

УДК 564.534.1

И. А. МИХАЙЛОВА

ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА НОПЛИТИДАЕ (AMMONOIDEA)

Описан онтогенез *Euhoplites* ex gr. *trapezoidalis* Spath, *Pleurohoplites studeri* Pictet et Campiche, *Dimorphoplites tethydis* Bayle и *Epihoplites* sp. juv. Особое внимание обращено на строение лопастной линии. Вторая линия состоит из пяти лопастей. В середине первого оборота внутренняя боковая лопасть разделяется на две дочерние. Все новые лопасти возникают в результате многократного повторного деления внутренней боковой лопасти и ее производных.

В 1962 г. И. Видманн (Wiedmann, 1962) предложил разделить отряд *Ammonitida* на четыре подотряда, введя новый подотряд *Hoplitina*. Основу гоPLITIN составили два крупных меловых надсемейства *Hoplitaceae* и *Desmoserataceae*, меньшее по объему надсемейство *Acanthoserataceae* и юрское надсемейство *Psiloserataceae*. Выделение подотряда *Hoplitina* безусловно повысило интерес к гоPLITIN, хотя в дальнейшем Видманн (Wiedmann, 1968) отказался от этого подотряда.

Надсемейство *Hoplitaceae* состоит из четырех семейств: *Hoplitidae*, *Leumeriellidae*, *Schloenbachiidae* и *Placenticeratidae*. Из них наибольшим разнообразием характеризуется первое семейство, распространенное в отложениях среднего и верхнего альба. Среди гоPLITIN имеются широко известные роды: *Hoplites*, *Anahoplites*, *Sonneratia* и *Cleoniceras*. Наряду с ними существует большое число родов, имеющих меньший ареал распространения и состоящих из ограниченного числа видов. К этой группе относятся и те, которые рассматриваются в данной статье. Естественно, что для понимания связей внутри семейства *Hoplitidae* одинаково важны обе группы. Онтогенез всех изученных гоPLITIN имеет ряд общих особенностей, что уже отмечалось ранее (Михайлова, 1970, 1973а, б). Не составляют исключения и те виды, о которых идет речь ниже.

В моем распоряжении имелся материал из верхнего альба Мангышлака, Большого Балхана и Копетдага, переданный В. А. Коротковым, Н. П. Луповым и М. И. Соколовым, за что я им очень признательна. Описанные аммониты хранятся на кафедре палеонтологии Московского университета под № 85, 95, 135, 150. Разная сохранность материала обусловила различную полноту полученных данных.

ОНТОГЕНЕЗ *EUHOPLITES* EX GR. *TRAPEZOIDALIS* SPATH

Имелся только один экземпляр рода *Euhoplites*, происходящий из разреза Кемаль (Туаркыр). Несмотря на очень хорошую сохранность, не удалось установить его точную видовую принадлежность.

Н а ч а л ь н а я к а м е р а валикообразная, с высоким срединным седлом, в котором хорошо виден цекум (рис. 1, а — б). Диаметр начальной камеры 0,49 мм, длина 0,65 мм.

Поперечное сечение в первой половине первого оборота имеет низкую полулунную форму (рис. 1, *е, ж*). В конце этого оборота несколько возрастает высота и одновременно уменьшается ширина, в результате чего сечение приобретает овальную форму. С четвертого оборота высота увеличивается значительно быстрее ширины (рис. 1, *и, к*), и поперечное сечение

