

УДК 564.534.6

И. А. МИХАЙЛОВА

## ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АНАХОПЛИТЕС НАУАТТ

В разнообразном комплексе альбских аммонитов юга СССР преобладают представители обширного надсемейства Hoplitaceae. Значение этого надсемейства крайне велико. В филогенетической схеме, предложенной И. Видманном в 1962 г. [10] для юрско-меловых аммонитов, он выделил в качестве полноправного члена подотряд Hoplitina, наряду с общепринятыми подотрядами Phylloceratina, Lycoceratina и Ammonitina. Правда, позднее И. Видманн отказался от предложенной схемы и в своих последующих работах к подотряду Hoplitina более не возвращался.

Следует сказать, что некоторые исследователи рассматривают такие виды, как *A. uhligi*, *A. rossicus* и ряд других, в составе рода *Semenovites*, предложенного А. Е. Глазуновой [4].

Большое видовое разнообразие, широкий географический ареал и узкий вертикальный интервал распространения отдельных видов обусловили то, что род *Anahoplites* имеет большое значение для детальной стратиграфии средне- и верхнеальбских отложений и некоторые его виды являются видами-индексами. Большинство советских геологов проводят границу между средним и верхним альбом по подошве зоны *Anahoplites rossicus*, но имеется и вторая точка зрения, согласно которой граница проходит по подошве зоны *Hysterocegas varicosum*, что согласуется с представлениями ряда зарубежных авторов.

История изучения морфогенеза лопастной линии видов рода *Anahoplites* достаточно кратко сводится к следующему. В 1966 г. О. Шиндевольф [8] описал и изобразил онтогенез лопастной линии *Anahoplites planus* Mant., уделив особое внимание ранним стадиям развития. Он впервые отметил пятилопастную примасуру и необычайно раннее разделение внутренней лопасти (=U<sub>1</sub>, Шиндевольфа) на две части, что типично для всего надсемейства Hoplitaceae.

В 1967 г. Г. Г. Мирзоев [3] у *Anahoplites michalskii* Sem. указал четырехлопастную третью лопастную линию и не наблюдал разделение внутренней лопасти, что позднее подчеркнул О. Шиндевольф [9]. Новые лопасти, по мнению Г. Г. Мирзоева, возникали в результате деления U/I и затем смещались на наружную и внутреннюю стороны оборота.

В 1971 г. Г. Г. Мирзоев и Т. П. Мельникова [4] описали онтогенез лопастной линии *Anahoplites intermedius* Spath, отметив, что «начальное развитие идентично таковому у видов рода *Semenovites*», т. е. у *A. michalskii* [4, с. 118]. Однако в отличие от сказанного в предыдущей статье третья лопастная линия на приведенном изображении пятилопастная, на четвертой лопастной линии наблюдается разделение внутренней лопасти.

Таким образом, в настоящее время известен морфогенез лопастной линии трех видов: *Anahoplites planus* Mant., *A. intermedius* Spath и

*A. michalskii* Sem. Для первого и второго указывается пятилопастная примасура, для третьего — четырехлопастная. Лишь для первого вида (*A. planus*) лопастные линии изображены полностью, хотя и зарисованы только с трех первых оборотов.

Приведенные исходные данные диктовали необходимость повторного изучения рода *Anahoplites*. Было выбрано по возможности большое число видов, приуроченных ко всем стратиграфическим уровням среднего и верхнего альба, содержащим аммониты рода *Anahoplites*. Лопастная линия, за редким исключением, изображалась полностью. Материал для исследования был передан Н. П. Лупповым, В. А. Коротковым, а также частично собран автором из отложений среднего и верхнего альба Мангышлака, Копетдага и Кубадага.

Из отложений среднего альба были изучены три вида: *Anahoplites intermedius* Spath, *A. asiaticus* Glasun. и *A. daviesi* Spath. Первые два вида характерны для зоны *A. intermedius*, а третий вид для зоны *A. daviesi*, выделяющейся в ряде районов Средней Азии. Наименее удачным оказался материал для вида *A. asiaticus* Glasun., у которых не удалось проследить полностью изменение лопастной линии; существенных отличий от онтогенеза *A. intermedius* Spath не имеет.

**Онтогенез *Anahoplites intermedius* Spath.** Для изучения были использованы два экземпляра из Копетдага (разрез Чалсу) и один из Кубадага (разрез Янгаджа).

Начальная камера ангустиселлятного типа с высоким срединным седлом имеет диаметр 0,45 мм и длину 0,70 мм. Первая перегородка, отделяющая протоконых, осложнена в плоскости симметрии двумя выступами, соответствующими крупному высокому брюшному и маленькому низкому спинному седлу (рис. 1, а, б).

Поперечное сечение (рис. 1, в—з) на протяжении первых полутора оборотов имеет низкую эллипсоидальную форму. На протяжении третьего оборота происходит переход к округленно-квадратному, а затем к округленно-трапециевидному поперечному сечению. Со второй половины четвертого оборота появляется уплощенность брюшной стороны и возникает перегиб на переходе к боковым сторонам. Одновременно с этим возрастает объемлемость оборотов.

Скульптура. На протяжении первых трех оборотов раковина гладкая. Тонкая струйчатость, постепенно заменяющаяся боковыми вздутиями, появляется в конце третьего оборота. К концу четвертого оборота происходит становление скульптуры, наиболее отчетливо выраженной на перегибе боковых и брюшной стороны. Она представлена многочисленными косыми штрихами, чередующимися между собой (на высоту оборота 8 мм — 9 штрихов). Одновременно с этим на перегибе к пупковой стороне появляются пупковые вздутия.

Лопастная линия (рис. 1, u—y). Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины прослежено от просуры до начала пятого оборота на двух экземплярах, взаимно дополняющих друг друга. Трехлопастная просура имеет глубокие пупковую и внутреннюю лопасти, ограничивающие брюшное и спинное седло, а также очень мелкую первую пупковую лопасть. Примасура пятилопастная:  $VUU^1:ID$ . У шва просура и примасура соединяются.

Новые элементы появляются с середины первого оборота: в основании мелкой широкой внутренней лопасти закладывается небольшое седло, делящее эту лопасть на две части, достаточно быстро обособляющиеся и приводящие к самостоятельным лопастям:  $I_v$  и  $I_d$ . Первоначально обе ветви располагаются за швом на внутренней стороне обо-

рота, но вскоре  $I_d$  резко обгоняет по глубине  $I_v$  и в дальнейшем занимает место первоначальной внутренней лопасти.

