

СВЯЗЬ РАННЕМЕЛОВЫХ
И ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГОПЛИТАЦИЙ

И. А. Михайлова

THE RELATIONSHIP
BETWEEN EARLY CRETACEOUS
AND LATE CRETACEOUS HOPLITACEAE

I. A. Mikhailova

В меловых отложениях юга СССР широким распространением пользуются роды и виды надсемейства Hoplitaceae, разделяющиеся на 4 семейства: Hoplitidae H. Douville, Leymeriellidae Breistroffer, Schloenbachiidae Parona et Bonarelli и Placenticeratidae Hyatt. Первые два семейства ограничены альбским ярусом, а вторые два распространены в позднем мелу, появляясь, вероятно, в самых верхах альба. Онтогенетическое изучение переходных форм позволяет достаточно четко проследить две линии в развитии надсемейства Hoplitaceae: ведущие от семейства Hoplitidae, с одной стороны, к семейству Schloenbachiidae (? *Callihoplites* → *Saltericerat* → *Schloenbachia*) и, с другой стороны, к семейству Placenticeratidae (*Anahoplites* → *Karamaicerat* → *Placenticerat*).

Достаточно многочисленной литературы, в которой в той или иной степени освещаются разные стороны этого вопроса, лишь в своей незначительной части основывается на онтогенетических исследованиях. Среди этих работ необходимо упомянуть исследования И. Смита об изучении личиночных стадий рода *Schloenbachia* (Smith, 1899) и филогении рода *Placenticerat* (Smith, 1900). Позднее попытка изучения морфогенеза гоплитидных аммонитов была предпринята Спетоном (Spath, 1923). Недавно, почти одновременно, появились работы Г. Г. Мирзоева (1967), И. Видмана (Wiedmann, 1966) и О. Шиндевольфа (1967), посвященные рассмотрению вопросов филогении и систематики гоплитаций.

В моем распоряжении имеются аммониты очень хорошей сохранности из альбских и сеноманских отложений Мангышлака, переданные мне А. С. Алексеевым, В. А. Коротковым, В. Н. Поляковым и М. И. Соколовым, которым я хочу выразить свою искреннюю признательность. Обработанный материал хранится на кафедре палеонтологии МГУ в колл. № 85, 114, 135, 149, 150, 176.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ РЯД ? *CALLIHOPLITES* —
SALTERICERAS — *SCHLOENBACHIA*

Для этого генетического ряда ранее был известен только морфогенез лопастной линии для представителей рода *Schloenbachia* (Smith, 1900; Wiedmann, 1966; Schindewolf, 1967; Михайлова, 1970), два других рода — *Callihoplites* и *Saltericeras* изучены впервые. Последний из упомянутых родов — *Saltericeras* — был установлен недавно. В 1960 г. А. А. Атабекян в списке характерных видов указал *Saltericeras* (gen. nov.) *salteri* Sharpe. Год спустя, в 1961 г., А. А. Атабекян привел краткую историю вида „*Ammonites*“ *salteri* Sharpe, но не дал его диагноз и не указал состав.

Начальная камера (рис. 1 а—в) у всех изученных экземпляров имеет валикообразную форму с высоким брюшным седлом. Хорошо виден цекум, имеющий овальное (а не круглое) поперечное сечение (рис. 1 б). От заднего конца цекума отходит просифон лентовидной формы. Размеры начальных камер колеблются в незначительных пределах: диаметр изменяется от 0,50 до 0,55 mm, длина — от 0,70 до 0,75 mm (см. таблицу № 1).

Поперечное сечение у всех трех форм, представленных на рис. 1 г—ф, на первых двух оборотах очень низкое эллипсоидное, слабо увеличивающееся в высоту и ширину; на третьем и в первой половине четвертого оборота площадь сечения возрастает значительно быстрее и одновременно изменяется его конфигурация в связи с тем, что высота увеличивается быстрее ширины и одновременно с этим внутренняя сторона оборота становится все более вогнутой. На этой стадии (рис. 1 е, ж; 1 м, 1 с) у рассматриваемых форм не наблюдается никаких различий.

Последние стадии, соответствующие четвертому и пятому обороту, отражают переход от округленно-прямоугольного поперечного сечения с широкой брюшной стороной (*Callihoplites*) к округленно-трапециевидному поперечному сечению с уплощенной килеватой брюшной стороной (*Schloenbachia*, рис. 1 у, ф) через формы с зачаточным тупым килем (*Saltericeras*, рис. 1 н).

Лопастная линия. Для всех голплитид характерна пятилопастная примасура и чрезвычайно раннее разделение внутренней лопасти — I¹. Это было показано Шиндевольфом (1967), Видманом (1966), И. А. Михайловой (1970, 1973 а, 1973 б). Исследования Смита (1899, 1900) не соответствуют современному уровню знаний и вряд ли заслуживают в связи с этим серьезной критики.

Иначе трактовал особенности этого семейства Г. Г. Мирзоев (1967), который вслед за Спетом (1923) отмечал четырехлопастную примасуру и не наблюдал деления внутренней лопасти. Впоследствии Г. Г. Мирзоев склонился к мнению, высказанному Шиндевольфом и Видманом (Мирзоев, Мельникова, 1971). Эти разногласия вызваны тем, что деление внутренней лопасти происходит очень рано, примерно в середине первого оборота, и поэтому наблюдается только при очень детальном изучении.

¹ В статье используется терминология лопастной линии, принятая в „Основах палеонтологии“ (1962).

Ниже рассмотрим морфогенез лопастной линии *Callihoplites* sp., *Saltericeras* sp. juv. и *Schloenbachia varians* Sow. Так как наиболее подробно был изучен вид *Schloenbachia varians*, то целесообразно начать рассмотрение с него, хотя в данном генетическом ряду род *Schloenbachia* является конечным. Были развернуты 6 экземпляров из сеноманских отложений Мангышлака. Наилучшая сохранность оказалась у 3 экземпляров из урочища Жосалы, лопастная линия одного из них изображена на рис. 2.

