdaghensis Glasun., Paracanthoplites multispinatus Anth., p. expressus Scharik., Eodouvilleiceras subquadratum Kvant. et Scharik., Neoastieria reliqua Eg., Pseudosilesites akushensis I.Mich., P. seranoniformis Eg., P. abundocostatum Kvant. et Scharik., Tetragonites duvalianus d'Orb., Ptychoceras minimum Rouch., Pictetia sp., Phyllopachyceras baborense Coq., Euphylloceras seresitense seresitense Coq.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изучены около 200 морфогенезов раковин представителей 44 родов аптских, а также средне- позднеюрских аммоноидей; установлено 4 новых рода и 26 видов.

2. Терминология лопастной линии должна основываться на про-и примасутурах. Изучены типы про- и примасутуры аптских и келловейских аммоноидей. Доказано наличие трехлопастной просутуры у представителей Phylloceratida и Ancyloceratina. Выделен особый тип примасутуры - шестилопастная с последующей редукцией внутренней ветви умбиликальной лопасти. Такой тип примасутуры впервые устанавливается у представителей аптских литоцератид и келловейских кардиоцератоидей. Существует прямая гомология между основными элементами (VLUID) лопастной линии у мезозойских аммоноидей.

3. Предполагается, что первичная органическая эмбриональная раковина, состоящая из протоконха и большей частью первого планоспирального оборота, образовалась не по частям, а сразу. К моменту выклева раковина аммонителлы состояла из заполненной жидкостью протоконха и первого оборота, а также фиксатора, цекума, просепты, первичного пережима и первичного валика. В начальной стадии постэмбрионального развития аммонителла вела придонный образ жизни. Аммониты развивались прямым путем.

4. Перемещение животного в жилой камере как на эмбриональной, так и на постэмбриональной стадиях развития осуществлялось путем гидростатического давления на заднюю часть мягкого тела. Кроме того, внутрикамерная жидкость выполняла еще и ряд других функций: обеспечивала дефляцию адапикальной части тела на начальном этапе перемещения; играла роль буфера для поддержания задней части тела в период секреции новой септы; служила баластом для обеспечения нейтральной плавучести. Объем поступающей жидкости и, соответственно, длина вновь образованной камеры, очевидно, контролировали нейтральную плавучесть.

5. Установлена взаимосвязь между лопастной линией, формой раковины, поперечным сечением оборотов и скульптурой. Редукция умбиликальной лопасти примасутуры или ее внутренней ветви обусловлена сужением раковины и изменением формы оборота в области первичного пережима. Появившаяся на седле L/I новая лопасть вместо исчезнувшей умбиликальной лопасти (U) является не гомологичным, а аналогичным элементом и должна обозначаться другим символом.

6. Конфигурация лопастной линии и ее отдельных элементов зависит в основном, от количества и времени фиксации опорных точек прикрепления, формы оборотов и величины внутрикамерного гидростатического давления. В каждой септе взрослых экземпляров отражена история развития ее гофрированных краев (лопастной линии).

7. Усложнение лопастной линии в историческом развитии аммоноидей, по всей видимости, связано с увеличением внитрикамерного гидростатического давления в онто-филогенезе.

8. Рассмотрены морфогенетические типы лопастной линии аптских и некоторых позднеюрских аммоноидей. В филлоцератидах установлен олкофиллоцерасовый тип лопастной линии. Доказано, что акантогоплитовый тип лопастной линии формируется на базе дувиейцерасового путем приобретения латеральной лопастью вторичной трехраздельности и двураздельности дорсальной лопасти. Основное направление развития лопастной линии аммоноидей шло по пути:

$$VL \rightarrow VL{:}D \rightarrow VL{:}\,ID \rightarrow VL\dot{\dot{U}}ID \rightarrow VL\dot{\dot{U}}I_1I_1\,D.$$

9. Муральный гребень и предсептальная призматическая зона не гомологичные образования; первый из них характерен для наутилоидей, а второй - для аммоноидей.

10. Основное функциональное значение септ у аммонитов заключается в обеспечении перемещения мягкого тела в жилой камере и поддержании нейтральной плавучести, а гофрированных ее краев - в прочном прикреплении мягкого тела к стенке раковины.

11. Доказано, что лопастная линия имеет систематическое значение для выделения таксономических категорий, начиная от рода до отряда включительно. Систематическое значение для аммоноидей имеют: а) способ расчленения первичных элементов; б) место и время закладки новых лопастей; в) общее количество первичных и вторичных элементов, их размеры, расположение и соотношение между собой; г) степень рассеченности лопастной линии; д) строение седел. Степень гофрировки просутуры, форму и размеры ее отдельных элементов можно использовать для таксономических целей. Строение примасутуры, как отдельно взятый признак, не может иметь значения для систематики при установлении высших таксонов юрско-меловых аммоноидей. Ранняя дифференциация умбиликальной и интернилатеральной лопастей, затрагивающая иногда и примасутуру, не имеет существенного значения для систематики высших таксонов. Способ дифференциации лопастей I и D не имеет значения для систематики гетероморфных аммонитов.

12. Установлено, что позднеюрско-раннемеловые аммоноидей характеризуются четырьмя типами мускулов: двумя парами латеральных и переднелатеральных, а также вентральным и дорсальным. Основное функциональное значение мускулов заключалось, очевидно, в прикреплении тела животного к раковине, а также в обеспечении передвижения в толще воды. Доказано значение отпечатков мускулов для систематики аммоноидей.

13. На основании морфогенетических исследований и анализа литературных источников можно сделать следующие выводы по систематике и филогении некоторых групп позднеюрско-раннемеловых аммоноидей.

а. На основании способа дифференциации интернилатеральной лопасти подтверждается правомерность выделения семейства Holcophylloceratidae Drusch. в составе отрада Phylloceratida.

б. Семейство Gaudryceratidae выведено из состава надсемейства Tetragonitoidea и возведено в ранг надсемейства. Доказана его близость к Lytoceratoidea, нежели Tetragonitoidea.

в. Подотряд Ancyloceratina рассматривается в объеме пяти надсемейств: Ancyloceratoidea, Douvilleiceratoidea, Deshayesitoidea, Acanthohoplitoidea и Parahoplitoidea.

г. Надсемейство Douvilleiceratoidea состоит из номинального семейства и трех подсемейств: Roloboceratinae, Cheloniceratinae и Douvilleiceratinae.

д. Надсемейство Acanthohoplitoidea включает номинальное семейство и три подсемейства: Colombiceratinae, Diadochoceratinae и Acanthohoplitinae. Доказано происхождение Acanthohoplitidae от Cheloniceratinae. Намечены несколько филогенетических рядов.

е. Подотряд Perisphinctina рассматривается в составе шести надсемейств: Stephanoceratoidea, Cardioceratoidea, Perisphinctoidea, Olcostephanoidea, Desmoceratoidea и Hoplitoidea. Семейство Leymeriellidae выведено из состава Hoplitoidea и включено в Desmoceratoidea.

14. Нижняя граница аптского яруса проводится по подошве зоны Matheronites ridzewskyi-Turkmeniceras turkmenicum, а верхняя - по кровле зоны Hypacanthoplites jacobi. В нижнем апте Кавказа выделяются четыре зоны: ridzewskyi- turkmenicum; weissi- albrechtiaustriae; deshayesi; furcata. Средний апт рассматривается в объеме двух зон: subnodosocostatum и melchioris-abichi; нижняя зона расчленяется на две подзоны: martini orientalis и buxtorfi. В верхнем апте рассматриваются две зоны: nolani и jacobi, нижняя зона расчленяется на две подзоны: nodosocostatum и uhligi. В Грузии фаунистически обосновывается зона furcata. Подтверждается наличие нижнеальбской зоны tardefurcata в центральном Дагестане.

В результате детальных биостратиграфических исследований установлено: а) наличие внутриформационных перерывов в разрезах нижнего апта Южного Дагестана; б) среднеаптский возраст "сгруженного горизонта" и выше залегающих слоев алевролитов в Центральном Дагестане; в) трансгрессивное залегание среднего апта на разновозрастные фаунистические горизонты нижнего апта и баррема в Центральном и Северном Дагестане; г) стратиграфическое несогласие между нижним аптом и барремом в некоторых разрезах Западной Абхазии (Грузия); д) трансгрессивное залегание нижнего альба на барреме в разрезе по р. Агура (Сочинский район); е) несогласное залегание различных горизонтов апта (от нижнего до верхнего включительно) на барремских отложениях Дзирульского массива.

APTIAN AMMONITES OF THE CAUCASUS

S u m m a r y

GENERAL INFORMATION

The work is dedicated to 2 problems: I. Palaeontology (functional morphology of ammonite shells; systematics and phylogeny of Aptian and some Jurassic ammonites and II. Stratigraphy (biostratigraphy of Aptian deposits of the Caucasus).

Ontogenic method was used in palaeontological investigations. Ammonite's shells have been studied under SEM and binocular microscopes. For the comparative morphogenetic analysis besides the Aptian ammonites, the shells of some Jurassic and Late Paleozoic ammonites also were studied. The collection of Aptian, as well as of some Jurassic and Late Paleozoic ammonites consists of more than 15,000 specimens. Up to 200 shells morphogenesis of 44 genus of Aptian and Jurassic ammonites have been studied. Approximately 500 unpolishs have been prepared for studying an internal structure of the shells.

I. P A L A E O N T O L O G Y

TERMINOLOGY FOR SUTURE LINE OF AMMONITES. Suture line terminology should be based on pro- and primasuture. In initial lines of Mesozoic ammonites five main lobes are identified: ventral (V), lateral (L), dorsal (D), internilateral (I) and umbilical (U). Lobe, located among nepionic elements V and D is lateral from anatomic point of view. Phylogenetically it is much older origin than umbilicum and seam line and it should be identified by symbol L. The second element in the prosuture (forth in primasuture) and in the following lines appears inside of the whorl, on the interval saddle and it should be named Internilateral and marked by symbol I. The third lobe in the prosuture (fifth in the primasuture) is originated in the seam area and is a real umbilical lobe (U). When a new element is being conceived on the slope of saddle (lobe), indexation should be made depending on whether this element was formed in ancestors as a result of partition saddle or lobe. For lobes, formed independently from each other in various phylogenetic branches of ammonites (analogous lobes) as a result of partition of the saddle V/L, the following names are proposed: for Goniatitids – neulateral (N) as per U.N.Popov's definition, for some Ceratites – adventive (A), as per E. Fon Moisisovich' definition, and for Late Cretaceous Hoplitoidea – pseudolateral (P).

STRUCTURE OF EMBRYONAL SHELL AND SUCCESSION OF PRIMARY SKELETON ELEMENTS FORMING. Nepionic embryonal shell of ammonites was obviously composed by elastic organic material. Most likely it consisted of protoconch and nepionic planospyral whorl before the nepionic constriction and was formed simultaneously. Larger part of protoconch was filled with liquid. At the next stage of development calcification of organic shell initiated. The wall of protoconch and the nepionic whorl calcified by various parts of embryon's soft body and they are not homologic formations. Embryo body gradually released protoconch, which was carried out through increasing hydrostatic pressure created by liquid inside the chamber. By

the time prosiphon, caecum and nepionic constriction would start forming. Sometime later mural parts of the back end of the body would tie to the protoconch wall and formation of the proseptum would commence. Embryonal development ended with complete calcification of the nepionic organic shell, forming of prosiphon, caecum, proseptum and nepionic ridge. Beginning of postembrional development coincided with slowing down of ammonitella growth and adequately proseptum thickening occurred. Re-formed shell layers of the second whorl would tie to the nepionic ridge similar to how it happens during re-generation of damaged sections of shell wall in grown specimens. At the initial stage of postembryonal development, ammonitella having protoconch filled with liquid, obviously spent majority of time close to the bottom. Ammonoids developed through a direct way without metamorphosis.

MECHANISM FOR MOVING SOFT BODY OF AMMONITES IN A LIVING CHAMBER. In separate chambers of phragmocon of Paleozoic and Mesozoic ammonoideas the calcite liner length and concretic structures were encountered. The former are observed only in phylloceratid and lythoceradit ammonites and are named by us "Lines of Longitudinal Contacts" and the latter are observed in all studied ammonites named as "Pseudosuture". Pseudosutures secretioned by mural parts of septal epythely fix short stops of ammonite body during movement in a living chamber. Lines of longitudinal contacts, secretioned at the junctions of periphery sections of the rear part of the body, indicate deforming degree of the body during movement. Movement of the mantle in the body chamber was not performed simultaneously. First the preventable sections, located further from the blowing center, moved and at the end – seam sections located closer. Fixation of mural parts at the end of the body was not conducted synchronically either – first lobe bases ("bas points of fixing") would be fixed and then – saddled. This process consisting of three stages – initial, intermediate (basic) and final - was long, complicated and progressed rhythmically. Mantle movement occurred by way of using hydrostatic pressure over the rear part of the ammonite body. Movement speed directly depended on the osmotic pumping speed and was determined by sizes and location of the connection ring of siphon. Volume of the liquid and correspondingly length of the re-formed chamber controlled neutral buoyancy.

FUNCTIONAL MEANING OF AMMONOIDEA SEPTUM. After regular movement through the living chamber, at the location of the future septum, thin linear calcite structure would be secretion by sepal ephythely, i.e. "proseptal prismatic zone" (Hendenson, 1984), which was the basis of septum and determined contour of the septal line. By help of this formation, rear part of the organism, as well as organic membrane, was strongly fixed to the shell wall. "Mural ridge" (Blind, 1975) and "proseptal prismatic zone" are not homologenic formations. The former is characteristic for Nautillids and the latter – for ammonites. Morphology of septum and configuration of the septal line were mainly determined by intensity of the inside chamber hydrostatic pressure, number, location and synchronicity of the "reference point of fixation", and by shape of transversal crossing of whorls as well. Septums performed the following basic functions in ammonites: a) taking up the hydrostatic

pressure, formed by the cameral liquid and assisted to the movement of the organism's soft body in the living chamber; b) together with siphon they played a dominant role in distribution of cameral liquid, and as a result in supporting neutral buoyancy; c) by help of septum, the organism separated from phragmocon; d) served as inside support against outside hydrostatic pressure.

PROSUTURE AND PRIMASUTURE. Aptian and obviously all Middle-Late Jurassic and Cretaceous ammonites are characterized triple septalprosuture – LUI. This type of prosuture firstly is fixed in Aptian *Phylloceratida* and *Ancyloceratina*. According to the shape and size of the ventral saddle three types of prosuture are identified: a) prosuture with low saddle, b) prosuture with medium height saddle and c) prosuture ith high saddle. The studied ammonites are characterized by primasutures of the following types: 1) Four septal – VLID; 2) five septal – VLUID; 3) five septal - VLUID with further reduction of umbilical lobe U; 4) six septal - $VLUI_1I_1D$ and 5) six septal - $VLU_1 U_1 ID$ with further reduction of the inside branch of umbilical lobe (U_1). The last type was determined for the first time and it is characteristic for Aptian *Lytoceratida* and Callovian *Cardoiceratoidea*. Increased number of lobes in pro- and primasuture is a result of the accelerated development. Exception is the primasuture of the first type. All lobes of the prosuture are inherited by primasuture.

INTERRELATIONSHIP OF THE SHELL WHORL SHAPE AND SEPTAL LINE. Septal line is developed in tight dependence on shell shape, cross section of the whorl and sculpture. In morphogenesis whorl shape changes first, and then septal line. This interrelation is observed in all studied big taxons of ammonites. Whorl shape and shell sculpture are adaptive features, characterized by large variety and plasticity. Septal line is more stable and conservative. But sudden changes of shell shape and cross section of whorls, finally contribute their corrections in the morphogenesis of septal line. Because of in ontogeny more often are transformed the sites of the shell, located close to the seam, the septal line elements are exposed to te greatest variation. For the same reason among Mesozoic Ammonites Lateral (L) and especially Ventral (V) lobes are more conservative. Number of septal line elements, developed in umbilicum area of the shell in monomorphic ammonites directly depends on involution degree of whorls: the more involution increases the more element number increases, and vice versa. When shell shape changes from monomorphic into heteromorphic, number of primasuture lobes decreases, reduction of umbilical lobes occurs, and it becomes the reason for convergent development of septal line. The case of reduction of the umbilical lobe or its inside branch in monomorphic ammonites is most likely preconditioned by shell narrowing and change of whorl shape in the area of nepionic constriction. The new lobe formed on the saddle L/I instead of disappeared umbilical lobe (U), is not homologic, but is an analogous element and must be marked by a different symbol.

MORPHOGENETIC TYPES OF SEPTAL LINE IN APTIAN AND SOME OTHER JURASSIC-CRETACEOUS AMMONITES. The issues of differentiation of septal line's primary elements of the ammonites are discussed in detail. It is proved that by way of preparing septum shears or by shell acid treatment it is possible to

perform ontogenetic development of separate elements of septal line. It turns out that each septum of the adult ammonite specimen is the carrier of information about onto-phylogenetic development of septal system and septal line. General progressive development of the septal line of ammonites progressed as follows: VL→VL:D→VL:ID→VL$\dot{U}$ID→VL$\dot{U}I_1I_1$D. 14 morphogenetic types of septal line in Midlle Jurassic-Early Cretaceous ammonites are identified and characterized in detail. Olcophylloceratic type of septal line is determined in *Phylloceratida*. It is proved that Acantohoplitic type is formed on the basis of Douvilleiceratic type by way of obtaining the lateral lobe with secondary triple division and the dorsal lobe with double division. In *Phylloceratida* sutural lobe is formed due to partition of the saddle U/I or lobe I_2, but in *Perisphinctinae* – of nepionic external slope of the lobe I.

