

УДК 564.53

Г. Г. МИРЗОЕВ

О ВЗАИМООТНОШЕНИИ СЕМЕЙСТВ HOPLITIDAE И PLACENTICERATIDAE

Этапность в развитии аммонитов является основой для решения спорных вопросов стратиграфии мезозойских отложений. Смена комплексов именно данной группы была первоначально выбрана для зонального расчленения этих отложений. Филогения и систематика аммонитов могут быть надежно построены лишь на базе исследования онтогенеза представителей всех родов, входящих в то или иное семейство. Приведенное в статье сравнение онтогенеза аммонитов из родов *Cleoniceras*, *Semenovites* и *Karamaiceras*, принадлежащих семействам Hoplitidae и Placenticeratidae, позволяет установить между последними тесную родственную связь.

О происхождении семейства Placenticeratidae высказывались различные точки зрения. Дувилье (Douville, 1890), Гроссувр (Grossouvre, 1894) и Первинкер (Pervinquier, 1907) находили возможным относить *Placenticeras* к Hoplitidae. Спет (Spath, 1930) производил Placenticeratidae от Engonoceratidae. Этот взгляд разделяет Райт (Wright, 1957); та же точка зрения отражена в «Основах палеонтологии» (1958). Бассе (Basse, 1952) связывал Placenticeratidae с Knemiceratidae. Однако Кейси (Casey, 1960, 1965), А. Е. Глазунова (1960) и Н. П. Луппов (1961) высказали предположение о происхождении плацентоцератид от *Semenovites* или *Alahoplites*, т. е. от Hoplitidae. Изложенные ниже данные полностью подтверждают это предположение.

Материалом для работы послужили сборы автора с юго-западных отрогов Гиссарского хребта и Мангышлака, а также экземпляры *Karamaiceras kolbajense* Sokolov, любезно предоставленные автору М. И. Соколовым. Описанный материал хранится во Всесоюзном научно-исследовательском геологоразведочном нефтяном институте (ВНИГНИ) в Москве под № 116.

СЕМЕЙСТВО HOPLITIDAE H. DOUVILLE, 1890

К этому семейству автор относит четыре подсемейства: *Cleoniceratinae*, *Gastroplitinae*, *Hoplitinae*, *Semenovitinae* subfam. nov.

ПОДСЕМЕЙСТВО CLEONICERATINAE WHITEHOUSE, 1926

Род *Cleoniceras* Parona et Bonarelli, 1897

Cleoniceras: Parona et Bonarelli, 1897, стр. 83; Spath, 1923, стр. 91; Whitehouse, 1926, стр. 206; Anderson, 1938, стр. 192; Луппов, 1949, стр. 246; Глазунова, Луппов, Савельев, 1958, стр. 114; Basse, 1952, стр. 652; Casey, 1954, стр. 106; Arkell, Kummel and Wright, 1957, стр. 394; Collignon, 1963, стр. 85.

Типовой вид — *Ammonites cleon* Orbigny, 1850; нижний альб; Франция.

Диагноз. Раковина дисковидная, образованная небольшим числом объемлющих, высоких, сжатых с боков оборотов. Боковые стороны слегка выпуклые. Центральная сторона узкая, округленная, с тенденцией к заострению с ростом раковины. Поперечное сечение в форме высокого, уз-

кого треугольника. Пупок узкий, пупковая стенка вертикальная. Скульптура представлена пупковыми бугорками и серповидными ребрами. От каждого пупкового бугорка отходят два-три ребра. В нижней трети боковой стороны и на вентральной стороне ребра сильно ослаблены. На вентральной стороне иногда имеется узкая уплощенная полоса, прерывающая ребра. На поздних оборотах ребра исчезают и раковина становится гладкой. Лопастная линия характеризуется широкой, резко асимметричной умбоанальной лопастью и широкими, веерообразными, двураздельными седлами. Ее развитие выражается формулой:

$$V_1 V_1 : ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 U^2 U^4 U^6 U^8 \dots U^7 U^5 U^3 ID.$$

Видовой состав. Род подразделяется на два подрода: Cleoniceras и Paracleoniceras. К подроду Cleoniceras относятся следующие виды: *C. (C.) cleon* (Orbigny), *C. (C.) quercifolium* (Orbigny), *C. (C.) seunesi* Bonarelle et Nagera, *C. (C.)? baylei* (Jacob), *C. (C.)? devisense* Spath, *C. (C.) subbaylei* Spath, *C. (C.)? schlautdi* Stoyanow, *C. (C.)?* *susukii* Murphy et Rodda, *C. (C.) tailleurii* Imley, *C. (C.) sabley* Imley, *C. (C.) floridium* Cassey, *C. (C.) kugitangense* Luppov, *C. (C.) rudiki* IIjin, *C. (C.) madagascariense* Collignon, *C. (C.) renatae* sp. nov., *C. (C.) planum* sp. nov., *C. (C.) tenuis* sp. nov.

К подроду Paracleoniceras относятся следующие виды: *C. (P.) inaequale* Collignon, *C. (P.) besairiei* Collignon, *C. (P.) cloenifome* Collignon, *C. (P.) morganiforme* Collignon, *C. (P.) tenuicostulatum* Collignon, *C. (P.) crassefalcatum* Collignon, *C. (P.) ambiguum* Collignon. Все виды из нижнего альба Западной Европы, Северной Америки, Мадагаскара и Гиссарского хребта.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого рода *Neosaynella* наличием пупковых бугорков и более или менее хорошо развитыми ребрами.

Подрод Cleoniceras Parona et Bonarelli, 1897
***Cleoniceras (Cleoniceras) renatae* Mirzoev, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 1

Название вида от имени Рената.

Голотип — ВНИГНИ, № 116/100; юго-западные отроги Гиссарского хребта, поселок Чаршанга; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*.

Форма. Раковина инволютная, дисковидная, с высокими оборотами, имеющими в сечении форму сначала узкой арки, а затем треугольника. Вентральная сторона на ранних оборотах относительно широкая, с узкой уплощенной полосой. В дальнейшем она заостряется. Боковые стороны уплощенные. Пупок ступенчатый, вначале умеренно широкий, становящийся позже довольно узким; пупковая стенка вертикальная, гладкая; пупковый край крутоокругленный.

Размеры, мм и отношения:

	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип № 116/100	82,0	43,0	22,0	14,2	0,52	0,27	0,17	0,51
	58,0	29,5	17,6	11,0	0,51	0,30	0,19	0,59
Экз. № 116/304	71,3	35,5	19,0	14,7	0,50	0,27	0,20	0,53
	46,5	23,0	13,2	11,0	0,50	0,26	0,23	0,57
Экз. № 116/326	66,0	35,0	18,2	11,2	0,53	0,27	0,17	0,52
	41,7	24,0	12,0	8,0	0,50	0,28	0,19	0,57
Экз. № 116/329	29,0	13,3	8,7	7,0	0,46	0,30	0,24	0,65
	22,0	10,3	6,5	5,8	0,47	0,30	0,26	0,63
	17,5	8,0	5,8	3,8	0,46	0,33	0,26	0,72
	14,4	6,9	5,3	4,8	0,48	0,37	0,26	0,77
	12,0	5,6	4,3	3,2	0,47	0,37	0,27	0,77
	10,0	4,6	3,8	3,0	0,46	0,38	0,30	0,83

Скульптура представлена довольно резкими серповидными ребрами, попарно отходящими от сильно удлиненных, косо направленных пупковых бугорков. Между главными ребрами имеются промежуточные, затухающие на середине боковой стороны. На один оборот приходится 10—11 пупковых бугорков и 26—28 ребер. На ранней стадии с округленной вентральной стороной ребра пересекают ее с заметным изгибом вперед. С заострением вентральной стороны пересечение ее ребрами становится еле заметным и орнаментация раковины в целом быстро ослабевает.

