

М. В. КАКАБАДЗЕ

АНЦИЛОЦЕРАТИДЫ
ЮГА СССР
И ИХ
СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ



АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А. И. ДЖАНЕЛИДZE

Труды, новая серия, вып. 71

М. В. КАКАБАДZE

АНЦИЛОЦЕРАТИДЫ ЮГА СССР И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ



<http://jurassic.ru/>

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕЦНИЕРЕБА»

ТБИЛИСИ

1981

56 (С)
28.1 (2Г)
262 (47)
К 16

УДК 564.53 (47+57)—13

Работа является первой монографической сводкой по анцилоцератидам Юга СССР (Крым, Кавказ, Средняя Азия). В ней рассмотрены систематика, палеоэкология и стратиграфическое значение анцилоцератид. В главе о экологии предлагается новая схема морфологической классификации мезозойских развернутых аммонитов, рассмотрены вопросы образа жизни, среды обитания, а также прохореза и тафономии анцилоцератид. По новому разрешены некоторые вопросы систематики данного семейства. Охарактеризованы все роды (в том числе 3 установлены автором) и новые виды (14) анцилоцератид, встреченные на территории Юга СССР. На основе анализа комплексов аммонитов рассмотрены вопросы зонального деления готерива, баррема и апта некоторых регионов и уточнено стратиграфическое значение известных на Юге СССР видов анцилоцератид. Предпринята также попытка сопоставления биостратиграфических схем готерива—апта Юга СССР и некоторых южных и северных регионов Европы.

Редактор канд. геол.-мин. наук Э. В. Котетишвили

ВВЕДЕНИЕ

Представители семейства *Ancyloceratidae* наряду с другими гетероморфными аммонитами довольно широко распространены географически. Некоторые из них являются руководящими ископаемыми для готерива, баррема и апта. Кроме того, анцилоцератиды характеризуются весьма изменчивыми формами раковины, что усиливает интерес к этой группе аммонитов с точки зрения палеобиологических исследований.

На Юге СССР анцилоцератиды обильно представлены в нижнемеловых отложениях Юго-Западного Крыма, Кавказа и западной части Средней Азии. Еще в прошлом столетии они были описаны под разными родовыми наименованиями. Первые сведения содержатся в работах Л. Ф. Бацевича, С. Е. Симоновича (1873) и С. Е. Симоновича, А. И. Сорокина, Л. Ф. Бацевича (1874, 1875). Позже Д. Антула (*Anthula*, 1900) изучал разнообразную меловую ископаемую фауну, в том числе и аммониты, описав несколько видов семейства *Ancyloceratidae*. В изучении анцилоцератид Крыма, Кавказа и Закаспия большую роль сыграли труды Н. И. Каракаша (1897, 1907) и И. М. Синцова (1905, 1906, 1908, 1913, 1914 и др.), в которых помимо других ископаемых описано большое число новых видов анцилоцератид. Представляет интерес также работа П. А. Казанского (1914), описавшего несколько видов анцилоцератид из Дагестана. Более полная характеристика видов этого семейства дана И. М. Рухадзе (1933, 1938а, 1938б), в монографиях которого описаны верхнебарремские и аптские аммониты, в том числе и анцилоцератиды Грузии и Северного Кавказа. Работы И. М. Рухадзе легли в основу всех последующих исследований. В ряде работ также появились ценные сведения о представителях данного семейства, найденных на территории Крыма, Северного Кавказа и Грузии (Луппов, 1949, 1952, Эристави, 1955, 1957, 1960, Егоян, 1959, Друщиц, 1960). Из более поздних работ следует отметить исследования М. В. Какабадзе (1970, 1977, 1979), М. В. Какабадзе, Т. Н. Богдановой и И. А. Михайловой (1978), Т. Н. Богдановой и И. А. Михайловой (1975) и др., однако и в них освещены лишь отдельные вопросы экологии или систематики данного семейства.

В предлагаемой работе изложены результаты монографического изучения анцилоцератид Крыма, Кавказа и Средней Азии (рис. 1); рассмотрены вопросы систематики, экологии и стратиграфического значения анци-