IMPORTANCE OF SEPTAL LINE FOR SYSTEMATICS. It is proved that septal line for Jurassic-Cretaceous Ammonites the septal line is important for identification of taxonomic categories starting from Genus up to Order. Namely, the following features have systematic significance for Ammonites: a) a ways of subdivision of the nepionic elements; b) location and time of new lobes laying; c) total number of nepionic and secondary elements, their sizes, location and co-relation among themselves; d) dissecting degree of septal line; e) structure of a saddle. Structure of primasuture, as a separate feature, can't have any implication for identifying higher taxons of Jurassic-Cretaceous Ammonites. Early differentiation of the umbilical and internilateral lobes, that sometimes refers to primasusture, has no significance for systematics of higher taxons. Differentiation ways of lobes I and D have no importance for systematics of heteromorphic ammonites.

IMPRINTS OF MUSCLES AND THEIR IMPLICATION FOR SYSTEMATICS. Imprints of muscles were noticed in representatives of 22 genera of Aptian and Callovian ammonites. 4 muscle types are pointed out: 1) para-lateral; 2) para-frontlateral; 3) ventral and 4) dorsal. Presence of the dorsal muscles in ammonites is marked for the first time. Imprints of muscles differ from each other by location, shape and size. Obviously, the main functional meaning of muscles was to attach the organism to the shell and to provide reactive locomotion. It turned out that related groups of ammonites have imprints of muscles similar by shape and location. They could be used for the purposes of specifying systematics and phylogeny of ammonites.

SYSTEMATIC AND PHYLOGENY OF APTIAN AMMONOIDEA. 4 new genera (*Pseudojauberticeras*, *Pseudocheloniceras, Paradiadochoceras, Hokodziceras)* and 26 species are identified among Aptian Ammonites; their systematic position is determined and possible phylogenetic relations are revealed. Rightfulness of identifying of the family *Holcophylloceratidae* in order *Phylloceratida* is proved on the basis of differentiation feature of the internilateral lobe. Family *Gaudryceratidae* is separated from superfamily *Tetragonitoidea* and is regarded in a rank of superfamily. Its similarity with *Lytoceratoidea* and not with *Tetragonitoidea* is proved. Superfamily *Douvilleiceratoidea* consists of nominal family with three subfamilies: *Rolobоceratinae, Cheloniceratinae* and *Douvilleiceratinae*. Subgenus *Procheloniceras* (*Eocheloniceras*) is excluded out of the

subfamily Cheloniceratinae and included in the new genus *Pseudocheloniceras*. Phylogenetic relations among separate genera of superfamily *Douvilleiceratoidea* are determined. Superfamily *Acanthohophlitoidea* consists of the nominal family with three subfamilies: *Colombiceratinae, Diadochoceratinae* and *Acanthohoplitinae*. Genus *Paracanthohoplites* is excluded from subfamily *Diadochoceratinae* and included in *Acanthohoplitinae*. New genus of *Paradiadochoceras* is included in *Diadochoceratinae*. It is proved that *Acanthohoplitidae* originated from *Cheloniceratinae*. Several phylogenetic lines in superfamily *Acanthohoplitoidea* were identified. Suborder *Perisphinctina* is considered as consisiting of six Superfamilies: *Stephanoceratoidea, Cardioceratoidea, Perisphinctoidea, Olcostephanoidea, Desmoceratoidea* and *Hoplitoidea*. Family *Leymeriellidea* is excluded from *Hoplitoidea* and included in *Desmoceratoidea*. It is assumed that *Desmoceratoidea* originated from *Olcostephanoidea.*

II. S T R A T I G R A P H Y

BIOSTRATIGRAPHY OF APTIAN DEPOSITS OF THE CAUCASUS. As a result of detailed (bed-by-bed) investigations of 70 Aptian sections and ammonites associations of the Caucasus, the schemes of zonal subdivision of the Aptian deposits of the North Caucasus and Georgia separately, as well as for the Caucasus as a whole, are elaborated. Lower boundary of Aptian stage is drawn at the base of *Matheronites ridzewskyi–Turkmeniceras turkmenicum* Zone, whereas the upper boundary – at the top of *Hypacanthoplites jacobi* Zone. In Lower Aptian (Bedoulian) of the Caucasus 4 Zones are identified: *Matheronites ridzewskyi–Turkmeniceras turkmenicum; Deshayesites weissi–Procheloniceras albrechtiaustriae; Deshayesites deshayesi; Dufrenoyia furcata.* Middle Aptian (Gargasian) is considered to include 2 Zones: *Epicheloniceras subnodosocostatum* and *Parahoplites melchioris–Protacanthoplites abichi.* The lower Zone for the first time is subdivided into 2 Subzones: *Epicheloniceras martini* and *E. buxtorfi*. Upper Aptian (Clansayesian) includes 2 Zones: *Acanthohoplites nolani* and *Hypacanthoplites jacobi*. The lower Zone is subdivided into 2 Subzones: *Diadochoceras nodosocostatum* and *Acanthohoplites uhligi*. Zonal subdivision of majority of the studied sections is provided. Boundaries between Substages and Zones and composition of the ammonite complexes are specified. Correlation of Aptian scheme of the Caucasus with the Transcaspian and European Aptian schemes are carried out. On the basis of composition of ammonite characteristic associations presence of *Dufrenoyia furcata* Zone is determined for the first time for Georgia region. Presence of Lower Albian *Leymeriella tardefurcata* Zone in Central Dagestan is faunistically proved. Moreover, on the basis of detailed biostratigraphic research following results are received: (a) presence of breaks during sedimentation in the Lower Aptian sections of South Dagestan; (b) Middle Aptian age of the condensed horizon and of the following upwards layers of aleurolites in Central Dagestan; (c) transgressive overlapping of Middle Aptian over various faunal horizons of the Lower Aptian and Barremian in Central and North Dagestan; (d) stratigraphic unconformity between the Lower Aptian and Barremian in West Abkhazia; (e) transgressive overlapping of Aptian over Barremian deposits of the Dzirula massif.

კავკასიის აპტური ამონიტები

რ ე ზ ი უ მ ე

1. **ზ ო გ ა დ ი ც ნ ო ბ ე ბ ი.** ნაშრომი შედგება შესავლისა და 12 თავისგან. მას თან ერთვის 128 ნახაზი და ფოტო, გამოყენებული ლიტერატურის სია 523 დასახელების ნაშრომს ითვლის. მონოგრაფია ეძღვნება ორ ძირითად პრობლემას: 1) თავფეხიანი მოლუსკების – ამონოიდეების პალეობიოლოგია (ფუნქციური მორფოლოგია, ფილოგენია და სისტემატიკა); 2) კავკასიის აპტური ნალექების ბიოსტრატიგრაფია. პალეონტოლოგიური კვლევები ძირითადად ემყარებოდა ონტოგენეზურ მეთოდს; გამოყენებული იქნა რასტრული ელექტრონული და ბიოლოგიური მიკროსკოპები. შესწავლილია აპტური, აგრეთვე შუა-გვიანიურული და გვიანპალეოზოური ასაკის ამონიტების კოლექციები, რომლებიც 15 000-ზე მეტ ეგზემპლარს ითვლიან; გამოკვლეულია ამონიტების 44 გვარის წარმომადგენელთა მორფოგენეზი, დამზადდა 500-მდე ანშლიფი ნიჟარის შიგა აგებულების გარკვევის მიზნით, დეტალურად იქნა შესწავლილი კავკასიის აპტური ნალექების 70 ჭრილი.

2. **ა მ ო ნ ო ი დ ე ე ბ ი ს ტ ი ხ რ ი ს ხ ა ზ ი ს ტ ე რ მ ი ნ ო ლ ო გ ი ა.** ტიხრის ხაზის ტერმინოლოგია უნდა ეყრდნობოდეს პრო- და პრიმასუტურების კვლევის შედეგებს. მეზოზოური ამონიტების პირველ ორ ტიხრის ხაზში (პროსუტურასა და პრიმასუტურაში) გამოიყოფა ხუთი ძირითადი უბე: ვენტრული (V), ლატერალური (L), დორსული (D), ინტერნილატერალური (I) და უმბილიკური (U). V და D პირველად ელემენტებს შორის მდებარე უბე ანატომიურად ლატერალურია. იგი ფილოგენეზურად (ისტორიულად) უფრო ძველი წარმონაქმნია, ვიდრე უმბილიკუმი (ჭიპი) და ნაწების ხაზი და უნდა აღინიშნოს L სიმბოლოთი. ტიხრის ხაზის მეორე ელემენტი პროსუტურაში (მეოთხე პრიმასუტურაში) და მომყოლ ტიხრის ხაზებში ჩნდება ნიჟარის ხვეულის შიგა მხარეს, შიგა უნაგირაზე. შესაბამისად, მას უნდა ეწოდოს „ინტერნილატერალური უბე“ და აღინიშნოს I სიმბოლოთი. მესამე ელემენტი პროსუტურაში (მეხუთე პრიმასუტურაში) ისახება ნიჟარის ნაწების ხაზის (შიგა გადაღუნვის) მახლობლად და წარმოადგენს ნამდვილ ჭიპის უბეს (U). ახალი ელემენტის უნაგირის (უბის) ფერდობზე ჩასახვის შემთხვევაში ინდექსაცია უნდა მოხდეს იმის და მიხედვით, როგორ წარმოიშვა იგი წინაპრებში – უბის თუ უნაგირის დანაწევრების შედეგად. იმ უბეებისთვის, რომლებიც წარმოშობილი არიან ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ამონოიდეების სხვადასხვა ფილოგენეზურ შტოში (ანალოგიური უბეები), V/L უნაგირის დანაწევრების შედეგად, ვთავაზობთ შემდეგ სახელწოდებებს და სიმბოლოებს: გონიატიტებისთვის – „ნეოლატერალური“ (N), ი.ნ.პოპოვის ტერმინოლოგიის მიხედვით, ზოგიერთი ცერატიტისთვის –

„ადვენტური“ (A), ე.ფონ მოისისოვიჩის მიხედვით, ხოლო გვიანცარცული ჰოპლიტაცეებისთვის – „ფსევდოლატერალური“ (P).

3. **ემბრიონული ნიჟარის აგებულება და პირველადი სკელეტური ელემენტების ფორმირების თანმიმდევრობა.** ამონიტების პირველადი ემბრიონული ნიჟარა, როგორც ჩანს, აგებული იყო ელასტიკური ორგანული ნივთიერებისგან. იგი, ალბათ, შედგებოდა პროტოკონქისა და პირველი პლანოსპირალური ხვეულისგან, პირველადი სარტყლის ჩათვლით და წარმოქმნილია არა ნაწილ-ნაწილ, არამედ ერთდროულად. პროტოკონქის დიდი ნაწილი სითხით უნდა ყოფილიყო შევსებული. განვითარების შემდგომ ეტაპზე იწყებოდა ორგანული ნიჟარის კალციფიკაცია. პროტოკონქისა და პირველი ხვეულის კედლების გაკირქვება ხდებოდა ემბრიონის რბილი სხეულის სხვადასხვა ნაწილების მიერ და ამრიგად ისინი არ არიან ჰომოლოგიური წარმონაქმნები. ემბრიონი თანდათანობით ტოვებდა პროტოკონქს, რაც ხორციელდებოდა ამ უკანასკნელში შიგაკამერული სითხის ჰიდროსტატიკური წნევის გაზრდით. ამ დროისთვის იწყებოდა ფიქსატორის, ცეკუმის და პირველადი რგოლის (ლილვაკის) ფორმირება. მოგვიანებით რბილი სხეულის ადაპიკალური მხრის მურალური ნაწილები ემაგრებოდა პროტოკონქის კედელზე და იწყებოდა პროსეპტის ფაბრიკაცია. ემბრიონული განვითარება მთავრდებოდა პირველადი ორგანული ნიჟარის სრული კალციფიკაციით, ფიქსატორის, ცეკუმის, პროსეპტის და პირველადი ლილვაკის ფორმირებით. პოსტემბრიონული განვითარების საწყის ეტაპზე ამონიტელის ზრდის ტემპი შენელებული იყო, რაც შესაბამისად ხელს უწყობდა პროსეპტის გასქელებას. მეორე ხვეულის ახლადწარმოქმნილი შრეები (პრიზმული და ფირფიტოვანი) ემაგრებოდა პირველად რგოლზე იმდაგვარად, როგორც ეს ხდება მოზრდილ ეგზემპლარებში ნიჟარის კედლის რეგენერაციის შემთხვევაში – შიგა მხრიდან, დაზიანებული კიდიდან (აპერტურიდან) რამდენადმე უკან. პოსტემბრიონული განვითარების საწყის პერიოდში, სითხით ავსებული პროტოკონქის მქონე ამონიტელა, როგორც ჩანს, დროის დიდ ნაწილს ზღვის ფსკერზე ატარებდა. ამონიტები ვითარდებოდნენ პირდაპირი გზით, მეტამორფოზის გარეშე.

4. **ამონიტების რბილი სხეულის გადაადგილების მექანიზმი საცხოვრებელ კამერაში.** მეზოზოური და პალეოზოური ამონოიდეების ფრაგმოკონის ცალკეულ კამერაში აღმოჩენილ იქნა ხაზოვანი გასწვრივი და კონცენტრიული სტრუქტურები. პირველი მათგანი ახასიათებს მხოლოდ ფილოცერატიდებსა და ლიტოცერატიდებს; მათ „გასწვრივი კონტაქტის ხაზები“ ვუწოდეთ. მეორე, ე.წ. „ფსევდოსუტურები“ შეინიშნება ამონოიდეების თითქმის ყველა მსხვილი ტაქსონის ნიჟარებზე. ეს სტრუქტურები, რომელთა სეკრეცია ხდებოდა სეპტური ეპითელიუმის მურალური ნაწილე-

ბის მიერ, აფიქსირებენ ამონიტის სხეულის მცირე ხნით შეჩერებას საცხოვრებელ კამერაში გადაადგილების პროცესში. გასწვრივი კონტაქტის ხაზების ფორმირება მიმდინარეობდა რბილი სხეულის ადაპიკალური მხრის მურალური ნაწილების დროებითი ურთიერთშეხების (კონტაქტის) ადგილას; ისინი ამონიტის სხეულის ამ ნაწილის დეფორმაციის ხარისხის მაჩვენებელია საცხოვრებელ კამერაში მორიგი გადაადგილების პროცესში. მანტია ნიჟარაში სინქრონულად არ გადაადგილდებოდა: თავდაპირველად დაიძვრებოდა ნიჟარის დახვევის ცენტრიდან ყველაზე დაცილებული ვენტრული უბნები, ხოლო ბოლოს – ახლომდებარე, ნაწების მახლობლად განლაგებული ნაწილები. ასევე ასინქრონულად მიმდინარეობდა ორგანიზმის მურალური ნაწილების ფიქსაცია – თავდაპირველად ნიჟარის კედელზე ემაგრებოდა უბეების წვეროები (ე.წ. „მიმაგრების საყრდენი წერტილები“), ხოლო ბოლოს – უნაგირები. ეს პროცსი, რომელიც სამ ეტაპად შეიძლება დაიყოს (საწყისი, შუალედური და საბოლოო), იყო ხანგრძლივი, რთული და არიტმული. მანტიის გადაადგილება საცხოვრებელ კამერში ხორციელდებოდა ჰიდროსტატიკური წნევის მიყენებით ამონიტის სხეულის უკანა ნაწილზე. გადაადგილების სიჩქარე პირდაპირ იყო დამოკიდებული ფრაგმოკონის უკანასკნელი კამერებიდან სითხის ოსმოსური გადატუმბვის სიჩქარეზე და განისაზღვრებოდა სიფონის შემაერთებელი რგოლის ზომებით და განლაგებით. ახალ (მშენებარე) ჰიდროსტატიკურ კამერაში შემოსული სითხის მოცულობა და, შესაბამისად, ამ კამერის სიგრძე აკონტროლებდა ცხოველის ნეიტრალურ ცურვადობას.

5. **ამონიტების ტიხრების ფუნქციური მნიშვნელობა.** მორიგი გადაადგილების შემდეგ საცხოვრებელ კამერაში, მომავალი სეპტის ფორმირების ადგილას, სეპტური ეპითელიუმის მიერ გამოიყოფოდა თხელი ხაზოვანი კალციტოვანი სტრუქტურა, ე.წ. „სეპტამდელი პრიზმული ზონა“ (ჰენდერსონი, 1984), რომელიც წარმოადგენდა მომავალი სეპტის ბაზისს და განსაზღვრავდა ტიხრის ხაზის კონფიგურაციას. ამ სტრუქტურის მეშვეობით ორგანიზმის უკანა ნაწილი, ისევე როგორც ორგანული მემბრანა, მყარად ემაგრებოდა ნიჟარის კედელზე. ჩვენი შეხედულებით, „მურალური ქედი“ (ბლინდი, 1975) და „სეპტამდელი პრიზმული ზონა“ არ არიან ჰომოლოგიური წარმონაქმნები. პირველი მათგანი დამახასიათებელია ნაუტილოიდეებისთვის, ხოლო მეორე – ამონოიდეებისთვის. სეპტის მორფოლოგია და ტიხრის ხაზის კონფიგურაცია განისაზღვრებოდა, ძირითადად, შიგაკამერული ჰიდროსტატიკური წნევის სიდიდით, მიმაგრების საყრდენი წერტილების რაოდენობით, პოზიციით და ფიქსაციის სინქრონულობით, აგრეთვე ნიჟარის ხვეულის განივი კვეთის ფორმით. ამონიტის ნიჟარის სეპტები ასრულებდნენ შემდეგ ფუნქციას: ა) თავისთავზე ღებულობდნენ შიგაკამერული სითხის მიერ შექმნილ ჰიდროსტატიკურ წნევას და ამგვარად აპირობებ-

დნენ ცხოველის სხეულის გადაადგილებას საცხოვრებელ კამერაში; ბ) სიფონთან ერთად ძირითად როლს თამაშობდნენ კამერული სითხის გადანაწილებაში და, საბოლოო ანგარიშით, ნეიტრალური ცურვადობის შენარჩუნებაში; გ) სეპტის მეშვეობით ორგანიზმი გამოეყოფოდა ფრაგმოკონს; დ) ასრულებდნენ შინაგანი საყრდენის როლს გარეგანი ჰიდროსტატიკური წნევის დაძლევის მიზნით.