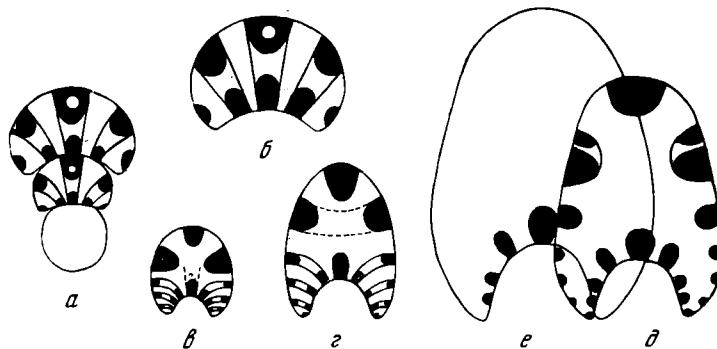


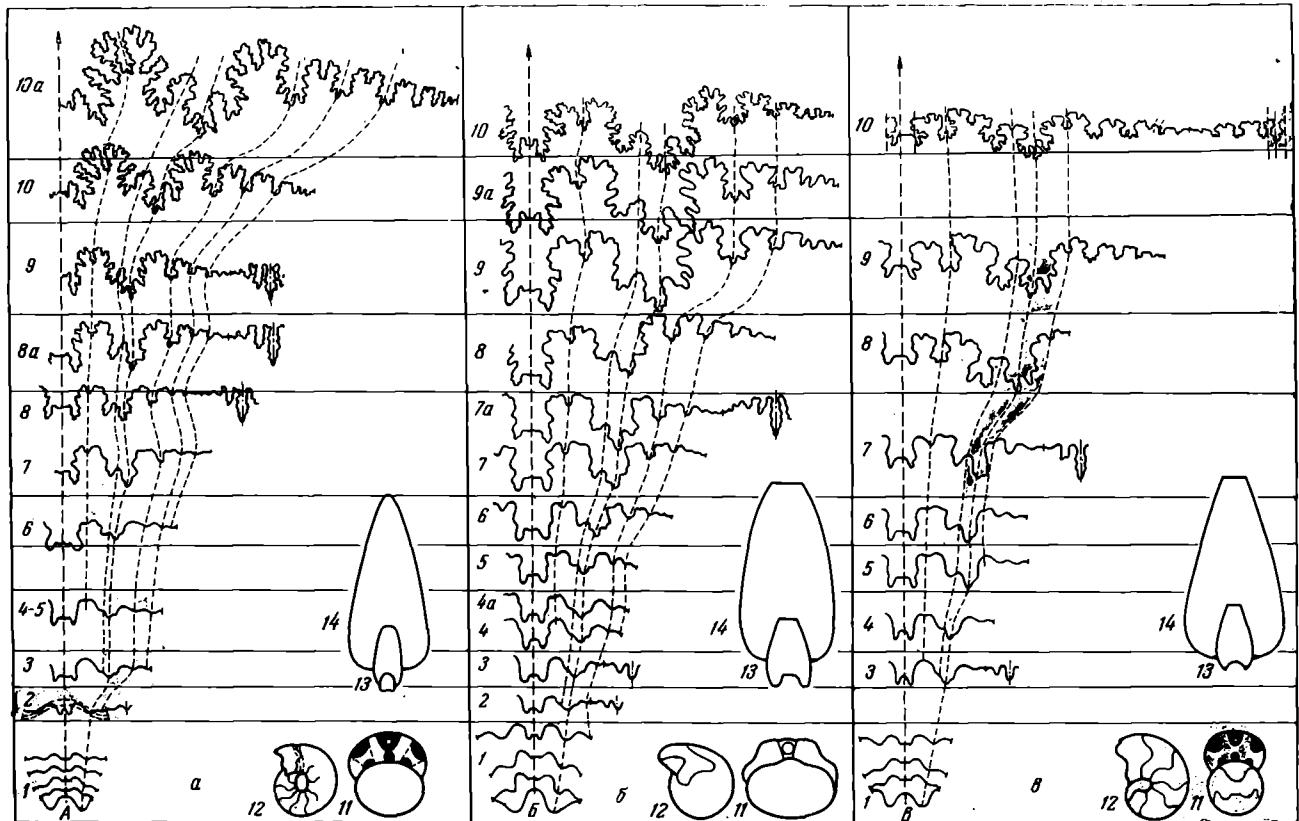
Рис. 1. Изменение формы поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Cleoniceras (Cleoniceras) renatae* sp. nov.; экз. № 116/329: *a* — первый оборот и сечение оборотов при $B = 0,35$ мм и $V = 0,45$ мм ($\times 25$); *б* — при $B = 0,8$ мм ($\times 25$); *в* — при $B = 3,5$ мм ($\times 5$); *г* — при $B = 5,5$ мм ($\times 5$); *д* — при $B = 10,7$ мм ($\times 4$); *е* — при $B = 13,5$ мм ($\times 4$); юго-западные отроги Гиссарского хребта; нижний альб

Лопастная линия характеризуется широкой вентральной лопастью и равной ей по глубине широкой асимметричной умбональной лопастью (рис. 2, 10). Последняя состоит из трех неравных по размерам отростков. Асимметрия возникает вследствие выдвижения крупного вторичного седла, расположенного ближе к вентральной стороне. Оно делит лопасть на две неравные части: внутреннюю, состоящую из главного и внутреннего (редуцированного) отростков, и меньшую — внешнюю. Первое и второе боковые седла широкие, веерообразные, двураздельные и глубоко рассеченные боковыми ветвями соседних лопастей. Вторичные лопасти, делящие вершины седел, расположены косо. Остальные седла прямоугольных очертаний и также двураздельные.

Изменчивость проявляется в относительных размерах диаметра пупка, в силе ребристости, в большей или меньшей отчетливости узкой уплощенной полосы на вентральной стороне, в форме поперечного сечения (большой или меньшей уплощенности боковых сторон) и в размере диаметра раковины, при котором начинается быстрое сужение и заострение вентральной стороны.

Сравнение. Отличается от близких видов *C. (C.) kugitangense* и *C. (C.) rudiki* более вздутой раковиной, значительно более резкой скульптурой, большим числом ребер и бугорков, более широким пупком и менее редуцированным внутренним боковым отростком умбональной лопасти. От *C. (C.) quercifolium* новый вид отличается меньшим числом пупковых бугорков и ребер. Кроме того, у нового вида ребра пересекают вентральную сторону, в то время как у *C. (C.) quercifolium*, судя по описанию, они прерываются гладкой полосой (хотя на изображении, приведенном Ш. Жакобом, видно пересечение ребрами вентральной стороны). От *C. (C.) sepi-*