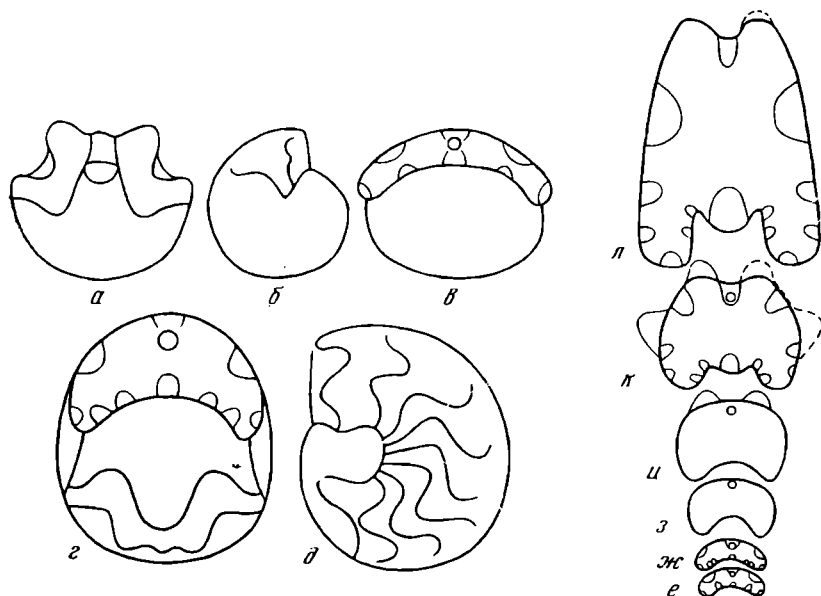


Рис. 1. *Euhoplites ex gr. trapezoidalis* Spath; эка. № 85/9827: *а-в* — начальная и первая воздушная камеры ($\times 37$), *г, д* — раковина в $2/3$ оборота ($\times 37$), *е* — вторая перегородка ($\times 8$), *ж* — шестая перегородка ($\times 8$), *з* — 2,5 оборота ($\times 6$), *и* — 3,5 оборота ($\times 4$), *к* — 4,3 оборота ($\times 2$), *л* — 5,7 оборота ($\times 1,5$); Кемаль; верхний альб

во второй половине шестого оборота становится высоким субтрапецевидным, с уплощенными боковыми сторонами и суженной брюшной стороной (рис. 1, *л*). На пятом и особенно на шестом обороте на середине брюшной стороны развивается глубокая борозда, свойственная видам рода *Euhoplites*.

Скульптура. Начальная камера и первые три оборота гладкие. В начале четвертого оборота появляется скульптура, причем сначала на середине боковой стороны возникают заостренные бугорки, от которых вверх протягиваются тонкие, едва различимые ребра, прерывающиеся на середине брюшной стороны. Затем верхние окончания ребер, косо направленные вперед, становятся вполне отчетливыми, а боковые бугорки более выступающими, шипообразными. На пятом обороте ребра протягиваются от острых, шипообразных боковых бугорков и заканчиваются у продолговатых брюшных бугорков, чередующихся между собой. На последнем, шестом, обороте скульптура претерпевает изменения. В первой половине этого оборота отчетливо выражены боковые бугорки, продолговатые брюшные утолщения и наблюдаются, кроме того, пупковые утолщения. Число пупковых утолщений и боковых бугорков одинаково и равно пяти. Число краевых утолщений достигает восьми. От боковых бугорков обычно начинаются по три ребра и между отдельными пучками может наблюдаться по одному, реже по два. У краевых вздутых ребра сходятся вместе; общее число их равно 21. Во второй половине этого оборота исчезают боковые бугорки и значительно ослабевают краевые утолщения, так что по краям брюшной стороны прохо-

дяд два слабо скульптурированных кия, разделенных глубокой бороздой. Заметно сглаживаются и ребра, число которых достигает 25.

Лопастная линия (рис. 2). Четвертая лопастная линия состоит из пяти лопастей: двураздельной брюшной, двух пупковых, внутренней боковой и спинной (рис. 2, а). На шестой линии в основании внутренней боковой лопасти появляется небольшое возвышение (рис. 2, в). В дальнейшем