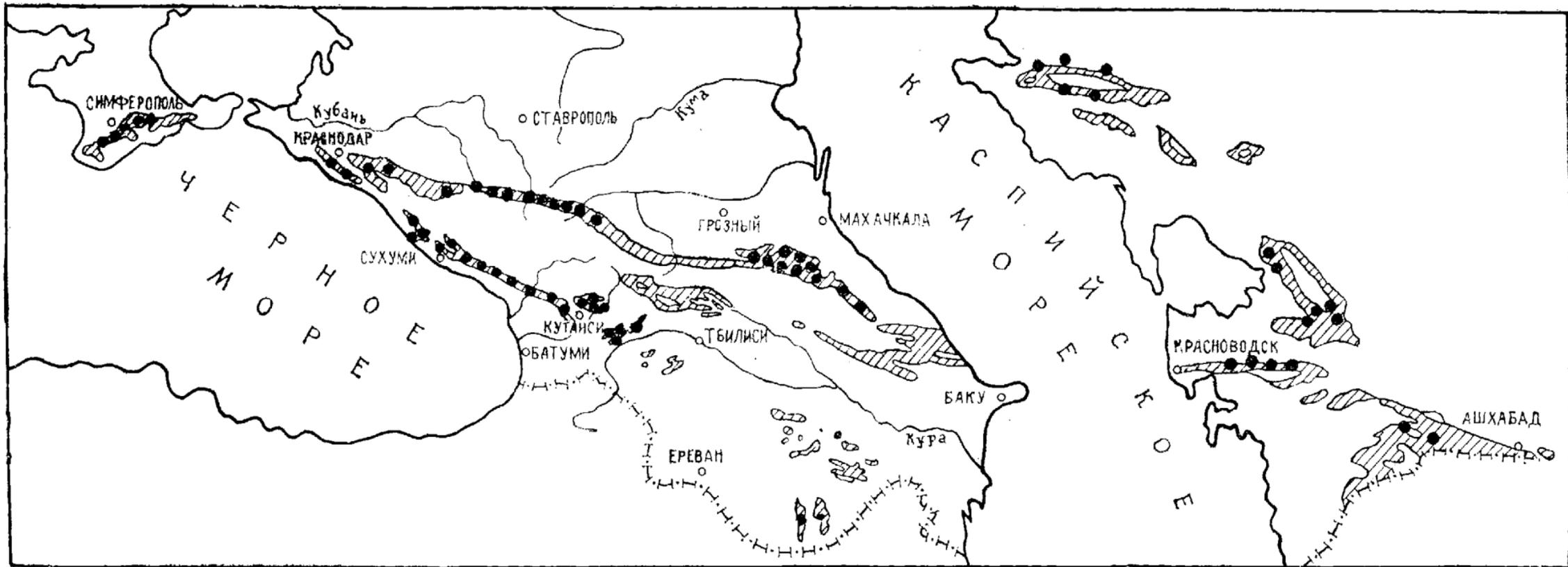


Рис. 1. Схематическая карта выходов нижнемеловых отложений (заштрихована) с местонахождениями (черные кружки) анцилоцератид на территории Юга СССР.

лоцератид. В описательной части дается характеристика всех известных на Юге СССР родов *Ancyloceratidae*. Детально описаны также новые виды, а для всех остальных, известных на исследуемой территории видов этого семейства приводятся лишь краткие сведения.

С целью ревизии отдельных видов были просмотрены коллекции И. М. Рухадзе, 1933, 1938а, 1938б (Монографический музей ГИН АН ГССР и Гос. музей Грузии им. С. Джанашия), М. С. Эристави, 1955, 1957, 1959, 1960, Э. В. Котетишвили, 1959, 1970 (Монографический музей ГИН АН ГССР), В. В. Друщица, 1960 (МГУ, Геологический фак.), М. М. Василевского, 1908, И. Ф. Синцова, 1905—1908 (ЦНИГР музей, Ленинград) и В. Л. Егояна, 1959 (ВНИИнефть, Краснодар), а также необработанная коллекция Г. А. Харатишвили (музей кафедры геологии и палеонтологии ГПИ им. В. И. Ленина, Тбилиси).

Кроме того, автор имел возможность ознакомиться в ФРГ с коллекциями, хранящимися в палеонтологических музеях университетов городов Тюбингена (колл. Ф. Квенштедта, 1849, И. Видманна, 1962, 1969, Г. Иммеля, 1978, Г. Клингера, 1973), Гёттингена (колл. В. Кёнена, 1902 и Е. Кемпера, 1976), Мюнстера (колл. А. Гольдфуса, 1836) и в музее естествознания г. Людвигсбурга (колл. Е. Кренкеля, 1910). Во время пребывания в ФРГ автор получал ценные советы от проф. И. Видманна.

Основным материалом для работы послужили послойные сборы ископаемой фауны, произведенные автором в 1970—1978 и 1980 гг. в пределах Грузии, Армянской части Малого Кавказа, Дагестана, Северного и Северо-Западного Кавказа и Крыма. Изучены были также экземпляры, найденные в Грузии Э. В. Котетишвили, Г. П. Лобжанидзе, Н. Н. Квахадзе, М. З. Шарикадзе, И. В. Кванталиани, В. Б. Ревия и Т. А. Пайчадзе, а также Т. Н. Богдановой — в Средней Азии и проф. В. В. Друщицем — в Крыму, любезно переданные автору для обработки.