Мелкая, смещающаяся к шву ветвь  $I_v$  в середине второго оборота (рис. 1, *n*) испытывает аналогичное деление, давая дочерние лопасти  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . Все последующие новые элементы возникают подобным образом. Но если первое деление —  $I \rightarrow I_v I_d$  приурочено к внутренней стороне оборота, то второе деление, как и все последующие, приурочено к области шва. При этом одна из возникающих лопастей перемещается

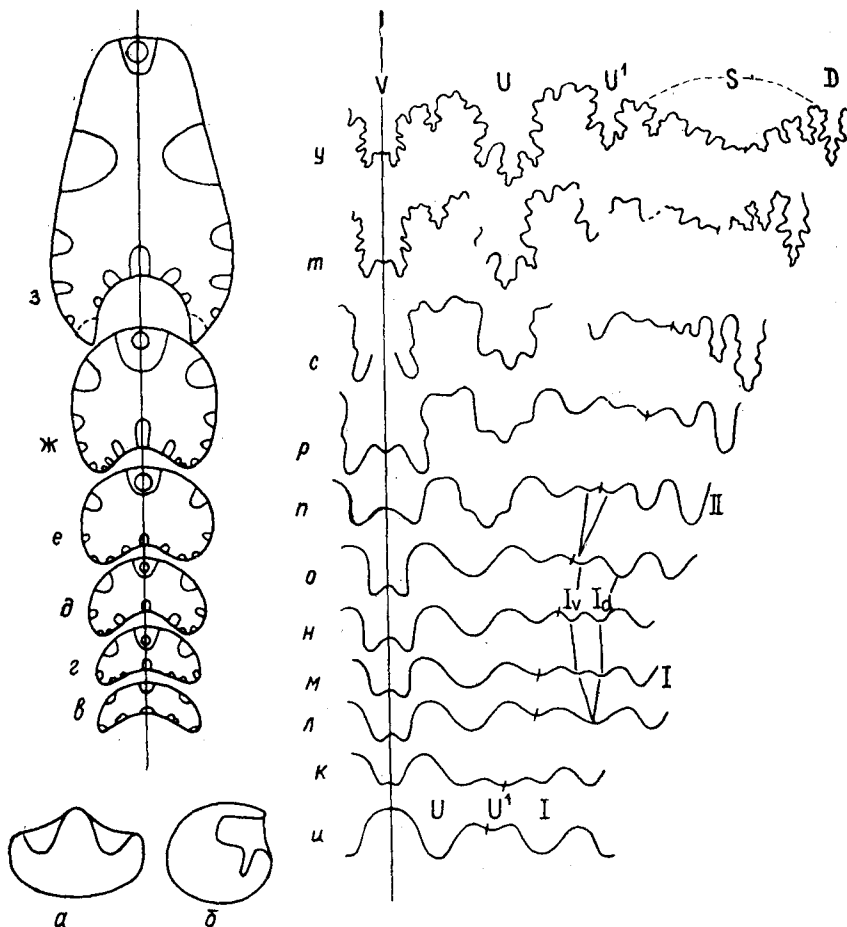


Рис. 1. *Anahoplites intermedius* Spath; экз. № 14201/150: *a*–*б* — начальная камера ( $\times 30$ ); *в*–*з* — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: *в* — 2 перегородка ( $\times 19,5$ ); *г* — н. 2 об. ( $\times 19,5$ ); *д* — с. 2 об. ( $\times 16$ ); *е*–*к* — 2 об. ( $\times 14$ ); *ж*–*с* — 3 об. ( $\times 10$ ); *з* — 3,8 об. ( $\times 5,5$ ); *и*–*у* — изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: *и*, *к*, *л*, *м*, *н*, *о* — 1, 2, 4, 5, 9, 11 линии ( $\times 44$ ); *п* — с. 2 об. ( $\times 37$ ); *р* — к. 2 об. ( $\times 30$ ); *с* — с. 3 об. ( $\times 20$ ); *т* — с. 4 об. ( $\times 8$ ); *у* — н. 5 об. ( $\times 5,5$ ); Копетдаг, Чалсу; средний альб; зона *A. intermedius*

попеременно то на наружную, то на внутреннюю сторону оборота, а вторая распадается. Можно проследить до семи-восьми последовательных делений, но только первое и второе деления разделены между собой значительным интервалом в один оборот и легко устанавлива-

ются; последующие деления удается наблюдать не всегда. Характер появления новых элементов соответствует сутуральной лопасти.

Усложнение имеющихся элементов представляет собой независимый параллельно идущий процесс, начинающийся позднее, чем заложение новых элементов, если не говорить о двураздельности брюшной лопасти, существующей уже в примасуре. В середине второго оборота, совпадая по времени со вторым делением, пупковая лопасть усложняется двумя боковыми зубцами, равномерное увеличение которых придает ей симметричную трехраздельную форму. В конце второго оборота наружное седло становится двураздельным, усложняется вторичное седло брюшной лопасти и появляются зубцы по боковым сторонам этой лопасти. Вслед за тем усложняется спинная лопасть и внутренняя часть внутренней лопасти.

Соотношение седел и лопастей. На четвертой лопастной линии брюшная, пупковая и спинная лопасти имеют почти одинаковую глубину, внутренняя лопасть несколько мельче и первая пупковая лопасть самая мелкая. До середины второго оборота соотношение лопастей сохраняется, в дальнейшем пупковая лопасть по глубине и ширине превосходит две других. Ширина сутуральной лопасти составляет примерно 0,35—0,40 ширины лопастной линии; к началу четвертого оборота наблюдается заметное провисание. Размеры седел возрастают неодинаково: наружное и расположенное рядом с ним седло со временем значительно превосходят все остальные.

Формула лопастной линии:

$$VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 : I_{v_d}D \rightarrow VUU^1 I_{vv} : I_{v_d}I_d D \dots \rightarrow VUU^1 SD.$$

**Онтогенез *Anahoplites daviesi* Spath.** Изучены два экземпляра из разреза Янгаджа (Кубадаг). Начальная камера и характер изменения поперечного сечения в онтогенезе раковины не имеют существенных отличий от *A. intermedius* Spath. Скульптура появляется во второй половине четвертого оборота; сначала возникает морщинистость, затем в верхней части боковой стороны прослеживаются четкие косые ребра. В середине пятого оборота развиты главные ребра, пересекающие всю боковую сторону и разделенные многочисленными промежуточными ребрами, число которых позднее сокращается до двух.

Лопастная линия. Твердость образцов значительно затруднила изучение морфогенеза лопастной линии; достаточно полную картину дает просмотр рисунков 2 и 3. Наиболее ранняя из наблюдавшихся лопастных линий приурочена к середине первого оборота (рис. 2, а), первая пупковая лопасть значительно мельче всех остальных, в основании внутренней лопасти уже существует маленькое седло, приводящее в дальнейшем к разделению  $I \rightarrow I_{v_d}I_d$ . Появление новых лопастей происходит так же, как у *A. intermedius*, т. е. за счет попеременного деления лопасти, причем первое деление происходит за швом, а все остальные непосредственно на шве или вблизи его.

Формула лопастной линии:

$$VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 : I_{v_d}I_d D \rightarrow VUU^1 I_{vv} : I_{v_d}I_d D \rightarrow VUU^1 I_{vv} I_{v_dv} : I_{vdd} I_d D \rightarrow \\ \rightarrow VUU^1 I_{vv} I_{v_dv} : I_{v_dv} I_{vdd} I_d D \dots \rightarrow VUU^1 SD.$$

Обращает на себя внимание быстрое увеличение вторичной лопасти наружного седла и появление лопасти, которую В. Е. Руженцев называет боковой.