6. **პ რ ო ს უ ტ უ რ ა დ ა პ რ ი მ ა ს უ ტ უ რ ა.** აპტური და, როგორც ჩანს, შუაიურულ-ცარცული ამონოიდეები ხასიათდებიან სამუბიანი პროსუტურით – LUI. ასეთი ტიპის პროსუტურა პირველად დგინდება აპტურ ფილოცერატიდებსა და ანცილოცერატინებში. ვენტრული უნაგირის ფორმისა და ზომების მიხედვით შეიძლება გამოიყოს პროსუტურის სამი სახეობა: ა) დაბალუნაგირიანი, ბ) საშუალო სიმაღლის მქონე და გ) მაღალუნაგირიანი. შესწავლილი შუაიურულ-ადრეცარცული ამონოიდეები ხასიათდებიან შემდეგი ტიპის პრიმასუტურებით: 1) ოთხუბიანი – VLID; 2) ხუთუბიანი – VLUID; 3) ხუთუბიანი – VLUID, უმბილიკური უბის (U) შემდგომი რედუქციით; 4) ექვსუბიანი – $VLUI_1I_1D$; 5) ექვსუბიანი – VLU_1U_1ID, უმბილიკური უბის შიგა შტოს (U_1) შემდგომი რედუქციით. უკანასკნელი ტიპი დგინდება პირველად და იგი დამახასიათებელია აპტური ლიტოცერატიდებისა და კალოვიური კარდიოცერატოიდეებისთვის. უბეების რაოდენობის გაზრდა პრო- და პრიმასუტურაში დაჩქარებული განვითარების შედეგია. გამონაკლისია პირველი ტიპის პრიმასუტურა. პროსუტურის ყველა უბე მემკვიდრეობით გადადის პრიმასუტურაში.

7. **ნ ი ჟ ა რ ი ს ხ ვ ე უ ლ ი ს ფ ო რ მ ი ს დ ა ტ ი ხ რ ი ს ხ ა ზ ი ს ურ თ ი ე რ თ დ ა მ ო კ ი დ ე ბ უ ლ ე ბ ა.** ამონიტების ტიხრის ხაზი ვითარდება ნიჟარის ფორმასთან, ხვეულების განივკვეთსა და სკულპტურასთან მჭიდრო ურთიერთკავშირში. მორფოგენეზში თავდაპირველად იცვლება ხვეულების ფორმა, შემდეგ კი ტიხრის ხაზი. ასეთი ურთიერთდამოკიდებულება შეინიშნება ამონოიდეების ყველა შესწავლილ მსხვილ ტაქსონში. ნიჟარის ხვეულების ფორმა და სკულპტურა ადაპტაციური ნიშანთვისებებია, ხასიათდებიან დიდი მრავალფეროვნებით და პლასტიკურობით, ტიხრის ხაზი კი უფრო სტაბილური და კონსერვატიული სტრუქტურაა. ამასთანავე, ნიჟარის ფორმის და ხვეულების განივკვეთის მკვეთრ ცვლილებებს, საბოლოო ანგარიშით, კორექტივი შეაქვს ტიხრის ხაზის მორფოგენეზში. იმის გამო, რომ ონტო-ფილოგენეზში ყველაზე მეტად გარდაიქმნება ნიჟარის შიგა გადაღუნვასთან მიმდებარე უბნები, უმეტესწილად იცვლება და ვითარდება აქ განლაგებული ტიხრის ხაზის ელემენტები. ამავე მიზეზით მეზოზოურ ამონიტებში ყველაზე კონსერვატიულია ლატერალური (L) და, განსაკუთრებით, ვენტრული (V) უბეები. მონომორფული ამონიტების ნიჟარის შიგა გადაღუნვის ფარგლებში განვითარებული ტიხრის ხაზის ელემენტების რაოდენო-

ბა პირდაპირ კავშირშია სხვეულების ინვოლუტურობის ხარისხთან: ამ მახასიათებლის გაზრდის შემთხვევაში მატულობს მათი რიცხვი და პირიქით. ნიჟარის ფორმის ცვლილების შემთხვევაში მონომორფულიდან ჰეტერომორფულისკენ პრიმასუტურის უბეების რაოდენობა მცირდება პირველი პლანოსპირალური ხვეულის დასასრულს – რედუცირდება უმბილიკური უბე, რაც შემდგომ ტიხრის ხაზის კონვერგენტული განვითარების მიზეზი ხდება. მონომორფული ამონიტების უმბილიკური უბის ან მისი შიგა შტოს რედუქცია, როგორც ჩანს, განპირობებულია ნიჟარის განივკვეთის შევიწროებით და ხვეულების ფორმის ცვლილებით პირველადი სარტყლის სიახლოვეს. L/I უნაგირზე წარმოშობილი ახალი უბე, გამქრალი უმბილიკური უბის (U) სანაცვლოდ, არის ტიხრის ხაზის არა ჰომოლოგიური, არამედ ანალოგიური ელემენტი და იგი სხვა სიმბოლოთი უნდა გამოისახოს.

8. **აპტური და იურულ – ცარცული ზოგიერთი ამონოიდეას ტიხრის ხაზის მორფოგენეზური ტიპები.** ნაშრომში დეტალურად არის განხილული ამონიტების ტიხრის ხაზის პირველადი ელემენტების დიფერენციაციის საკითხი. ნაჩვენებია, რომ სეპტის ანათლების შესწავლით ან ნიჟარის მჟავით დამუშავების მეშვეობით შესაძლებელია აღვადგინოთ სეპტის (ტიხრის ხაზის) ცალკეული ელემენტის ონტოგენეზური განვითარების სურათი. გამოირკვა, რომ ზრდასრული ამონიტის ყოველი სეპტა შეიცავს ინფორმაციას სეპტური სისტემის და ტიხრის ხაზის ონტო-ფილოგენეზური განვითარების შესახებ. ამონოიდეების ტიხრის ხაზის საერთო პროგრესული განვითარება მიემართებოდა შემდეგნაირად: VL→VL:D→ VL:ID→VLI$\dot{U}$D→VL$\dot{U}$$I_1I_1$D. გამოყოფილი და დეტალურად შესწავლილია შუაიურულ-ადრეცარცული ამონიტების ტიხრის ხაზის 14 მორფოგენეზური ტიპი. ფილოცერატიდებში დადგენილია ტიხრის ხაზის ოლკოფილოცერასული სახეობა. დასაბუთებულია, რომ აკანტჰოჰოპლიტური ტიპი ყალიბდება დუვიეიცერასულის ბაზაზე ლატერალური უბის კვლავ სამად და დორსული უბის ორად გაყოფის თვისებების შეძენით ონტო-ფილოგენეზში. დადგენილია, რომ ფილოცერასებს სუტურული უბე უყალიბდებათ U/I უნაგირის ან I_2 უბის დანაწევრების შედეგად, ხოლო პერისფინქტინებს – I უბის გარეთა ფერდობის დიფერენციაციის საფუძველზე.

გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ამონოიდეების ტიხრის ხაზის გართულება ონტო-ფილოგენეზში ძირითადად განპირობებული იყო შიდაკამერული ჰიდროსტატიკური წნევის გაზრდით ნიჟარაში.

9. **ტიხრის ხაზის სისტემატიკური მნიშვნელობა.** დასაბუთებულია, რომ ტიხრის ხაზის მორფოგენეზურ შესწავლას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება იურულ-ცარცული ამონოიდეების ტაქსონომიური კატეგორიების დადგენაში, გვარიდან დაწყებული რიგამდე ჩათვლით. კერძოდ, ამონოიდეებისთვის სისტემატიკური

მნიშვნელობა აქვს: ა) პირველადი ელემენტების დანაწილების წესს; ბ) ახალი უბეების (მიმაგრების საყრდენი წერტილების) ჩასახვის ადგილსა და დროს; გ) პირველადი და მეორადი ელემენტების საერთო რაოდენობას, მათ ზომებს, განლაგებასა და ურთიერთთანაფარდობას; დ) ტიხრის ხაზის საერთო დანაწევრების ხარისხს; ე) უნაგირების აღნაგობას. პრიმასუტურის აგებულებას, როგორც ცალკე აღებულ ნიშანთვისებას, არ უნდა ჰქონდეს გადამწყვეტი მნიშვნელობა იურულ-ცარცული ამონიტების უმაღლესი ტაქსონების დადგენის თვალსაზრისით. უმბილიკური და ინტერნილატერალური უბეების ადრეულ დიფერენციაციას, რაც ზოგჯერ პრიმასუტურასაც ეხება, არ უნდა ჰქონდეს არსებითი მნიშვნელობა მაღალი ტაქსონომიური კატეგორიების დადგენისთვის. ასევე, I და D უბეების დიფერენციაციის ხასიათს დიდი მნიშვნელობა არ აქვს ჰეტერომორფული ამონიტების სისტემატიკისთვის.

10. **კუნთების აღნაბეჭდები და მათი მნიშვნელობა სისტემატიკისთვის.** კუნთების აღნაბეჭდები აღმოჩენილ იქნა აპტური და კალოვიური ამონოიდეების 22 სახეობის ნიჟარებზე. შუაიურულ-ადრეცარცულ ამონიტებს ჰქონდათ ოთხი ტიპის კუნთი: 1) წყვილი ლატერალური; 2) წყვილი წინალატერალური; 3) ვენტრული დ 4) დორსული. ეს უკანასკნელი ამონიტებში პირველად დგინდება. ჩამოთვლილი კუნთების აღნაბეჭდები ერთმანეთისგან ძირითადად განსხვავდებიან კონფიგურაციით, სტრუქტურით, ზომებით და ადგილმდებარეობით. კუნთების უმთავრესი ფუნქციური მნიშვნელობა, როგორც ჩანს, მდგომარეობდა ორგანიზმის საიმედოდ მიმაგრებაში ნიჟარაზე და რეაქტიული ლოკომოციის უზრუნველყოფაში. გამოირკვა, რომ ამონიტების მონათესავე ჯგუფები ხასიათდებიან კონფიგურაციით, ადგილმდებარეობით და სტრუქტურით მსგავსი კუნთების აღნაბეჭდებით. ეს თავისებურება შეიძლება გამოყენებულ იქნას ამონიტების სისტემატიკის და ფილოგენეზური კავშირების დაზუსტების მიზნით.

11. **აპტური ამონიტების სისტემატიკა და ფილოგენეზი.** აპტურ ამონიტებში დადგინდა დღემდე უცნობი 4 გვარი (Pseudojauberticeras, Pseudocheloniceras, Paradiadochoceras, Hokodziceras) და 26 სახეობა; განისაზღვრა მათი სისტემატიკური მდგომარეობა და სავარაუდო ფილოგენეზური კავშირები. ინტერნილატერალური უბის დანაწილების ხასიათის საფუძველზე მტკიცდება Holcophylloceratidae-ს ოჯახის გამოყოფის მართებულობა Phylloceratida-ს რიგში. Gaudryceratidae-ს ოჯახი გამოყვანილია Tetragonitoidea-ს ზეოჯახიდან და აყვანილია ზეოჯახის რანგში; დასაბუთებულია მისი ახლო ნათესაური კავშირი Lytoceratoidea-თან და არა Tetragonitoidea-თან. Douvilleiceratoidea-ს ზეოჯახი შედგება ნომინალური ოჯახისა და სამი ქვეოჯახისგან: Cheloniceratinae, Roloboceratinae და Douvilleiceratinae. Cheloceratinae-ს ქვეოჯახიდან გამოყვანილია Procheloniceras (Eocheloniceras) Eg. ქვეგვარი და მასში

შეცვანილია ახალი გვარი Pseudocheloniceras Scharik. დადგენილია ფილოგენეზური კავშირები დუვიეიცერატოიდეების ცალკეულ გვარებსა და სახეობების ჯგუფებს შორის. Acanthohoplitoidea-ს ზეოჯახი ასევე შედგება ნომინალური ოჯახისა და სამი ქვეოჯახისგან: Colombiceratinae, Acanthohoplitinae და Diadochoceratinae. Paracanthohoplites Stoyanow - გვარი Diadochoceratinae-ს ქვეოჯახიდან გადაყვანილია Acanthohoplitinae-ს ქვეოჯახში. Diadochoceratinae-ს მიკუთვნებულია ახალი გვარი Paradiadochoceras Scharik. Acanthohoplitoidea-ს ზეოჯახში დასახულია რამდენიმე ფილოგენეზური რიგი. Perisphinctina-ს ქვერიგის მოცულობა განისაზღვრება ექვსი ზეოჯახით: Stephanoceratoidea, Cardioceratoidea, Perisphinctoidea, Olcostephanoidea, Desmoceratoidea და Hoplitoidea. Leymeriellidae-ს ოჯახი გამოყვანილია Hoplitoidea-ს ზეოჯახიდან და მიკუთვნებულია Desmoceratoidea-ს. სავარაუდოდ, Desmoceratoidea წარმოშობილი უნდა იყოს Olcostephanoidea-დან.

12. **კავკასიის აპტური ნალექების ბიოსტრატიგრაფია.** 70 გეოლოგიური ჭრილის დეტალური შესწავლისა და შემცველი ამონიტური კომპლექსების მრავალმხრივი გამოკვლევის საფუძველზე დაზუსტებულია აპტური ნალექების ბიოსტრატიგრაფიული დანაწილების სქემები როგორც საქართველოსა და ჩრდილო კავკასიისთვის ცალ-ცალკე, ასევე სრულიად კავკასიისთვის. აპტური სართულის ქვედა საზღვარი ტარდება Matheronites ridzewsyi – Turkmeniceras turkmenicum-ის ზონის ფუძეში, ხოლო ზედა საზღვარი – Hypacanthoplites jacobi-ის ზონის სახურავში. კავკასიის ქვედააპტურ (ბედულურ) ქვესართულში გამოიყოფა ოთხი ზონა (ქვემოდან ზემოთ): Matheronites ridzewsyi – Turkmeniceras turkmenicum; Deshayesites weissi – Procheloniceras albrechtiaustriae; Deshayesites deshayesi; Dufrenoyia furcata. შუა აპტის (გარგასის) მოცულობა ორი ზონით განისაზღვრება – Epicheloniceras subnodosocostatum (ქვედა) და Parahoplites melchioris – Protacanthoplites abichi (ზედა). ქვედა სტრატონი ჩვენს მიერ ორ ქვეზონად ნაწილდება – ქვედა, Epicheloniceras martini orientalis და ზედა – Epicheloniceras buxtorfi. ზედა აპტში (კლანსეურში) ტრადიციულად ასევე ორი ზონა გამოიყოფა – Acanthohoplites nolani და Hypacanthoplites jacobi. პირველ მათგანს ორ ქვეზონად ვანაწილებთ: Diadochoceras nodosocostatum (ქვედა) და Acanthohoplites uhligi (ზედა). შესწავლილი ჭრილების უმეტესობა ზონებად არის დანაწილებული, დაზუსტებულია ქვესართულებისა და ზონების საზღვრები, მათი მოცულობები და შემცველი ამონიტური კომპლექსები. კავკასიის აპტური სართულის ბიოსტრატიგრაფიული დანაწილების სქემა შეპირისპირებულია შუა აზიის და დასავლეთი ევროპის სინქრონული ნალექების სქემებთან. ამონიტების დამახასიათებელი კომპლექსის საფუძველზე საქართველოს ქვედააპტურ ნალექებში დგინდება Dufrenoyia

furcata-ს ზონის არსებობა. ფაუნისტურად დასაბუთებულია ქვედაალბური ზონის – Leymeriella tardefurcata-ს არსებობა ცენტრალურ დაღესტანში. დეტალური ბიოსტრატიგრაფიული კვლევების საფუძველზე დგინდება: სტრატიგრაფიული ხარვეზების არსებობა სამხრული დაღესტნის ქვედა აპტის ჭრილებში; ე.წ. კონდენსირებული ჰორიზონტის და მის ზემოთ განლაგებული ალევროლიტული შრეების შუააპტური ასაკი ცენტრალურ დაღესტანში; შუა აპტის ტრანსგრესიული განლაგება ცენტრალური და ჩრდილოეთი დაღესტნის ქვედა აპტისა და ბარემის სხვადასხვა ასაკობრივ ჰორიზონტებზე; სტრატიგრაფიული უთანხმოება ქვედა აპტსა და ბარემს შორის დასავლეთ აფხაზეთში; ალბის ტრანსგრესიული განლაგება ბარემზე სოჭის რაიონში; აპტის სხვადასხვა სტრატიგრაფიული დანაყოფის უთანხმო განლაგება ძირულის მასივის ბარემულ ნალექებზე.

ЛИТЕРАТУРА

Акопян В.Т. Меловая система. В кн.: Геология СССР, т. XLIII. Армянская ССР, геол. описание. - М.: Недра, 1970. С. 80-113.

Алабушев А.И. Морфогенез альбских и раннесеноманских аммонитид Северо-Востока СССР. - Магадан. 1989. 104 с.

Алексеев С.Н. Развитие лопастной линии в онтогенезе некоторых позднеюрских и раннемеловых Craspeditidae и Polyptychitidae - В кн.: Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазоносных бассейнов СССР. Л.: 1982. С. 113-128.

Алексеев С.Н., Аркадьев В.В., Вавилов М.Н. Внутреннее строение и онтогенез некоторых среднетриасовых цератитов. - Палеонт. журн., 1984, № 2. С. 51-64.