Всем вышеотмеченным лицам автор выражает глубокую признательность.

Обработанный материал хранится в Монографическом музее Геологического института им. А. И. Джанелидзе АН ГССР (коллекция № 90).

1. ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В семейство *Ancyloceratidae* входят разнообразные формы с довольно сложным строением раковины. Начальные обороты у большинства представителей семейства образуют завернутую в одной плоскости спираль, затем оборот выпрямляется и заканчивается крючком. У некоторых представителей последняя, выпрямленная часть отсутствует. Форма раковины

некоторых анцилоцератид геликоидальная или же сложная, как у кол-хиконов.

Форма поперечного сечения в онтогенезе очень изменчива. На начальных оборотах сечение изменяется от полулунной до эллипсоидальной (ширина преобладает над высотой). Затем в большинстве случаев (имеется в виду плоскоспиральная стадия) сечение последовательно принимает округлую и эллипсоидальную (высота превышает ширину) форму. На остальных оборотах плоской спирали сечение иногда остается эллипсоидальным, а в некоторых случаях принимает овальную, трапецеидальную, прямоугольную или субпрямоугольную формы и, как правило, высота превышает ширину. Лишь у некоторых анцилоцератид в течение всего онтогенеза ширина поперечного сечения преобладает над высотой. У стебля поперечное сечение в основном овальное или эллипсоидальное (высота в большинстве случаев преобладает над шириной), а с верхней части стебля сечение постепенно расширяется и на крючке, особенно на его конечной части, оно принимает округлую, низкоовальную или субквадратную форму. Анцилоцератиды, имеющие геликоидальные обороты, в основном характеризуются широким и слегка асимметричным округлым сечением, но после перехода в плоскоспиральную стадию асимметричность быстро исчезает и сечение принимает эллипсоидальную или субтрапецеидальную форму.

Первый, а в большинстве случаев, и второй обороты раковины лишены скульптуры (раковина гладкая), затем, с началом третьего оборота появляются ребра, которые с возрастом постепенно усиливаются; в редких случаях скульптура появляется в конце второго оборота. Помимо главных ребер в большинстве случаев развиты более тонкие промежуточные и вставные ребра, которые непрерывно пересекают наружную сторону. Лишь в редких случаях отмечается прерывистость ребер на наружной стороне. Некоторые представители характеризуются также присутствием коротких тонких вставных ребер на внутренней стороне оборота. Для анцилоцератид характерно присутствие трехбугорчатых ребер, хотя бугорки лишь в редких случаях прослеживаются на всех стадиях онтогенеза, а в некоторых случаях лишь короткий отрезок в онтогении характеризуется бугорками. Скульптура геликоидально завернутых анцилоцератид, как правило, асимметричная.

Перегородочная линия у анцилоцератид несложная. Просутура двухлопастная, с высоким брюшным и низким спинным седлом. Примасутура состоит из пяти лопастей — VUU^1ID , а на последующей стадии развития первая пупковая лопасть U^1 исчезает и перегородочная линия принимает четырехлопастную форму — $VUID$ (рис. 2), после чего число лопастей и седел до конца геронтической стадии остается постоянным. Брюшная лопасть (V) двураздельная, пупковая (U) и спинная (D) лопасти трехраздельные. Что касается внутренней лопасти (I), то она у большинства пред-

ставителей трехраздельная, а у некоторых—внутренняя лопасть сильно асимметричная и трехраздельность не проявляется. Пупковая лопасть длиннее внутренней и спинной. Боковые седла (V/U, U/I, I/D) двураздельные. Внешнее седло (V/V) субпирамидальной, субтрапецеидальной или субпрямоугольной формы. У геликоидально завернутых форм перегородочная линия асимметрична, а на плоскоспиральной и развернутой стадиях—симметричная.

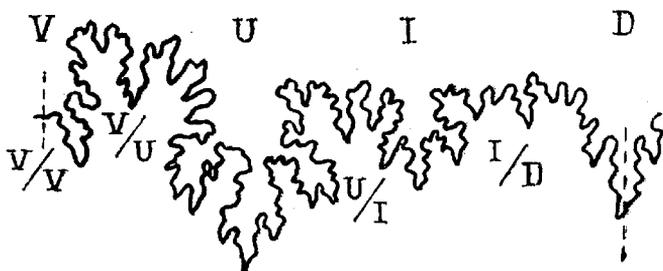


Рис. 2.