Усложнение имеющихся элементов во второй половине второго оборота затрагивает наружную сторону оборота, а к середине третьего оборота и внутреннюю.

Соотношение седел и лопастей. Наиболее крупные лопасти, брюшная и пупковая, со временем сохраняют главенствующую роль, хотя брюшная лопасть с возрастом отстает от пупковой, значительно сужа-

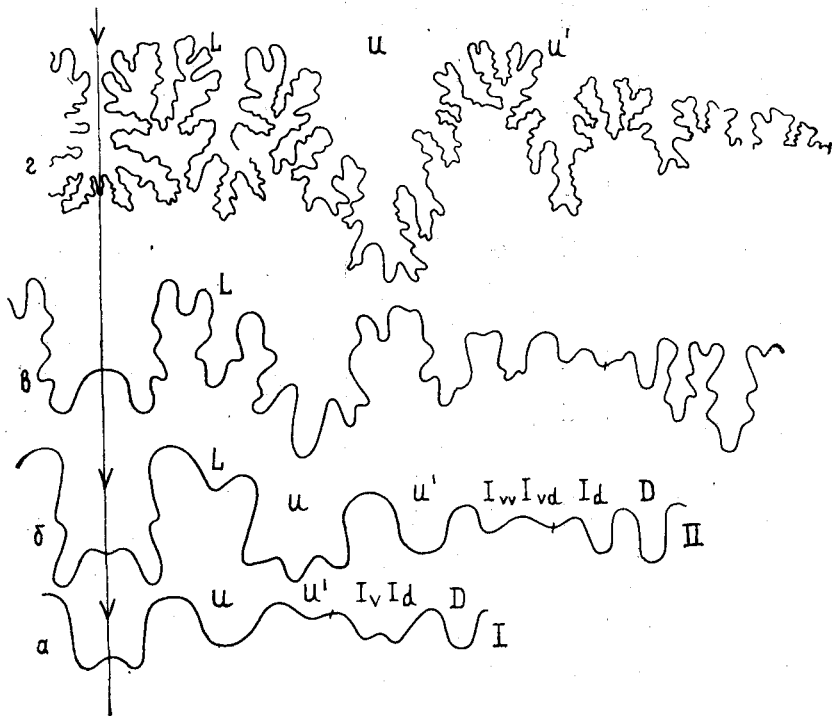


Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Anahoplites daviesi* Spath; экз. № 6704/94: а — с. 1 об. ( $\times 43$ ); б — 1,7 об. ( $\times 43$ ); в — с. 3 об. ( $\times 22$ ); г — к. 5 об. ( $\times 3,2$ ); Кубадаг, Янгаджа; средний альб

ется и ее боковые зубцы резко возрастают (рис. 2, г). Наблюдается быстрое углубление лопастей по сравнению с соответствующими лопастями *A. intermedius*, что наглядно видно из табл. 1. Сутуральная лопасть со временем испытывает незначительное провисание (рис. 3, г и 1, y).

Из отложений верхнего альба исследованы четыре вида: *Anahoplites solidus* Sav. и *A. rossicus* Sinz. из зоны *A. rossicus*, *A. michalskii* Sem. и *A. uhligi* Sem. из вышележащих зон *Hysterocheras orbigny* и *Pervinquieria inflata*.

**Онтогенез *Anahoplites solidus* Saveliev.** Изучен один экземпляр прекрасной сохранности, найденный у кол. Кериз (Мангышлак). Начальная камера валикообразная с высоким узким седлом, имеющая длину 0,7 мм и диаметр 0,5 мм (рис. 4, а, б). Поперечное сечение изменяется от очень низкого широкого на первом обороте до округленно-квадратного, далее овального, на третьем обороте и округленно-трапециевидного с уплощенной брюшной стороной на четвертом обороте (рис. 4, в—к).

Таблица 1

## Соотношение седел и лопастей у изученных видов

Отношения	Название вида	A. intermedius	A. daviesi	A. solidus	A. rossicus					A. uhligi	A. michalskii
	№ экземпляра	14201/150	6599/94	13629/85	14201/150	15374-3/151	8203/85	15374-2/151	15374-1/151	13360/85	14203/150
	число оборотов	н. 5 об.	5 об.	4,8 об.	5 об.	с. 5 об.	4,7 об.	н. 5 об.	4,3 об.	с. 5 об.	с. 5 об.
Ширина сутуральной лопасти		0,35—0,40	0,30	0,30	0,35	0,40	0,36	0,37	0,38	0,37	0,40
Глубина	брюшной лопасти	0,14	0,25	0,14	0,17	0,13	0,14	0,14	0,12	0,14	0,09
	боковой лопасти	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,08
	пупковой лопасти	0,20	0,35	0,20	0,20	0,20	0,22	0,21	0,18	0,17	0,12
	первой пупковой лопасти	0,14	0,20	0,11	0,10	0,125	0,14	0,12	0,08	0,10	0,10
	спинной лопасти	0,125	0,17	0,15	0,12	0,125	0,13	0,14	0,12	0,12	0,09
Глубина брюшной лопасти к глубине пупковой лопасти		0,66	0,74	0,65	0,7	0,67	0,71	0,65	0,5	0,78	0,59

Скульптура. Первые три с половиной оборота гладкие. В середине четвертого оборота возникают редкие слабые ребра, заканчивающиеся у перегиба к брюшной стороне продолговатыми утолщениями. Недалеко от шва наблюдаются удлиненные пупковые бугорки, у которых ребра соединяются попарно. В дальнейшем характер скульптуры не изменяется.

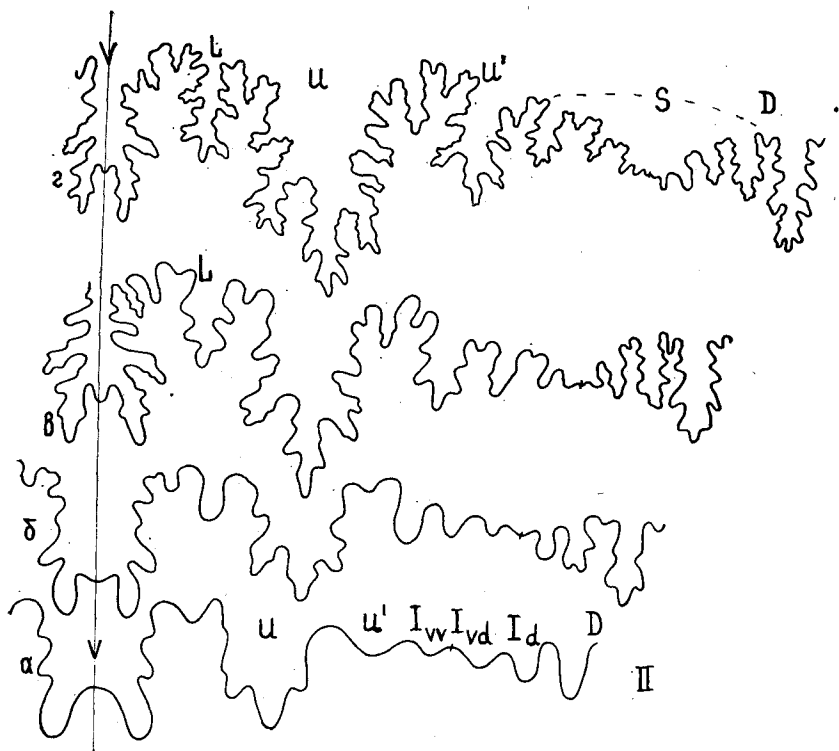


Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины того же вида; экз. № 6599/94: *a* — 1,7 об. (×50); *b* — к. 3 об. (×41); *v* — 3,7 об. (×11); *z* — н. 5 об. (×5,5); там же