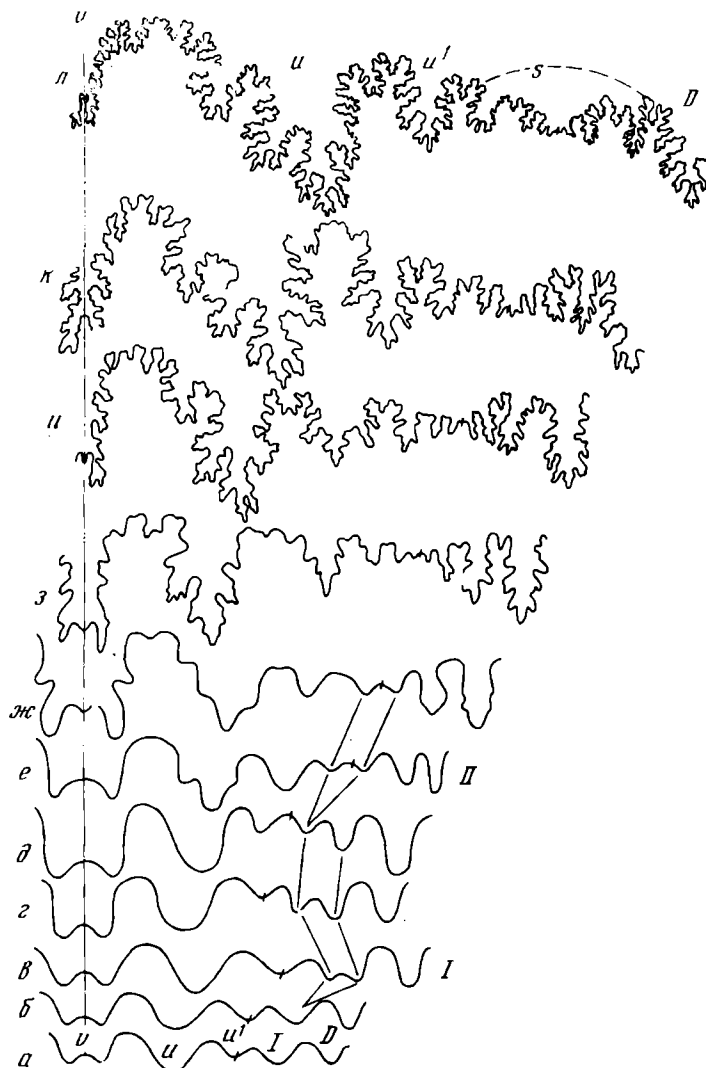
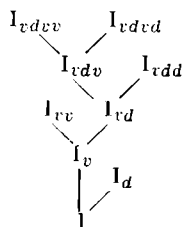


Рис. 2. Изменения лопастной линии в онтогенезе раковины *Euhoplites ex gr. trapezoidalis* Spath; экз. № 85/9827: а, б, в, г — четвертая, пятая, шестая и восьмая линии ($\times 60$), д — конец первого оборота ($\times 60$), е — 1,7 оборота ($\times 27$), ж — 2,5 оборота ($\times 27$), з — 3,8 оборота ($\times 9$), и — 4,5 оборота ($\times 4$), к — 5,3 оборота ($\times 3$), л — 5,8 оборота ($\times 2$); Кемаль; верхний альб

увеличение этого вторичного седла приводит к обособлению двух самостоятельных лопастей: I_v и I_d (рис. 2, г, д). Наружная ветвь I_v значительно отстает в размерах от внутренней ветви I_d . Поэтому первоначальное сходство этих ветвей вскоре исчезает. Внутренняя ветвь I_d остается на месте материнской внутренней боковой лопасти, а наружная I_v смещается к шву, располагаясь на месте второй пупковой лопасти. Последняя при этом

сдвигается на наружную сторону оборота. Во второй половине второго оборота сместившаяся на шов наружная ветвь I_v претерпевает аналогичное деление с образованием I_{vv} и I_{vd} (рис. 2, *е, ж*). Видимо, дальнейшее развитие идет таким же образом, и мы имеем дело с делением лопасти, расположенной на шве, попеременным смещением одной из ее ветвей то на наружную, то на внутреннюю сторону и затем делением другой ветви. Таким образом, в результате каждого последующего деления одна лопасть распадается, а вторая остается. В виде индексов этот процесс можно было бы отразить следующим образом:



Возникшая серия лопастей с полным основанием может быть названа сутуральной лопастью. Представляет интерес, что лопасть I_{vdd} достигает таких размеров, что и лопасть I_{vv} , а иногда и превосходит ее.

Усложнение седел и лопастей начинается со второй половины второго оборота с возникновением боковых зубцов первой пупковой лопасти. В середине третьего оборота дополнительные зубцы появляются на внутренней стороне лопастной линии: осложняется спинная лопасть. С четвертого оборота заметно сужается и несколько укорачивается брюшная лопасть по сравнению с первой пупковой. Ветви первой пупковой лопасти увеличиваются неравномерно, и она становится асимметричной. Асимметричным становится и наружное седло, крупная вторичная лопасть которого смещена ближе к первой пупковой лопасти.