Жилая камера у тех представителей анцилоцератид, раковины которых имеют развернутую часть, в некоторых случаях занимает весь стебель и крючок, а чаще она начинается с середины или с верхней части стебля. Устье простое, без апофизов. У анцилоцератид, заканчивающих рост на плоскоспиральной стадии, жилая камера иногда занимает весь последний оборот раковины, а в некоторых случаях — часть последнего оборота. На отрезке, занятом жилой камерой, скульптура, как правило, упрощается и относительно расширяется поперечное сечение оборота. Лишь в редких случаях в конце геронтической стадии замечается общее сужение оборота (уменьшается как высота, так и ширина оборота).

2. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

Изучение вопросов, связанных с образом жизни, средой обитания, а также прохорезом и тафономией представителей анцилоцератид, недостаточно хорошо освещенных в мировой литературе, стало одной из главных задач наших исследований.

Успешное изучение вопросов палеоэкологии отдельных групп аммонитов, как известно, возможно лишь в тех регионах, где имеется богатая ископаемая фауна и где стратиграфия разработана на высоком уровне. Такой материал нами был собран на территории Грузии и в некоторых смежных с ней регионах Северного Кавказа. Изучение ископаемой фауны из большого количества разрезов на данной территории, ревизия богатой музейной коллекции И. М. Рухадзе, 1933, 1938 а, 1938 б и М. С. Эристави, 1955 (где о местонахождениях большинства

экземпляров даны довольно точные сведения), а также ознакомление со всеми основными литературными источниками дали нам возможность осветить основные экологические вопросы анцилоцератид.

2.1. Образ жизни. Образ жизни аммонитов разными авторами трактуется по разному и в первую очередь это касается образа жизни гетероморфных аммонитов. Так как среди современных головоногих моллюсков нет форм, которые имели бы сходную с гетероморфами раковину, то применить обычный метод непосредственного сравнения с рецентными видами (как это достигается при изучении большинства ископаемых наутилоидей, гастропод и двустворок) невозможно. В данном случае единственно правильным методом следует считать использование принципов гомоплазии и, следовательно, функционально-морфологический анализ отдельных стадий каждой изучаемой формы гетероморфных аммонитов, по нашему мнению, приобретает особое значение.

Раковины большинства представителей *Heteromorpha*, в том числе и представителей изучаемого нами семейства *Ancyloceratidae*, в онтогении претерпевают довольно резкие морфологические изменения. Например, виды рода *Kutatissites* *K a k a b a d z e* характеризуются весьма четко отличающимися друг от друга генетически контролирующимися изменениями, обусловившими формирование в начале геликоидальной спирали, затем плоской спирали, после чего оборот выпрямляется и в конце загибается крючкообразно. Эти изменения рассматриваются нами как функционально-приспособительные, а не случайные; скорее всего, они закрепились в генетическом коде благодаря функциональной ценности. На каждой стадии развития, приобретая своеобразную форму раковины, животное, по всей вероятности, меняло и свой образ жизни. Такой вывод подкрепляется данными исследований биологов, согласно которым довольно резкие изменения формы в ходе онтогенеза во множестве рецентных групп, как правило, сопровождается изменением их образа жизни и, следовательно, считается, что эти изменения имеют приспособительное значение. С другой стороны, явления конвергенции, которые довольно часто проявляются в природе, также указывают на то, что морфологические своеобразия скелета в основном адаптивны. Из сказанного следует, что для изучения образа жизни гетероморфных аммонитов в первую очередь необходимо выделить среди них отдельные морфологические группы и изучение вопросов образа жизни нужно проводить для каждой группы отдельно. Именно такой подход облегчит выяснение функционально-приспособительного значения тех онтогенетических изменений, которыми характеризуются представители каждой морфологической группы.

Первая, довольно успешная попытка морфологического деления гетероморфных аммонитов с целью изучения некоторых вопросов их экологии дается в работе Е. Берри (Berry, 1928). На составленной этим ав-