Рис. 6. Онтогенез лопастных линий представителей родов *Cleoniceras* (а), *Semenovites* (б) и *Karamaiceras* (в): а — *C. (Cleoniceras) genatae* sp. nov., стадии 10 и 10a зарисованы с голотипа, № 116/100, оставленные с экз. № 116/329; 1 — первая — пятая линии ($\times 13$); 2 — десятая линия в конце первого оборота, совпадающая с первичным перегибом ($\times 11$); 3 — при $B = 0,8$ мм ($\times 13$); 4—5 — при $B = 1,6$ мм ($\times 7$); 6 — при $B = 2$ мм ($\times 7$); 7 — при $B = 4$ мм ($\times 5,5$); 8 — при $B = 5,5$ мм ($\times 3,6$); 8a — при $B = 6,5$ мм ($\times 3,6$); 9 — при $B = 12,4$ мм ($\times 1,8$); 10 — при $B = 21$ мм ($\times 1,7$); 10a — при $B = 32$ мм ($\times 1,8$); 11 — начальная камера и третья перегородка ($\times 18$); 12 — первый оборот и первичный перегиб ($\times 11$); *Neosaynella mangyschakense* (Luprov), экз. № 116/Х1; 13 — сечение оборотов при $B = 2$ мм и $B = 5$ мм ($\times 2$); 14 — сечение при $B = 15$ мм ($\times 2$); юго-западные отроги Гиссарского хребта; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*; б — *Semenovites michalskii* (Semenov), экз. № 116/1001; 1 — первая — четвертая линии ($\times 12$); 2 — десятая линия при $B = 0,5$ мм ($\times 12$); 3 — при $B = 0,7$ мм ($\times 12$); 4 — при $B = 1,0$ мм ($\times 12$); 4a — при $B = 1,2$ мм ($\times 11$); 5 — при $B = 1,5$ мм ($\times 7$); 6 — при $B = 2,5$ мм ($\times 7$); 7 — при $B = 3,3$ мм ($\times 7$); 7a — при $B = 4,3$ мм ($\times 6$); 8 — при $B = 6$ мм ($\times 5$); 9 — при $B = 8,7$ мм ($\times 5$); 9a — при $B = 11$ мм ($\times 3,7$); 10 — при $B = 19,6$ мм ($\times 2,5$); 11 и 12 — начальная камера и первая перегородка ($\times 21$); 13 — сечение оборота при $B = 9$ мм ($\times 1,5$); 14 — сечение при $B = 21$ мм ($\times 1,5$); Мангышлак, разрез Кугусем; верхний альб, зона *Pervinquieria inflata*; в — *Karamaiceras kolbajense*, экз. № 116/6 (412) из колл. М. И. Соколова: 1 — первая — четвертая линии ($\times 11$); 3 — при $B = 0,9$ мм ($\times 11$); 4 — при $B = 1,0$ мм ($\times 11$); 5 — при $B = 1,5$ мм ($\times 11$); 6 — при $B = 1,6$ мм ($\times 11$); 7 — при $B = 2,8$ мм ($\times 9$); 8 — при $B = 6$ мм ($\times 5,8$); 9 — при $B = 9,5$ мм ($\times 3,7$); 10 — при $B = 23,4$ мм ($\times 2$); 11 — начальная камера и половина первого оборота ($\times 11$); 13 — сечение оборота при $B = 7,1$ мм ($\times 1,6$); 14 — сечение при $B = 19,7$ мм ($\times 1,6$); Мангышлак, Карамая; верхний альб, зона *Stoliczkaia dispar*. Цифрами обозначена приблизительно равная для всех трех видов высота оборотов



nesi описываемый вид отличается меньшим числом ребер и несколько иной формой сечения оборотов, отчетливо треугольной, со слабо выпуклыми боковыми сторонами.

Геологическое и географическое распространение. Нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*; Туркмения, юго-западные отроги Гиссарского хребта.

Материал. 4 экз. хорошей сохранности и ряд обломков встречены в разрезе поселка Чаршанга, хребет Кундалянгтау.

Cleoniceras (Cleoniceras) planum Mirzoev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2; табл. IV, фиг. 2

Название вида от *planus* лат.— плоский.

Голотип — ВНИГНИ, № 116/141; юго-западные отроги Гиссарского хребта, поселок Чаршанга; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*.

Форма. Раковина дисковидная, состоящая из высоких, сильно объемлющих оборотов, имеющих в поперечном сечении форму узкого треугольника. Боковые стороны слабо выпуклые, на средних оборотах ($D = 50$ мм) почти плоские. Наибольшая ширина раковины находится вблизи пупкового края. Центральная сторона, начиная с $D = 45$ мм, узкая, круто закругленная. На более ранних оборотах (до $D = 20$ —45 мм) на центральной стороне наблюдается узкая, уплощенная полоса, довольно резко отделенная от боковых сторон крутым перегибом. Пупок узкий, ступенчатый, не очень глубокий, с вертикальной гладкой стенкой. Пупковый край резкий, округленный.

Размеры, мм и отношения:

	D	B	W	D_w	B/D	W/D	D_w/D	W/B
Голотип № 116/141	111,0	62,0	26,0	13,4	0,56	0,23	0,12	0,42
	88,0	49,0	20,0	11,5	0,56	0,23	0,13	0,42
	46,0	25,0	14,0	7,6	0,55	0,21	0,16	0,56
Экз. № 116/134	77,0	42,0	16,5	7,5	0,55	0,21	0,12	0,40
	47,5	26,5	11,5	8,0	0,56	0,24	0,16	0,43
Экз. № 116/308	74,3	38,0	16,0	11,5	0,51	0,21	0,15	0,42

Скульптура состоит из еле заметных ребер и пупковых бугорков (при $D = 45$ —100 мм). Первые имеют вид воздутий в верхней трети боковой стороны и совершенно сглажены на центральной и нижней частях боковых сторон. При $D = 100$ мм на половину оборота приходится до 12—14 ребер. Вдоль пупкового края расположены отчетливые, слегка удлиненные бугорки, число которых достигает девяти на оборот при $D = 70$ мм. Скульптура возникает при $D = 15$ —20 мм. При $D = 25$ —45 мм она выражена отчетливее, чем на более поздних оборотах. Хорошо заметен S-образный изгиб ребер, доходящих до центрального перегиба и пересекающих его с образованием еле заметных неровностей на центральной стороне, придающих ей слабо волнистый характер.

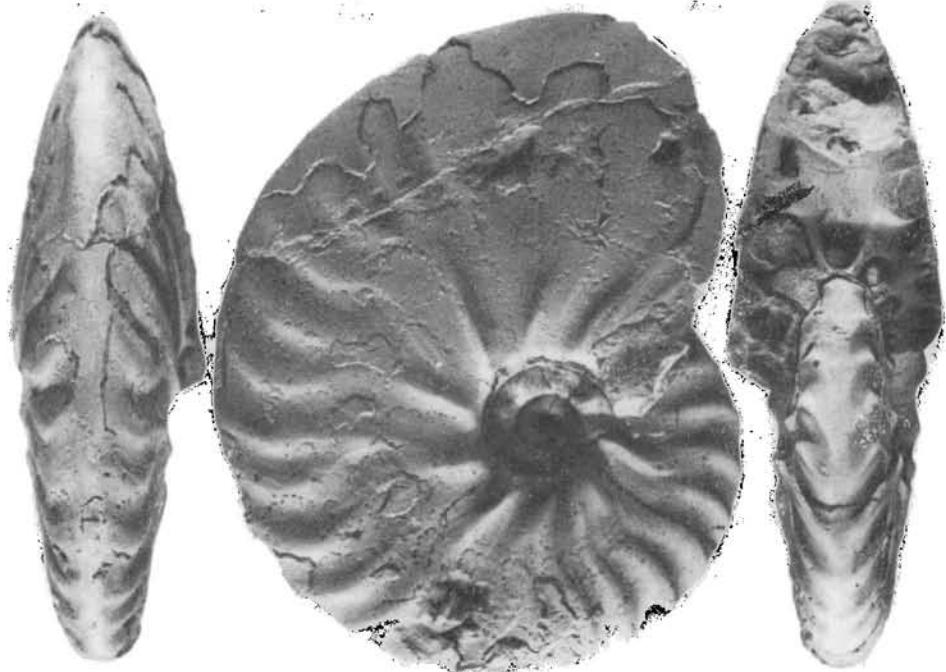
Лопастная линия (рис. 3, а). Отличительной особенностью лопастной линии данного вида является сравнительно узкое первое боковое седло, сильно рассеченное вторичной лопастью и боковыми отростками соседних лопастей.