Кроме онтогенеза *E. ex gr. trapezoidalis* Spath, рассмотренного выше, для рода *Euhoplites* имеются сведения в работе О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1967). Для типового вида этого рода — *E. truncatus* Spath из-за плохой сохранности не удалось изобразить морфогенез лопастной линии, «но на нем с достаточной уверенностью можно говорить о разделении лопасти U_1 » (Schindewolf, 1967, стр. 730). Для другого вида — *E. aspasia* Spath Шиндевольф изобразил онтогенез ранних стадий развития. На рис. 400 отчетливо видна пятилопастная примасура. В третьей линии наблюдается разделение внутренней боковой лопасти (= U_1 , по Шиндевольфу). Две последующие лопасти (U_2 и U_3) появляются независимо в результате деления седла. Из сказанного ясно, что если число лопастей в примасуре и раннее разделение внутренней боковой лопасти идентично у *E. ex gr. trapezoidalis* и *E. aspasia*, то дальнейшее развитие трактуется по-разному.

ОНТОГЕНЕЗ PLEUROHOPLITES STUDERI PICTET ET CAMPICHE

Из нескольких имевшихся экземпляров этого вида был развернут один, происходящий из верхнеальпских отложений разреза Бектен.

Начальная камера валикообразная, с высоким срединным седлом, (рис. 3, А). Ее диаметр 0,55 мм, длина 0,66 мм.

Поперечное сечение от первого до конца пятого оборота не претерпевает резких изменений. Высота оборота с возрастом увеличивается быстрее, чем ширина, но никогда не достигает последней по своим размерам. Форма оборота изменяется от полулунной до эллипсоидальной (рис. 3, Б).

Скульптура. Начальная камера и первые три оборота гладкие. На четвертом обороте в нижней части боковых сторон появляются бугорки и

очень тонкие, слабо различимые ребра. Пятый оборот характеризуется отчетливо выраженными шипообразными боковыми бугорками, от которых отходят по два или по три ребра; иногда имеются промежуточные ребра.

Лопастная линия. Четвертая линия состоит из пяти лопастей (рис. 3, *B, a*). Шов рассекает вторую пучковую лопасть. В середине первого оборота в основании расширенной внутренней боковой лопасти появляется