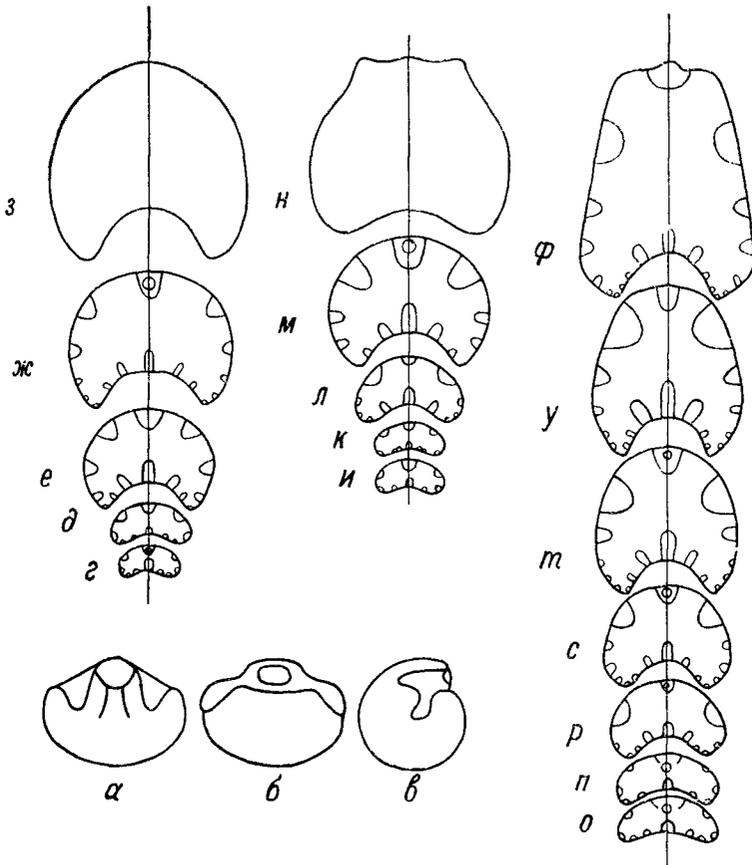


Рис. 1

a-a — начальная камера *Schloenbachia varians* Sow.; экз. № 176/7861 (×28); Мангышлак, уроч. Жосалы; сеноман; *z z* — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины *Callihoplites* sp.; экз. № 114/11297; *z* — конец 1-го оборота (×8); *d* — конец 2-го оборота (×8); *e* — конец 3-го оборота (×8); *m* — середина 4-го оборота (×7), *z* — середина 5-го оборота (×3); Мангышлак, кол. Кугусем; верхний альб; *u-n* — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины *Saltericeras* sp. juv.; экз. № 114/11341; *u* — середина 1-го оборота (×13), *л* — конец 1-го оборота (×13); *л* — 2,7 оборота (×7); *м* — середина 4-го оборота (×7); *н* — конец 5-го оборота (×2,7); Мангышлак, кол. Кугусем; верхний альб; *o-phi* — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины *Schloenbachia varians* Sow.; *o-n* — экз. № 176/7861; *p-phi* — экз. № 176/7862; *o* — конец 1-го оборота (×21); *п* — начало 2-го оборота (×21); *p* — 2,7 оборота (×10); *с* — начало 4-го оборота (×8); *т* — 3,3 оборота (×8); *у* — конец 4-го оборота (×6); *ф* — 4,6 оборота (×4); Мангышлак, уроч. Жосалы; сеноман

Размеры начальных камер (в миллиметрах)

<i>Schloenbachia varians</i> Sow	176/7861	0,50	0,725	0,275	0,40
	176/7862	0,525	0,70	0,275	0,40
<i>Schloenbachia</i> sp. juv.	85/9803	0,50	0,75	—	—
<i>Callihoplites</i>	114/11297	—	0,75	—	—
<i>Saltericeras</i>	114/11341	0,55	0,75	0,275	0,40
<i>Anahoplites intermedius</i>	150/14201	0,60	0,775	0,25	0,425
<i>Anahoplites michalskii</i>	150/14201	0,625	0,825	—	—
<i>Karamaiceras</i>	149/14226	0,65	0,825	0,275	0,45
sp.	149/14225	0,625	0,75	0,30	0,575
<i>Placenticeras gaurdakense</i>	135/9892	0,70	1,00	0,35	0,525
<i>Placenticeras</i> sp. juv.	135/9900	0,75	0,95	0,35	0,55

Просутура (рис. 2 а) трехлопастная: UU^1I , шов пересекает лопасть U_1 , брюшное седло узкое, высокое, спинное — низкое, широкое. Третья лопастная линия состоит из пяти лопастей: пупковая (U), первая пупковая (U^1) и спинная (D) лопасть остаются целыми, брюшная лопасть как и обычно двураздельная, а в основании внутренней лопасти I появляется небольшое возвышение — начинается разделение этой лопасти.

На этом стоит остановиться особо. На рис. 2 б—з отчетливо видно постепенное поднятие вторичного седла во внутренней лопасти, разделение этой лопасти на две дочерние: I_v и I_d , более быстрое углубление ветви I_d , занявшей место первоначальной внутренней лопасти, и отставание в размерах и одновременное расширение ветви I_v . Вместе с этим лопасть U^1 смещается на наружную сторону оборота и ее положение занимает ветвь I_v . Процесс разделения происходит очень быстро: от третьей (рис. 2 б) до одиннадцатой (!) лопастной линии, соответствующей началу второго оборота. Уже на рис. 2 д и 2 е сходство „близнецов“ полностью утрачивается и лопасть I_d может неправильно интерпретироваться как лопасть I , а лопасть I_v как U^2 , то есть как результат деления седла U^1/I . Это свойство голплитид было впервые показано Шиндевольфом (1967, рис. 406 а—д), а нами лишь более подробно прослежено и поэтому отражено более наглядно (1973 а, в).