Алексеев С.Н., Вавилов М.Н. О принципах развития и терминологии элементов лопастной линии мезозойских аммоноидей. - Ежегодник ВПО, 1983, т. XXVI. С. 93-104.

Алиев Р.А., Алиев Х.Ш., Порошина Л.А. О присутствии зоны Epicheloniceras subnodosocostatum на Юго-Восточном Кавказе. - ДАН Азерб. ССР, 1964, т. XX, № 8. С. 214-217.

Атабекян А.А., Михайлова И.А. Особенности развития туррилитид (на примере Hypoturrilites gravesianus Orb.). - ДАН СССР, 1976, т. 231, № 5. С. 206-209.

Барсков И.С. Структура раковины и онтогенез цефалопод. - В кн.: Моллюски: Их система, эволюция и роль в природе. 1975, сб. 5. С. 171-172.

Барсков И.С. Об эволюции онтогенеза цефалопод. - В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1982. С. 61-79.

Безносов Н.В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Л.: Гостоптехиздат, 1958. 118 с.

Безносов Н.В. К систематике юрских Ammonitida - Палеонт. журн., 1960, № 1. С. 29-44.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигзагицератин. - Палеонт. журн., 1981, № 3. С. 47-60.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Эволюция юрско-меловых аммоноидей. - ДАН СССР, 1983, т. 269, № 3. С. 733-737.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых Phylloceratida. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1984, т. 59, № 3. С. 82-91.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых Lytoceratida. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1985, т. 60, № 3. С. 100-113.

Богданова Т.Н. Нижний апт и пограничные с ним слои Западной и Южной Туркмении (стратиграфия, аммониты). – Автореф. канд. дисс., Ленинград, 1971а. 30 с.

Богданова Т.Н. Новые барремские аммониты Западной Туркмении. - Палеонт. журн., 1971б, № 3, с. 60-71.

Богданова Т.Н. О некоторых дегезитах Западной Туркмении. - Ежегодник ВПО, 1977, т. 19. С. 46-69.

Богданова Т.Н. О расчленении нижнего апта Туркмении. - Ежегодник ВПО, 1978, т. 21, с. 70-81.

Богданова Т.Н. Аммониты семейства Deshayesitidae Туркмении. - В кн.: Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Труды XIX сессии ВПО. Л.: Наука, 1979. С. 152-169.

Богданова Т.Н. Зона Deshayesites tuarkyricus - нижняя зона апта Туркмении. - Ежегодник ВПО, 1983, т. XXVI. С. 128-147.

Богданова Т.Н., Луппов Н.П., Яхнин Э.Я. К стратиграфии аптских и альбских отложений Туаркыра. – Тр. ВСЕГЕИ, 1963, т. 109. С. 75-97.

Богданова Т.Н., Михайлова И.А. Об онтогенезе Ammonitoceras wassiliewskyi Renng. - ДАН СССР, 1975, т. 225, № 1. С. 197-200.

Богданова Т.Н., Яхнин Э.Я. К стратиграфии аптских и альбских отложений Большого Балхана и Куба-Дага. - Изв. АН Туркм. ССР, сер. физ.-техн., хим. и геол. наук, 1967, № 3. С. 121-122.

Богданова Т.Н., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Некоторые раннеаптские дегезиты Центрального Дагестана. - Geol. Balcanica, 1979, vol. 9, № 3. С. 3-12.

Богословская М.Ф. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей. - Палеонт. журн., 1959, № 1. С. 58-66.

Богословская М.Ф., Михайлова И.А., Шевырев А.А. Система аммоноидей. - В кн.: Систематика и филогения беспозвоночных. - М.: Наука, 1990. С. 69-98.

Богословский Б.И. К вопросу о классификации агониатитов. - ДАН СССР, 1957, т. 116, № 3. С. 489-492.

Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. – Тр. ПИН АН СССР, 1969, т. 124. 328 с.

Гамкрелидзе П.Д. Геологическое строение Аджаро-Триалетской складчатой системы. - Ин-т геологии и минералогии АН ГССР, 1949, Монографии, № 2. 508 с.

Геология СССР, т. X, Грузинская ССР, ч. 1, геологическое описание. - М.: Недра, 1964. 655 с.

Геология СССР, т. IX, Северный Кавказ, ч. 1, геологическое описание. – М.: Недра, 1968. 759 с.

Геология СССР, т. XLIII, Армянская ССР, геологическое описание. - М.: Недра, 1970. 464 с.

Геология СССР, т. XLVII, Азербайджанская ССР, геологическое описание. - М.: Недра, 1972. 520 с.

Глазунова А.Е. Новые и малоизвестные верхнеальбские аммониты Горной Туркмении. - Сборн. "Палеонтология и стратиграфия". Тр. ВСЕГЕИ, 1952. С. 90-107.

Глазунова А.Е. Аммониты апта и альба Копет-Дага, Малого и Большого Балханов и Мангышлака. – Тр. ВСЕГЕИ, 1953. 156 с.

Грабовская В.С. Онтогенез лопастной линии меловых филлоцератид Сахалина. - В кн.: Эволюция организмов и биостратиграфия середины мелового периода. Биолого-почвенный ин-т ДВНЦ АН СССР, Владивосток, 1981. С. 85-91.

Грабовская В.С. Онтогенез лопастной линии позднемеловых десмоцератацей Сахалина. - В кн.: Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Биолого-почвенный ин-т ДВНЦ АН СССР, Владивосток, 1984. С. 94-99.

Дагис А. А. Тоарские аммониты (Dactylioceratidae) Севера Сибири. – Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1968, вып. 40. 108 с.

Дагис А.С., Ермакова С.П. Триасовые аммоноидеи севера Сибири (семейство Parapopanoceratidae). - М.: Наука, 1981. 107 с.

Девдариани Е.И., Какабадзе М.В., Квахадзе Н.И., Котетишвили Э.В. О наличии перерывов в барремских и аптских отложениях юго-западного обрамления Окрибы. - Сообщ. АН ГССР, 1975, т. 79, № 2. С. 373-376.

Джанелидзе А.И. К вопросу о механизме образования септ в раковине Ammonoidea. - Сообщ. АН ГССР, 1946, т. 7, № 9-10. С. 623-626.

Димитрова Н. Фосилите на България. Долина Креда. Главоноги (Nautiloidea и Ammonoidea). - Изд-во Българ. Акад. наук, 1967, т. IV, 424 с.

Догужаева Л.А. Структура раковины и буккального аппарата аммоноидей и ее функциональный анализ. - Автореф. докт. дисс., 1991. 35 с.

Догужаева Л.А., Кабанов Г.К. Мускульные отпечатки и предполагаемый образ жизни аптского аммонита Aconeceras. Моллюски. Результаты и перспективы исследования. - Л.: Наука, 1987. С. 212-214.

Догужаева Л.А., Кабанов Г.К. Мускульные отпечатки аммоноидей. - ДАН СССР, 1988, т. 301, № 1. С. 210-212.

Догужаева Л.А., Кулицки Ц. Ранняя биоминерализация у аммонита Aconeceras. - Тезисы докладов XXXIII сессии ВПО, 1987. С. 22-23.

Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Ранний онтогенез меловых гетероморфных аммоноидей. - ДАН СССР, 1982а, т. 263, № 5. С. 1233-1237.

Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Сифон меловых гетероморфных аммоноидей. - ДАН СССР, 1982б, т. 264, № 4. С. 965-968.

Друщиц В.В. К изучению онтогенетического развития Biasaloceras subsequens (Karakasch). Вестн. МГУ. Сер. физ.-мат. и естеств. наук, 1953а, № 6. С. 157-161.

Друщиц В.В. Данные об онтогенезе нового рода аммонитов Euphylloceres. - Вестн. МГУ. Сер. физ.-мат. и естеств. наук, 1953б, № 9. С. 141-147.

Друщиц В.В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. – М.: Изд-во МГУ, 1956а. 147 с.

Друщиц В.В. К вопросу о систематике Parahoplitidae. Учен. зап. МГУ, 1956б. Геология, № 176. С. 105-113.

Друщиц В.В. Надсемейство Lytocerataceae. - В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски - Головоногие, II, 1958. С. 56-61.

Друщиц В.В. Головоногие моллюски. Аммониты. ч.1. В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. - М.: Гостоптехиздат, 1960. С. 249-308.

Друщиц В.В. Нижнемеловые отложения Крыма, Центрального и Северо-Западного Кавказа. - В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. – Тр. ВНИИГАЗ. М.: Гостоптехиздат, 1960. С. 35-74.

Друщиц В.В. Объем отряда Lytoceratida. Бюл. МОИП. Отд. геол., 1962, т. 37, № 6. С. 132-133.

Друщиц В.В. О стратиграфическом положении клансейского горизонта. - ДАН СССР, 1963 а, т. 151, № 4. С. 907-910.

Друщиц В.В. О стратиграфическом положении колхидитовых слоев зоны Colchidites securiformis. - ДАН СССР, 1963 б, т. 152, № 6. С. 1428-1431.

Друщиц В.В. О зональном делении нижнего мела юга СССР. - В кн.: Сборник в честь академика Йово-Смиловича Йовчева. София. Изд-во АН Болгарии, 1964. С. 217-246.

Друщиц В.В. О стратиграфическом положении колхидитовых слоев (зоны Colchidites securiformis) и объеме баррема. - В кн.: Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа, М., 1966. С. 57-64.

Друщиц В.В. Моноклиналь Северного склона Кавказа (от р. Хокодзь до р. Асса). - В кн.: Геология СССР, т. IX, Северный Кавказ, ч. 1, геологическое описание. М.: Недра, 1968. С. 244-250.

Друщиц В.В. Строение раковины и стадии онтогенеза аммонитов по данным электронной микроскопии. - В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976. С. 57-60.

Друщиц В.В., Горбачик Т.Н. Зональное расчленение нижнего мела СССР по аммонитам и фораминиферам. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1979, № 12. С. 95-105.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. - М.: Изд-во МГУ, 1981. 238 с.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. Особенности внутреннего строения раковины келловейских аммонитов. - Палеонт. журн., 1977а, № 3. С. 16-29.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. – Палеонт. журн., 1977б, № 2. С. 57-69.

Друщиц В.В., Кванталиани И.В., Кнорина М.В., Шарикадзе М.З. Некоторые результаты исследования внутреннего строения раковины аптских аммонитов Cheloniceras и Epicheloniceras. - Сообщ. АН ГССР, 1981, т. 104, № 3. С. 649-652.

Друщиц В.В., Кванталиани И.В., Кнорина М.В., Шарикадзе М.З. Морфогенез раковины двух аптских аммонитов Cheloniceras Hyatt и

Epicheloniceras Casey (Ammonoidea, Cephalopoda). - Вестн. МГУ. Сер. 4, Геология, 1982, № 3. С. 51-66.

Друщиц В.В., Михайлова И.А. О границе между аптом и альбом. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1963, т. 38, вып. 2. С. 84-93.

Друщии В.В., Михайлова И.А. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. - М.: Изд-во МГУ, 1966. 190 с.

Друщиц В.В., Михайлова И.А. О систематическом положении тетрагонитид (Lytoceratida, Ammonoidea). - ДАН СССР, 1973, т. 209, № 4. С. 953-955.

Друщиц В.В., Михайлова И.А. О систематике раннемеловых аммонитов. - Палеонт. журн., 1974, № 4. С. 32-44.

Друщиц В.В., Михайлова И.А. Онтогенетическое развитие некоторых раннемеловых тетрагонитид (Ammonoidea). - Палеонт. журн., 1976, № 2. С. 51-63.

Друщиц В.В., Михайлова И.А. Аптский ярус и его зональное деление. - Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979, № 4. С. 47-62.

Друщиц В.В., Михайлова И.А. Восточная часть Северного Кавказа. В кн.: Стратиграфия СССР. Меловая система, полутом I. М.: Недра. 1986. С. 161-165.

Друщиц В.В., Муравин Е.С., Баранов В.Н. Морфогенез раковин средневолжских аммонитов родов Virgatites, Lomonosovella, Epivirgatites. - Вестн. МГУ. Сер. 4, геол. 1983, № 4. С. 35-44.

Друщиц В.В., Оленин В.Б., Соколов Б.А., Трохова А.А. Новые данные по стратиграфии нижнего мела Центральной Абхазии. - Изв. высш. зав., геол. и разв., 1959, № 8. С. 37-42.

Друщиц В.В., Соколов Б.А., Балуховский А.Н. К стратиграфии нижнемеловых отложений Центральной Абхазии. Геол. Центр. и Зап. Кавк. – Тр. Кавк. эксп. ВАГТ и МГУ за 1959-1960 гг., 1962, т. III. С. 111-120.

Друщиц В.В., Хиами Н. О некоторых вопросах систематики раннемеловых представителей семейства десмоцератид. - В кн.: Тез. IV научн. отчетн. конф. Геол. фак. МГУ. М., 1969. С. 173-175.

Друщиц В.В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловнх аммонитов. - Палеонт. журн., 1970, № 1. С. 35-47.

Егоян В.Л. Некоторые вопросы стратиграфии нижнего мела северо-западного окончания Большого Кавказа. – Тр. Краснод. фил. ВНИИНефть, 1959, вып. 1. с. 14-33.

Егоян В.Л. Очерк стратиграфии нижнего мела Северо-Западного Кавказа. – Тр. Краснод. фил. ВНИИНефть, 1964. вып. 12. С. 113-153.

Егоян В.Л. О некоторых аммонитах клансея Западного Кавказа. – Тр. Краснод. фил. ВНИИНефть, 1965, вып. 19. С. 112-160.

Егоян В.Л. Меловая система. Нижний отдел. Северо-Западный Кавказ. - В кн.: Геология СССР, т. IX, Северный Кавказ, ч. 1, геол. описание. М.: Недра, 1968. С. 232-244.

Егоян В.Л. Аммониты из клансейских слоев Западного Кавказа. – Тр. Краснод. фил. ВНИИНефть, 1969, вып. 19. С. 126-188.

Егоян В.Л. О новом семействе развернутых аммонитов из апта Западного Кавказа. - ДАН СССР, 1974, т. 217, № 4. С. 939-942.

Егоян В.Л. Ярусная шкала нижнего мела и нижнемеловые отложения западной части Северного Кавказа. – Автореф. докт. дисс., Ленинград, 1977. 36 с.

Егоян В.Л. Кавказ. Нижний отдел. Западная часть Кавказа. - В кн.: Стратиграфия СССР, меловая система. – М., 1986, полутом I, с. 145-152.

Егоян В.Л. Аптский ярус. В кн.: Зоны меловой системы в СССР. Нижний отдел. - Л.: Наука, 1989. С. 120-141.

Ермакова С.П. Аммоноидеи и биостратиграфия нижнего триаса Верхоянского хребта. - М.: Наука, 1981. 138 с.

Захаров Ю.Д. Формирование цекума и просифона у аммоноидей. - Палеонт. журн., 1972, № 2. С. 64-70.

Захаров Ю.Д. Онтогенез цератитов рода Pinacoceras и особенности развития подотряда Pinacoceratina. - Палеонт. журн., 1977, № 4. С. 59-66.

Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидей Востока СССР. - М.: Наука, 1978. 224с.

Захаров Ю.Д. Онтогенез пермских Pronoritidae и Medlicottiidae и проблема происхождения цератитов. - В кн.: Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Биолого-почвенный ин-т ДВНЦ АН СССР, Владивосток, 1984. С. 23-40.

Захаров Ю.Д., Грабовская В.С. Строение раковины и стадии развития рода Zelandites (Lytoceratida). - Палеонт. журн., № 1, 1984. С. 19-29.

Зоны меловой системы в СССР. Нижний отдел. - Л.: Наука, 1989. 240 с.

Иванов А.Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. - Учен. зап. Яросл. пед. ин-та, 1971, вып.87. С. 76-119.

Иванов А.Н. О планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. – Тр. XIX сессии ВПО, 1979. С. 127-136.

Ильин В.Д., Михайлова И.А., Хакимов Х.К. Морфогенез сеноманских плацентицератид. - ДАН СССР, 1982, т. 266, № 2. С. 474-477.

Какабадзе М.В. Колхидиты и их стратиграфическое значение. – Тр. АН ГССР, нов. сер., 1971, вып. 26, Тбилиси. 118 с.

Какабадзе М.В. Нижний мел. В кн.: Вопросы геологии северо-западной части Абхазии. - Тбилиси, 1972. С. 94-115.

Какабадзе М.В. Анцилоцератиды Юга СССР и их стратиграфическое значение. - Тбилиси, 1981. 197 с.

Какабадзе М.В. Раннемеловые гетероморфные аммониты (Анцилоцератиды и гетероцератиды) Юга СССР и их биостратиграфическое значение. – Автореф. докт. дисс. 1982. 45 с.

Какабадзе М.В., Богданова Т.Н., Михайлова И.А. К стратиграфии среднего апта юга СССР и некоторые гетероморфные аммониты. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1978, т. 53, вып. 6. С. 75-90.

Какабадзе М.В., Кванталиани И.В. К стратиграфии нижнемеловых (баррем, апт) отложений бассейна р. Камбилеевка. В кн.: Геологическое строение Асса-Арагвинского пересечения Большого Кавказа. - Тбилиси, изд-во Мецниереба, 1991. С. 22-24.

Какабадзе М.В., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. К стратиграфии нижнего апта и смежных отложений Центрального Дагестана. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 92, № 1. С. 121-124.

Канчели В.И. Меловая система. Нижний отдел. Дагестан. - В кн.: Геология СССР, т. IX. Северный Кавказ, ч. 1, геол. описание. М.: Недра, 1968. С. 250-271.

Карпинский А.П. Об аммонитах артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. - Зап. СПБ Минерал. о-ва. Сер. 2, 1889, т. 9. С. 15-195.

Кванталиани И.В. Новый род Chaschupseceras из клансейских отложений Западной Абхазии. – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1968а, № 2 (122). С. 62-71.