Объяснение к таблице III

Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1. *Cleoniceras (Cleoniceras) genatae* sp. nov.; голотип № 116/100; юго-западные отроги Гиссарского хребта; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*.

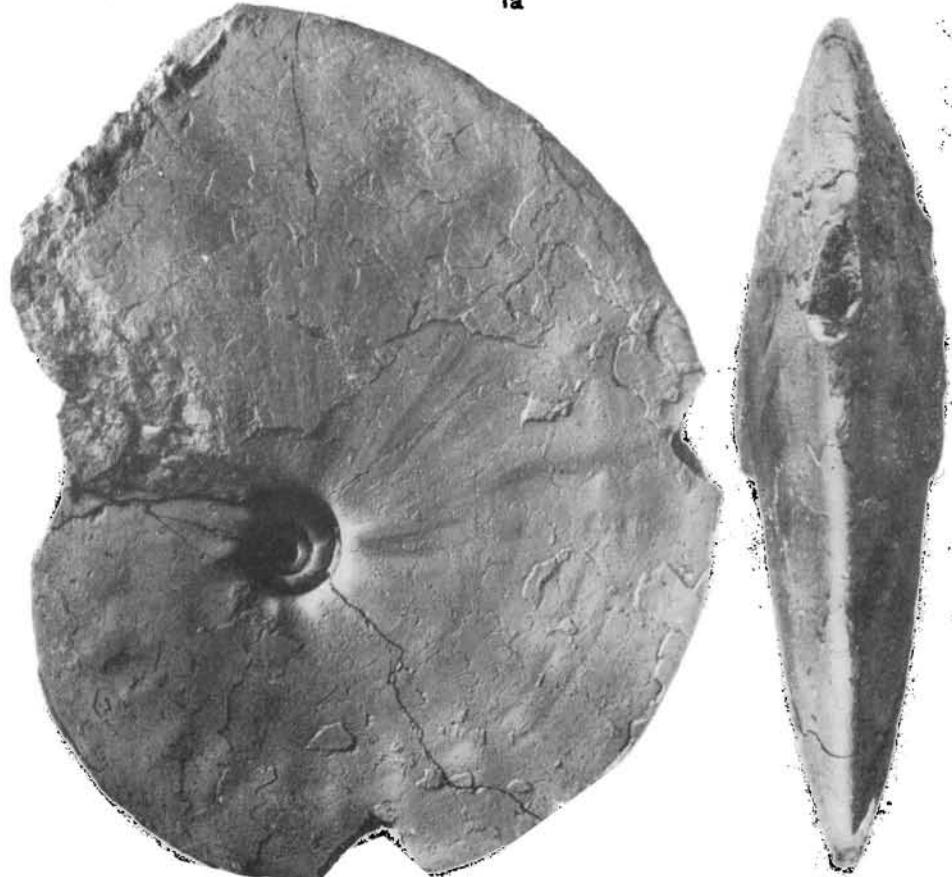
Фиг. 2. *Cleoniceras (Cleoniceras) planum* sp. nov.; голотип № 116/141; юго-западные отроги Гиссарского хребта; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*.



1b

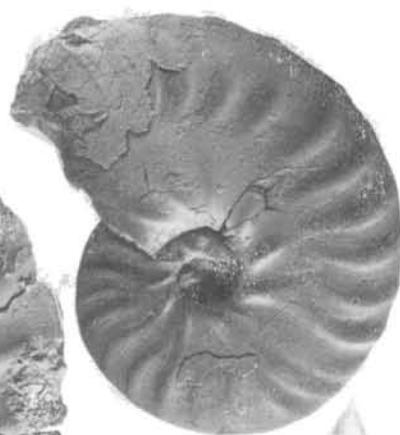
1a

1c





1а



1г



1д



1е



2б



1в

1б



2а

2в

Изменчивость хорошо иллюстрируется колебаниями отношений основных параметров раковин. Она проявляется в размерах пупка, большей или меньшей уплощенности раковины, незначительных отклонениях в силе орнаментации.

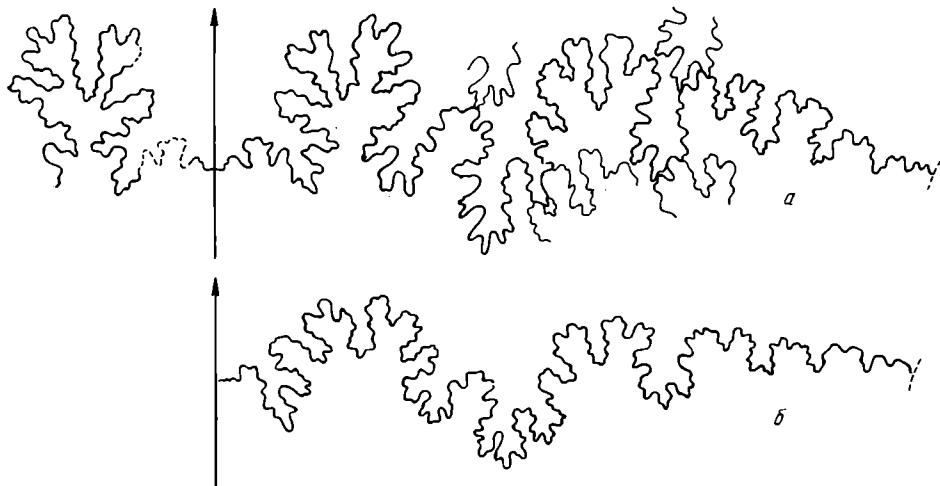


Рис. 3. Лопастные линии двух представителей рода *Cleoniceras*: *a* — *C. (Cleoniceras) planum* sp. nov., голотип № 116/141 при $D = 60$ мм ($\times 3,5$); юго-западные отроги Гиссарского хребта; нижний альб; *б* — *C. (Cleoniceras) tenuis* sp. nov., голотип № 116/306 при $D = 50$ мм ($\times 4,5$); местонахождение и возраст те же

Сравнение. Отличается от наиболее близкого вида *C. (C.) cleop* слабее развитой (при одинаковых диаметрах) скульптурой, более узким пупком, большей уплощенностью боковых сторон, слабее развитыми и менее вытянутыми в длину пупковыми бугорками и указанной выше особенностью строения лопастной линии, от других видов — слабой орнаментацией и уплощенностью раковины.

Геологическое и географическое распространение. Нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*; Туркмения, юго-западные отроги Гиссарского хребта.

Материал. 4 экз. хорошей сохранности и ряд обломков найдены в разрезе поселка Чаршанга, хребет Кундалянгтау.

Cleoniceras (Cleoniceras) tenuis Mirzoev, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1

Название вида от *tenuis* лат.— тонкий.

Голотип — ВНИГНИ, № 116/306; юго-западные отроги Гиссарского хребта, поселок Чаршанга; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*.

Объяснение к таблице IV

Во всех случаях размеры натуральные

Фиг. 1. *Cleoniceras (Cleoniceras) tenuis* sp. nov.; голотип № 116/306; 1а — 1в — взрослые обороты, 1г — 1е — средние обороты; юго-западные отроги Гиссарского хребта; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*.

Фиг. 2. *Cleoniceras (Cleoniceras) planum* sp. nov.; экз. № 116/134; юго-западные отроги Гиссарского хребта; нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*.

Ф о р м а. Раковина дисковидная, инволютная, состоящая из небольшого числа высоких оборотов треугольного сечения. Боковые стороны слабо выпуклые; наибольшая ширина раковины находится вблизи пупкового края. Центральная сторона узкая, круто закругленная. На ранних оборотах (при $D = 25-55$ мм) на вентральной стороне отмечается узкая, уплощенная полоса, отделенная от боковых сторон нечетким перегибом. Пупок сравнительно узкий, неглубокий, с невысокой, вертикальной, гладкой стенкой. Пупковый край полого-округлый.