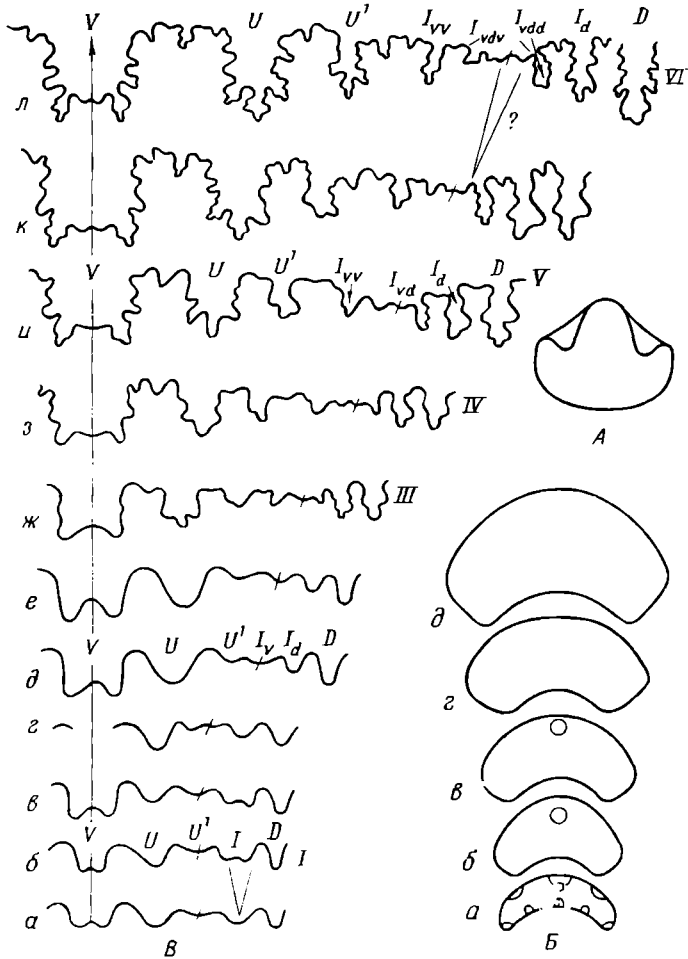


Рис. 3. *Pleurohoplites studeri* Pictet et Campiche; экз. № 150/13787; *A* — начальная камера ($\times 27$); *B* — изменения поперечного сечения в онтогенезе раковины: *a* — 0,3 оборота ($\times 15$), *б* — 1,3 оборота ($\times 15$), *в* — 2,5 оборота ($\times 7$), *г* — 3,7 оборота ($\times 5$), *д* — конец пятого оборота ($\times 3$); *B* — изменения лопастной линии в онтогенезе раковины: *a* — четвертая линия, *б* — 0,7 оборота, *в* — конец первого оборота, *г* — начало второго оборота, *д* — 1,5 оборота (*a*—*д* — $\times 35$), *е* — 1,8 оборота ($\times 27$), *ж* — 2,5 оборота ($\times 18$), *з* — конец третьего оборота ($\times 14$), *и* — 3,7 ($\times 12$), *к* — 4,3 оборота ($\times 10$), *л* — конец пятого оборота ($\times 7$); Бектен; верхний альб

небольшое возвышение, разделяющее эту лопасть на две части — I_v и I_d (рис. 3, *B, б*). Развитие этих дочерних лопастей происходит крайне неравномерно. Лопасть I_v резко отстает от лопасти I_d , и к началу второго оборота очень мелкая ветвь I_v ничем не напоминает углубившуюся лопасть I_d (рис. 3, *B, г*). К этому моменту лопасть I_v смещается ко шву, занимая то место, на котором располагалась вначале вторая пучковая лопасть, а ло-

часть I_d остается на месте материнской внутренней боковой лопасти. В середине третьего оборота наблюдаются мелкие дополнительные лопасти, представляющие собой результат третьего деления (рис. 3, *B, ж*). Второе деление у этого экземпляра не прослежено. Если вернуться к морфогенезу лопастной линии *Euhoplites ex gr. trapezoidalis*, то второе деление сводится к распадению наружной части I_v на две новые — I_{vv} и I_{vd} . Третье деление происходит по формуле $I_{vd} \rightarrow I_{vdv}$ и I_{vda} (рис. 3, *B, ж*). Четвертое и пятое деления зафиксированы на рис. 3, *B, з* и 3, *B, и*. Всю серию вновь возникших лопастей можно объединить в сутуральную лопасть.

Усложнение седел и лопастей начинается от конца второго до середины третьего оборота и у данного вида последовательно не прослежено. Брюшная, первая пупковая и спинная лопасти от первого до конца пятого оборота сохраняют одинаковую глубину. За ними следуют вторая пупковая лопасть и внутренняя ветвь внутренней боковой лопасти I_d . Так же как и у *Euhoplites ex gr. trapezoidalis*, лопасть I_{vda} достигает или даже превосходит ранее появившуюся лопасть I_{vv} .

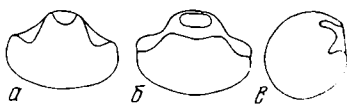


Рис. 4. Начальная камера *Dimorphoplites tethydis* Bayle; экз. № 135/9896 ($\times 43$); Кемаль; верхний альб

ОНТОГЕНЕЗ DIMORPHOPLITES TETHYDIS BAYLE

В моем распоряжении имеется значительное число раковин не очень хорошей сохранности. Были развернуты два экземпляра из зоны *Pervinquia inflata* верхнего альба Огланлы (Большой Балхан) и один экземпляр из разреза Кемаль (Туаркыр).

Начальная камера валикообразная, с высоким срединным седлом (рис. 4). Ее диаметр 0,56–0,60 мм, длина 0,70–0,74 мм. На рис. 4, б обращает на себя внимание не круглая, а овальная форма поперечного сечения цекума.

Поперечное сечение на протяжении первых двух оборотов не имеет никаких отличий от того, что наблюдалось у *Pleurohoplites studeri*. В дальнейшем высота возрастает значительно быстрее ширины, и поперечное сечение приобретает сначала округлую, затем овальную форму, а в начале пятого оборота на середине брюшной стороны появляется борозда (рис. 5).