тором таблицы № 2 приведены некоторые основные морфологические типы цефалопод. Автор считает, что гетерогенность раковин аммонитов в основном вызвана адаптацией. В отличие от нормально свернутых аммонитов, которые в основном были нектонными, часть развернутых аммонитов, а именно геликоидальные (*Turrilites*, *Heteroceras* и др.) и нипонитидные (*Nipponites*) формы несомненно были бентонными. Аммониты, имеющие птихоцератидные раковины (*Ptychoceras*, *Hamulina* и др.), по мнению Е. Берри, были нектонными, ориентированными в воде горизонтально. При исследовании этих форм, к сожалению, автор не ставил перед собой целью изучить вопросы их образа жизни на разных стадиях онтогенеза. Исключение составляет высказывание Е. Берри об образе жизни макроскафитидных форм (*Macroscaphites* и др.); автор отмечает, что на ранней плоскоспиральной стадии эти аммониты, по-видимому, были хорошими пловцами, а на взрослой стадии—пассивно плавающими. Гетероморфные аммониты классифицировались также Д. Скоттом (Scott, 1940), который по форме разделил раковины на четыре группы: 1) развернутые выпрямленные, как *Vacuclites*; 2) изогнутые, как *Crioceras*, *Helicoceras*, *Allocrioceras*, *Exitelloceras*; 3) частично развернутые и крючковатые, как *Scaphites*, *Macroscaphites*, *Warthoceras*, *Hamites*; 4) геликоидально и неправильно свернутые, как *Turrilites*, *Bostrychoceras*, *Nostoceras*, *Nipponites*. Основные морфологические типы раковин гетероморфных аммонитов приводятся в работах «*Treatise on Invertebrate Paleontology*» (1957), «*Основы палеонтологии*» (1958), а также в работах В. В. Друщица (1960, 1974), Р. Кейси (Casey, 1960) и др. Однако следует отметить, что в этих работах данные об образе жизни отдельных групп *Heteromorphia* весьма скудны.

С целью выявления гомологии признаков разных гетероморфных групп функционально-морфологическим анализом нами предпринята попытка более детального рассмотрения данного вопроса. При этом за исходную взята не общая форма взрослой раковины, а особенности изменений морфологических признаков раковины, начиная с ранней стадии онтогенеза. Такой подход вполне оправдан: в онтогенезе животное изменяет (более или менее четко) свой образ жизни, что обусловлено физиологическими изменениями. Эти изменения, как известно, запрограммированы еще в генетическом коде и большей частью более или менее четко начинают выявляться уже на ранней стадии онтогенеза. Из сказанного следует, что рассмотрение вопросов образа жизни аммонитов нужно начинать с эмбриональной стадии.

2. 1. 1. Э м б р и о н а л ь н а я с т а д и я. Изучению эмбриогенеза аммоноидей посвящено множество специальных работ и на сегодняшний день существует два различных мнения: одни исследователи считают, что аммоноидеи последовательно проходят эмбриональную, личиночную и постэмбриональную стадии (Erben, 1962, 1964, Erben et al., 1968, 1969, Lehmann, 1976 и др.), по данным же других (Друщиц, 1956, Друщиц, Хими, 1969, 1970, Богословский, 1969, Иванов, 1971, Kulicki, 1974, 1979

и др.) не подтверждается предположение о трехфазном развитии аммоноидей; наглядно показано, что аммоноидеи в своем развитии проходили эмбриональную и постэмбриональную стадии. Протоконх, просепта и часть первого оборота до первичного валика характеризуются одинаковой призматической микроструктурой, что является показателем их формирования на эмбриональной стадии.

Мы придерживаемся мнения, что аммониты, наподобие современных цефалопод, откладывали яйца, из которых выходили микроскопические животные — аммонителлы (Друщиц, 1956, 1974, Друщиц, Хиами, 1969, 1970). Раковина аммонителлы состоит из протоконха и первого плоскостепирального оборота, представлявшего жилую камеру, разделенную одной или двумя перегородками. В протоконхе выделяется цекум, от которого протягивается просифон; при наличии двух перегородок формировался первый сегмент сифона.

В историческом развитии аммоноидей, как известно, начальная камера развивалась от аселлатной через латисселлатную к ангустиселлатной; наряду с усложнением просутуры происходит усложнение и примасутуры (Врансо, 1878—1880, Schindewolf, 1928, 1929, 1968). При этом выясняется, что все мезозойские аммониты (в том числе и гетероморфы) имеют одинаково построенную эмбриональную раковину, которую фиксирует первичный пережим в конце первого оборота. В отличие от остальных септ, примасепта в ряде случаев имеет сходную с просептой призматическую микроструктуру, что, по всей вероятности, указывает на общность их происхождения уже в яйце (Друщиц и др., 1977). У некоторых родов примасепта имеет перламутровую микроструктуру, что свидетельствует о ее образовании на постэмбриональной стадии.

Среди анцилоцератид морфология эмбриональной раковины нами была рассмотрена на экземплярах родов *Luprovia* Bogd., *Kakab.*, *I. Mich.* и *Caspianites* Casey. Начальная камера у них валиковидная, средней величины ($D=0,46-0,50$ мм; $Ш=0,52-0,60$). Эмбриональная раковина в целом нормально свернута. Она четко фиксируется первичным пережимом, непосредственно за которым начинается разворачивание (рис. 3в). Раковина первого оборота гладкая и ширина поперечного сечения значительно превышает его высоту. При сравнении этих данных с таковыми других представителей меловых гетероморф и мономорф выясняется, что нет значительных различий в строении их эмбриональных раковин.