Р а з м е р ы, мм и отношения:

	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
Голотип № 116/306	100,0	50,0	23,0	18,0	0,50	0,23	0,18	0,46
	78,0	40,0	19,0	13,0	0,51	0,24	0,17	0,47
	55,0	28,0	14,0	10,0	0,51	0,25	0,18	0,47
	36,0	18,0	9,7	7,0	0,50	0,27	0,19	0,54
Экз. № 116/330	77,0	39,0	19,0	14,0	0,51	0,25	0,18	0,49
	37,0	19,0	10,0	7,2	0,51	0,27	0,19	0,52
Экз. № 116/331	81,0	41,0	21,0	14,0	0,51	0,26	0,17	0,51
Экз. № 116/332	47,0	25,0	12,0	8,0	0,53	0,26	0,17	0,48

С к у льп т у р а состоит из хорошо различимых, но не резких серповидных ребер и невысоких, сильно удлиненных, косо направленных пупковых бугорков, представляющих собой усиление в рельефе главных ребер на пупковом крае. От каждого пупкового бугорка отходят по два, реже (на ранних оборотах) по одному ребру. Между парами ребер часто имеется по одному промежуточному, оканчивающемуся в середине боковой стороны. Ребра противолежащие. Наиболее резко они выражены в верхней части боковой стороны и сильно ослаблены и расплывчаты в нижней части боковой и на вентральной сторонах. Ребра пересекают вентральную сторону, образуя невысокие, но вполне отчетливые вздутия, что придает вентральной стороне легкую волнистость. На один оборот как при $D = 50$ мм, так и при $D = 100$ мм приходится 27—29 ребер и 12—13 пупковых бугорков. При $D = 70-100$ мм скульптура становится расплывчатой, но остается еще отчетливо видимой. Орнаментация в виде очень пологих и сильно удлиненных пупковых неровностей и расплывчатых ребер в верхней половине боковых сторон сохраняется на раковине до $D = 140-150$ мм, а затем полностью сглаживается.

Л о п астн ая л иния в сравнении с линиями других видов имеет относительно менее глубокую вентральную лопасть и более низкое и широкое первое боковое седло (рис. 3, б).

И з м ен ч и в о с т ь проявляется обычно в ширине раковины, диаметре пупка, реже высоте оборота, а также в незначительных колебаниях силы скульптуры.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого вида *C. (C.) rudiki* менее резкой орнаментацией, наличием на вентральной стороне отчетливой узкой уплощенной полосы и несколько более широким пупком, от *C. (C.) kugitangense* — большей шириной пупка, почти вдвое большим числом пупковых бугорков на один оборот, значительно большей шириной первого бокового седла (при равном диаметре), от *C. (C.) cleon* — более резкой и менее быстро сглаживающейся орнаментацией. Отличия от *C. (C.) seunesi* заключаются главным образом в гораздо более уплощенной форме сечения, а также в меньшем числе ребер на один оборот. Те же черты и, кроме того, указанные выше особенности строения лопастной линии отличают новый вид от *C. (C.) quercifolium*. От *C. (C.) renatae* он отличается более уплощенной раковиной и гораздо менее сильно развитой скульптурой, от *C. (C.) planum*, наоборот, большей вздутостью и орнаментированностью раковины.

Геологическое и географическое распространение. Нижний альб, зона *Douvilleiceras mammillatum*; Туркмения, юго-западные отроги Гиссарского хребта.

Материал. 6 экз. хорошей сохранности и несколько обломков найдены в разрезе поселка Чаршанга, хребет Кундалингтау.

ПОДСЕМЕЙСТВО SEMENOVITINAE (MIRZOEV), SUBFAM. NOV.

Диагноз. Раковина дисковидная, умеренно широкая, инволютная, с высокими оборотами, сечение которых имеет форму высокой трапеции или узкого треугольника с усеченной вершиной. Пупок умеренно узкий. Скульптура представлена серповидными ребрами, отходящими от пупковых бугорков и заканчивающимися наентральном перегибе, где они сливаются с вентральными бугорками. Лопастная линия характеризуется низкими и широкими элементами. Вентральная лопасть укороченная, узкая, умбоанальная — очень широкая, резко асимметричная, с тенденцией к распаду на две самостоятельные лопасти вследствие сильного развития внешнего вторичного седла и смещения сближенных среднего и внутреннего отростков лопасти к пупковому краю. Первое седло расчленено сильно развитой вторичной лопастью.

Состав. Два рода — *Semenovites* Glasunova и *Metaclavites* Casey. К данному подсемейству относится и группа аммонитов, подобных видам *«Semenovites» baisunensis* (Луппов, 1961).

Сравнение. Представители *Semenovitinae* отличаются от *Hoplitiidae* строением лопастной линии.

Замечание. Систематическое положение рода *Anahoplites*, виды которого на ранних стадиях развиваются одинаково с видами рода *Semenovites*, еще недостаточно ясно.

Онтогенетическое развитие некоторых представителей Hoplitidae и Placenticeratidae

Остановимся теперь на онтогенетическом развитии некоторых видов: вертикального ряда родов: *Cleoniceras* (нижний — средний альб) → *Semenovites* (средний — верхний альб) → *Karamaiceras* (верхний альб — нижний сеноман?).

Онтогенез *Cleoniceras renatae* sp. nov.

Начальная камера яйцевидная, первый оборот — шарообразный. Поперечное сечение первого и второго оборотов эллипсовидное; ширина более чем в полтора раза превышает высоту. Вентральная сторона широкая, полого-округлая, постепенно переходящая в выпуклые боковые стороны. На протяжении третьего и четвертого оборотов резко возрастает высота сечения и к концу четвертого оборота поперечное сечение приобретает вид высокой, все более суживающейся арки. При $D = 10$ мм (пятый оборот) одновременно с развитием скульптуры намечается вентральный перегиб и вентральная сторона уплощается, на ней появляется узкая полоса. Боковые стороны также уплощаются, но пупковый край еще едва намечен. При $D = 17$ мм сечение имеет уже форму высокой, узкой арки. При $D = 30$ мм узкая уплощенная полоса на вентральной стороне становится вполне отчетливой. С дальнейшим ростом раковины ($D = 40$ — 60 мм) вентральная сторона еще больше сужается, а при $D = 60$ — 65 мм заостряется и приобретает типичную для рода *Cleoniceras* форму. Вентральный перегиб выражен резко. С ростом раковины возвращается инволютность оборотов, пупок становится относительно все более

узким (при $D = 10$ мм он составляет 0,3 диаметра, а при $D = 140$ мм всего лишь 0,15—0,17 диаметра).

Скульптура возникает, развивается и сглаживается на пятом—седьмом оборотах. До $D = 10$ мм (первые пять оборотов) раковина совершенно гладкая. Первые элементы скульптуры в виде хорошо заметных, косо направленных вдугий возникают на пупковом крае. К середине боковой стороны они исчезают, но на вентральной стороне отмечаются пересекающие ее неровности. Уже при $D = 12$ мм от пупковых бугорков отходят по два ребра, разветвляющихся сначала почти на середине боковой стороны. Ребра наиболее отчетливы вблизи вентрального перегиба, серповидно изогнуты и пересекают вентральную сторону с узким изгибом вперед. Одновременно с главными появляются и промежуточные ребра. Они достигают середины боковой стороны, иногда спускаются ниже. Нередко отмечается их присоединение к главным ребрам. В верхней части боковой стороны эти ребра равновелики главным. При пересечении ребрами вентральной стороны образуются расширения, придающие ей четковидный характер. На раковинном слое это выражено гораздо отчетливее, чем на ядре. Ребра асимметричны: передний склон пологий, задний — крутой. С ростом раковины скульптура усиливается. При $D = 40—50$ мм наиболее сильно выраженными элементами ее становятся расширяющиеся верхние части ребер. Косо направленные пупковые бугорки сильно удлиняются, достигая сначала $1/4$, а затем $1/3$ боковой стороны. Они постепенно переходят в ребра. Одновременно с сужением вентральной стороны, начинающимся при $D = 40—65$ мм, происходит постепенное ослабление скульптуры. При $D = 65$ мм и больше ребра становятся все более расплывчатыми. Они ослабляются в первую очередь в середине боковых сторон и вблизи вентрального перегиба; резче всего они выражены в верхней трети боковой стороны. При $D = 100$ мм скульптура быстро сглаживается и в верхней трети боковой стороны и на пупковом крае сохраняются только расплывчатые возвышения.