Однако дальнейший ход развития представляется нам иначе, чем это следует из работ Видмана (1966) и Шиндевольфа (1967). По моему мнению, все последующие новые лопасти как у семейства Hoplitidae, так и у семейства Schloenbachiidae являются результатом деления лопасти I_d (1970). На рис. 2 з видно, что во второй половине второго оборота мелкая широкая лопасть I_v сместилась на шов и в ее основании появилось небольшое возвышение, приводящее к разделению этой лопасти на две новые: I_{vv} , которая в дальнейшем смещается на наружную сторону, и I_{vd} , которая остается на шве. Таким образом второе деление лопасти принципиально отличается от первого только одним: место деления перемещается с внутренней стороны оборота на шов. Шиндевольф и Видман в противоположность сказанному считают, что эта лопасть, как и следующая (U_3 и U_4 по терминологии Шиндевольфа) появляются вследствие деления седла. Однако рис. 2 л и 2 м показывают, что и следующая лопасть возникает на шве именно как следствие деления лопасти, а не седла.

целесообразно использовать для всей системы появившихся лопастей индекс \bar{S} . Так как в данном случае ясно, что сутуральная лопасть возникает в результате многократного деления лопасти, то предлагается использовать еще дополнительный индекс I , поясняющий природу этой лопасти.

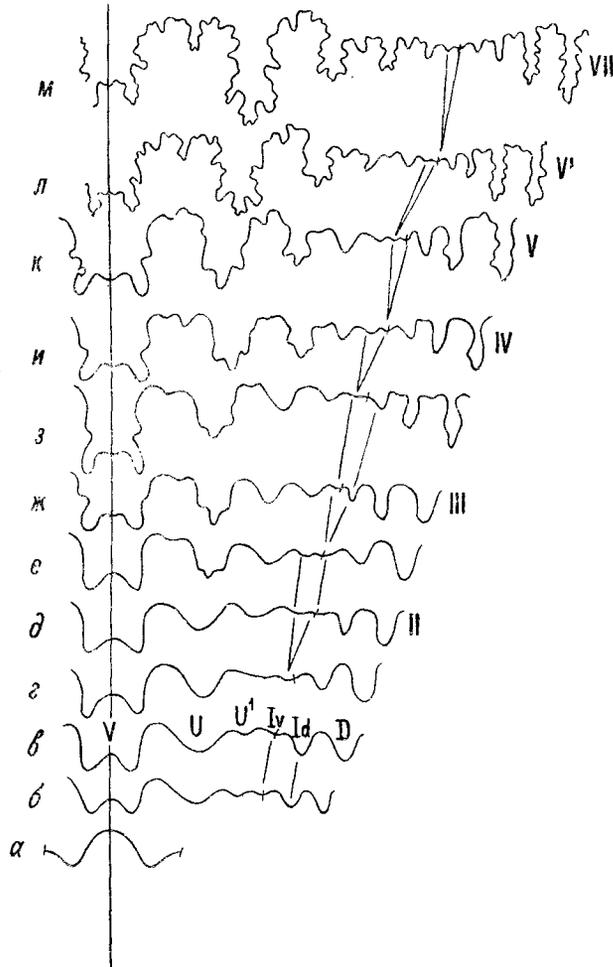


Рис. 3

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Callioplites* sp.; экз. № 114/11297; а — 1-ая линия, б — конец 1-го оборота; в — при $V=0,5$ мм, $\bar{S}=1,0$ мм (а-в — $\times 40$); г — при $V=0,7$ мм, $\bar{S}=1,3$ мм ($\times 36$); д — при $V=1,0$ мм, $\bar{S}=1,7$ мм ($\times 30$); е — при $V=1,2$ мм, $\bar{S}=1,8$ мм ($\times 25$); ж — при $V=1,7$ мм, $\bar{S}=2,2$ мм ($\times 22$); з — при $V=2,1$ мм, $\bar{S}=2,8$ мм ($\times 20$); и — при $V=2,5$ мм, $\bar{S}=3,4$ мм ($\times 14$); к — при $V=3,8$ мм, $\bar{S}=2,8$ мм ($\times 15$); л — при $V=6,0$ мм, $\bar{S}=7,5$ мм ($\times 7$); м — при $V=8,5$ мм, $\bar{S}=8,5$ мм (6); Мангышлак, кол. Кугусем; верхний альб

Усложнение имеющихся седел и лопастей в начале третьего оборота затрагивает наружную сторону лопастной линии, а затем во второй половине этого оборота распространяется и на внутреннюю сторону.

Соотношение имеющихся элементов. Пупковая лопасть (U) на всем протяжении сохраняет главенствующую роль, она шире и глубже остальных, по форме трехраздельная, относительно симметричная. Первая пупковая лопасть (U¹), напротив, со временем занимает подчиненное значение, достигая, примерно, половины глубины пупковой лопасти (U).

Таким образом существо всех преобразований лопастной линии у *Schloenbachia varians* Sow. сводится к чрезвычайно раннему делению внутренней лопасти на две части и последующему многократному делению одной из возникших лопастей с попеременным смещением появляющихся лопастей то на наружную, то на внутреннюю сторону оборота.

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Callihoplites* sp. (рис. 3) легко сопоставляется с тем, что ниже было подробно рассмотрено для *Schloenbachia varians* Sow. Однако так как рис. 3б отражает строевые лопастной линии в начале второго оборота, то правильная расшифровка возможна только при сопоставлении с уже изученными голплитациями, так как к этому моменту внутренняя лопасть претерпела деление и произошло полное обособление дочерних лопастей I_v и I_d. Хорошо прослеживаются все последующие деления от II до VII, включительно.

Для *Saltericeras* sp. juv. морфогенез лопастной линии наблюдался не полностью. В середине первого оборота (рис. 4а) уже намечается двураздельность внутренней лопасти. Следующая изображенная лопастная линия соответствует концу первого оборота и в связи с сужением оборота оказывается короче, чем более ранняя (см. 4а и 4б). Эта особенность видна на рисунках во всех случаях, когда для первого оборота показаны две или более лопастные линии (см. рис. 2в, г; 4а, б; 6а, б; 7в, г).

Итак, возможный генетический ряд? *Callihoplites* — *Saltericeras* — *Schloenbachia* подтверждается: 1. Единым способом изменения лопастной линии в онтогенезе раковины; 2. Особенности поперечного сечения; 3. Характером скульптуры. Разделение семейства Hoplitidae и семейства Schloenbachiidae по способу изменения лопастной линии невозможно. Только особенности формы раковины и скульптуры являются в данном случае критерием для разделения этих семейств.