Таким образом, формирование раковины аммонителлы происходило в яйце, все основные особенности ее строения были запрограммированы в генетическом коде и являются плодом филогенетического (исторического) развития одной из ветвей головоногих моллюсков.

2.1.2. Постэмбриональная стадия и принципы морфологической классификации мезозойских *Heteromorphs*.

Из яйцевой оболочки выходили аммонителлы, которые отличались

от взрослого животного в основном лишь размерами и недоразвитием. Продолжительность стадии ограничивается постройкой первичного валика, образование которого, в свою очередь, указывает на некоторую задержку в росте раковины. Сравнительный анализ структур раковины на начальных оборотах показал (Друщиц и др., 1977), что нет достаточных оснований для допущения того, что продолжительность стадии аммонителлы охватывает и второй оборот, характеризующийся у мономорфных аммонитов сходным превышением ширины над высотой и отсутствием скульптуры (мнение А. Н. Иванова, 1971). Против этого мнения А. Н. Иванова, по нашим наблюдениям, говорят также данные о том, что у нижнемелового рода *Chelonisegas* скульптура появляется уже на втором обороте. С другой стороны, прослеживание изменения формы поперечного сечения первых двух оборотов у гетероморфных родов *Luprovia* и *Caspianites* показало, что после первого оборота (с переходом к прямому стволу) сечение резко изменяется от низкого полулунного овального и округлого, при этом прослеживается

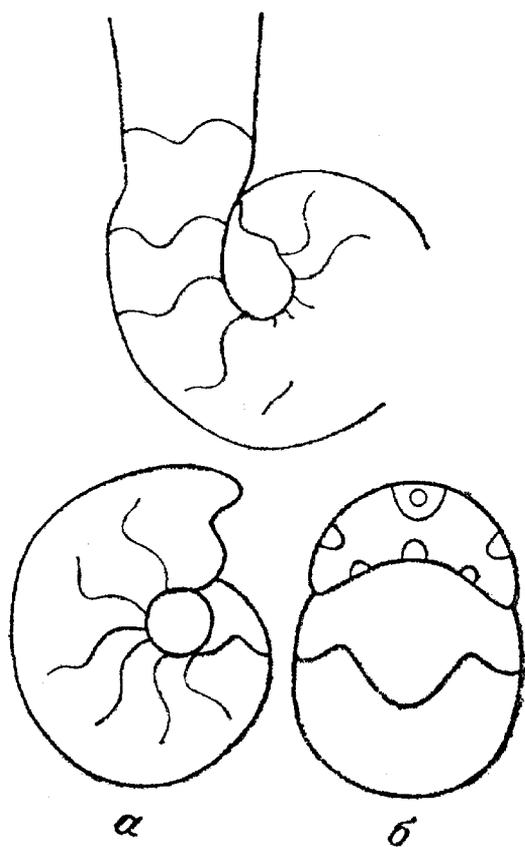


Рис. 3. Схема строения начальной части раковины *Luprovia dostshanensis* В о г д., К а к а в., I. М і с h.; а, б — начальная камера; в — первый оборот и начало прямого ствола (экз. № 7/97, х 43).

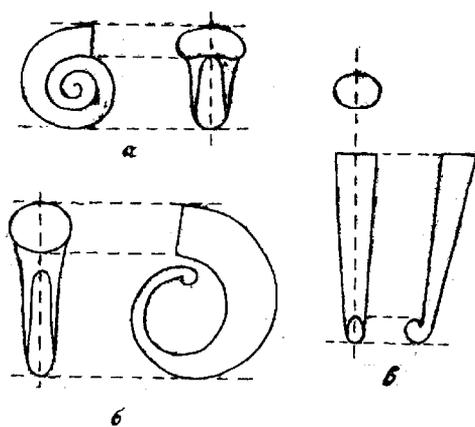


Рис. 4. Схема взаимоотношения начальных оборотов: а — у симметричных гетероморф с соприкасающимися ранними плоскостральными оборотами; б — у симметричных гетероморф с спирально развернутым вторым оборотом; в — у симметричных гетероморф, характеризующихся непосредственным выпрямлением после первого оборота.

быстрое увеличение высоты, а ширина оборота, наоборот, в начале второго оборота по сравнению с первым оборотом уменьшена и лишь затем, на втором обороте начинает постепенно увеличиваться (см. рис. 29).

Решающее же значение имеет то, что после первого оборота у гетероморфного типа обнаруживается довольно резкая морфологическая дифференциация (см. ниже при морфологической классификации гетероморфов).