Первая лопастная линия ангустиселлятного типа (рис. 2, а). Во второй линии на месте вентрального седла возникает неглубокая, двураздельная вентральная лопасть. Третья лопастная линия состоит из четырех лопастей: двураздельной вентральной, умбональной, внутренней боковой и дорсальной. На пятой линии в вершине седла U/I закладывается лопасть U^1 . При $B = 0,8$ мм вершина вторичного седла вентральной лопасти становится плоской, а умбональная лопасть — трехраздельной. Одновременно из седла возникает следующая лопасть U^2 . При $B = 1,6$ мм в вершине первого бокового седла возникает вторичная лопасть, делящая его на две части. В дальнейшем идет процесс все большего усложнения и расчленения возникших элементов. Новые дополнительные лопасти возникают на седле, совпадающем с пупковым швом, и затем передвигаются на наружную и внутреннюю стороны раковины. Конечная формула:

$$(V_1 V_1) UU^1 U^2 U^4 U^6 U^8 \dots U^7 U^5 U^3 ID.$$

Онтогенез *Semenovites michalskii* (Semenov)

Начальная камера (рис. 4) веретеновидная; $D = 0,56$ мм, $III = 0,77$ мм $III/D = 1,37$. Сечение первой четверти оборота очень низкое и широкое — ширина его более чем в 4,5 раза превышает высоту. Вентральная и боковые стороны сопряжены плавной кривой линией. На протяжении первых трех оборотов III/B изменяется от 4,5 до 0,5, т. е. резко возрастает высота.

При $D = 7$ мм одновременно с появлением скульптуры намечается вентральный перегиб и уплощается вентральная и боковые стороны. Позже, при диаметре выше 12 мм поперечное сечение приобретает форму все более вытягивающегося в высоту, очень узкого треугольника, с усеченной вершиной. Первыми элементами скульптуры являются зачаточные ребра, появляющиеся на боковых сторонах раковины при $D = 5-7$ мм. При $D = 7,5$ мм (в конце третьего оборота) на вентральном

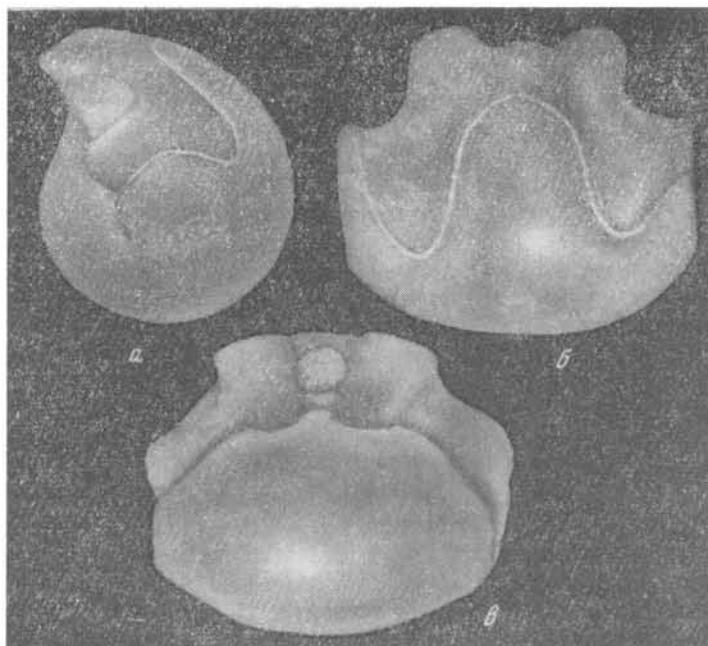


Рис. 4. *Semenovites michalskii* (Semenov); начальная камера и первая перегородка ($\times 80$), экз. № 116/1001

перегибе возникают тонкие косорасположенные бугорки, напоминающие штрихи. Впоследствии они развиваются в отчетливые вентральные бугорки. На раковинном слое при этих размерах наблюдаются S-образные струйки нарастания, некоторые из них чуть приподняты, что знаменует возникновение тонких и часто расположенных ребер. Со временем они редеют и становятся более широкими и рельефными.

Пупковые бугорки появляются внезапно при $D = 22$ мм и развиваются очень быстро. На поздних оборотах, при $D = 150-200$ мм они остаются наиболее резкими элементами скульптуры, в то время как вентральные бугорки, а затем и ребра полностью сглаживаются.

Первая лопастная линия ангустиселлятного типа (рис. 2, б). Во второй линии на месте вентрального седла возникает неглубокая двураздельная вентральная лопасть. Третья лопастная линия состоит из четырех лопастей: вентральной, умбональной, внутренней боковой и дорсальной. На четвертой линии уплощается вершина вторичного седла вентральной лопасти и в вершине седла V/I закладывается лопасть U^1 , на десятой — умбональная лопасть становится трехраздельной и одновременно из седла U^1/I возникает следующая лопасть U^2 . При $B = 1,0$ мм на боковых сторонах вентральной лопасти закладывается пара зубцов. При $B = 1,2$ мм в вершине первого бокового седла появляется вторичная лопасть.

В дальнейшем идет процесс все большего усложнения и расчленения возникших элементов. Новые дополнительные лопасти возникают на седле, совпадающем с пупковым швом, и затем передвигаются на наружную и внутреннюю стороны раковины. Конечная формула:

$$(V_1 V_1) U U^1 U^2 U^4 U^6 U^8 \dots U^7 U^5 U^3 ID.$$

Онтогенез *Karamaiceras kolbajense* Sokolov¹

Начальная камера веретеновидная. Поперечное сечение первого оборота овальное, низкое и широкое. На втором обороте оно становится округлым, а затем при $B = 1,5-2$ мм вытягивается в высоту. При этом вентральная и боковые стороны постепенно уплощаются. При $D = 4-5$ мм возникает отчетливый вентральный перегиб, вдоль которого наблюдаются часто расположенные, вытянутые вдоль края, микроскопические вентральные бугорки. Одновременно на боковых сторонах появляется S-образная струйчатость. Через один оборот, при $D = 10-12$ мм вентральные бугорки сливаются в резкие килевидные «полосы», идущие вдоль вентрального края, а сечение оборота приобретает форму высокого, узкого треугольника с усеченной вершиной. Раковина становится инволютной, уплощенной, с узким глубоким пупком, плоской вентральной стороной с плоскими или слабовыпуклыми боковыми сторонами. Скульптура на раковине выражена чрезвычайно слабо, в виде чуть заметных, слегка изогнутых ребер. На жилой камере при $D = 55-75$ мм на прежде совершенно гладком пупковом крае появляются редкие, слабо выраженные конусовидные бугорки.