В качестве предкового рода с наибольшей вероятностью может рассматриваться *Callihoplites* Spath. Однако не исключено, что предковым является род *Lepthoplites* Spath. Общность морфогенеза представителей этого рода и рода *Schloenbachia* рассматривалась нами ранее (1970). Промежуточным родом безусловно является недавно установленный А. А. Атабекиным (1960) род *Saltericeras*, у которого имеется зарождающийся киль, столь характерный для рода *Schloenbachia*.

Безусловно, что семейство Schloenbachiidae следует относить к надсемейству Hoplitaceae и килеватые Acanthocerataceae могут иметь с ними только чисто внешнее конвергентное сходство, поэтому нельзя согласиться с точкой зрения, высказанной Ф. Романом (Roman, 1938) и Р. Кейси (Casey, 1965). Первый автор рассматривает род *Schloenbachia* в надсемействе Acanthocerataceae (в современном понимании), а второй считает, что семейство Forbesiceratidae следует рассматривать в надсемействе Acanthocerataceae, производя его от семейства Schloenbachiidae.

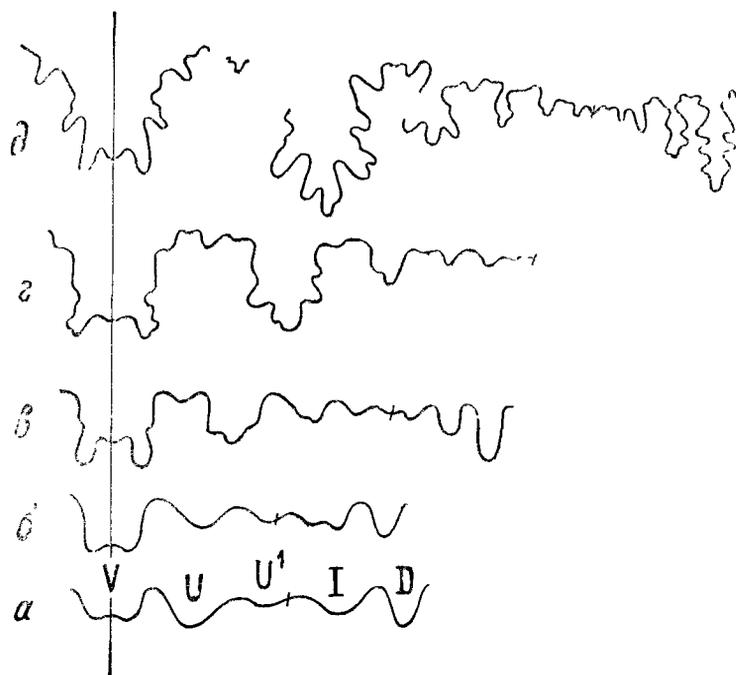


Рис. 4

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Saltericerus* sp. juv.; экз. № 114/11341; а — середина 1-го оборота ($\times 43$); б — конец 1-го оборота ($\times 43$); в — 1,6 оборота ($\times 16$); г — середина 4-го оборота ($\times 14$); д — конец 5-го оборота ($\times 5,5$); Мангышлак, кол. Кугусем; верхний альб

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ РЯД ANAHOPLITES — KARAMAICERAS — PLACENTICERAS

Этот ряд иллюстрирует переход от семейства Hoplitidae к семейству Placenticeratidae. По этому вопросу имеется больше сведений, но еще меньше единодушия.

Помимо уже упоминавшихся работ И. Смита (Smith, 1900), Г. Г. Мирзоева (1967), Г. Г. Мирзоева и Т. П. Мельниковой (1971), О. Шиндевольфа (1967), а также Т. Мацумото (Matsumoto, 1953), следует отметить, что в таких крупных справочниках, как „Основы палеонтологии“ (1958) и „Treatise on Invertebrate“ (1957), положение семейства Placenticeratidae дается различно. В „Основах палеонтологии“ это семейство включено в надсемейство Engonocerataceae, а в „Treatise on Invertebrate“ оно, хотя и рассматривается в составе надсемейства Hoplitaceae, но зато наряду с „настоящими гоплитами“ сюда отнесены и такие семейства, как Deshayesitidae и Douvilleiceratidae.

Итак, первый член этого ряда — род *Anahoplites* — является типичным представителем семейства Hoplitidae. Ранние стадии детально отображены

Шиндевольфом (1967, рис. 398); полностью морфогенез был изучен мною у 7 различных видов, приуроченных к 4 различным стратиграфическим уровням среднего и верхнего альба. Так как у наиболее молодых представителей этого рода, таких как *Anahoplites michalskii* Semen., нет принципиальных отличий от того, что наблюдается у рода *Karamaiceras*, то ниже мы ограничимся в основном рассмотрением рода *Karamaiceras* Sokolov и *Placenticerias* Meek.

Начальная камера (рис. 5 а—е) валиковидная с высоким брюшным седлом, обычно имеющая хорошо выраженный цекум, нередко овальный в поперечном сечении (рис. 5г). Размеры начальных камер заметно увеличи-

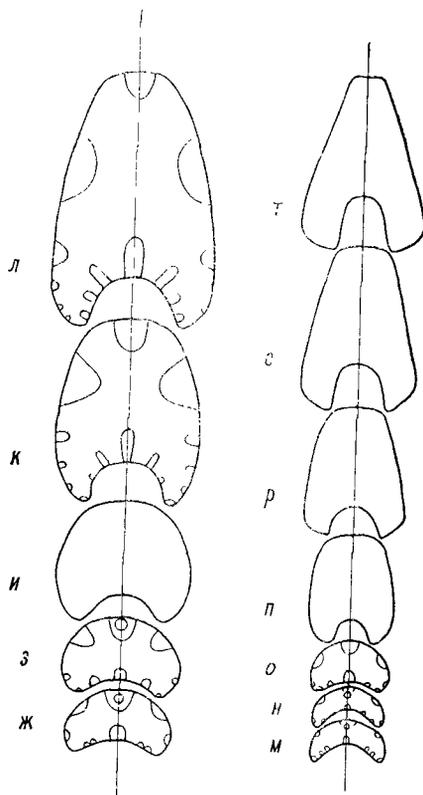
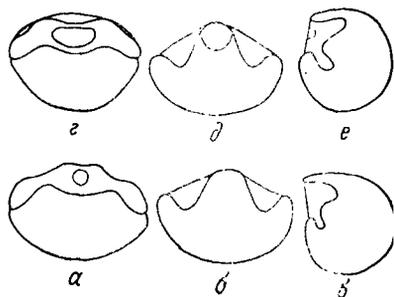