Лопастная линия изучена с четвертой лопастной линии до конца пятого оборота (рис. 4, *л—ч*). Четвертая лопастная линия состоит из пяти лопастей:  $VUU^1ID$ . На трех последующих лопастных линиях отчетливо прослеживается разделение внутренней лопасти на две, первоначально равные, а вскоре резко отличающиеся ветви: мелкую широкую наружную —  $I_v$  и узкую глубокую внутреннюю —  $I_d$  (рис. 4, *o*).

У рассматриваемого вида четко прослеживается семь последовательных делений, приводящих к образованию сутуральной лопасти, являющейся, как и у рассмотренных видов, продуктом преобразования внутренней лопасти. Первое деление происходит на внутренней стороне оборота, а не на шве или около него. Разрыв во времени между I и II делением составляет около полутора оборотов, тогда как между всеми остальными около половины оборота или меньше.

Усложнение седел и лопастей. Во второй половине второго оборота появляются два зубца по боковым сторонам пупковой лопасти, приводящие к ее трехраздельности. В конце второго оборота становится

двураздельным наружное седло. В начале третьего оборота усложняются боковые стороны брюшной лопасти и одновременно становится двураздельным боковое седло (рис. 4, *y*). В конце третьего оборота усложняется спинная лопасть, затем внутренняя ветвь внутренней лопасти и первая пупковая лопасть (рис. 4, *ф*, *x*).

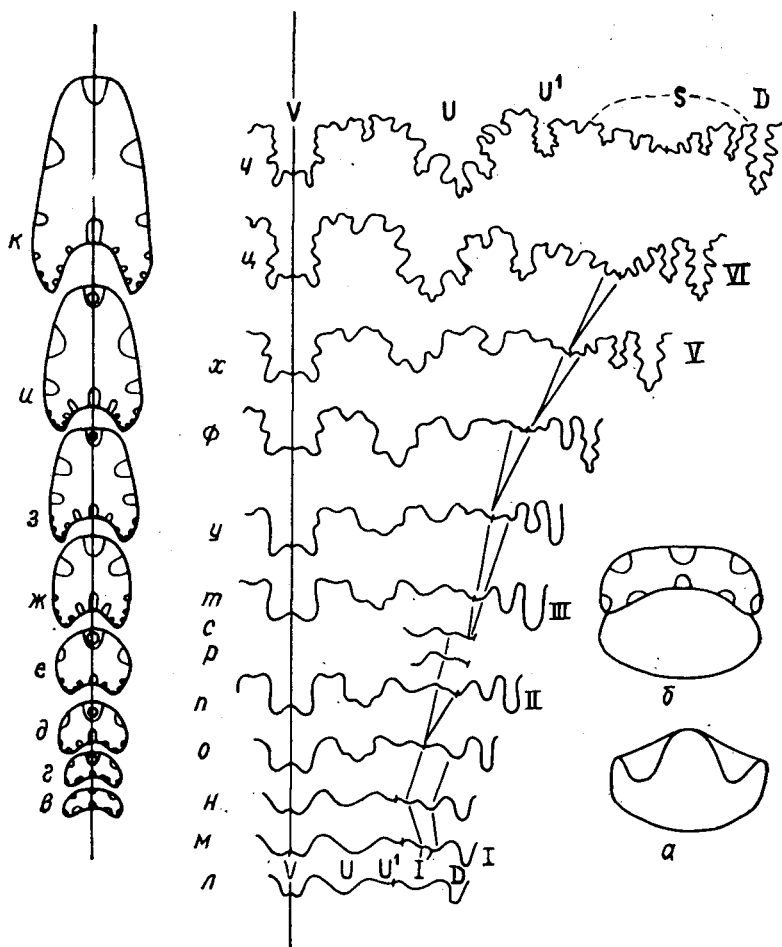


Рис. 4. *Anahoplites solidus* Sav.; экз. № 13629/85: *а-б* — начальная камера ( $\times 35$ ); *в-к* — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: *в* — 5 перегородка ( $\times 12,5$ ) *г* — 8 перегородка ( $\times 12,5$ ); *д-с* 2 об. ( $\times 12,5$ ); *е* — 2,3 об. ( $\times 6$ ); *ж-к* 3 об. ( $\times 6$ ); *з* — 3,3 об. ( $\times 4,7$ ); *и* — к. 4 об. ( $\times 4$ ); *к* — с. 5 об. ( $\times 2,5$ ); *л-ч* — изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: *л* — 4 линия ( $\times 28$ ); *м* — 6 линия ( $\times 28$ ); *н* — к. 1 об. ( $\times 28$ ); *о* — 1,4 об. ( $\times 26$ ); *п, р, с* — к. 2 об. ( $\times 19$ ); *т* — 2,2 об. ( $\times 16$ ); *у* — 2,3 об. ( $\times 15$ ); *ф* — к. 3 об. ( $\times 11$ ); *х* — 3,3 об. ( $\times 11$ ); *ц* — к. 4 об. ( $\times 5$ ); *ч* — 4,8 об. ( $\times 3,3$ ); Мангышлак, Кериз; верхний альб, зона *A. gossicus*

Соотношение седел и лопастей. Брюшная, пупковая и спинная лопасти на всем протяжении сохраняют примерно одинаковую глубину. Сугуральная лопасть на четвертом обороте характеризуется незначительным провисанием, а на пятом становится почти линейной, занимая около одной трети ширины лопастной линии. Наружное седло с воз-



растом сильно увеличивается и расширяется примерно вдвое, оставаясь несколько ниже соседнего.

**Онтогенез *Anahoplites gossicus* Sinzow.** Было изучено пять экземпляров очень хорошей сохранности из трех разрезов Мангышлака: Тюбеджик, Аксыртау и Кугусем.

Начальная камера (рис. 5, *a—в*) ангустиселлятной валикообразной формы с размерами: диаметр колеблется от 0,50 до 0,58 мм, длина от 0,63 до 0,75 мм.

Поперечное сечение. Изменение поперечного сечения наиболее детально прослежено у экземпляра № 14204/150 (рис. 5, *г—п*). На протяжении первых двух оборотов (рис. 5, *г—к*) ширина практически остается неизменной, высота очень медленно возрастает и форма поперечного сечения постепенно изменяется от очень низкой серповидной до округленно-квадратной. С третьего оборота поперечное сечение постепенно приобретает характерную удлиненно-прямоугольную или округленно-трапециевидную форму и увеличивается объемность оборотов.