Кванталиани И.В. Стратиграфия и аммонитовая фауна клансейских и смежных с ними отложений Абхазии. - Канд. дисс., Тбилиси, 1968б. 366с.

Кванталиани И.В. К вопросу о развитии некоторых представителей семейства Parahoplitidae. - Изв. Геол. об-ва Грузии, 1970а, т. 7, вып. 1, 2. С. 25-30.

Кванталиани И.В. К стратиграфии клансейских отложений южной и юго-восточной периферии Дзирульского массива. – Тр. XV научно-техн. конф. ГПИ им. В.И. Ленина, 1970б, вып. 6. С. 199-206.

Кванталиани И.В. К вопросу о наличии зоны Acanthohoplites prodromus в отложениях апта Сурамского района. – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1971а, т. 1, (141). С. 91-96.

Кванталиани И.В. Аптские аммониты Абхазии. - Тбилиси, изд-во ГПИ им. В.И. Ленина, 1971б. 175 с.

Кванталиани И.В. Некоторые новые виды из клансея Абхазии. - Изв. геол. об-ва Грузии, 1972, т. 8, вып. 1, 2. С. 10-21.

Кванталиани И.В. О двух новых верхнеаптских аммонитах Грузии. – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1974, № 4, (168). С. 9-12.

Кванталиани И.В. К вопросу о систематике семейства Parahoplitidae Spath. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 89, № 2. С. 397-400.

Кванталиани И.В. О систематике семейств Deshayesitidae и Leymeriellidae. - Сообщ. АН ГССР, 1980, т. 97, № 1. С. 121-124.

Кванталиани И.В. Некоторые особенности строения септальной системы у аммоноидей. - Сообщ. АН ГССР, 1983, т. III, № 2. С. 341-344.

Кванталиани И.В. Раннемеловые аммонитиды Крыма и Кавказа. – Автореф. докт. дисс., Тбилиси, 1985. 39 с.

Кванталиани И.В. Раннемеловые аммонитиды Крыма и Кавказа и их биостратиграфическое значение. - Тбилиси, изд-во Мецниереба, 1989. 228 с.

Кванталиани И.В., Девдариани Е.И. О взаимоотношении аптских и альбских отложений Западной Абхазии. - Сообщ. АН ГССР, 1967, т. XLVIII, № 2. С. 381-386.

Кванталиани И.В., Квахадзе Н.Н. О взаимоотношении нижне- и верхнемеловых отложении Северного крыла Рачинской синклинали. - Сообщ. АН ГССР, 1971, т. 61, № 3. С. 633-636.

Кванталиани И.В., Квернадзе А.В., Шарикадзе М.З. К стратиграфии нижнемеловых отложений среднего течения р. Агуры (Сочинский район). – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1982, № 3(248). С. 44-50.

Кванталиани И.В., Ломинадзе Т.А. К систематике Perisphinctina (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1984, т.116, № 3. С. 553-556.

Кванталиани И.В., Магалашвили Г.И., Квернадзе А.В., Шарикадзе М.З. К вопросу о взаимоотношении сеноманских и нижнемеловых отложений в окрестностях с. Али. - В кн.: Материалы по геологии, нефтегазоносности и бурению Грузии. – Тр. Груз. отд. ВНИГНИ, 1976, вып. 205. С. 3-8.

Кванталиани И.В., Назарашвили Т.Ю. К стратиграфии аптских отложений Восточной Абхазии (в междуречье Гализга и Ингури). - Сообщ. АН ГССР, 1968, т. 49, № 2. С. 393-398.

Кванталиани И.В., Чубинидзе И.В., Квернадзе А.В., Цирекидзе Л.Р. О стратиграфическом положении клансея и границе между аптом и альбом. – Тр. Груз. отд. ВНИГНИ, 1971, вып. 115. С. 22-26.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Некоторые малоизвестные аммониты зоны Hypacanthoplites jacobi. – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1974, № 4(168). С. 25-28.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. О стратиграфическом распространении родов Parahoplites и Colombiceras на Северо-Западном Кавказе. - Тез. докл. XXI Респ. научн.-техн. конференции проф.-препод. состава ГПИ и работн. произв., 1978а, ч. II. С. 160-161.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. О стратиграфическом распространении некоторых средне- и позднеаптских аммонитов на Северо-Западном Кавказе. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 91, № 2. С. 369-372.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Некоторые соображения о систематике семейства парагоплитид (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1980, т. 100, № 2. С. 369-372.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. К вопросу филогении семейства Acanthohoplitidae (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1982, т. 105, № 1. С. 89-92.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Род Chaschupseceras (Ammonoidea), его объем и систематическое положение. - Палеонт. журн., 1983, № 2. С. 39-44.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Вопросы систематики семейства Douvilleiceratidae. - Бюл. МОИП, отд. геол., 1985, т. 60, вып. 1. С. 135.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З., Какабадзе М.В. О клансее окрестностей с. Давид-Бек (Армянская часть Малого Кавказа). – Научн. тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1982, № 3(248). С. 50-52.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З., Квернадзе А.В., Чубинидзе И.В. Некоторые вопросы экологии нижнеальбской фауны периферии Дзирульского массива. – Тр. ВНИГНИ, 1974, вып. 180. С. 5-18.

Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Харашвили О.Г., Ломинадзе Т.А. Особенности морфогенеза раннеаптского рода Dufrenoya Burckhardt (Deshayesitidae, Ammonoidea). - Изв. АН ГССР, сер. биол., 1986, т. 12, № 1. С. 57-61.

Квахадзе Н.Н. Раннемеловые брахиоподы бассейна среднего течения р. Риони (Западная Грузия) и их стратиграфическое значение. – Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 1972, 27 с.

Квернадзе А.В. К стратиграфии и палеогеографии аптских отложений Восточной Абхазии. – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1971, № 1, (141). С. 85-90.

Квернадзе А.В. Стратиграфия и фауна нижнемеловых отложений Абхазии. - Канд. дисс., Тбилиси, 1972. 179 с.

Квернадзе А.В., Келептришвили Ш.Г., Шарикадзе М.З. Новые данные о стратиграфии нижнемеловых отложений в бассейне р. Псоу (Западная Абхазия). Тр. Грузинского техн. ун-та, 1991, № 4 (377). С. 39-42.

Квернадзе А.В., Шарикадзе М.З., Келептришвили Ш.Г. К биостратиграфии баррем-аптских отложений р. Ингури. - В кн.: Вклад ученых ВУЗ-ов в ускорение научно-техн. прогресса. – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, Тбилиси, 1989. С. 46-48.

Келептришвили Ш.Г. Стратиграфическое значение и условия существования раннемеловых белемнитид Грузии. - Канд. дисс., Тбилиси, 1990. 215 с.

Князев В.Г. К систематике семейства Cardioceratidae по строению лопастной линии. - Геология и геофизика, 1971, № 2. С. 140-146.

Князев В.Г. Аммониты и зональная стратиграфия нижнего оксфорда Севера Сибири. – Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1975, вып. 275. 116 с.

Коротков В.А., Михайлова И.А. О положении слоев с Acanthohoplites ex gr. uhligi и Diadochoceras. В кн.:Биостратиграфия и палеогеография мезо-кайнозоя нефтегазоносных областей юго-востока СССР. - М.: Наука, 1964. С. 83-89.

Котетишвили Э.В. Стратиграфия меловых отложений Шкмерской синклинали (на груз. яз., рез. русск.). - Тбилиси, изд-во АН ГССР, 1958. 40 с.

Котетишвили Э.В. Новые данные о стратиграфии нижнемеловых отложений периферии Дзирульского массива. - Сообщ. АН ГССР, 1961, т. 27, № 4. С. 427-430.

Котетишвили Э.В. Нижнемеловые отложения Грузии. - Фонды ГИН АН ГССР, Тбилиси, 1968. 30 с.

Котетишвили Э.В. Стратиграфия и фауна колхидитового и смежных горизонтов Западной Грузии. – Тр. ГИН АН ГССР, 1970, нов. сер., вып. 53. 97 с.

Котетишвили Э.В. Схема зонального подразделения нижнемеловых отложений Грузии. В кн.: Геологический институт им. А.И. Джанелидзе. – Тбилиси, изд-во Мецниереба, 1976. 29 с.

Котетишвили Э.В. Альбская фауна Грузии (аммониты и двустворчатые). – Тр. ГИН АН ГССР, 1977, нов. сер., вып. 53. 97 с.

Котетишвили Э.В. Зональная стратиграфия нижнемеловых отложений Грузии и палеозоогеография раннемеловых бассейнов Средиземноморской области. – Тр. ГИН АН ГССР, 1986, нов. сер., вып. 91. 160 с.

Котетишвили Э.В. Барремский ярус. - В кн.: Зоны меловой системы в СССР. Л., 1989. С. 94-120.

Кривошапкина В.С. Об онтогенезе лопастной линий Zelandites. – Тр. Биол.-почв. ин-та Дальневосточ. научн. центра АН СССР, 1976, т. 38, (141). С. 72-78.

Кривошапкина В.С. Онтогенез лопастной линии позднемеловых тетрагонитид Сахалина. - Палеонт. журн., 1978, № 1. С. 69-77.

Крымгольц Г.Я. Методика определения мезозойских головоногих (аммониты и белемниты). - Изд-во ЛГУ, 1960. 91 с.

Кудрявцев М.П. Нижнемеловые отложения Восточной части Северного Кавказа (Чечено-Ингушетия и Дагестан). - В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1960. С. 12-34.

Леонова Т.Б., Воронов А.В. Онтогенетическое развитие лопастной линии раннепермского рода аммоноидей Synartinskia. - Палеонт. журн., 1989, № 1. С. 113-116.

Либрович Л.С. Ammonoidea из каменноугольных отложений Северного Казахстана. - Палеонт. СССР, 1940, т. IV, ч. 9, вып. 1. 391 с.

Личков Б.Л. К вопросу о значении сутурной линии у аммонитов. - Зап. Киевского об-ва естеств., 1927, т. XXVII, вып. 1. С. 15-22.

Лобжанидзе Г.П. К стратиграфии аптских и альбских отложений восточной периферии Дзирульского массива. – Вопросы геологии Грузии. К XXII сесс. МГК, 1964. С. 255-271.

Лобжанидзе Г.П. Стратиграфия мезозойских отложений восточной периферии Дзирульского массива. – Тр. ГИН АН ГССР, 1972, нов. сер., вып. 36. 89 с.

Ломинадзе Т.А. Келловейские макроцефалитиды Грузии и Северного Кавказа. – Тбилиси, изд-во Мецниереба, 1967. 208 с.

Ломинадзе Т.А. Последовательность формирования первичных скелетных элементов аммонитид. - Изв. АН ГССР, сер. биол., 1980, т. 6, № 3. С. 381-384.

Ломинадзе Т.А. Келловейские аммонитиды Кавказа. - Тбилиси, изд-во Мецниереба, 1982. 272 с.

Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Морфогенез раковины волжского рода Dorsoplanites Semenov, 1898 (Ammonoidea, Cephalopoda). – Палеонтол. сборник Львовского гос. ун-та, 1986, № 23. С. 27-32.

Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Морфогенез раковины волжских родов аммонитов Pavlovia Ilovaisky и Laugeites Spath (Ammonoidea, Cephalopoda). - В кн.: Ископаемые головоногие моллюски: основные направления изучения. М.: Наука, 1985. С. 121-131.

Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Вопросы систематики подотряда Perisphinctina (Ammonoidea). – Тр. Грузинского технического ун-та, 1991, № 6, (379). С. 41-47.

Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З., Харашвили О.Г. Онтогенетическое исследование раковин двух келловейских родов - Flabellisphinctes Mangold et Elmi и Indosphinctes Spath (Ammonoidea, Cephalopoda). - Geologica Balcanica, 1984, т. 14, № 3. С. 59-71.

Ломинадзе Т.А., Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В. О механизме перемещения мягкого тела аммонитов в жилой камере. - В кн.: Флора и фауна мезо-кайнозоя Грузии. Тбилиси, 1991. С. 122-131.

Луппов Н.П. Нижнемеловые отложения Северо-Западного Кавказа и их фауна. – Тр. ВНИГРИ. Н.С., 1952, вып. 65. 238 с.

Луппов Н.П. Некоторые вопросы стратиграфии нижнемеловых отложений южных районов СССР. - В кн.: Тр. Всесоюзн. совещ. по разработке унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат, 1956. 215с.

Луппов Н.П. О терминологии элементов перегородочной линии аммоноидей. - В кн.: Биостратиграфический сборник, вып. 6. Ярусное деление палеозоя на территории СССР. Л.: Тр. ВСЕГЕИ. 1977, нов. сер., т. 202. С. 65-85.

Луппов Н.П., Богданова Т.Н., Прозоровский В.А. Проблема границы баррема и апта. - В кн.: Тез. докл. XVIII сес. Всесоюзн.палеонтол. об-ва. Л.: 1972. С. 62.

Луппов Н.П., Сиротина Е.А., Товбина С.З. К стратиграфии аптских и альбских отложений Копет-Дага. – Тр. ВСЕГЕИ, 1960, т. 42. С.156-173.

Международный стратиграфический справочник. М.: Мир, 1978. 226 с.

Мирзоев Г.Г. О границе между аптом и альбом и ее положение в разрезе юго-западных отрогов Гиссарского хребта. - Сов. геология, 1964, № 11. С. 84-98.

Мирзоев Г.Г. Новые виды Douvilleiceras из нижнеальбских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта. - Палеонт. журн., 1967а, № 1. С. 57-67.

Мирзоев Г.Г. О взаимоотношении семейств Hoplitidae и Placenticeratidae. - Палеонт. журн., 1967б, № 4. С. 56-70.

Михайлова И.А. О систематике семейств Parahoplitidae Spath и Deshayesitidae Stoyanow. - Вестн. МГУ, 1957, № 3. С. 173-182.

Михайлова И.А. Некоторые данные о роде Acanthohoplites Sinzow и Hypacanthoplites Spath. – Вестн. МГУ, Сер. биология, почвоведение, геология и география, 1958 а, № 1. С. 101-108.

Михайлова И.А. Дегезиты из нижнемеловых отложений Дагестана и Центрального Предкавказья. - В кн.: Материалы к основам палеонтологии. 1958б, вып. 2. С. 21-29.

Михайлова И.А. Онтогенез и систематическое положение рода Colombiceras Spath. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1960, т. 35, вып. 2. С. 116-122.

Михайлова И.А. Верхнеаптские парагоплитины Дагестана и Центрального Предкавказья. В кн.: Материалы по геологии и металлогении Центрального и Западного Кавказа. – Тр. Кавк. экспедиции ВАГТ и МГУ за 1950-1960 гг, 1962. С. 132-140.

Михайлова И.А. О систематическом положении и объеме рода Diadochoceras Hyatt. – Палеонт. журн., 1963, № 2. С. 65-77.

Михайлова И.А. О положении горизонта с Turkmeniceras turkmenicum (к границе баррема и апта). - Изв. АН СССР, 1970, сер. геол., № 6. С. 107-113.

Михайлова И.А. О малоизвестном роде аммонитов клансейского горизонта (нижний мел). - Палеонт. журн., 1972, № 3. С. 78-86.

Михайлова И.А. Об онтогенезе аммонитов семейства Leymeriellidae - Палеонт. журн., 1973, № 3. С. 26-34.

Михайлова И.А. Особенности рода Sonneratia Bayle и его систематическое положение (Hoplitaceae, Ammonoidea). - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1974а, вып.1. С. 106-118.

Михайлова И.А. Связь раннемеловых и позднемеловнх гоплитаций. - Списание на Българского геологического дружество, 1974б, год. 35, кн. 2. С. 117-132.

Михайлова И.А. О систематическом положении рода Ptychoceras Orbigny - ДАН СССР, 1974в, т. 212, № 1. С. 193-195.

Михайлова И.А. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. - Палеонт. журн., 1976а, № 1. С. 57-66.

Михайлова И. А. Новые данные о систематике семейства Parahoplitidae Spath. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1976б, вып.5, с. 157-158.

Михайлова И.А. Систематическое положение и особенности морфогенеза представителей семейства Douvilleiceratidae Parona et Bonarelli. - Списание на Българского геологического дружество. 1976в, год. 27, кн. 3. С. 256-273.

Михайлова И.А. О правильном понимании онтогенеза у представителей семейства Deshayesitidae Stoyanow. - ДАН СССР,1976г, т. 226, № 2, с. 204-207.

Михайлова И.А. О шестилопостной примасутуре меловых аммонитов. - ДАН СССР, 1977, т. 234, № 5. С. 213-216.

Михайлова И.А. Типы просутур и примасутур меловых аммонитов. - Палеонт. журн., 1978а, № 1. С. 78-93.

Михайлова И.А. Особенности морфогенеза семейства Placenticeratidae Hyatt. - ДАН СССР, 1978б, т. 242, № l. С. 207-210.

Михайлова И. А. Онтогенетическое развитие некоторых позднемеловых тетрагонитид. - Вестн. МГУ, сер. 4, геология, 1979а, № 1. С. 23-34.

Михайлова И.А. Особенности морфогенеза отряда Phylloceratida. - ДАН СССР, 1979б, т. 246, № 5. С. 1223-1236.

Михайлова И.А. Эволюция аптских аммоноидей. - Палеонт. журн., 1979в, № 3. С. 3-11.

Михайлова И.А. Филогения высших таксонов меловых аммоноидей. - ДАН СССР, 1980, т. 251, № 6. С. 1500-1503.

Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения аммоноидей. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1982а, № 3. С. 107-114.

Михайлова И.А. Система и филогения высших таксонов меловых аммоноидей. - Палеонт. журн., 1982б, № 2. С. 15-32.

Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. – М.: Наука, 1983. 280 с.

Михайлова И.А., Терехова Г.П. Морфогенез Scaphites и систематическое положение Scaphitaceae. -Бюл. МОИП. Отд. геол., 1982, № 6. С. 107-112.