Рис. 5

а—в — начальная камера *Karamaiceras kolbaense* Sok.; экз. № 149/14226 (×28); Мангышлак, Карамая; верхний альб; г—е — начальная камера *Placenticerias gaurdakense* Lupp.; экз. № 135/9892; Мангышлак, Кугусем; сеноман; ж—л — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины *Karamaiceras kolbaense* Sok. экз. № 149/14225; ж — конец 1-го оборота (×19); з — 1,8 оборота (×14); и — 2,2 оборота (×10,5); к — 2,8 оборота (×9); л — 3,5 оборота (×6); Мангышлак, Карамая; верхний альб; м—т — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины *Placenticerias gaurdakense* L. и р.р.; экз. № 135/9892; м — 5-ая перегородка (×24); н — 8-ая перегородка (×24); о — 1,4 оборота (×14); п — 3,5 оборота (×3,6); р — начало 5-го оборота (×3,2); с — 4,5 оборота (19); т — начало 6-го оборота (×0,9); Мангышлак, кол. Кугусем; сеноман



ваются от *Anahoplites* (Михайлова, 1973 б) к *Placenticerias*, достигая у последних диаметра 0,75 мм и длины 1,00 мм (см. табл.). Поперечное сечение цекума от круглого до овального (рис. 5 а, з).

Поперечное сечение (рис. 5 ж—т) у *Karamaiceras kolbaense* Sok. и *Placenticerias gaurdakense* Lurr. на ранних стадиях не имеет каких-либо отличий (см. 5 ж—з и 5 м—н). Переходная стадия, обычно занимающая третий оборот, характеризуется более быстрым возрастанием высоты оборота. На четвертом-пятом обороте высота оборота значительно превосходит его ширину и наблюдаются заметные отличия у двух рассматриваемых

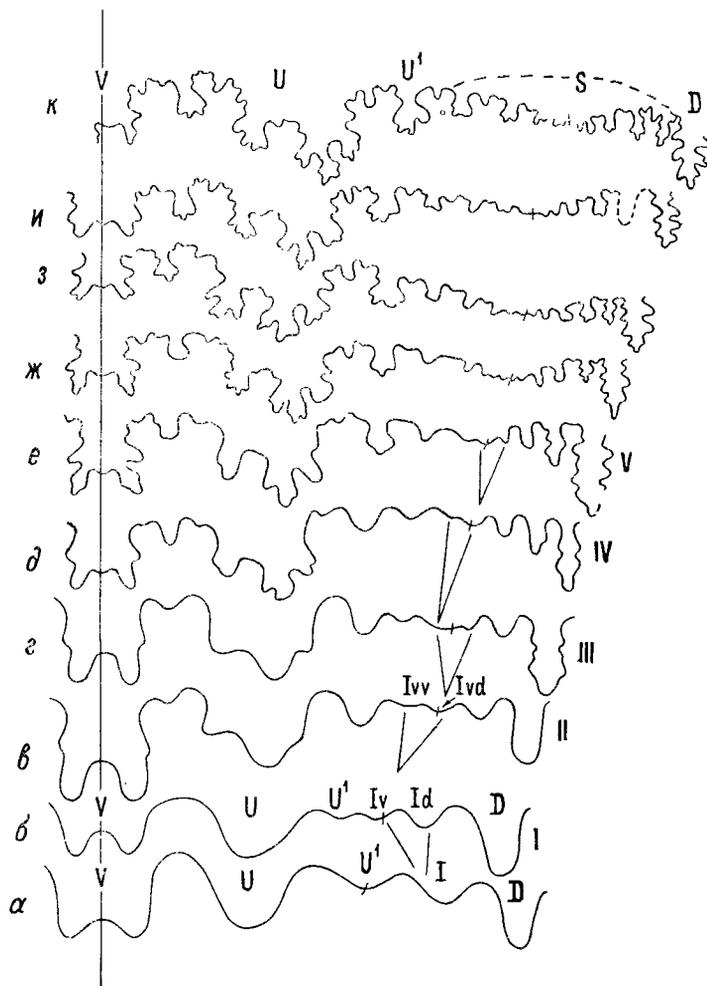


Рис. 6

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Karamaiceras kolbaense* Sok.; экз. № 149/14226; а — 0,25 оборота ($\times 66$); б — конец 1-го оборота ($\times 66$); в — 1,25 оборота ($\times 43$); г — конец 2-го оборота ($\times 34$); д — конец 3-го оборота ($\times 16$); е — 3,3 оборота ($\times 13$); ж — 3,6 оборота ($\times 10$); з — конец 4-го оборота ($\times 6,3$); и — 4,3 оборота ($\times 5$); к — 4,6 оборота ($\times 4,3$); Мангышлак, Карамая; верхний альб

мых форм. У *Karamaiceras kolbaense* поперечное сечение вытянутое округленно-трапециевидное с закругленными боковыми сторонами, а у *Placenticerias gaurdakense* округленно-треугольное с уплощенной брюшной стороной.

Лопастная линия для рода *Karamaiceras* изучалась на двух экземплярах от первого до пятого оборота. В первой четверти оборота она состоит из пяти лопастей: брюшной — V, пупковой — U, первой пупковой — U¹, внутренней — I и спинной — D (рис. 6 а). В конце этого оборота новые лопасти I_v и I_d, возникшие за счет разделения внутренней лопасти, полностью обособились друг от друга и наружная из них — I_v сместилась на шов (рис. 6 б). Лопасть I_v относительно рано разделяется с образованием новых лопастей (рис. 6 в).

На следующих рисунках 6 г, д и е можно видеть аналогичные повторные деления лопасти, находящейся на шве. Хорошо расшифровывается пять делений, хотя сложность пришовной части свидетельствует о том, что их больше.