Первая лопастная линия энгустисеплатного типа (рис. 2, в). На второй линии в вершине вентрального седла возникает неглубокая двураздельная вентральная лопасть. На третьей лопастной линии наблюдаются уже четыре основные лопасти: вентральная (V), умбоанальная (U), внутренняя боковая (I) и дорсальная (D). На четвертой-пятой линии, на седле U/I в области пупкового шва возникает лопасть U^1 , остающаяся в дальнейшем неделимой. При $B = 0,9$ мм умбоанальная лопасть становится трехраздельной вследствие выдвижения на ее боковых сторонах вторичных седел; уплощается вторичное седло вентральной лопасти. При $B = 1,0$ мм в вершине первого бокового седла закладывается зубец, из которого впоследствии развивается крупная вторичная лопасть, называемая часто боковой. Одновременно возникает лопасть U^2 и начинает сильно выдвигаться внешнее вторичное седло умбоанальной лопасти, а ее средний и внутренний отростки сдвигаются ближе к пупковому краю. При $B = 1,5$ мм этот процесс резко усиливается, что приводит к слиянию двух указанных отростков в одну лопасть. Таким образом, умбоанальная лопасть, вследствие прогрессивно усиливающейся асимметрии, вызванной, с одной стороны, выдвижением крупного внешнего вторичного седла и редуцированием внутреннего вторичного седла и, с другой, — слиянием внутренних отростков лопасти в одну лопасть, становится вторично двураздельной. При $B = 1,6$ мм на боковых сторонах вентральной лопасти закладывается первая пара вторичных зубцов, возникает вторичная лопасть в вершине второго бокового седла, в области пупкового шва появляются новые дополнительные лопасти. При $B = 2,8-3,0$ мм в вершине первого бокового седла начинает интенсивно развиваться ранее заложившаяся вторичная лопасть, а на внутренней его ветви возникает новый зубец. В даль-

¹ Онтогенез *K. kolbajense* получен с экз. № 116/608 (412), изображенного в статье М. И. Соколова, публикуемой в этом номере журнала (стр. 138—139).

нейшем новые дополнительные лопасти возникают на седле, расположенным в области пупкового шва, затем они делятся на две части, которые перемещаются на наружную и внутреннюю сторону раковины. На поздних оборотах лопастная линия состоит из неглубоких колбообразных лопастей и низких, широких, округленных седел. Вентральная лопасть короткая и слаборазвитая. Умбоальная лопасть резко асимметричная, распавшаяся на две почти самостоятельные лопасти. Седла двураздельные. Первое (наружное) седло вдвое шире второго. Оно глубоко рассечено сильно развитой, косо ориентированной к пупковому краю вторичной лопастью. Наружная ветвь седла обычно ниже и уже внутренней. Развитие лопастной линии выражается формулой:

$$(V_1V_1)U: ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1: ID \rightarrow (V_1V_1)U_2U_1U^1 \\ ID \rightarrow (V_1V_1)(U_2U_1U_3)U^1: ID \rightarrow (V_1V_1)(U_2U_1U_3)U^1U_1^2U_1^3U_1^4 \dots : U_1^4U_1^3U_1^2ID.$$

Филогенетические выводы

Сравнение онтогенезов рассмотренных видов (рис. 2) показывает одинаковую направленность их развития. Начальная камера у всех вестеновидная, и на первом обороте ширина сечения намного превышает высоту. На следующих трех оборотах высота сечения резко возрастает и отношение ширины к высоте снижается до 0,50—0,52. На пятом-шестом оборотах сечение приобретает форму высокого узкого треугольника — у *C. (C.) renatae* с заостренной вершиной, у двух других видов — с уплощенной вершиной. У всех рассмотренных аммонитов возникновение первых элементов скульптуры происходит одновременно с появлением вентрального перегиба и уплощением вентральной стороны. Но у *C. (C.) renatae* это происходит при $D = 10$ мм, у *S. michalskii* при $D = 7$ мм, а у *K. kolbajense* при $D = 5$ мм. В этом проявляется некоторая ускоренность развития формы и скульптуры у более поздних в данном ряду аммонитов.

В скульптурных элементах между описанными видами имеются определенные различия. У *C. (C.) renatae* сначала возникают пупковые вздутия, от которых затем отходят раздваивающиеся ребра, пересекающие вентральную сторону, у *S. michalskii* первоначальны зачаточные ребра, а затем — многочисленные удлиненные микроскопические вентральные бугорки, у *K. kolbajense* появляются такие же бугорки, но вскоре они сливаются в килевидные полосы по краям вентральной стороны.

Строение первых 10—12 лопастных линий (до $B = 0,8—1,0$ мм) у всех рассмотренных видов одинаково. Первая линия ангустиселлятного типа, на второй возникает двураздельная вентральная лопасть, на третьей уже присутствуют четыре основные лопасти: *V*, *U*, *I*, *D*. На четвертой-пятой линии в вершине седла *U/I* появляется неделимая в дальнейшем лопасть *U¹*. При $B = 0,8—0,9$ мм умбоальная лопасть становится трехраздельной, одновременно возникает лопасть *U²* и происходит уплощение вторичного седла вентральной лопасти.

В дальнейшем в развитии лопастных линий видов аммоноидей рассмотренного возрастного ряда появляются заметные различия. Наблюдается ускорение в появлении вторичной лопасти (*L*), разделяющей первое боковое седло: у *C. (C.) renatae* — при $B = 1,6$ мм, у двух других видов при $B = 1,2$ мм и $B = 1,0$ мм. Резко различна и интенсивность ее последующего развития, особенно между видами родов *Semenovites* и *Karamaiceras*. У последнего она приобретает размеры, почти равные внешней ветви умбоальной лопасти. Более интенсивное разви-

тие у рода *Karamaiceras* по сравнению с двумя другими родами получает и внешнее вторичное седло умбоанальной лопасти, тогда как внутреннее вторичное седло остается недоразвитым. Вследствие этого средняя и внутренняя ветвь умбоанальной лопасти сливаются в одну крупную лопасть.

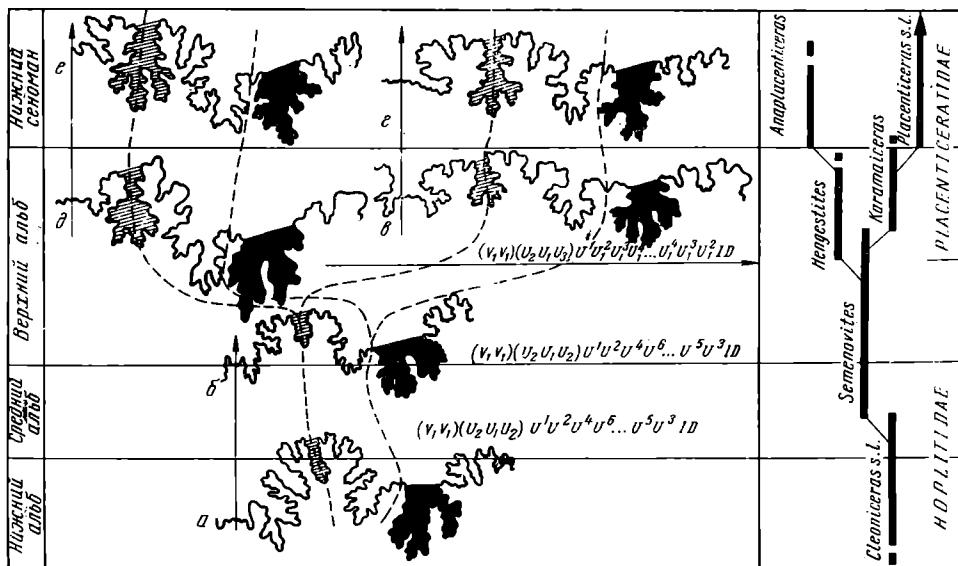


Рис. 5. Филогенетическая связь семейств Hoplitidae и Placenticeratidae и развитие главных элементов лопастной линии: *a* — *Cleoniceras* (*Cleoniceras*) *renatae* sp. nov.; *b* — *Semenovites michalskii* (Semenov); *c* — *Karamaiceras kolbajense* Sokolov; *d* — *Placenticeras mediasiaticum* Luppov (Луппов, 1963); *ə* — *Hengestites appplanatus* Casey Gasey, 1960); *e* — *Anaplaeoceras turkmense* Iljin (Ильин, 1959)