Скульптура. Первые три оборота гладкие. На четвертом обороте появляются ребра, видимые сначала только в верхней и изредка в нижней части боковых сторон. В верхней части боковой стороны ребра косо наклонены вперед, расширены и по бокам брюшной стороны образуют удлиненные вздутия, чередующиеся между собой. В дальнейшем ребра дифференцируются на главные, идущие от удлиненных пупковых вздутий, и промежуточные, начинающиеся примерно на середине боковой стороны, реже оканчивающиеся у пупковых вздутий.

Лопастная линия (рис. 5, *р—ю*). Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины, детально прослеженное на трех экземплярах, не имеет каких-либо существенных отличий от того, что говорилось для рассмотренных выше видов. Просутура, судя по первой перегородке, трехлопастная (рис. 5, *а, в*) с высоким крупным брюшным седлом и низким широким спинным. Примасутура пятилопастная: VUU<sup>1</sup>ID. Внутренняя лопасть с четвертой или пятой линии разделяется: I—→I<sub>v</sub>I<sub>d</sub>, с неравномерным развитием зубцов.

Последующие новые лопасти и седла возникают в результате многократного повторного деления лопасти, располагающейся на шве, и попеременного смещения дочерних лопастей то на наружную, то на внутреннюю сторону оборота. Можно проследить до семи последовательных делений.

Когда начало деления прослеживается достаточно уверенно, можно отметить общие закономерности. Лопасть, которая будет делиться, смещается к шву, расширяется и уплощается, после чего перегородка в данном месте гофрируется, давая новую складку, и, как следствие этого, образуются две новые лопасти.

Сравнивая время появления новых лопастей у различных экземпляров, следует отметить постоянство в приуроченности деления к четвертой или пятой лопастной линии. Начало последующих делений может колебаться, иногда достигая одного оборота, причем этот разрыв постепенно возрастает от одного деления к другому.

Усложнение седел и лопастей. Усложнение имеющихся элементов начинается со второй половины второго оборота в такой же последовательности, как и у видов, рассмотренных выше.

Соотношение седел и лопастей. Первоначально почти равные по глубине пупковая и спинная лопасти углубляются с разной скоростью: пупковая примерно в полтора раза быстрее, чем спинная. Брюшная лопасть отстает от пупковой лишь на самых последних стадиях. Суту-

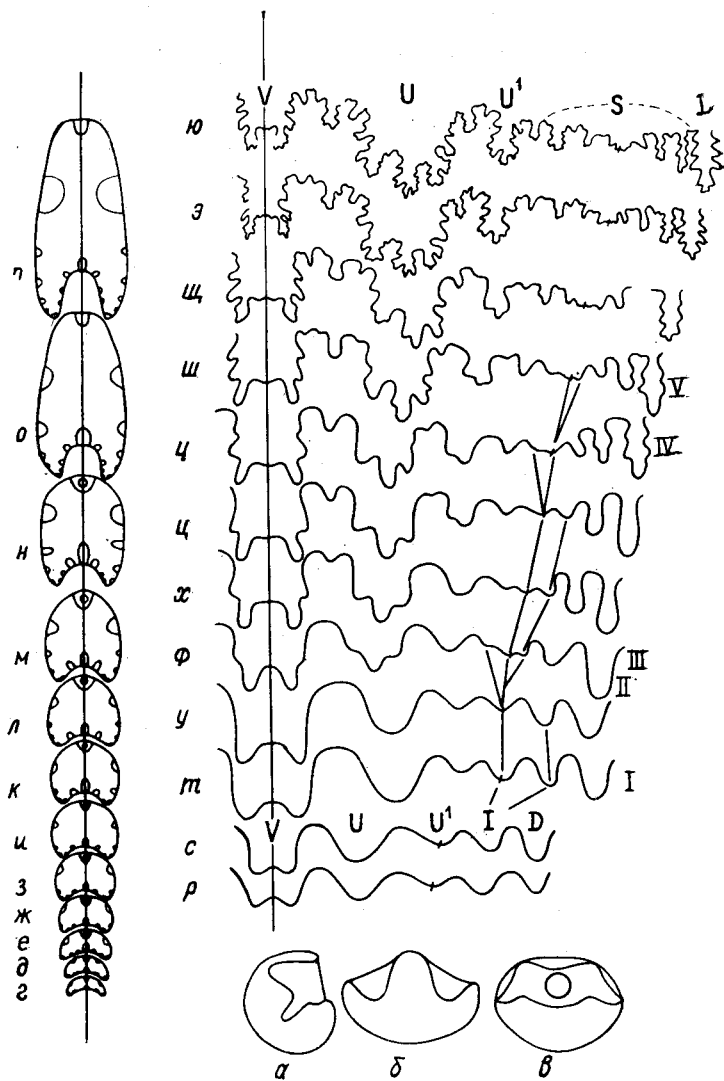


Рис. 5. *Anahoplites rossicus* Sinz.; а-в — начальная камера, экз. № 15374-III/151 ( $\times 33$ ); г-н — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины; экз. № 14204/150: г — 3 перегородка ( $\times 10$ ); д — 7 перегородка ( $\times 10$ ); е — 9 перегородка ( $\times 12$ ); ж — 14 перегородка, 1,2 об. ( $\times 10$ ); з — 16 перегородка, 1,3 об. ( $\times 10,5$ ); и — 19 перегородка, 1,7 об. ( $\times 9,5$ ); к — 21 перегородка, 1,8 об. ( $\times 9,5$ ); л — 24 перегородка, 2,2 об. ( $\times 9,0$ ); м — 30 перегородка, 2,3 об. ( $\times 6$ ); н — 34 перегородка, 2,7 об. ( $\times 5,5$ ); о — 52 перегородка, к. 4 об. ( $\times 1,8$ ); п — 68 перегородка, 4,7 об. ( $\times 1,2$ ); р-ю — изменение лопастной линии в онтогенезе раковины; экз. № 8203/85: р — 4 линия ( $\times 41$ ); с — 5 линия ( $\times 41$ ); т — 11 линия, 1,3 об. ( $\times 41$ ); у — 14 линия, 1,4 об. ( $\times 41$ ); ф — 18 линия, н. 3 об. ( $\times 29$ ); х — 22 линия, 2,2 об. ( $\times 24$ ); ц — 26 линия, 2,5 об. ( $\times 20$ ); ч — 30 линия, 2,7 об. ( $\times 18$ ); ш — 36 линия, 3,2 об. ( $\times 12$ ); щ — 41 линия, с. 4 об. ( $\times 8,3$ ); э — 56 линия, 4,7 об. ( $\times 3,5$ ); ю — 69 линия, н. 6 об. ( $\times 2$ ); а-в — Мангышлак, Аксыртау, г-п — Мангышлак, Тюбеджик; р-ю — Мангышлак, Кугусем; верхний альб, зона *A. rossicus*

ральная лопасть характеризуется отсутствием провисания в шовной части.