Таким образом основной признак надсемейства Hoplitaceae — пятилопастная примасура, раннее разделение внутренней лопасти и последующее многократное деление расположенной на шве лопасти с попеременным смещением новых лопастей — в полной мере присуще данному роду. Эти же признаки наблюдаются и у второго изученного экземпляра. Поэтому нельзя согласиться с мнением Г. Г. Мирзоева (1967) о четырехлопастной примасуре и появлении новых лопастей в результате деления седла U/I.

Специфические признаки, присущие *Karamaiceras* и унаследованные этим родом от поздних *Anahoplites*, закладываются сравнительно рано и сводятся к нескольким моментам: 1. Пупковая лопасть (U) на втором обороте осложняется двумя зубцами, из которых наружный крупнее внутреннего и в ходе развития несколько обособляется от центральной части и внутреннего зубца пупковой лопасти. Тем самым пупковая лопасть становится резко асимметричной, хотя еще и не распадается на новые самостоятельные лопасти. 2. Наружное седло (V/U) расширяется, вторичная лопасть этого седла интенсивно прогибается, почти достигая размеров первой пупковой лопасти (U¹) и превосходя внутреннюю ветвь пупковой лопасти (I_d). Эта вторичная лопасть является предвестником боковой лопасти (L), достигшей полного развития у рода *Placenticerias*. 3. Брюшная лопасть значительно укорачивается по сравнению с пупковой лопастью. Эта особенность у представителей *Anahoplites* почти не проявляется. 4. Сутуральная лопасть от провисающей у видов рода *Anahoplites* среднего альба становится почти линейной у позднеальбских *Anahoplites* и *Karamaiceras* (рис. 6 и, к). Эти особенности подтверждают необходимость отнесения рода *Karamaiceras* к семейству Placenticeratidae, как это было предложено М. И. Соколовым (1967).

Все перечисленные признаки находят свое отражение на рис. 7, 8 и 9, на которых изображен морфогенез лопастной линии *Placenticerias gaurdakense* (рис. 7), *Pl. grossouvrei* (рис. 8) и *Placenticerias* sp. juv. (рис. 9). Трехлопастная просура с высоким брюшным и низким спинным седлом наблюдалась у *Placenticerias gaurdakense* (рис. 7 а). Уже в третьей лопастной линии внутренняя лопасть I характеризуется отчетливо выраженной двураздельностью. К середине второго оборота разделение внутренней лопасти I на две дочерние I_v и I_d полностью заканчивается, сходство между

ними утрачивается и плоская широкая I_v полностью смещается на шов, вытесняя тем самым на наружную сторону оборота лопасть U^1 . Дальнейшее появление новых лопастей в области шва происходит точно также, как у *Karamaiceras kolbaense* Sok. (рис. 6) и других представителей семейства Hoplitidae. Отчетливо можно проследить до пяти делений.

Собственно особенности семейства Placenticeratidae проявляются в трех направлениях:

1. Очень рано в середине (реже в конце) второго оборота возникает зубец на наружной стороне пупковой лопасти (рис. 7*e*, 8*v* и 9*g*), а затем на ее внутренней стороне (рис. 8*d* и 9*d*). Наружный зубец увеличивается значительно интенсивнее, чем внутренний. Быстрое воздымание вторичного седла на склоне пупковой лопасти приводит к разделению этой лопасти на две неравные части: $U \rightarrow U_2 U_1$. Тенденция к такому разделению проявлялась у *Karamaiceras kolbaense* Sok., о чем говорилось ранее.

2. Примерно с конца второго оборота наружное седло осложняется вторичной лопастью, которая быстро углубляется и на последних стадиях

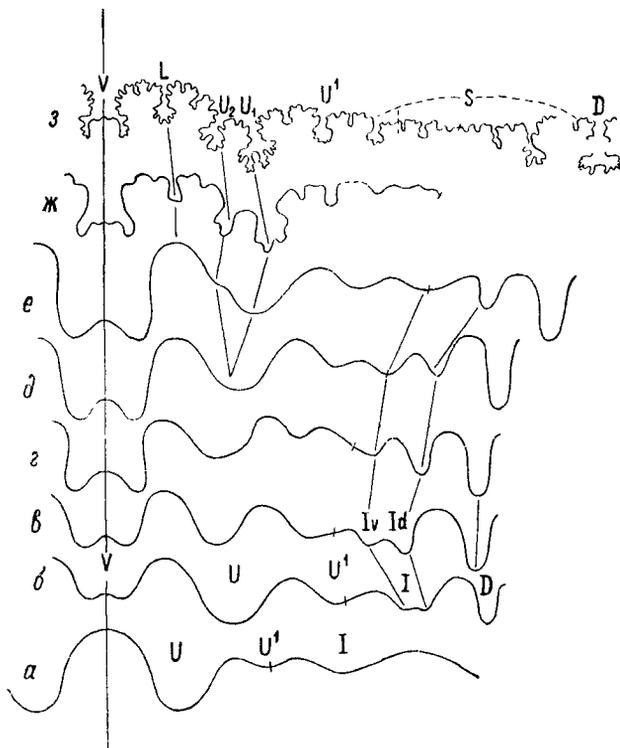


Рис. 7

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Placenticereras gaurdakense* Lurr.; экз. № 135/9892; *a* — 1-ая линия; *б* — 3-ья линия; *в* — 7-ая линия; *г* — 1,4 оборота; *д* — 1,7 оборота; *е* — конец 2-го оборота ($\times 1,5$); *ж* — 4,2 оборота ($\times 8,5$); *з* — конец 6-го оборота ($\times 1,5$); Мангышлак, кол. Кугусем; сеноман

иногда превосходит брюшную лопасть. Эта новая лопасть по терминологии В. Е. Руженцева должна получить название боковая лопасть — L.