Характерно, что в эволюции рассмотренных групп аммонитов не происходило сколько-нибудь значительного изменения формы раковины или степени ее инволютности. Эти роды имеют большую морфологическую близость. Характер и сила их орнаментации так же соизмеримы: слабо развитые серповидные ребра, редкие пупковые бугорки. Принципиальная разница в скульптуре, отражающая принадлежность этих форм к разным семействам, заключается лишь в том, что на ранних оборотах у *Cleoniceras* ребра пересекают вентральную сторону (возможно, их предками были дегизитиды или их потомки), тогда как у *Semenovites* и *Karamaiceras* они доходят до вентральной стороны, где сливаются с очень характерными вентральными бугорками. Таким образом в эволюции рассмотренного ряда родов наблюдается главным образом изменение строения лопастной линии (рис. 5) и прежде всего строения умбоанальной лопасти. Из асимметричной, но отчетливо трехчленной она становится вторично двучленной и затем распадается на две почти самостоятельные лопасти. Одновременно очень сильно развивается вторичная лопасть первого бокового седла, расчленяющая его почти до основания.

Рассмотренное онтогенетическое развитие типовых и типичных видов возрастного ряда родов *Cleoniceras* → *Semenovites* → *Karamaiceras* показывает их большое сходство по форме и скульптуре раковин и преемственность в развитии лопастной линии, что несомненно свидетельствует о

ствует об их филогенетической связи. Мы видим, что в онтогенезе поздних видов происходит рекапитуляция ранних стадий предшествующих видов, но это сопровождается ускорением развития и сокращением некоторых стадий.

Изменения в строении лопастной линии показывают смену основного звена развития (в понимании Руженцева, 1960) между *Cleoniceras* и *Semenovites*, с одной стороны, и *Semenovites* и *Karamaiceras*, с другой. На первом этапе трехчленная асимметричная умбоанальная лопасть приобретает отчетливую тенденцию к распаду. Это сопровождается укорачиванием вентральной лопасти. Автор разделяет мнение А. Е. Глазуновой (1960), что группа аммонитов с подобной тенденцией развития должна быть обособлена от *Hoplitinae*, и выделяет ее в подсемейство *Semenovitinae* subfam. nov., диагноз которого дан выше.

Сравнение онтогенеза лопастных линий представителей этого подсемейства с принципиальной схемой развития лопастной линии гоплитид, дважды приведенной Кейси (Casey, 1960, рис. 21; 1965, рис. 172) показывает различия в ранге подсемейств.

Больший скачок в развитии имеет место между *Semenovites* и *Karamaiceras*. Распад умбоанальной лопасти сдвигается на значительно более раннюю стадию; вентральная лопасть становится очень мелкой; раньше возникает и несравненно сильнее развивается вторичная лопасть, разделяющая первое боковое седло. Указанные признаки знаменуют становление семейства *Placentoceratidae*, исходным представителем которого является род *Karamaiceras*, происходящий от рода *Semenovites*. С другой стороны, от *Semenovites* отходит род *Hengestites* Casey с потомком *Anaplastoceras* Iljin. Строение лопастной линии этой, по-видимому, затухающей ветви аммонитов характеризуется тем, что как вторичное седло умбоанальной лопасти, так и обе ветви первого седла являются очень узкими, а вентральная лопасть весьма мелкой. Однако сравнение развития лопастной линии *Karamaiceras kolbajense* с частичным развитием линии *Hengestites applanatus* Casey (Casey, 1960, стр. 204, рис. 1) показывает несомненную родственность этих родов.

В вертикальном генетическом ряду *Cleoniceras* → *Semenovites* → → *Karamaiceras* → *Placentoceratidae* s. l. наблюдается последовательное развитие одного из основных элементов лопастной линии — умбоанальной лопасти, ее постепенный распад на две самостоятельные лопасти и появление благодаря этому «прорывающей» лопастной линии, свойственной плацентоцератидам. Происхождение последних от поздних гоплитид не вызывает сомнений. Направление эволюции раковин этих двух групп заключалось в выработке новых способов создания жесткости раковин. Если у представителей *Hoplitidae* она достигалась развитием глубоких изгибов перегородки, то у представителей *Placentoceratidae* — путем увеличения числа более мелких изгибов. Это преобразование было, по-видимому, прогрессивным, так как привело к пышному расцвету плацентоцератид.

ЛИТЕРАТУРА

- Глазунова А. Е., Луппов Н. П., Савельев А. А. 1958. Надсемейство *Hoplitidae*. Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие, т. II. Госгеолтехиздат, стр. 112—116.
- Глазунова А. Е. 1960. О новом альбском роде аммонитов Закаспия. Информац. сб. № 35, палеонтол. и стратигр. Всес. н.-и. геол. ин-т, стр. 92—94.
- Ильин В. Д. 1959. Стратиграфия верхнемеловых отложений Западного Узбекистана и сопредельных районов Туркмении. Тр. Всес. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та, вып. 23, стр. 181—222.

- Луппов Н. П. 1961. Об аммонитах из нижнемеловых отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та. Нов. сер., т. 46, вып. 2, стр. 175—218.
- Луппов Н. П. 1963. Новые сеноманские и нижнетуронские аммониты рода *Placenticeras* из Средней Азии. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, вып. 14, стр. 140—153.
- Руженцев В. Е. 1960. Принципы систематики палеозойских аммоидей. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 83, стр. 3—330.
- Arkell W. J., Kummel B. and Wright C. 1957. Mesozoic Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. L, p. 80—437.
- Basse E. 1952. Ammonoidea. Traité de Paléontologie, t. 2. Paris, p. 522—688.
- Casey R. 1954. New genera and subgenera of Lower Cretaceous ammonites. J. Wash. Acad. Sci., vol. 44, p. 106—115.
- Casey R. 1960. Hengestites, a new genus of Gault ammonites. Paleontology, vol. 2, Pt. 2, p. 200—209.
- Casey R. 1965. A monograph of the Ammonoidea of the Lowe Greensand. Palaeontogr. Soc. London, Pt. 6, p. 421—497.
- Collignon M. 1963. Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). Fasc. X (Albien). Serv. Geol. Tananarive, p. 1—184.
- Douville H. 1890. Sur la classification des Cératites de la Craie. Bull. Soc. géol. France, ser. 3, t. 18, p. 275—292.
- Grossouvre A. 1894. Recherches sur la Craie supérieure. Pt. 2. Les Ammonites de la Craie supérieure. Mem. serv. explic., carte géol. dét. France. Paris, p. 1—264.
- Orbigny A. 1850. Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés faisant suite au cours élémentaire de Paléontologie, Paris. Vol. 2, p. 1—428.
- Parona et Bonarelli 1897. Fossili albiani d'Eacagnolles del Nizzardo della Liguria occidentale. Paleontogr. Italica, vol. 11, p. 53—112.
- Pervinquière L. 1907. Études de Paléontologie Tunisienne. I. Céphalopodes des terrains secondaires. Direc. gén. trav. publics, carte géol. Tunisie, Paris, p. 1—438.
- Spath L. F. 1930. On some Ammonoidea from the Lower Greensand. Ann. Mag. Natur. Hist., ser. 10, vol. 5, No. 29, p. 417—464.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологоразведочный нефтяной институт

Статья поступила в редакцию
23 III 1965