Касаясь вопроса образа жизни аммонителл, мы придерживаемся утвердившегося в литературе мнения, что они, по-видимому, были планктонными; вполне допустимо, что на этой стадии у них не была развита воронка (Mutvei, Reyment, 1973), однако благодаря протоконху и крохотному размеру, они, по всей вероятности, легко могли переноситься во взвешенном состоянии морскими течениями на значительные расстояния. Часть этих организмов, по всей вероятности, становилась добычей разных обитателей моря, а часть погибала в связи с абиотическими изменениями среды. В тех случаях, когда аммонителлы попадали в благоприятные условия, они выживали и у определенной группы появлялась возможность захватить **новый ареал**.

С точки зрения экологических исследований весьма важны особенности строения второго оборота аммонитов, так как в большинстве случаев именно с началом этой «непосредственно постаммонителловой» подстадии начинают проявляться те своеобразия, которые определяют направления в формировании онтогенетических своеобразий индивида на последующих подстадиях. Следовательно, сравнительный анализ морфологических признаков второго оборота, вместе с данными онтогенетических изменений в целом могут внести ясность не только в вопросы систематики и филогении аммонитов, но и в некоторые вопросы их образа жизни.

По своеобразию завивания раковины после первого эмбрионального оборота у мезозойских аммонитов довольно четко выделяются два основных морфологических типа: мономорфный и гетероморфный.

И. М о н о м о р ф н ы й т и п. Второй оборот соприкасается с первым. Последующие обороты характеризуются различной степенью инволютности. Раковина в целом плоскоспиральная. Ширина поперечного сечения второго оборота превышает высоту, обычно с вогнутостью на внутренней стороне оборота. Тип перегородочной линии чрезвычайно разнообразный. В большинстве случаев вслед за двух- или трехлопастной просутурой следует пятилопастная примасура (VUU^1ID). Некоторые же представители характеризуются шестилопастной примасурой (VUU^1U^2ID).

Если филоцератидные (т. е. сильно инволютные) формы, как правило, характеризуются последующим увеличением числа лопастей (т. н. «основной пятилопастной тип» по И. А. Михайловой, 1978), то в остальных мономорфных представителях встречаются как основной пятилопастной тип развития (*Lytocerataceae*, некоторые *Tetragonitaceae*, а также *Desmoscerataceae*, *Hoplitaceae* и др.), так и пятилопастной переходный (*Нор-*

litaceae, Douvilleicerataceae, Deshayesitaceae и др.) и шестилопастной (поздне-меловые Tetragonitaceae) типы просутур. Пятилопастная примасутура переходного типа, как было показано И. А. Михайловой (1978), характеризуется последующей редукцией первой пупковой лопасти U^1 , и формирование новых элементов в дальнейшем происходит на основе четырехлопастной линии. Аммониты же с шестилопастной примасутурой нередко в конце первого—начале второго оборота становятся пятилопастными (редуцируется вторая лопасть U^2), и все дальнейшие онтогенетические изменения происходят на основе пятилопастной линии.

II. Гетероморфный тип. В данный тип объединены аммониты характеризующиеся в онтогении отклонениями формы раковины от мономорфного типа. Причем гетероморфность проявляется непосредственно после первого оборота или же позже. На основе своеобразия формы завивания на ранней стадии гетероморфные аммониты предлагается разделить на 4 подтипа: 1) симметричные гетероморфы с спирально-развернутым вторым оборотом (с умбиликальным зиянием), 2) симметричные гетероморфы, характеризующиеся непосредственным выпрямлением после первого оборота и состоящие из одного или более прямых стволов, 3) симметричные гетероморфы с соприкасающимися ранними плоскоспиральными оборотами (без умбиликального зияния), 4) асимметричные гетероморфы.

1. Симметричные гетероморфы с спирально-развернутым вторым оборотом. Разворачивание начинается непосредственно после первого объемлющего оборота. В некоторых случаях начальная часть второго оборота образует более или менее короткую субпрямую дугу, которая затем постепенно переходит в пологую дугу, или же второй оборот без полного выпрямления дугообразно отходит от первого оборота (рис. 4б). В обоих случаях раковина характеризуется пупочным зиянием внутри второго оборота. Второй оборот в некоторых случаях соприкасается с эмбриональной раковиной, в большинстве случаев они не соприкасающиеся. Билатеральной симметрией характеризуются перегородки и поперечное сечение. Последнее, в связи с исчезновением выемки на внутренней стороне принимает округлую и субокруглую форму. Примасутура у многих представителей пятилопастная— VUU^1ID (просутура двулопастная) с последующей быстрой редукцией лопасти U^1 (рис. 5), некоторые же имеют четырехлопастную примасутуру— $VUID$ (рис. 6).