3. Одновременно с этим брюшная лопасть испытывает обратное стрем-

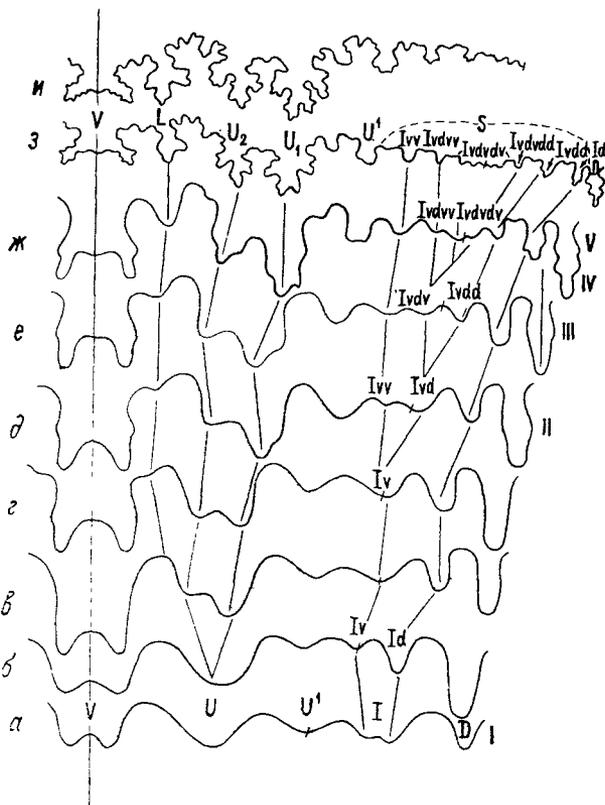


Рис. 8

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Placenticerus grossouvrei* S. m.; экз. № 135/9875; а — 3-ья линия (×64); б — начало 2-го оборота (×64); в — 1,4 оборота (×55); г — 1,5 оборота (×47); д — 1,6 оборота (×40); е — 2-го оборота (×35); ж — при B=2,2 мм (×20); з — при B=12,3 мм (×5,5); и — при B=26,2 мм (×2,75); Мангышляк, кол. Кугусем; сеноман

ление: она постепенно укорачивается по сравнению с другими лопастями; ее зубцы могут резко расходиться в стороны (рис. 8и).

4. Наконец, сутуральная лопасть (S) в отличие от своих гоэлитидных предков никогда не бывает провисающей.

В литературе имеются сведения об онтогенезе видов рода *Metaplacenticerus* (Smith, 1900; Matsumoto, 1953 и Schindewolf, 1967). Начальные стадии *Metaplacenticerus pacificum* (Smith) Смитом были изображены не точно. Шиндевольф переизучил этот вид и показал свойственное всем гоэлитациям разделение внутренней лопасти (= U₁; Шиндевольфа). Онтогенезу *Metaplacenticerus subtilistriatum* (Jimbó) посвящена статья Matsumoto (1953), однако, автор не смог правильно расшифровать ход из-

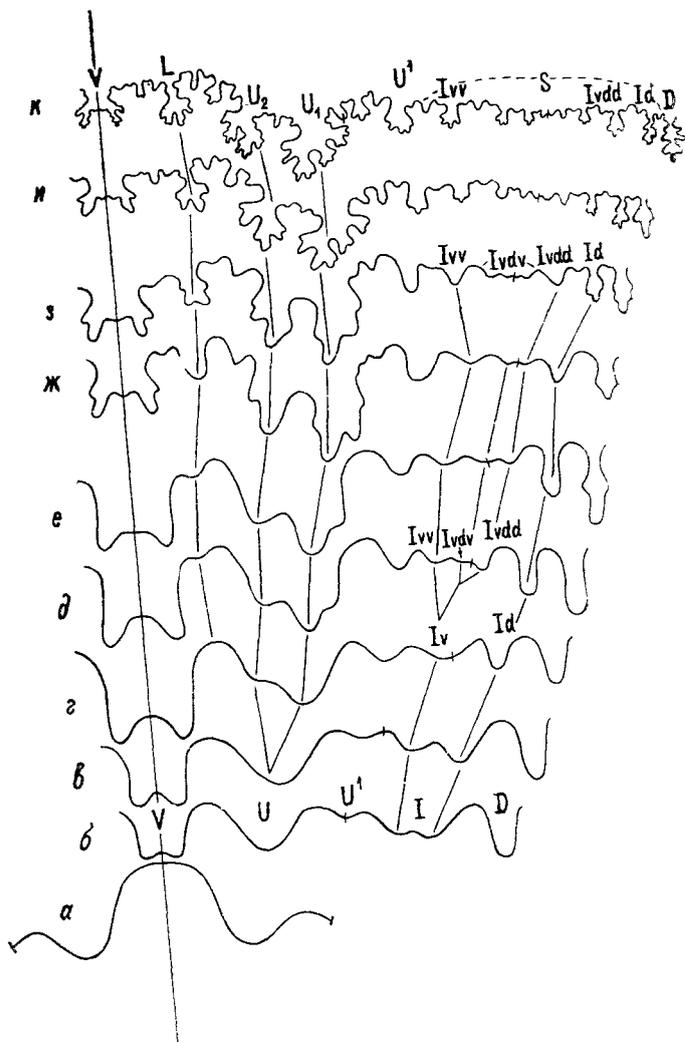


Рис. 9

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Placenticerias* sp. juv.; экз. № 135/9900; а — 1-ая линия (×56); б — 0,25 оборота (×56); в — 0,7 оборота (×56); г — 1,5 оборота (×50); д — 1,7 оборота (×48); е — начало 3-го оборота (×34); ж — 2,7 оборота (×17,5); з — начало 4-го оборота (×13); и — 3,5 оборота (×6,5); к — 4,3 оборота (×4); Мангышлак, кол. Кугусем; сеноман

менения лопастной линии в онтогенезе раковины. Последние стадии развития, приведенные в работе Смита, показывают разделение пупковой лопасти на три самостоятельные лопасти (Smith, 1900), но дополнительная лопасть вторичного седла не достигает размеров самостоятельной лопасти. Таким образом при сравнении этих двух родов *Placenticerias* и *Metapla-*
centicerias отчетливо проявляется не только сходство, но и различие. Что

касается других родов этого семейства, то пока не имеется данных по морфогенезу лопастной линии.