Скульптура. Начальная камера и первые три оборота гладкие. Во второй трети четвертого оборота наблюдаются очень тонкие частые ребра, более отчетливые у перегиба к пупковой стенке. На раковине, имеющей четыре оборота, при диаметре 15,5 мм скульптура представлена главными ребрами, начинающимися от пупковых утолщений, и промежуточными, являющимися ветвями главных или возникающими независимо. По краям боковой стороны все ребра направлены вперед и прерываются на середине брюшной стороны. У верхнего окончания ребер они иногда соединяются парно. На высоту оборота приходится семь ребер.

Лопастная линия наблюдалась от просутуры до начала пятого оборота (рис. 6). Первая линия характеризуется высоким седлом на брюшной стороне и низким седлом на спинной стороне; помимо первой пупковой и внутренней боковой лопастей, имеется мелкая вторая пупковая лопасть, рассекающаяся швом (рис. 6, а). Брюшная лопасть цельная во второй линии и двураздельная, начиная с третьей (рис. 6, б, в). Первое деление внутренней боковой лопасти отчетливо видно на пятой линии (рис. 6, г). Последующие линии (рис. 6, д–ж) наглядно отображают неравномерное развитие появившихся ветвей: I_d углубляется, а I_v расширяется и смещается ко шву. Второе деление ($I_v \rightarrow I_{vv} I_{vd}$) происходит в начале третьего оборота. Вслед за этим внутренняя из образовавшихся ветвей (I_{vd}) разделяется вновь. Не вызывает сомнения, что делится именно лопасть (рис. 6, и).