**Онтогенез *Anahoplites uhligi* Semenov.** Развернут один экземпляр из верхнеальбских отложений Мангышлака (кол. Кериз). Хорошая сохранность позволила определить для каждого фрагмента приуроченность к обороту и установить порядковый номер для всех изображенных перегородок и лопастных линий.

Начальная камера валикообразная, имеющая такие же размеры, что и у предшествующих видов: диаметр равен 0,60 мм и длина 0,70 мм (рис. 6, а, б).

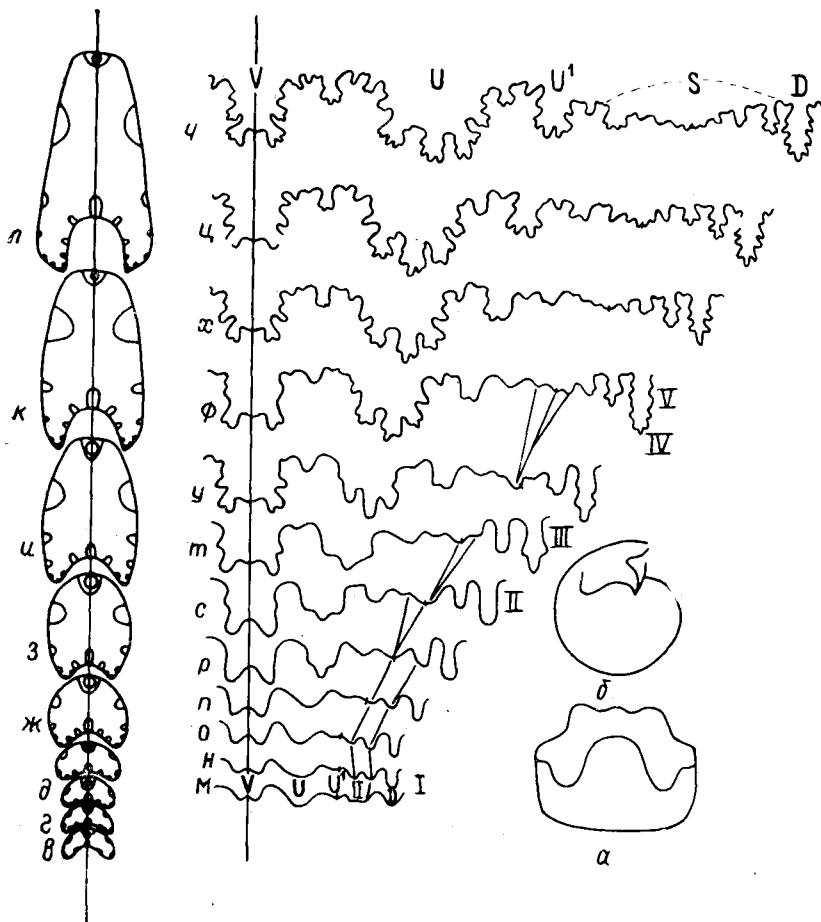


Рис. 6. *Anahoplites uhligi* Sem.; экз. № 13360/85; а—б—начальная камера (×29); в—л—изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: в—4 перегородка (×19); г—7 перегородка (×19); д—10 перегородка, к. 1 об. (×19); е—13 перегородка, 1,3 об. (×18); ж—26 перегородка, 2,2 об. (×15); з—34 перегородка, 2,8 об. (×10); и—41 перегородка, 3,3 об. (×9); к—49 перегородка, 3,7 об. (×7); л—66 перегородка, 4,2 об. (×4); м—ч—изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: м—4 линия (×19); н—6 линия (×19); о—10 линия, к. 1 об. (×19); п—12 линия, 1,3 об. (×19); р—17 линия, 1,8 об. (×19); с—20 линия, к. 2 об. (×20); т—24 линия, 2,2 об. (×19); у—32 линия, 2,8 об. (×9); ф—39 линия, 3,3 об. (×8); х—44 линия, с. 4 об. (×7); ц—50 линия, к. 4 об. (×6); ч—64 линия, с. 5 об. (×3,5); Мангышлак, Кериз; верхний альб

Поперечное сечение. Как и у предыдущих видов, наблюдаются три стадии (рис. 6, *в—л*). На протяжении первых двух оборотов ширина остается почти неизменной, а высота очень медленно возрастает. Третий оборот характеризуется более быстрым увеличением высоты, поперечное сечение становится овальным. Наконец, четвертый и пятый обороты приобретают округленно-трапецевидную форму с уплощенной брюшной стороной и слабовыпуклыми боковыми.

Скульптура. Первые три оборота гладкие. С середины четвертого оборота одновременно с уплощением брюшной стороны в верхней части боковых сторон появляются косо направленные вперед утолщения, которые в дальнейшем удлиняются и преобразуются в ребра.

Лопастная линия изучена с четвертой до 64 линии (рис. 6, *м—ч*). Прослежены все деления, от I до VII. На четвертой лопастной линии наблюдается уплощение внутренней лопасти, а на пятой ее двураздельность выражена более отчетливо. Хорошо наблюдается, что II и III деления последовательно фиксируются сначала на наружной стороне лопасти I<sub>v</sub> (рис. 6, *с*), а затем на внутренней стороне этой же лопасти (рис. 6, *т, у*).

Усложнение седел и лопастей. В конце второго оборота на боковых сторонах пупковой лопасти возникают два симметричных зубца, приводящие к ее трехраздельности с укороченной осевой частью. В начале третьего оборота усложняются брюшная лопасть, наружное седло, спинная лопасть и так далее.

Соотношение седел и лопастей. Как и у всех остальных видов, пупковая лопасть на всех стадиях сохраняет главенствующее положение. Спинная и брюшная лопасти при равной глубине различаются по ширине. Такое же соотношение существует между первой пупковой лопастью и внутренней ветвью внутренней лопасти. Ширина сатуральной лопасти к концу четвертого оборота составляет около двух пятых ширины лопастной линии. В конце четвертого оборота наблюдается незначительное провисание этой лопасти.

**Онтогенез *Anahoplites michalskii* Semenov.** Изучены три экземпляра прекрасной сохранности из отложений верхнего альба Туаркыра (разрез Бейнеу) и Карашора.

Начальная камера валикообразной формы с высоким срединным седлом. Ее размеры: диаметр — 0,58 мм, длина — 0,78 мм. Изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины характеризуется теми же особенностями, что и у предшествующих видов.

Скульптура. Первые три оборота гладкие. В конце третьего оборота в нижней половине боковых сторон появляются слабоволнистые расплывчатые редкие ребра и на перегибе к брюшной стороне многочисленные тонкие косо направленные вперед штрихи. К середине четвертого оборота скульптура на перегибе брюшной и боковых сторон практически исчезает. К концу четвертого оборота постепенно расширяющиеся плоские ребра лучше видны в верхней половине оборота. На пятом обороте скульптура имеет вполне сформировавшийся облик. Наблюдаются широкие плоские серпообразно изгибающиеся ребра, слабо выступающие в нижней половине боковых сторон и постепенно расширяющиеся к брюшной стороне, по краям которой окончания ребер образуют чередующиеся возвышения. На перегибе к пупковой стенке имеются четкие заостренные бугорки, к которым иногда попарно подходят ребра.