Все сказанное выше безусловно свидетельствует о родстве семейства *Hoplitidae* и *Placenticeratidae*, подтверждая точку зрения Смита (Smith, 1900), Шиндевольфа (Schindewolf, 1967), Г. Г. Мирзоева (1967) и др. исследователей и тем самым отвергая возможность происхождения этого семейства от семейства *Phylloceratidae*, как предполагает Матsumото (Matsumoto, 1953).

*

Кратко проследив две линии развития, ведущие от семейства *Hoplitidae* к семейству *Schloenbachiidae*, с одной стороны, и *Placenticeratidae*, с другой, можно отметить следующее:

1. Все три семейства характеризуются трехлопастной просутурой и пятилопастной примасутурой.

2. Внутренняя лопасть I очень рано разделяется на две дочерние I_v и I_d , которые вскоре обособляются и теряют сходство; лопасть I_d располагается на месте родоначальной внутренней лопасти, а лопасть I_v смещается к шву.

3. Все последующие лопасти возникают в результате многократного разделения лопасти, располагающейся на шве (I_v), с попеременным смещением одной из новых лопастей то на наружную, то на внутреннюю сторону оборота и повторным делением второй лопасти.

4. Отличие семейств *Hoplitidae* и *Schloenbachiidae* проявляется в форме и скульптуре раковины, но не в морфогенезе лопастной линии.

5. Отличие семейств *Hoplitidae* и *Placenticeratidae* более глубокое: помимо особенностей формы и скульптуры четко различается и строение лопастной линии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атабекян, А. А. Стратиграфия верхнемеловых отложений Западного Копет-Дага. — Проблема нефтегазоносности Средней Азии, вып. I. Труды ВСЕГЕИ, нов. серия, 42, 1960.
2. Атабекян, А. А., А. А. Лихачева. Верхнемеловые отложения Западного Копет-Дага. — Проблема нефтегазоносности Средней Азии, вып. 10. Труды ВСЕГЕИ, нов. серия, 62, 1961.
3. Луппов, Н. П., В. В. Друшиц (ред.). Основы палеонтологии. Моллюски. — Головоногие II. Аммоноидеи (цератиты и аммониты). Внутреннераковинные. Москва, 1958.
4. Мирзоев, Г. Г. О взаимоотношении семейств *Hoplitidae* и *Placenticeratidae*. — Палеонт. журн., 2, 1967.
5. Мирзоев, Г. Г. и Т. П. Мельникова. Онтогенетическое развитие альбских аммонитов рода *Anahoplites*. — Палеонт. журн., 3, 1971.
6. Михайлова, И. А. К онтогенезу видов рода *Lepthoplites* Spath и *Schloenbachiidae* Neumayr. — Тезисы докл. у научной отчетн. конф. Геол. ф-та МГУ, 1970.
7. Михайлова, И. А. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumayr (Ammonoidea, Hoplitaceae). — Бюлл. МОИП, нов. сер., LXXVIII, отд. геол., вып. 3, 1973 а.
8. Михайлова, И. А. Начальные камеры аммонитов рода *Anahoplites* Nyatt (Ammonoidea, Hoplitaceae). — Докл. Ак. Наук СССР, 210, вып. 5, 1973 б.
9. Михайлова, И. А. Об онтогенезе четырех видов рода *Cleoniceras* Pagoda et Volporelli (Hoplitaceae, Ammonoidea). — Вестн. Моск. Университета, Геология, 3, 1973 в.

10. Руженцев, В. Е. (ред.). Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. I: наутилоидеи, бактриоидеи, аммоноидеи. 1962.
11. Соколов, М. И. *Karamaiceras* gen. nov. из враконских отложений Восточного Маңгышлака. — Палеонт. журн., № 2, 1967.
12. Casey, R. A monograph of the *Ammonoidea* of the Lower Greensand. Part VI, Palaeontographical Society, 1965.
13. Matsumoto, T. On the ontogeny *Metaplacenticeras subtilistriatum* (Jimbo). — Japan. J. Geol. and Geogr., **23**, 1953.
14. Roman, F. Les Ammonites jurassiques et crétacées. Paris, 1938.
15. Schindewolf, O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. — Abh. der Math. — Naturwiss. Klasse, **8**, 1967.
16. Smith, J. P. Larval stages of *Schloenbachia*. — Journ. Morphol., **VXI**, 1, 1899.
17. Smith, J. P. The Development and Phylogeny of *Placenticeras*. — Proc. Calif. Acad. Sci., 3d ser., Geol., **1**, 7, 1900.
18. Spath, L. F. A monograph of the *Ammonoidea* of the Gault. Part I, 1923.
19. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L. Mollusca 4, Cephalopoda. Ammonoidea. 1957.
20. Wiedmann, J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick (2 Teil). — Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., **125**, 1966.

МГУ им. М. В. Ломоносова
кафедра палеонтологии

(Summary)

The representatives of the superfamily *Hoplitaceae* play a leading part. In the evolution of that superfamily, at the boundary between the Early and Late Cretaceous, two lines of development are distinctly traced out, originating from the family *Hoplitidae*: one of them leading towards the family *Schloenbachiidae*, and the second towards the family *Placenticeratidae*.

In view of tracing out the first line of development, the ontogenesis of the representatives of *Callihoplites* Spath — *Saltericeras* Atab. — *Schloenbachia* Neum. is followed up. These three genera have a manner in common for changes in the suture line; they are typical with a five-lobus prima-suture, an early division of the inner lobe and the emergence of a sutural lobe which is relatively symmetrical in relation to the seam. The characters of the families are reflected in the shape and the sculpture.

The second line of development *Anahoplites* Hyatt — *Karamaiceras* Sokol. — *Placenticeras* Meek is distinguished, in addition to the characters mentioned above, also by two other features: 1. development of a markedly asymmetrical umbilical lobe which frequently results in the formation of new umbilical lobes, and 2. a hypertrophic development of the secondary lobe in the external saddle acquiring the meaning of an independent lateral lobe — L — in the representatives of the family *Placenticeratidae*.

These conclusions are made as a result of the studies carried out on a number of ontogeneses of the genera mentioned above. The terms accepted in "Osнови Palaeontologii" are used in the paper: ventral lobe — V, umbilical lobe — U, first umbilical lobe — U¹, internal lobe — I, and dorsal lobe — D.