Мордвилко Т.А. К стратиграфии меловых отложений в Кисловодском р-не на Северо-Западном Кавказе. - Зап. Всерос. минерал. об-ва, 2-ая сер., 1939, ч. 68, вып. 1. С. 113-135.

Мордвилко Т.А. Унифицированная схема стратиграфии нижнемеловых отложений Северного Кавказа и Предкавказья. - В кн.: Всесоюзн. совещ. по разработке унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат, 1956. С. 37-56.

Мордвилко Т.А. Нижнемеловые отложения Северного Кавказа и Предкавказья. - М., Л., 1960, т. 1. 239 с.

Мордвилко Т.А. Нижнемеловые отложения юго-восточных районов Северного Кавказа и Предкавказья. - М., Л., 1962, т. 2. 295 с.

Нацкий А.Д. Материалы к стратиграфии нижнего мела Мангышлака. - Материалы для геологии России, 1918, т. 26, вып. 1. С. 133-191.

Несис К.Н. Личинки головоногих моллюсков. - В кн.: Моллюски: Основные результаты их изучения. – М.: Наука, 1979. С. 33-35.

Нижний мел Юга СССР. - М., Наука, 1985. 224 с.

Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. – М.: Госгеолтехиздат, 1958, II. 359 с.

Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. - М.: Изд-во АН СССР, 1962, I. 424 с.

Попов Ю.Н. Биологическое и систематическое значение септы и лопастной сутуры аммоноидей. - Палеонт. журн., 1959, № 4. С. 41-46.

Попов Ю.Н. Биологическое значение септы цефалопод и вопрос о происхождении аммоноидей. В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. – Тр. VII сессии ВПО. М.: Недра, 1964. С. 83-90.

Попов Ю.Н. Терминология элементов септальной сутуры аммоноидей. - Ежегодник Всесоюзн. палеонт. об-ва, 1965. С. 106-114.

Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. - Л., 1981, вып. 19. С. 59-65.

Прозоровский В.А. Верхняя юра и нижний мел Запада Средней Азии. - Л.: изд-во Ленинградского ун-та, 1991. 254 с.

Путеводитель экскурсии по меловым отложениям Средней Азии. - Ашхабад: Туркменистан, 1966. 78 с.

Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. – М., 1974. 390 с.

Ренгартен В.П. Фауна меловых отложений Ассинско-Камбилеевского района на Кавказе. – Тр. Геол. ком. Н.С., 1926, вып. 147. 132 с.

Ренгартен В.П. Геологический очерк окрестностей Мацестинских и Агурских минеральных источников. - Геол. ком., Мат. по общ. и приклад. геологии, 1927а, вып. 56.

Ренгартен В.П. Геологические наблюдения в Кайтаго-Табасаранском и Даргинском округе в Дагестане. - В кн.: Материалы по общей и прикладной геологии, 1927 б, вып. 66. С. 1-52.

Ренгартен В.П. Горная Ингушетия. Геологические исследования в долинах рек Ассы и Камбилеевки на Северном Кавказе. – Тр. ГГРУ, 1931, вып. 63. 192 с.

Ренгартен В.П. Реферат работы: Мюллер С.В., Кенг Г.Г. Стандарт меловой системы. Геология, техника и методика геологических работ в зарубежных странах. - В кн.: Сборник рефератов. М., 1946, вып. 1. С. 16-23.

Ренгартен В.П. Палеонтологическое обоснование стратиграфии нижнего мела Большого Кавказа. - В кн.: Памяти акад. А.Д. Архангельского. М.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 36-64.

Ренгартен В.П. Стратиграфия меловых отложений Малого Кавказа. Региональная стратиграфия СССР. - М., 1959, т. 6. 540 с.

Ренгартен В.П. Опорные разрезы нижнемеловых отложений Дагестана. - М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 87 с.

Решение по вопросу о границе между аптским и альбским ярусами и границе между нижним и средним подъярусами альбского яруса. - Постановления МСК и его постоянных комиссий, 1973, вып. 13. С. 37.

Решения Межведомственного стратиграфического совещания по мезозою Средней Азии (Самарканд, 1971 г.). - МСК, 1977. 47 с.

Руженцев В.Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов. – Тр. ПИН АН СССР, 1940, т. 11, вып. 3. 134 с.

Руженцев В.Е. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 6. С. 676-706.

Руженцев В.Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. – Тр. ПИН АН СССР, 1949а, т. 20. С. 183-198.

Руженцев В.Е. Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky. – Тр. ПИН АН СССР, 1949б, т. 19. 200 с.

Руженцев В.Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. – Бюл. МОИП. Отд. геол., 1957, т. 32, вып. 2. С. 49-64.

Руженцев В.Е. Некоторые вопросы классификации аммонитов. - Палеонт. журн., 1960. С. 16-28.

Руженцев В.Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть. - В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 243-334.

Руженцев В.Е. О методике исследования и описания аммоноидей. - Палеонт. журн., 1964, № 1. С. 120-130.

Руженцев В.Е., Шиманский В.Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи южного Урала. – Тр. ПИН АН СССР, 1954, т. 50. 152 с.

Савельев А.А. Мангышлак. Нижний мел. - В кн.: Путеводитель экскурсий по меловым отложениям Средней Азии. Ашхабад: Туркменистан, 1966. С. 5-9.

Савельев А.А. О стратиграфических несогласиях в толще нижнемеловых отложений Мангышлака. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1971, т. 46, вып. 2. С. 68-72.

Савельев А.А. Стратиграфия и аммониты нижнего альба Мангышлака. – Тр. ВНИГРИ, 1973, вып. 323. 340 с.

Савельев А.А., Василенко В.П. Фаунистическое обоснование нижнемеловых отложений Мангышлака. – Тр. ВНИГРИ, 1963, вып. 218. С. 248-360.

Соколов М.И. О границе между аптом и альбом. - ДАН СССР, 1966, т. 167, № 2. С. 402-405.

Стратиграфия СССР. Меловая система. - М., 1986, полутом 1, 339 с. М., 1987, полутом 2, 326 с.

Стратиграфический кодекс СССР. - Л., 1977. 79 с.

Товбина С.З. О верхнебарремских аммонитах Туркмении. – Тр. ВСЕГЕИ, 1963, т. 109. С. 98-113.

Товбина С.З. Об онтогенезе аммонитов рода Colchidites - Палеонт. журн., 1965, № 3. С. 40-48.

Товбина С.З. О зоне Acanthohoplites prodromus в пограничных отложениях апта и альба Туркмении. - Изв. АН СССР. Сер. физ. - техн., хим. и геол. наук, 1968, № 2. С. 100-108.

Товбина С.З. Новый род семейства Parahoplitidae. - Палеонт. журн., 1970, № 3. С. 56-65.

Товбина С.З. О границе барремского и аптского ярусов юга и запада Туркмении. - Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979а, № 5. С. 61-67.

Товбина С.З. К вопросу о систематике и филогении семейства Parahoplitidae. В кн.: Стратиграфия нижнемеловых отложений нефтегазоносных областей. – Тр. ВНИГРИ, М., 1979б. С. 109-122.

Товбина С.З. К вопросу О зоне Acanthohoplites prodromus в верхнем апте Туркмении. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1980, № 7. С. 142-144.

Товбина С.З. Аптские отложения Туркмении – Сов. геология, 1982, № 8. С. 49-59.

Товбина С.З. Зональное расчленение аптского и альбского ярусов Туркмении. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1983, № 2. С. 62-71.

Товбина С.З., Богданова Т.Н., Лобачева С.В. Аптские отложения Копетдага. – Ежегодн. ВПО, 1985, т. XXVIII. С. 242-258.

Троицкая Е.А. Систематическое значение перегородочной линии верхнеюрских аммонитов. - Уч. зап. Саратовского госуниверситета. Вып. геологический, 1955, т. 45, С. 59-62.

Унифицированные стратиграфические схемы юрских и меловых отложений Средней Азии. - В кн.: Материалы к среднеазиатскому стратиграфическому совещанию, 1969, М., 1970. 115 с.

Урманова С.Х., Ташлиев М.Ш. Аптские отложения Центрального, Гяурского, Восточного Копетдага и Горного Бадхыза. - Изв. АН Туркм. ССР, сер. физ.-техн., хим. и геол. наук, 1967, № 4. С. 105-113.

Халилов А.Г. Нижнемеловые отложения Азербайджанской части Малого Кавказа. – Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1959. 295 с.

Халилов А.Г. Стратиграфия нижнемеловых отложений юго-восточного окончания Большого Кавказа. – Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1965. 207 с.

Халилов А.Г., Алиев Г.А. Большой Кавказ. Нижний мел. - В кн.: Геология СССР, т. XLVII, Азербайджанская ССР, геол. описание. М.: Недра, 1972а. С. 82-93.

Халилов А.Г., Алиев Г.А. Малый Кавказ. Нижний мел. - В кн.: Геология СССР, т. XLVII, Азербайджанская ССР, геол. описание. М.: Недра, 1972б. С. 101-109.

Чернов А.А. Основные черты в эволюции аммонитов. - Бюл. МОИП, отд. геол., 1922, нов. сер., т. XXXI. С. 149-181.

Чернов А.А. О функциональном значении перегородок у аммоноидей. - Палеонт. журн., 1961, № 1. С. 6-11.

Шарикадзе М.З. О расчленении нижнемеловых отложений долины р. Корнеба. - Аннотации докладов на 14 научн.-техн. конф. аспирантов и молодых научн. сотр. ГПИ. Тбилиси, 1972. С. 47-48.

Шарикадзе М.З. О взаимоотношении барремских и аптских отложений в Молитской синклинали. – Научн. тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1974 а, № 4 (168). С. 20-24.

Шарикадзе М.З. К стратиграфии нижнемеловых отложений южной периферии Дзирульского массива. – Тез. докл. XVIII респ. научно-техн. конф. проф.-препод. состава ГПИ и работн. производства. Ч. 1, 1974б. С. 146-147.

Шарикадзе М.З. Стратиграфия и аммониты нижнего мела южной периферии Дзирульского массива. - Канд. дисс., Тбилиси, 1975. 225 с.

Шарикадзе М.З. О пограничных отложениях гаргаза и клансея южной периферии Дзирульского массива. – Тез. докл. XIX научн.-техн. конф. проф.-препод. состава ВТУЗ-ов Закавказских республик. Ч. V, Тбилиси, 1977. С. 45-46.

Шарикадзе М.З. Procolombiceras - новый род семейства Parahoplitidae из нижнеаптских отложений Грузии. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т. 94, № 2. С. 381-384.

Шарикадзе М.З. О наличии нижнеаптской зоны Dufrenoya furcata на южной периферии Дзирульского массива. - Сообщ. АН ГССР, 1982а, т. 106, № 3. С. 521-524.

Шарикадзе М.З. Систематическое положение и некоторые закономерности роста Ptychoceras Orbigny (Ammonoidea)**.** - Тез. докл. научн. сессии, посв. 60-летию образования СССР. Ин-т палеобиологии АН ГССР, 1982б. С. 31-32.

Шарикадзе М.З. О шестилопастной примасутуре раннемеловых тетрагонитид (Ammonoidea). - ДАН СССР, 1984а, т. 275, № 5. С. 1182-1184.

Шарикадзе М.З. Особенности морфогенеза лопастной линии аптских филлоцератид (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1984б, т. 114, № 1. С. 101-104.

Шарикадзе М.З. О систематическом положении рода Salfeldiella Spath (Phylloceratida, Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1984в, т. 115, № 2. С. 333-336.

Шарикадзе М.З. Морфогенез рода Ptychoceras Orbigny (Lytoceratida, Ammonoidea). – Палеонтол. сборник Львовского госуд. ун-та, 1986, № 23. С. 12-17.

Шарикадзе М.З., Какабадзе М.В., Кванталиани И.В. О некоторых особенностях строения лопастной линии гетероморфных аммонитов. - ДАН СССР, 1989, т. 307, № 1. С. 214-217.

Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В. О неизвестных нижнеальбских литоцератидах Дзирульского массива. – Тр. ВНИГНИ, 1975, вып. 188. С. 12-31.

Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В., Квернадзе А.В. О неизвестных представителях рода Jaubertella из нижнеальбских отложений Грузии. – Тр. ГПИ им. В.И. Ленина, 1974, № 4 (168). С. 29-32.

Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Следы прикрепления мускулов на раковинах келловейских и аптских аммонитов. - Сообщ. АН ГССР, 1988, т. 132, № 2. С. 325-328.

Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Об отпечатках мускулов позднеюрских и раннемеловых аммоноидей. - Изв. АН ГССР, сер. биол., 1989, т. 15, № 1. С. 58-62.

Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. О систематическом значении отпечатков мускулов у позднеюрско-раннемеловых аммоноидей. - Научн. тр. Грузинского техн. ун-та, 1990, № 3 (359). С. 21-26.

Шевырев А.А. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1960, т. 35, вып. 1. С. 69-78.

Шевырев А.А. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей. - Палеонт. журн., 1962, № 2. С. 21-33.

Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи Юга СССР. – Тр. ПИН АН СССР, 1968, т. 119. 272 с.

Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи. – Тр. ПИН АН СССР, 1986, т. 217. 184 с.

Шульга-Нестеренко М.И. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. - Бюл. МОИП. Отд. геол., 1926, т.4, №1-2. С. 81-100.

Эристави М.С. О границе апта и альба в Западной Грузии. - Сообщ. АН ГССР, 1945а, т. VI, № 5. С. 34-36.

Эристави М.С. О подразделении апта Западной Грузии. - Сообщ. АН ГССР, 1945б, т. VI, № 5. С. 347-353.

Эристави М.С. Нижнемеловые зоны Грузии. - Сборник тр. Ин-та геол. и минер., 1951. С. 309-322.

Эристави М.С. Грузинская глыба в нижнемеловое время. – Тр. ГИН АН ГССР, сер. геол., 1952, т. VI (XI). С. 137-210.

Эристави М.С. Сопоставление нижнемеловых отложении Грузии и Крыма. - М.: Изд-во АН СССР, 1957. 83 с.

Эристави М.С. Нижний мел Кавказа и Крыма. - ГИН АН ГССР. Монографии, № 10, 1960. 149 с.

Эристави М.С. Подразделение нижнего мела альпийской зоны. - ГИН АН ГССР. Монографии, № 11, 1962. 148 с.

Эристави М.С. Нижний мел Сочинского района. – Тр. ГИН АН ГССР, 1963, т. XIII (XVIII). С. 51-77.

Эристави М.С. Нижний мел. - В кн.: Геология СССР, т. X, Грузинская ССР, ч.1, геол. описание. М.: Недра, 1964, с. 112-141.

Яковлев Н.Н. Современные задачи палеонтологии и Палеонтологического общества. – Ежегодн. Русского Палеонт. общества, 1917, т. 1. С. 1-12.

Ясаманов Н.А. Меловые отложения Западного Закавказья. – Автореф. канд. дисс. М., 1967. 25 с.

Arabu N. Essai d'une nouvelle classification des ammonoidés triasiques, vu generale sur leurs origines. - Bull. Soc. géol. France., 1933, Sér. 5, t. 2. P. 237 - 274.

Arkell W.J. Jurassic ammonites in 1949. - Sci. Prog., 1949, vol. 147. P. 401-417.

Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W. Mesozoic Ammonoidea. - In: Treatise on Invertebrate paleontology. Pt. L. Mollusca. 4. Cephalopoda, Ammonoidea. N.Y.: Geol. Soc. of Amer. and Univ. of Kansas press, 1957. P. 80-471.

Bandel K. The ammonitella: a model of formation with the aid of the embrionic shell of archaeogastropods. - Lethaia, 1986, vol. 19, № 2. P. 171-180.

Bandel K., Landman N.H., Waage K.M. Micro-ornament on early whorls of Mesozoic ammonites; implications for early ontogeny. - Tourn. Paleont., 1982, vol. 56. P. 386-391.

Basse E. Ammonoidea s. str. - In: Traité de Paléontologie, 1952, t. 2. P. 581-688.

Bayer U. Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajocium und ihre Beziehurg zur Lebensweise. - Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. 1970, 135. S. 19-41.

Bayer U. Die Runnzeischicht - ein Leichbaulelement der Ammonite-nschale. - Paläont. Z., 1974, № 48. S. 6-15.

Bayer U. Cephalopoden - Septen. Teil 1. Konstructionsmorphologie des Ammoniten-Septums. - Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh., 1977, Bd. 154. S. 290-366.

Birkelund T. Ammonites from the Upper Cretaceous of west Greenland. - Medd. Greenland, 1965, № 179 (7). P. 1-92.

Birkelund T. Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites). - Medd. dan. geol. foren., 1967, Bd. 17, H. 1. S. 95-101.

Birkelund T., Hansen H. Early shell growth end structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. – Medd. fra Dansk Geol. Förening Kobenhaven, 1968, Bd. 18, H. 1. P. 71-78.

Birkelund T., Hansen H. Shell ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implications. - Kong. Dansk. Vidensk. Sel. Biol. Skrift, 1974, N 202. P. 1-34.

Blind W. Uber die Entstehung und Function der Lobenliniea bei Ammonoideen. - Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, H. 3. S. 254-267.

Blind W. Die ontogenetische Entwicklung von Nautilus pompilius (Linnè). - Palaeontographica, 1976, Abt. A. Bd. 153, Lief. 4-6. S. 117-160.

Blind W. Uber Anlage und Ausformung von Cephalopoden-Septen. - Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh., 1980, Bd. 160. S. 217-240.

Branco W. Beitrage zur Entwickelungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. - Palaeontographica, 1879-1880, t. 1, Bd. 26, S. 19-59; t. 2, Bd. 27. S. 11-81.

Breistroffer M. Révision des Ammonites du Vraconien de Salazac (Gard) et considérations générales sur le sous-étage Albien. - Trav. Lab. Géol. Grenoble. 1940, vol. 22. 101 p.