Лопастная линия (рис. 7). Морфогенез лопастной линии подробно исследован на двух экземплярах. Третья лопастная линия пятилопастная (рис. 7, *а*); шов рассекает первую пупковую лопасть.

В пятой лопастной линии в основании внутренней лопасти появляется вторичное седло, делящее эту лопасть на две равные части. В седьмой лопастной линии две возникшие лопасти отличаются друг от друга, в восьмой это различие проявляется более резко, а в десятой и тринадцатой лопастных линиях глубокая внутренняя ветвь —  $I_d$  ничем не напоминает мелкую наружную ветвь  $I_v$ , переместившуюся к этому моменту на шов. Рисунок 7 подтверждает, что II, III и IV деления приурочены именно к лопасти, а не к седлу. Для V, VI, VII и VIII делений это логично предположить, но трудно показать столь наглядно.

Преобразования, происшедшие с внутренней лопастью, позволяют говорить о появлении линейной сутуральной лопасти, ширина которой к концу пятого оборота составляет 0,4 ширины лопастной линии.

Усложнение имеющихся седел и лопастей происходит в той же последовательности, как и у предыдущих видов, начинаясь на втором обороте с пупковой лопасти. Боковые зубцы пупковой лопасти развиваются неравномерно, и она становится резко асимметричной; две обособившиеся ветви, возможно, следует рассматривать как новые самостоятельные лопасти, таким образом  $U \rightarrow (U_2 U_1 U_2) \rightarrow U_2 (U_1 U_2)$ . В качестве самостоятельного элемента, видимо, следует рассматривать и лопасть, делящую наружное седло, т. е. появляется боковая лопасть.

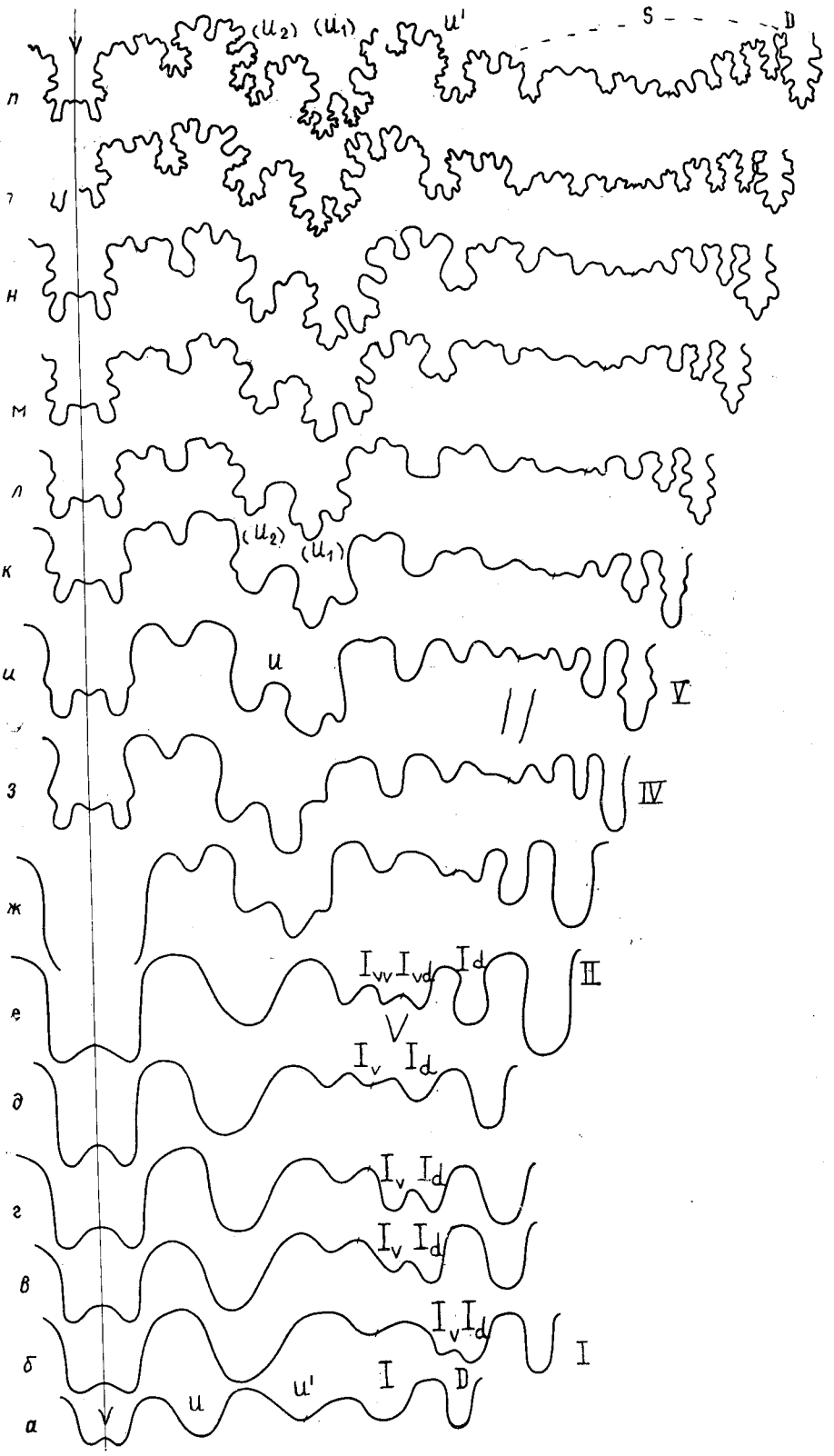
Соотношение седел и лопастей. Первоначально брюшная, пупковая и спинная лопасти имеют одинаковую глубину. С середины второго оборота пупковая лопасть и по глубине и по ширине начинает значительно превосходить две другие. Вместе с тем по сравнению с остальными видами даже наиболее глубокая пупковая лопасть имеет наименьший размах (табл. 1).

**Заключение.** Сравнение онтогенезов всех изученных видов позволяет сделать следующие выводы. Начальная камера валикообразная с ангустиселлятным срединным седлом, имеющая в диаметре 0,50—0,60 мм и в длину 0,65—0,80 мм [5].

**Поперечное сечение.** В онтогенезе раковины наблюдались следующие три стадии. От первой перегородки до середины или конца второго оборота ширина поперечного сечения не увеличивается, весьма медленно возрастает высота оборота. Ширина первых двух перегородок всегда больше, чем несколько последующих, не говоря уже об уменьшении из-за первичного пережима ширины и высоты в конце первого оборота. Вторая стадия характеризуется переходом от низкого эллипсоидального поперечного сечения к округленно-квадратному. Она занимает на раковине примерно один—полтора оборота. Для третьей стадии характерно быстрое возрастание высоты и увеличение инволютности раковины. Скульптура появляется не ранее конца третьего оборота, становление ее приурочено к четвертому обороту.