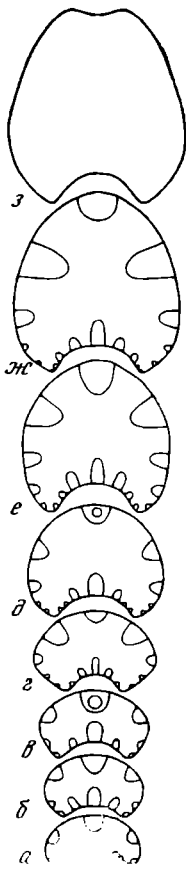


Рис. 5

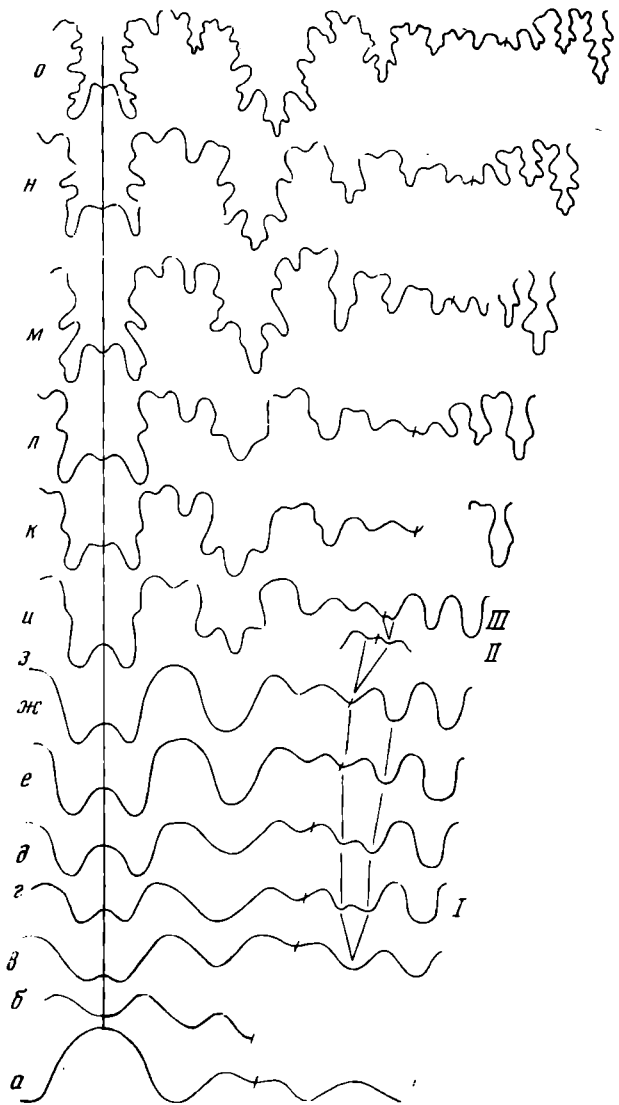


Рис. 6

Рис. 5. Изменения поперечного сечения в онтогенезе раковины *Dimorphoplites tethydis* Bayle; *a* - *в* - экз. № 95/9430, *г* - *з* - экз. № 135/9896; *a* - 0,7 оборота ($\times 14$), *б* - 1,5 оборота ($\times 11$), *в* - конец второго оборота ($\times 10$), *г* - 2,7 оборота ($\times 6$), *д* - начало четвертого оборота ($\times 5,4$), *е* - 3,2 оборота ($\times 5$), *ж* - 3,7 оборота ($\times 5$), *з* - начало пятого оборота ($\times 4$); *a* - *в* - Огланлы; *г* - *з* - Кемаль; верхний альб

Рис. 6. Изменения лопастной линии в онтогенезе раковины *Dimorphoplites tethydis* Bayle; *a*, *е* - *о* - экз. № 135/9896, *б* - *д* - экз. № 95/9430: *a*, *б*, *в*, *г*, *д* - первая, вторая, третья, пятая и седьмая линии ($\times 52$), *е* - 1,2 оборота ($\times 60$), *ж* - 1,4 оборота ($\times 48$), *з*, *и* - 2,2 оборота ($\times 28$), *к* - 2,6 оборота ($\times 23$), *л* - 2,7 оборота ($\times 21$), *м* - начало пятого оборота ($\times 10$); *a*, *е* - *о* - Кемаль; *б* - *д* - Огланлы; верхний альб

Дальнейшее развитие протекает так же, как у двух предыдущих видов. Соотношение седел и лопастей не имеет существенных отличий от такового у *Euhoplites ex gr. trapezoidalis* и *Pleurohoplites studera*.

Исучен один экземпляр, видимо, из верхнеальбских отложений разреза Чалсу (Копетдаг). У него хорошо сохранился только первый оборот.

Начальная камера валикообразная, с узким срединным седлом (рис. 7). Ее диаметр 0,56 мм, длина 0,79 мм.

Лопастная линия (рис. 8). Четвертая линия состоит из пяти лопастей: $VUU^1 : ID$; шов пересекает наиболее мелкую вторую пупковую лопасть (рис. 8, а). Последующие рисунки отражают деление внутренней боковой лопасти на две самостоятельные. Меньше чем за один оборот сходство между ними полностью исчезает, и если пропустить рисунки 8,б—г, то расположенную на шве лопасть I_v можно ошибочно принять за третью пупковую

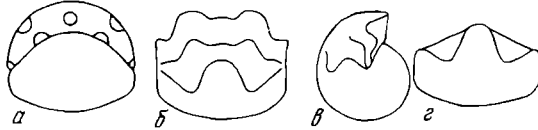


Рис. 7. Начальная камера *Epihoplites* sp. juv.; экз. № 150/13773 (× 21); Чалсу; верхний альб

лопасть. Соответственно с этим лопасть I_d будет принята за внутреннюю боковую лопасть. Отсюда возможная ошибка в формуле $VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 U^2 ID$ вместо $VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 I_v I_d D$.

Шиндевольф (Schindewolf, 1967) описал онтогенез лопастной линии *Epihoplites deluci*, изобразив четыре линии. Не давая особых пояснений, он отметил, что лопасть $U_4 (=I_{vd})$ в противоположность другим родам голплитид располагается не на шве, а около шва.