Breistroffer M. Sur les zones d'Ammonites dans l'Albien de France et d'Angleterre. - Trav. Lab. Géol. Fac. sci. Grenoble. Mém., 1947, t. 26. P. 17-104.

Breistroffer M. Sur quelques ammonites de l'Abien inférieur de Madagascar. - C.R. Soc. Géol. France, 1951, № 15. P. 266-268.

Breistroffer M. et Villoutreys O. Les ammonites albiennes de Peille (Alpes-Maritimes). - Trav. Labor. Géol. Grenoble, 1953, vol. 30. P. 69-74.

Brinkmann R. Biostratigraphie des Leymeriellenstammes nebst Bemerkungen zur Paleogeographie des nordwestdeutschen Alb. - Mitteilungen aus dem Geologischen. Staatsinstitut in Hamburg, 1937, H. XVI. 18 s.

Buch L. Note sur les Ammonites. - Ann. Sci. Nat., 1829a, vol. 18. P. 267-276.

Buch L. Sur la distribution des Ammonites en familles. - Ann. Sci. Natur., 1829 b, vol. 18. P. 417-433.

Buch L. Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den älteren Gebirgsschichten vorkommen, und über Goniatiten insbesondere. - Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1832. S. 3-56.

Buch L. Über Ceratiten. - Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1849. S. 1-33.

Busnardo R. Rapport sur l'etage Barremien. Colloque sur le Crétacé inférieur. Lyon, 1963. - Mém. Bur. rech., Géol. et minères, 1965, N 34. P. 161-169.

Casey R. The Cretaceous ammonite genus Leymeriella, with a systematic account of its British occurences. - Palaeontol., 1957, v. 1, pt. 1. P. 29-59.

Casey R. A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand. - Paleontogr. Soc. London, 1960, pt. 1. P. 1-36, 1-44.

Casey R. A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand. - Paleontogr. Soc. London, 1961a, pt. 2. P. 45-118.

Casey R. A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand. - Paleontogr. Soc. London, 1961b, pt. 3. P. 119-216.

Casey R. The stratigraphical paleontology of the Lower Greensand. - Paleontology, 196lc, vol. 3, pt. 4. P. 487-621.

Casey R. A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand. - Paleontogr. Soc. London, 1962, pt. 4. P. 217-288.

Casey R. A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand. - Paleontogr. Soc. London, 1964, pt. 5. P. 289-398.

Casey R. A monograph of the ammonoidea of the Lower Greensand. - Paleontogr. Soc. London, 1965, pt. 6. P. 399-546.

Chamberlain J.A. Hydromechanical design of fossil cephalopods. The Ammonoidea. - - Spec. Vol. Syst. Assoc. 1981, N 18. P. 289-336.

Chamberlain J.A. and Moore V.A. Rupture strength and flow rate of Nautilus siphuncular tube. - Paleobiology, 1982, N 8. P. 408-425.

Cobban W.A. Scaphitoid Cephalopods of the Colorado Group. - Geol. Surv. Prof. Pap., 1952, vol. 239. 42 p.

Collignon M. Recherches sur les faunes Albiennes de Madagascar. - Ann. géol. serv. des Mines de Madagascar, 1949, pt. 16, 128 p.

Collignon M. Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). - Fasc. 9 (Aptien). Serv. Géol. Tananarive, 1962, P. 215-240.

Collignon M. Le genre Paracheloniceras Coll., 1962 dans l'Aptien supérieur de Madagascar. - Semaine Géologique de Madagascar. Tananarive, 1966. P. 47-49.

Collins D., Ward P.D. and Westermann E.G. Function of cameral water in Nautilus. - Paleobiology, 1980, N 6. P. 168-172.

Colloque sur la Crétacé inferieur. Lyon, 1963, - Mém. Bur. rech. géol. et Miniéres, 1965. N 34. P. 840.

Crick G.C. On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammonoidea). - Trans. Linn. Soc., 1898, N 7. P. 71-114.

Denton E.J. On buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. - Proc. roy. Soc. Lond. (B), 1974, N 185. P. 273-299.

Denton E.J. and Gilpin-Brown J.B. On the buoyancy of the pearly Nautilus. - J. mar. biol. Ass. U. K., 1966, N 46. P. 723-759.

Denton E.J. and Gilpin-Brown J.B. Flotation mechanisms in modern and fossil cephalopods. - Adv. mar. Biol., 1973, N 11. P. 197-268.

Diener C. Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. - Neues Jb. Miner., Geol., Paläontol., 1912, Bd. 2, H. 2. S. 67-89.

Diener C. Cephalopoda triadica. - Fossilium Catalogus. I. Animalia. Ps. 8, B., 1915. 369s.

Diener C. Einiges über Terminologie und Entwisklung der Lobenelemente in der Ammonitensutur. - Cbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1916a, N 23, S. 553-568, N 24. S. 578-592.

Diener C. Untersuchungen über die Wohnkammerlänge als Grundlage einer natürlichen Systematik der Ammoniten. - Sitzungsber. Kais. Aked. Wiss., Wien. Math. - natwiss. Kl. Abt. I, 1916b, Bd. 125. S. 253-309.

Dimitrova N.Y. Concernant la place systematique et l'origine du genre Proleymeriella Breistroffer et le genre Leymeriella Jacob. - C. R. de l'Acad. Bulgare de Sci., 1980, t. 33, N 2. P. 241-243.

Doguzhaeva L.A. Rhytms of ammonoid shell secretion. - Lethaia, 1982, vol. 15, N 4. P. 385-394.

Doguzhaeva L., Mikhailova I. The genus Luppovia and the Phylogeny of Cretaceous heteromorphic ammonoids. - Lethaia, 1982, vol. 15. P. 55-65.

Douvillé H. Une famille d'ammonites les Desmocératides: Essai d'une classification rationelle, valeur et subordination des caractères. - C.R. Acad. sci., 1916, vol. 162. P. 369-373.

Erben H.K. Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. - Peläontol. Zhsehr., 1962, Bd. 36, N 1/2. S. 99-108.

Erben H.K. Die Evolution der altesten Ammonoidea (Lfg. 1). - Neues Jb. Geol. und Paläont. Abh., 1964, Bd. 120, N 2. S. 107-212; Bd. 122, N 3. S. 275-312.

Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Ammonoids: Early ontogeny of ultramicroscopical shell structure. - Nature, 1968, vol. 219, N 5152. P. 396-398.

Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstructur ectocochleaster Cephalopoden. - Palaeontographica, 1969, Abt. A, Bd. 132. S. 1-54.

Fabre-Taxy S., Moullade M., Thumel G. Les stratotypes de l'Apien. Le Bedoulien dans la region type, la Bedoule-Cassis (Bouches-du-Rhône). Colloque sur la

Crétacé inferieur. Lyon, 1963. - Mém. Bur. rech. géol. et minères, 1965, N 34. P. 173-199.

Grandjean F. Le siphon des ammonites et des bélemnites. – Bull. Soc. Géol. France, 1910, ser. 4, N 10. P. 496-519.

Gregoire Ch. Sur la structure des matrices organiques des coquilles des mollusques. - Biol. Rev., 1967, N 42. P. 653-688.

Grossouvre A. Recherches sur la Craie supérieure. II. Paléontologie. Les ammonites de la Craie supérieure. - Mém. carte géol. dét. France, 1893. P. 264.

Haan G. Specimen philosophum inaugurale, exhibens monograhiam ammoniteorum et goniatiteorum, quod, annuente summo numine, ex auctoritate rectoris Henrici Guilielmi Tydemannio II. - Leyden, 1825. 168 p.

Hall J., Meek F.B. Descriptions of new species of fossils, from the Cretaceous formations of Nebraska, with observations upon Baculites ovatus and B. compressus, and the progressive development of the septa in Baculites, Ammonites and Scaphites. - Mem. Amer. Acad. Arts and Sci., 1855, N 5. P. 379-411.

Hauer F.R. Nachträge zur Kenntniss der Cephalopoden - Fauna der Hallstätter Schichten. S. - Ber. Akad. Wiss. Wien. Math. -naturwiss. Kl., 1860, Bd. 41. S. 113-150.

Haug E. Periode Crétacé. Traité de Géologie. II: Les periods Géologiques. - Paris, 1911. P. 1153-1396.

Henderson R.A. A muscle attachment proposal for septal function in Mesozoic ammonites. - Palaeontology, 1984, vol. 27, part 3. P. 461-486.

Hewitt R.A. Numerical aspects of sutural ontogeny in the Ammonitina and Lytoceratina. - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1985, Bd. 170, N 3. S. 273-290.

Hewitt R.A., Chaca A., Westermann G.E.G., Zaborski P.M. Chamber growth in ammonites inferred from colour markings and naturally etched surfaces of Cretaceous vascoceratids from Nigeria. - Lethaia, 1991, vol. 24. P. 271-287.

Holder H. Über die Sipho-Anheftung bei Ammoniten. - Neues Jb. Geol. Paläont. Mh. 1954. S. 372-379.

House M.R. A study in the Tornoceratidae; the succession of Tornoceras ang related genera in the North American Devonian. - Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1965, ser. B, vol. 250, N 763. P. 79-130.

Hyatt A. Fossil cephalopods of the museum of comparative Zoology. - Harvard Coll. Mus. Comp. Zool. Bul. 1872, vol. 3, N 5. P. 59-111.

Hyatt A. Ammonoidea. - In: Zittel - Eastman "Textbook of palaeontology". London - New York, 1900, vol. 1. P. 536-592.

Jacob Ch. Étude sur les Ammonites et sur l'horizon stratigraphique du gisement de Clansayes. - Bull. Soc. géol. France. Ser. 4, 1905, t. 5. P. 339-432.

Jacob Ch. Études paléontologiques et stratigraphiques sur la partie moyenne des terrains Crétacés dans les Alpes Françaises. - Trav. Lab. Géol. Univ. Grenoble, 1907, t. VIII. P. 280-590.

John R. Über die Lebensweise und Organisation der ammoniten. -Inaugural dissertation, University of Tübingen. 1909. 53 p.

Jones D.L. Muscle attachment impressions in a Cretaceous ammonite. - J. Paleont., 1961, N 35. P. 502-504.

Jordan R. Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Structurelementen der Gehäuse-Innenwald. - Beih. geol. Jahrb. 1968, N 7. S. 1-64.

Kemper E. Die älteste Ammoniten - Fauna in Aptiam Nord-West-Deutschlands. – Paläeontol. Zeitsch., 1967, Bd 41, N 3-4. S. 119-131.

Kemper E. The Aptian and Albian stages in northwest Germany. The Boreal Lower Cretaceous. - Geol. J., 1973, spec. iss., vol. 5. P. 345-360.

Kemper E. Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentcheim und die angrenzenden en Gebiete mit einem Abriss der emständischen Unterkreide. - Nordhom; Bentheim, 1976. 206 s.

Kennedy W.J. and Cobban. W.A. Aspects of ammonite biology, biogeography and biostratigraphy. – Spec. Pap. Palaeont., 1976, vol. 17. 94 p.

Khiami M.N. and Murphy M.A. Ontogenetic study of Phylloceras (Hypophylloceras) onoense, Holcophylloceras aldersoni and Phyllopachyceras theresae, Lower Cretaceous Phylloceratina (Ammonoidea) of California. – J. Paleontology, 1988, vol. 62, N 4. P. 587-598.

Kilian W. Systéme crétacé. - Ann. géol. Univ., 1887, Nr. 3. P. 299-356.

Kilian W. Description Géologique de la Montagne de Lure (Basses-Alpes). - Paris, 1889. 458 p.

Kilian W. Unterkreide (Palaeocretacicum). - In: Frech Lethaea Geognostica. II. Mesozoicum. Bd. 3. Kreide, Lfg. 1, 1907, S. 1-168,; Lfg. 2, 1910, S. 169-287; Lfg. 3, 1913. S. 289-398.

Koenen A. Die Ammonitiden des Norddeutschen Neocom (Valanginien, Hauterivien, Barremien und Aptien). Abh. Preuss. Geol. Landes, N. F., 1902, N 24. S. 1-451.

Kulicki C. Remarks on the embryogeny and postembrional development of ammonites. - Acta Palaeontol. Polon., 1974, vol. 19, N 2. P. 201-224.

Kulicki C. Structure and mode of origin of the ammonite proseptum. - Acta Palaeontol. Polon., 1975, vol. 20, N 4. P. 535-542.

Kulicki C. The ammonite shell: its structure, development and biological significance. - Palaeont. Polonica, 1979, No 39. P. 97-142.

Kulicki C. and Mutvei H. Functional Interpretation of Ammonoid Septa. - In: Cephalopods Present and Past. O.H. Schindewolf Symposium Tubingen 1985. Stuttgart, 1988. P. 713-718.

Kullmann J., Wiedmann J. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. Paleontol. - Contribs. Univ. Kansas, 1970, Pap. 47, Mag. 15. P. 1-32.

Landman N.H. Preserved Ammonitellas of Scaphites (Ammonoidea, Ancyloceratina). - Amer. Mus. Novitates, 1985. N 2815. P. 1-10.

Landman N.H. Ontogeny of Upper Cretaceous (Turonian-Santonian) scaphitid ammonites from the Western interior of North America: Systematics, developmental patterns and life history. – Bull. of the Amer. mus. of natur. hist., 1987, vol. 185, N 2. P. 118-241.

Landman N.H. Early Ontogeny of Mesozoic Ammonites and Nautilids. - Cephalopods. Present and Past. 2nd Intern. Cephal. Symp. 1988, Stuttgart. P. 215-228.

Landman N.H., Bandel K. Internal structures in the early whorls of Mesozoic ammonites. - Amer. Mus. Novitates, 1985, N 2823. P. 1-21.

Lominadze T.A., Sharikadze M.Z., Kvantaliani I.V. Problems of Phylogeny and Taxonomy of the suborder Perisphinctina. - In: 3d International Symposium cephalopods: Present and Past. Book of Abstracts, Lyon, 1990. P. 60.

Lominadze T.A.,Sharikadze M.Z., Kvantaliani I.V. On displacement mechanism of soft bodies in body chamber of ammonites. - In: 3d International Symposium Cephalopods: Present and Past. Book of abstracts. Lyon, 1990. P. 61.

Matsumoto T. On the ontogeny Metaplacenticeras subtilistriatum (Jimbo). - Jap. J. Geol. and Geogr., 1953, vol. 23. P. 139-150.

Miller A.K. Devonian ammonoids of America. - Geol. Soc. Amer., Spec. Papers, 1938, No 14. P. 1-262.

Mojsisovics E. Das Gebirge um Hallstat. Teil 1. Die Mollusken -Faunen der Zlambach - und Hallstätter - Schichten. - Abhandl. geol. Reichsanstalt. Wien, 1873, Bd 6, H. 1. S. 1-82.

Moullade M. Révision des stratotypes de 1'Aptien. Gargas (Vaucluse). - Colloque sur la Crétacé inférieur. Lyon, 1963. Mém. Bur. rech. géol. et miniéres, 1965a, N 34. P. 201-214.

Moullade M. Révision des stratotypes de 1'Aptien. Clansayes (Drôme). Colloque sur la Crétacé inférieur. Lyon, 1963. Mém. Bur. rech. géol. et miniéres, 1965b, N 34. P. 215-222.

Muller S.W., Schenck H.G. Standart of the Cretaceous System. - Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1943, vol. 27, N 3. P. 262-278.

Munier-Chalmas E.C.P. Sur le dévelopment du fragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologique des Ammonites aux les Spirulidae.- Comp. Rend. Acad. Sci. France, 1873, vol. 77. P. 1557-1559.

Murphy M. Aptian and Albian Tetragonitidae (Ammonoidea) from Northern California. - Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 1967, vol. 70. P. 1-32.

Mutvei H. On the relations of the principal muscles in the shell in Nautilus and some fossil nautiloids, with taxonomic appendix. - Arkiv für Miner. a Geol., 1957, Bd. 2, N 1. P. 219-254.

Mutvei H. Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda with descriptions of the minute shell structure of belemnoids. - Stockh. Contr. Geol. 1964, N 11. P. 79-102.

Mutvei H. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. - Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh., 1967, Bd. 129, . H. 2. S. 157-166.

Mutvei H. and Reyment R.A. Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. - Pelaeontology, 1973, N 16. P. 623-636.

Neaverson E. The attachment of the ammonite siphuncle. - Proc. Lpool. geol. Soc., 1927, N 14. P. 65-77.

Newell N.D. Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. - Evolution, 1949, vol. 3. P. 103-124.

Noetling F. Untersuchungen über den Bau der Lobenlinie von Pseudosageceras multilobatum Noetling. - Palaeontographica, 1905a, Bd. 51. S. 155-260.

Noetling F. Über die ontogenie von Indoceras baluchistanense Noetling. - Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol., 1905b, Bd. I. S. 1-14.

Noetling F. Die Entwicklung von Indoceras baluchistanense Noetling. - Ein Beitrag zur Ontogenie der Ammoniten: Geol. Palaeont., Abhandl., now ser., 1906, Bd. 8, H. 1. S. 1-96.

Nowak J. Untersuchungen über die Cephalopoden der oberen Kreide in Polen. 2. Teil. Die Skaphiten. – Bull. intern. Akad. Sci. Cracovie. Cl. Sci. math. nat. (B), 1911. S. 547-588.

Nowak J. Über die bifiden Loben der oberkretazischen Ammoniten und ihre Bedeutung für die Systematik. – Bull. intern. Acad., Sci. Cracovie. Cl. Sci. math. nat. (B), 1915. S. 1-13.

d'Orbigny A. Paléontologie Française. Terrains crétacés. - P., 1840-1842, T. 1, 2. 662 p.

Owen R. Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals, Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843. - Longman, Brown, Green and Longmans. London, 1843. 392 p.