**Лопастная линия.** Анализ полученных данных позволяет высказать следующие соображения. Просутура трехлопастная, шов рассекает первую пупковую лопасть; примасура пятилопастная. У шва просутура и примасура соединяются. Новые элементы представляют собой результат многократного повторного деления внутренней лопасти и ее производных. Прослеживается до семи — восьми последовательных делений (табл. 2).

**I деление.** На третьей—пятой лопастных линиях в основании внутренней лопасти появляется возвышение, увеличение которого приводит к появлению двух новых лопастей, развивающихся неравномерно. Внутренняя ветвь  $I_d$  углубляется, занимая место внутренней лопасти. Наружная ветвь  $I_v$  расширяется и смещается к шву с одновременным перемещением на наружную сторону первой пупковой лопасти.



II деление. В середине или конце второго оборота распадается расположенная на шве ветвь  $I_v$  ( $I_v \rightarrow I_{vv}I_{vd}$ ). Интервал между I и II делением составляет от одного до полутора оборотов.

III деление. Вскоре, иногда через две-три лопастные линии наружная из возникших ветвей —  $I_{vv}$  смещается на наружную сторону, а ветвь  $I_{vd}$ , располагающаяся на шве, делится вновь ( $I_{vd} \rightarrow I_{vvd}I_{vdd}$ ).

Все последующие деления протекают по такому же плану, как II и III деление. I деление отличается от остальных тем, что место деления находится за швом на внутренней стороне оборота. Разрыв между I и II делением больше, чем между остальными.

Изменение формы поперечного сечения и появление новых элементов на ранних стадиях представляет собой независимо идущие процессы. Это особенно наглядно подтверждается необычайно ранним разделением внутренней лопасти, когда площадь поперечного сечения остается неизменной. Можно утверждать, что серия седел и лопастей, возникающая в области шва, является производной именно внутренней лопасти; по смыслу она отвечает сатуральной лопасти Ведекинда, но I деление приурочено к внутренней стороне оборота. Появление серии лопастей в области шва трактуется мной иначе, чем О. Шиндевольфом. Лопасты  $U_3$  и  $U_4$  О. Шиндевольфа, соответствующие нашим лопастям  $I_{vv}$  и  $I_{vvdv}$ , по его мнению, возникают в результате деления седел, и в сатуральную лопасть может преобразоваться только лопасть  $U_4$ . У видов *A. daviesi* Spath и *A. michalskii* Sem., видимо, можно говорить о появлении боковой лопасти, получающей полное развитие у семейства Placenticeratidae [2, 3, 6].

Особо следует отметить тенденцию к изменению формы пупковой лопасти от узкой симметричной трехраздельной с хорошо развитой центральной ветвью к широкой резко асимметричной, что наблюдалось у позднеальбского *A. michalskii* Sem. (рис. 7).

Итак, у всех видов рода *Anaploplites* лопастная линия развивается на основе трехлопастной просутуры и пятилопастной примасутуры. Непременным является раннее деление внутренней лопасти и в результате серии повторных делений образование сатуральной лопасти. И наконец, отчетливо проявляется стремление к разделению пупковой лопасти на две неравные части:  $U \rightarrow U_2(U_1U_2)$ .

Усложнение имеющихся элементов. У всех видов сначала происходит усложнение наружных, а затем внутренних элементов. Появление боковых зубцов пупковой лопасти у всех видов и экземпляров совпадает с началом второго деления. Далее усложняется брюшная лопасть, а затем наружное седло, реже наоборот. На различных участках третьего оборота появляются зубцы на боковых сторонах спинной лопасти, а затем на боковых сторонах внутренней ветви внутренней лопасти.

Соотношение седел и лопастей. Примасура у всех видов характеризуется одинаковой глубиной брюшной, пупковой и спинной лопастей, укороченной внутренней и мелкой первой пупковой лопастью. В дальнейшем пупковая лопасть постепенно превосходит остальные.

---

Рис. 7. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Anaploplites michalskii* Sem.; экз. № 14203/150: а, б, в, г, д — 3, 4, 6, 10, 12 линии ( $\times 57$ ); е — 13 линия, с. 2 об. ( $\times 57$ ); ж — 16 линия, 1,7 об. ( $\times 46$ ); з — 20 линия, 2,2 об. ( $\times 26$ ); и — 23 линия, с. 3 об. ( $\times 23$ ); к — 26 линия, 2,7 об. ( $\times 17$ ); л — 33 линия, к. 3 об. ( $\times 12,5$ ); м — 38 линия, 3,2 об. ( $\times 10,5$ ); н — 43 линия, с. 4 об. ( $\times 8,5$ ); о — 62 линия, 4,2 об. ( $\times 3,7$ ); п — 72 линия, 4,7 об. ( $\times 3$ ); Туаркыр, Бейнеу; верхний альб





Для приведенных в табл. 1 отношений в качестве единого знаменателя взята ширина изображенной линии от середины брюшной до середины спинной лопасти. Относительная ширина сутуральной лопасти примерно одинакова, хотя можно увидеть ее незначительное увеличение у более древних видов по сравнению с более молодыми. У видов, встречающихся в среднем альбе, сутуральная лопасть имеет некоторое провисание.

Проведенный анализ позволяет отметить ряд отличий в морфогенезе раковины у видов среднего альба, с одной стороны, и верхнего альба — с другой, служит еще одним подтверждением в пользу проведения границы между этими подъярусами в основании зоны *A. rossicus*. Во то же время единый план строения, безусловная преемственность всех исследованных элементов заставляют воздержаться от разделения рода *Anahoplites* *Huatt* на два самостоятельных: собственно род *Anahoplites* *Huatt* и род *Semenovites* *Glasun*.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Глазунова А. Е. О новом альбском роде аммонитов Закаспия.— «Информац. сб. ВСЕГЕИ. Палеонтол. и стратигр.», 1960, № 36.
2. Ильин В. Д. Аммониты семейства *Placenticeratidae* *Huatt* из верхнемеловых отложений Средней Азии.— В кн.: Труды Всесоюз. науч.-исслед. геол. развед. нефт. ин-та, вып. 171. М., 1975.
3. Мирзоев Г. Г. О взаимоотношении семейств *Hoplitidae* и *Placenticeratidae*.— «Палеонт. журн.», 1967, № 4.
4. Мирзоев Г. Г., Мельникова Т. П. Онтогенетическое развитие альбских аммонитов рода *Anahoplites*.— «Палеонт. журн.», 1971, № 3.
5. Михайлова И. А. Начальные камеры аммонитов рода *Anahoplites* *Huatt* (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*).— ДАН СССР, 1973, т. 210, № 5.
6. Михайлова И. А. Связь раннемеловых и позднемеловых голплитаций.— «Списание на Българского геологическо дружество», 1974, год. 2.
7. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов.— «Труды ПИНа», 1949, т. 20.
8. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. VI.— «Abh. Acad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl.», 1966, N 8.
9. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. VII.— «Abh. Acad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl.», 1968, N 3.
10. Wiedmann J. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. *Phylloceratina*, *Lytoceratina*.— «Palaeontographica», 1962, Bd 118, Abt. A.

Поступила в редакцию  
23.03.79