Сравнение онтогенезов позволяет высказать некоторые соображения об особенностях строения лопастной линии. Прежде всего, необходимо признать справедливость мнения Шиндевольфа о пятилопастной примасутуре и очень раннем разделении внутренней боковой лопасти. Это разделение наблюдалось у всех исследованных экземпляров. Обращает на себя внимание неравномерность развития наружной и внутренней ветвей, резкое отставание наружной ветви (I_v) и смещение ее на шов. Однако дальнейший ход развития протекает иначе, чем его интерпретирует Шиндевольф (Schindewolf, 1967). Морфогенез *Euhoplites* ex gr. *trapezoidalis*, *Pleurohoplites studeri* и *Dimorphoplites tethydis* наглядно иллюстрирует, что в области шва наблюдаются несколько повторных последовательных делений, суть которых сводится к следующему: лопасть, пересекающаяся швом, делится на две новые, одна из которых смещается, а другая делится вновь и т. д. Смещение происходит попеременно то на наружную, то на внутреннюю сторону, т. е. возникает сутуральная лопасть, которую следует рассматривать как производное внутренней боковой лопасти. Шиндевольф считает, что после разделения внутренней боковой лопасти не только внутренняя ветвь I_d , но и наружная I_v не испытывают дальнейших делений, и лопасти U_2 и U_4 Шиндевольфа появляются в результате деления седла. Лишь лопасть U_4 в дальнейшем преобразуется в сутуральную. В то же время на рис. 2 и 3, в видно, что именно разделение лопасти I_v приводит к началу деления лопа-

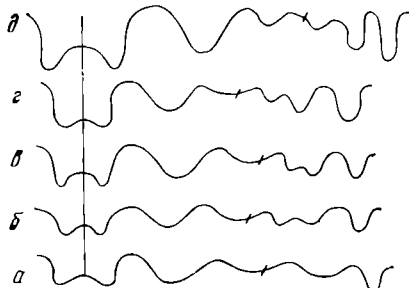


Рис. 8. Изменения лопастной линии в онтогенезе раковины *Epihoplites* sp. juv.; экз. № 150/13773: а, б, в, г, д — четвертая, шестая, седьмая, девятая и двенадцатая линии (× 40); Чалсу; верхний альб

стей в области шва. Правда, возникает терминологическая неясность, так как первое деление происходит не в области шва, а за ним на внутренней стороне оборота. Это деление отличается от всех последующих и еще одной особенностью: разрыв между первым и вторым делениями значительно больше, чем между вторым и третьим, третьим и четвертым и т. д. Но все-таки, видимо, сатуральную лопасть следует рассматривать как производное внутренней боковой лопасти, а не ограничивать наружной ветвью этой лопасти (I_v), не говоря уже о том, чтобы ограничить ее лопастью I_{vdr} ($=U_4$ Шиндевольфа), которая представляет результат третьего деления.

Весьма интересным является то, что начало усложнения лопастной линии (проявление зубцов первой пупковой лопасти) совпадает у *Euhoplites ex gr. trapezoidalis* со вторым делением. Эта закономерность наблюдалась у всех видов рода *Anahoplites*. Наконец, заслуживает внимания тот факт, что отсутствует непосредственная связь между изменениями формы оборота и преобразованиями лопастной линии. Следует обратить внимание на два момента: 1) разделение внутренней боковой лопасти происходит на четвертой-шестой линиях, когда форма поперечного сечения не испытывает изменений; 2) у видов с узким поперечным сечением (*Euhoplites ex gr. trapezoidalis*) и широким поперечным сечением (*Pleurohoplites studeri*) морфогенез лопастной линии имеет единый тип строения.

ЛИТЕРАТУРА

- Михайлова И. А.* 1970. К онтогенезу видов рода *Leptihoplites* Spath и *Schloenbachia* Neumaug. Тез. докл. V научн. отчетн. конф. геол. ф-та МГУ, стр. 28—31.
- Михайлова И. А.* 1973а. Об онтогенезе четырех видов рода *Cleoniceras* Parona et Bonarelli (Hoplitaceae, Ammonoidea). Вестн. Моск. ун-та, сер. геол., № 3, стр. 45—57.
- Михайлова И. А.* 1973б. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumaug (Ammonoidea, Hoplitaceae). Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 48, вып. 3, стр. 91—101.
- Schindewolf O.* 1967. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 6. Abhandl. Wiss. u. Liter., math.-naturwiss. Kl., № 8, S. 643—730.
- Wiedmann J.* 1962. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. Palaeontographica, Bd. 118, Abt. A, S. 119—237.
- Wiedmann J.* 1968. Evolution y classification de los amonites del cretácico. Bol. Geol. Colombia, N 24, p. 24—49.

Московский государственный
университет

Статья поступила в редакцию
3 I 1973