Palframan D.F. Variation and ontogeny of some Oxford clay ammonites: Distichoceras bicostatum (Stahl) and Horioceras baugieri (d'Orbigny), from England. - Paleontology, 1967, vol. 10, N 1. P. 60-94.

Palframan D.F.B. Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in Hecticoceras brightii (Pratt). - Intern. Union. Geol. Scienses. Ser. A, 1969, N 1. P.127 -154.

Paquier V. Recherches géologiques dans le Diois et les Baronnies orientales. - Trav. Lab. Géol. Grenoble. 1900, vol. 5. P. 147-556.

Pervinquiére L. Études de paléontologie tunissienne. 1. Céphalopodes des Terrains secondaires. - Dir. gén. Trav. publ., 1907. 438 p.

Pfaff E. Über form und Bau der Ammonitensepten und ihre Bezie hungen zur Suturlinie. – Jahresber. Niedersächs. Geol. Var. Hannover, 1911, Bd. 4. S. 208-223.

Rakus M. Sur l'existence de deux types distincts d'emprients de muscles rétracteurs chez les ammonites. - Bull. Soc. vaud. sc. nat., 1978, N 354, vol. 74. P. 139-145.

Roman F. Les ammonites jurassiques et crétacés: Essai de genera. - Paris, 1938. Fasc. I, 272 p., Fasc. II. P. 273-551.

Rouchadzé J. Les Ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale. - Bull. Inst. Géol. de Géorgie, 1933, v. I, fasc. 3. P. 165-273.

Salfeld H. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura - und Kreide - Ammonoideen. - Nachr. ges. Wiss. Göttingen. Math. - Phys. Kl., 1919, № 3. S. 449-467.

Schindewolf O.H. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea Wdkd. - Cbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1923, N 17. S. 337-350.

Schindewolf O.H. Zur Terminologie der Lobenlinie. - Paläontol. Ztschr., 1928, Bd. 9, H. 1-3. S. 181-186.

Schindewolf O.H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. - Abh. Preuss. Geol. Londesanst. Berlin. N.F., 1929, H. 115. S. 1-102.

Schindewolf O.H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammeren tetrabrachioter Cephalopoden. - Abhandl. preuss. geol. Londesanst., n.F., 1933, H. 148. S. 1-122.

Schindewolf O.H. Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. - Jahrb. Preuss. geol. Londesanst., 1934, Bd. 55. S. 258-283.

Schindewolf O.H. Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. - Paläontol. Z., 1951, Bd. 25, H. 1/2. S. 11-34.

Schindewolf O.H. Über Strenoceras und Andere Dogger - Ammoniten. - Neues Jb. Geol. und Paläontol., Monatsh., 1953, H. 3. S. 119-130.

Schindewolf O.H. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1954a, vol. 112, N 3. P. 217-237.

Schindewolf O.H. Über die Lobenline der Ammonoidea. - Neues Jb., Geol. und Paläontol., Monatsh., 1954b, H.3. S. 123-140.

Schindewolf O.H. Die Lobenlinie in System der ammonoidea. - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abt. B, 1957, H. 10. S. 433-443.

Schindewolf O.H. Zur sowjetrussischen Terminologie of ammonoid suture line. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1963, vol. 122, N 3. P. 217-237.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. -Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math. - naturwiss, Kl., 1961, Lfg. 1, N 10. S. 1-109.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math. - naturwiss. Kl., 1962, Lfg. 2, N 8. S. 111-257.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - Abh. Akad. Wiss. und Lit. .Math.- naturwiss. Kl., 1963, Lfg. 3, N 6. S. 261-407.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - Abh. Akad. Wiss. und Lit. .Math.- naturwiss. Kl., 1965, Lfg. 4, N 3. S. 411-508.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - Abh. Akad. Wiss. und Lit. .Math.- naturwiss. Kl., 1966a, Lfg. 5, N 3. S. 511-640.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - Abh. Akad. Wiss. und Lit. .Math.- naturwiss. Kl., 1966b, Lfg. 6, N 8. S. 643-730.

Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - Abh. Akad. Wiss. und Lit. .Math.- naturwiss. Kl., 1968, Lfg. 7, N 3. S. 731-901.

Schmidt H. Über Goniatiten-eine Revision ihrer Systematik mit Beifügung neuer Beobachtungen. - Cbl. Geol. und Paläontol., 1921, N 17. S. 538-544.

Schmidt H. Ammonitenstudien. - Fortschr. Geol. Paläontol., 1925a, N 10. S. 275-363.

Schmidt H. Die carbonischen Goniatiten Deutschlands. - Jb. Preuss. Geol. Landesanstalt, 1925b, Bd. 45. S. 489-609.

Schmidt H. Prolobites und die Lobenentwicklung bei Goniatiten. Paläontol. Z., 1952, Bd. 26. S. 205-217.

Seilacher A. Mechanische Similation und functionelle Evolution des Ammonites-Septums. - Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, N 3. S. 262-286.

Seilacher A. Why are Nautiloid and Ammonite Sutures so different? - Neues Jb. Geol. und Paläont., Abh., 1988, Bd. 177, H. 1. S. 41-69.

Sharikadze M.Z. On the interrelation of Barremian and Aptian deposits of the Dzirula Massif, Georgian SSR. - Cretaceous Research, 1990, N 11. P. 243-246.

Sharikadze M.Z., Lominadze T.A., Kvantaliani I.V. Systematische Bedeutung von Muskelabdrücken spätjurassischer und frühkretazischer Ammonoideae. - Z. geol. Wiss., 1990, Bd. 18, N 11. S. 1031-1039.

Smith J.P. The development of Glyphioceras and the phylogeny of the Glyphioceratidae. - Proc. Calif. Acad. Sci., 3, ser. Geol., 1897, vol. 1, N 3. p. 105-122.

Smith J.P. The development of Lytoceras and Phylloceras. - Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 3, Geol., 1898, vol. 1, N 4. P. 129-160.

Smith J.P. The development and phylogeny of Placenticeras. - Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 3, Geol. 1900, vol. 1, N 7. P. 181-240.

Smith W.D. The larval coil of Baculites. - Amer. Natur., 1901, vol. 35, N 409. P. 39-49.

Solger F. Die Lebensweise der Ammoniten. - Naturwiss. Wochenschrift., 1902, 8, N.F.1. S. 89-94.

Spath L.F. Notes on ammonites. - Geol. Mag., 1919, vol. 56. P. 27-35, 65-71, 115-122, 170-177, 220-225.

Spath L.F. On Cretaceous Cephalopoda from Zululand. - Ann. South African Mus., 1921, vol. 12. P.217-321.

Spath L.F. On Cretaceous Ammonoidea from Angola, collected by proff. J.W. Gregory. - Trans. Royal Soc. Edinburgh, 1922, v. 8, pt. 6. P. 91-160.

Spath L.F. A monograph of the Ammonoidea of the Gault. - Paleontogr. Soc. London, 1923, pt. 1. P. 1-72.

Spath L.F. A monograph of the Ammonoidea of the Gault. - Paleontogr. Soc. London, 1925, pt. 2. P. 73-110.

Spath L.F. Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Cutch). - Palaeontol. Indica, 1927, pt. 1. P. 1-71.

Spath L.F. The evolution of the Cephalopoda. - Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 1933, vol. 8, N 4. P. 418-462.

Spath L.F. A monograph of the Ammonoidea of the Gault. - Paleontogr. Soc. London, 1939, Part 13. P. 541-608.

Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F. The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids. - J. Paleontol., 1975, vol. 49, N 2. P. 239-283.

Steinmann G. und Doderlein L. Element der Paläontologie. - Leipzig, 1890, S. 1-XIX, 1-848.

Stolley E. Die Gliederung der norddeutschen unteren Kreide. - Zentr. – fur Miner., Geol. und Paläontol., 1908, Nr.4/8. S. 1-59.

Stoyanow A. Lower cretaceous stratigraphy in southestern Arizona. - Mem. Geol. Soc. America, 1949, N 38. 169 p.

Swinnerton H.H., Trueman A.E. The morphology and development of the ammonite septum. - Quart. J. geol. Soc, 1918, N 73. P. 26-58.

Synthèse géologique du Sud - Est de la France. – Mém. BRGM, n. 125. P. 287-338.

Tanabe K., Obata I., Fucuda Y., Futakami M. Early Shell Growth in Some upper Cretaceous Ammonites and Its Implications to major Taxonomy. – Bull. of the Nation. Sci. Mus., Ser. C (Geol. Paleontol.), 1979, vol. 5, N 4. P. 153-176.

Tanabe K., Obata I. Ontogenetic development and Functional Morphology in the Early Growth-Stages of Three Cretaceous Ammonites. – Bull. of the Nation. Sci. Mus., Ser. C (Geol-Peleontol.), 1980, vol.6, N 1. P. 9-26.

Tanabe K., Ohtsuka Y. Ammonoid early internal shell structure: its bearing on early life history. - Paleobiology, 1985, vol. 11, N 3. P. 310-322.

Thierry J. Ontogenese de la ligne de suture et origine des Mayaitidae Spath, 1928, (Ammonitina, Stephanocerataceae) de l'Oxfordien moyen de la province Indo-Malgache. - C.R. Acad. Sci., 1975, t. 280, ser. D. P. 1543-1546.

Thierry J. Le genre Macrocephalites du Callovien inferieur (Ammonites Jurassique moyen). - Mémoires Géol. de l'Univ. de Dijon, 1978, t.4. 490 p.

Toucas A. Note sur le Jurassique supérieur et la Crétacé inferieur de la vallée du Rhône. - Bull. Soc. Géol. France, 1888, Ser. 3, t. 16. P. 903-927.

Traité de paleontologie. - Publ. sous la dirrection de J. Pivetau. 1952, t. 2. 790 p.

Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L. Mollusca. 4. Cephalopoda. Ammonoidea. - N.Y.: Geol. Soc. of Amer. and Univ. Kansas press, 1957. 490 p.

Uhlig V. Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten: - Denkschr, k. Akad. Wiss., Wien, Math.-naturwiss. Cl., 1883, Band 46. S. 127-290.

Vogel K.-P. Zwergwuchs dei Polyptychiten (Ammonoidea). - Geol. Jb., 1959, N 76. S. 469-540.

Ward P.D. Cameral liquid in Nautilus and Ammonites. - Paleobiology, 1979, N 5. P. 40-49.

Ward P.D. Periodicity of chamber formation in chambered cephalopods: evidence from Nautilus macromphalus and Nautilus pompilius. - Paleobiology, 1985, vol. 11, N 4. P. 438-450.

Ward P.D. and Chamberlain, J.A. Radiographic observation of chamber formation in Nautilus pompilius. - Nature, 1979, N 304. P. 57-59.

Ward P.D. and Greenwald L. Chamber relilling in Nautilus. - J. mar. biol. Ass. U.K. 1981, N 62. P. 469-475.

Ward P.D., Greenwald L. and Magnier Y. The chamber formation cycle in Nautilus macromphalus. - Paleobiology, 1981, N 7. P. 481-493.

Ward P.D. and Martin A.W. On the buoyancy of the pearly Nautilus. - J. exp. Zool., 1978, N 205. P. 5-12.

Wedekind R. Über die Lobenentwicklung der Simbirskiten. - Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde, B. 1910, N 3. S. 93-105.

Wedekind R. Beiträge zur Kenntnis des Oberdevon am Nordrande des Rheinischen Gebirges. - Neues Jb. Miner., Geol. und Paläontol., 1913, Bd. 1. S. 78-95.

Wedekind R. Beiträge zur Kenntnis der oberkarbonischen Goniatiten - Mitt. Museum Stadt Essen, 1914, H. 1. S. 1-23.

Wedekind R. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. - Cbl. Miner. Geol. und Paläontol., 1916a, N 8. S. 185-195.

Wedekind R. Zur systematik der Ammonoidea. - Zentr.- Bl. Miner., Geol. und Paläontol., 1916b, N 22, S. 529-538.

Wedekind R. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). - Palaeontographica, 1918, Bd. 62, Lfg. 3/4. S. 85-184.

Westermann G.E.G. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1956, Bd. 103. S. 233-279.

Westermann G.E.G. The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. - Geol. Mag., 1958, vol. 95, N 6. P. 441-455.

Westermann G.E.G. Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. - Life Sci. Contr. Roy. Ontario Mus., 1971, N 78. P. 1-39.

Westermann G.E.G. Model for origin, function and fabrication of flated cephalopod septa. - Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, N 3. S. 235-253.

Wiedmann J. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). 1. Phylloceratina, Lytoceratina. - Palaeontographica A, 1962a, Bd. 118. S. 119-237.

Wiedmann J. Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. Lief. 1: Lytoceratina, Aptychi. - Abhandl. Akad. Wissensch. und Lit.,Math.-naturw. Kl., 1962b, N 1. S. 1-148.

Wiedmann J. Die Gabbioceratinae Breistroffer (Notizen zur Systematik der Kreide-ammoniten. II). - Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. 1962c, H. 115. S. 1-43.

Wiedmann J. Entwicklungsprinzipen der Kreideammoniten (Notizen zur Systematik der Kreideammoniten IV). - Paläontol. Ztechr., 1963, Bd. 37, H. 1/2. S. 103-121.

Wiedmann J. Origin, limits and systematic position of Scaphites. - Paleontology, 1965, N 8. P. 397-453.

Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick. Teil 1. - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1966a, Bd. 125. S. 49-79.

Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick. Teil 2. - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1966b, Bd, 127, H. 1. S. 13-81.

Wiedmann J. Evolucion y classification de los ammonites del Cretacico: - Santander, Univ. Indust., Bol. Geologia, 1968, v. 24. P. 23-49.

Wiedmann J. The heteromorphs and ammonoid extinction. - Biol. Rev. 1969, vol. 44, N 4. P. 563-602.

Wiedmann J. Probleme der Lobenterminologie. - Eclog. geol. helv., 1970, vol. 63, N 3. P. 909-922.

Wiedmann J. Zum Problem der Definition und Abgrenzung von Obernor (Sevat) und Rhät. - In: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974, Bd.2. S. 229-235.

Wiedmann J., Dieni I. Die Kreide Sardiniens und ihre Cephalopoden. Palaeontographia Italica, 1968, vol. LXIV (n. ser. vol. XXXIV). S. 1-171.

Wiedmann J., Kakabadze M.V., Sharikadze M.Z. Suture ontogeny in Ptychoceras d'Orbigny and its implications for the systematics of Cretaceous heteromorphs. - Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1990, H. 6. S. 367-384.

Wiedmann J., Kullmann J. Ammonoid sutures in ontogeny and phylogeny. - In: The Ammonoidea. L.; N.Y.: Acad. press, Systematics Assoc., Spec. vol., 1980, N 18. P. 215-255.

Wright C.W. A classification of Cretaceous ammonites. - J. Paleontol., 1952, vol. 26, N 2. P. 213-222.

Wright C.W. Notes on cretaceous ammonites. II. The phylogeny of the Desmoceratacеae and the Hoplitaceae. - Ann. Mag. Natur. Hist., 1955, ser. 12, N 92. P. 363-375.

Wright C.W. Mesozoic Ammonoidea. - In: Treatise Invertebrate Paleontology, L, 1957. P. L 80.

Wright C.W. Cretaceous Amnonoidea. - In: The Ammonoidea. Ed. M.R. House, J.R. Senior. L.; N.Y.: Acad. press, Systematics Assoc. Spec. vol., 1980, N 18. P. 157-174.

Zaborski P.M.P. Internal mould markings in a Cretaceous Amnonite from Nigeria. - Palaeontology, 1986, N 29, part 4. P. 725-738.

Zittel K.A. Cephalopoda. - In: Handbuch der Palaeontologie. München; Leipzig, 1884, Abt. I, Bd. 2, Mollusca und Arthropoda. S. 329-522.

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ 3
ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ 6
ГЛАВА II. ТЕРМИНОЛОГИЯ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ АММОНОИДЕЙ 11
ГЛАВА III. СТРОЕНИЕ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ РАКОВИНЫ И ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНЫХ СКЕЛЕТНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ 27
ГЛАВА IV. МЕХАНИЗМ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МЯГКОГО ТЕЛА АММОНИТОВ В ЖИЛОЙ КАМЕРЕ 41
ГЛАВА V. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЕПТ АММОНОИДЕЙ 54
ГЛАВА VI. ПРОСУТУРА И ПРИМАСУТУРА 65
ГЛАВА VII. ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ФОРМЫ ОБОРОТОВ РАКОВИНЫ И ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ 83
ГЛАВА VIII. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ АПТСКИХ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ЮРСКО-МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ 110
ГЛАВА IX. ЗНАЧЕНИЕ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ 152
ГЛАВА X. ОТПЕЧАТКИ МУСКУЛОВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ 166
ГЛАВА XI. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ АПТСКИХ АММОНОИДЕЙ 177
ОТРЯД PHYLLOCERATIDA 179
ОТРЯД LYTOCERATIDA 181
ОТРЯД AMMONITIDA 185
ПОДОТРЯД ANCYLOCERATINA 185
Надсемейство Douvilleiceratoidea 187
Надсемейство Acanthohoplitoidea 195
Надсемейство Parahoplitoidea 207
ПОДОТРЯД PERISPHINCTINA 208
Надсемейство Desmoceratoidea 210
ГЛАВА XII. БИОСТРАТИГРАФИЯ АПТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КАВКАЗА 214
Нижний апт, его границы и расчленение 221
Средний апт, его границы и расчленение 225
Верхний апт, его границы и расчленение 229

Характеристика аптских отложений Кавказа 232
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 274
ЛИТЕРАТУРА 290

Дизаин обложки **Иракли Ушверидзе**

Компютерное обеспечение **Нана Кандашвили**



Издательство **“УНИВЕРСАЛ”**

Тбилиси, 0179, пр. И.Чавчавадзе №19, ☎: 2 22 36 09, 5(99) 17 22 30

E-mail: universal@internet.ge