После второго оборота представители данного подтипа обнаруживают большое разнообразие, однако двусторонняя симметрия раковины во всех случаях сохраняется до конца геронтической стадии. По своеобразию онтогенетического развития после второго оборота в данном подтипе выделяются отдельные морфологические группы. На основе детального исследования данного вопроса нами, помимо установленных морфологических групп, выделены и новые. Ниже дается краткая характеристика основных морфологических групп (рис. 7, фиг. 1—8) данного подтипа: 1) к р и

о к о н ы—плоскоспиральная раковина с несоприкасающимися оборотами. Типичный представитель (Т. п.)—*Crioceratites duvali* Leveille, 2) м а т е р о н и к о н ы—после спирально-развернутого второго оборота образуется плоскоспиральная раковина с соприкасающимися оборотами. С возрастом, в некоторых случаях, раковина приобретает слабую инволютность. Т. п.—Н. (*Matheronites*) *ridzewskyi* Reppngarten, 3) п с е в д о т у р м а н и к о н ы—после спирально-развернутого второго оборота выдерживается криоцератидный тип завивания, однако поздние обороты соприкасаются и в некоторых случаях приобретают слабую инволютность. Т. п.—Р. (*Pseudothurmannia*) *mortilleti* Spath, 4) а м м о н и т о ц е р а к о н ы—после спирально-развернутого второго оборота образуется плоскоспиральная раковина с соприкасающимися оборотами, а последний оборот постепенно становится несоприкасающимся (криоцератидным). Т. п.—А. (*Ammonitoceras*) *ucetiae* Dumas, 5) г о п л о к р и о к о н ы—ранние

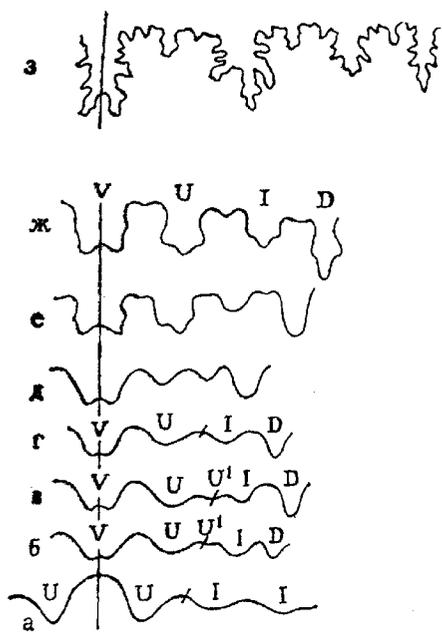


Рис. 5. Изменение формы перегородочной линии у *Lurrovia dostshanensis* Bogd., Kaka b., I. Mich. Экз. № 7-97; а, б, в, г, д—1-я, 2-я, 5-я, 7-я и 10-я линии (x 43); е—при Ш-1,80 мм (x 16); ж—при Ш-2,80 мм (x 16).

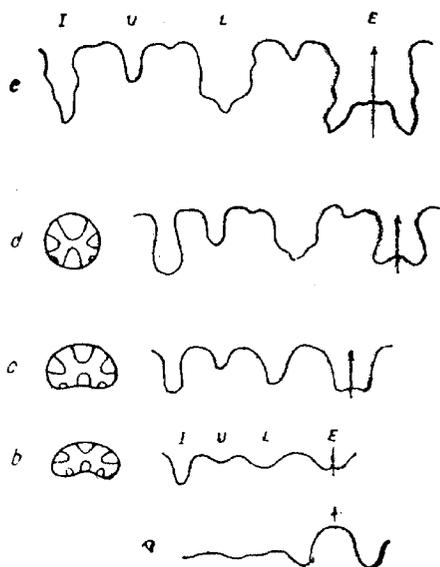


Рис. 6. Изменение формы перегородочной линии *Hamulinites munieri* (Nickles): а—просутура; в—примасутура; с—при В-0,5; е—при В-2,5 мм (по И. Видманну, 1963).

обороты криоцератидные, затем оборот постепенно отходит от спирали и, не выпрямляясь полностью, постепенно загибается крючкообразно. Т. п.—А. (*Hoploceratites*) *dilatatum* Orbigny, 6) а н ц и л о к о н ы—плоскоспиральные обороты несоприкасающиеся, затем оборот выпрямляется и в конце загибается крючкообразно. Т. п.—*Ancylloceras matheronianum* Orbigny, 7) л и т о к р и о к о н ы—плоскоспиральная часть и стебель анцилоцератидные. Выпрямленная конечная часть крючка длинная, дос-

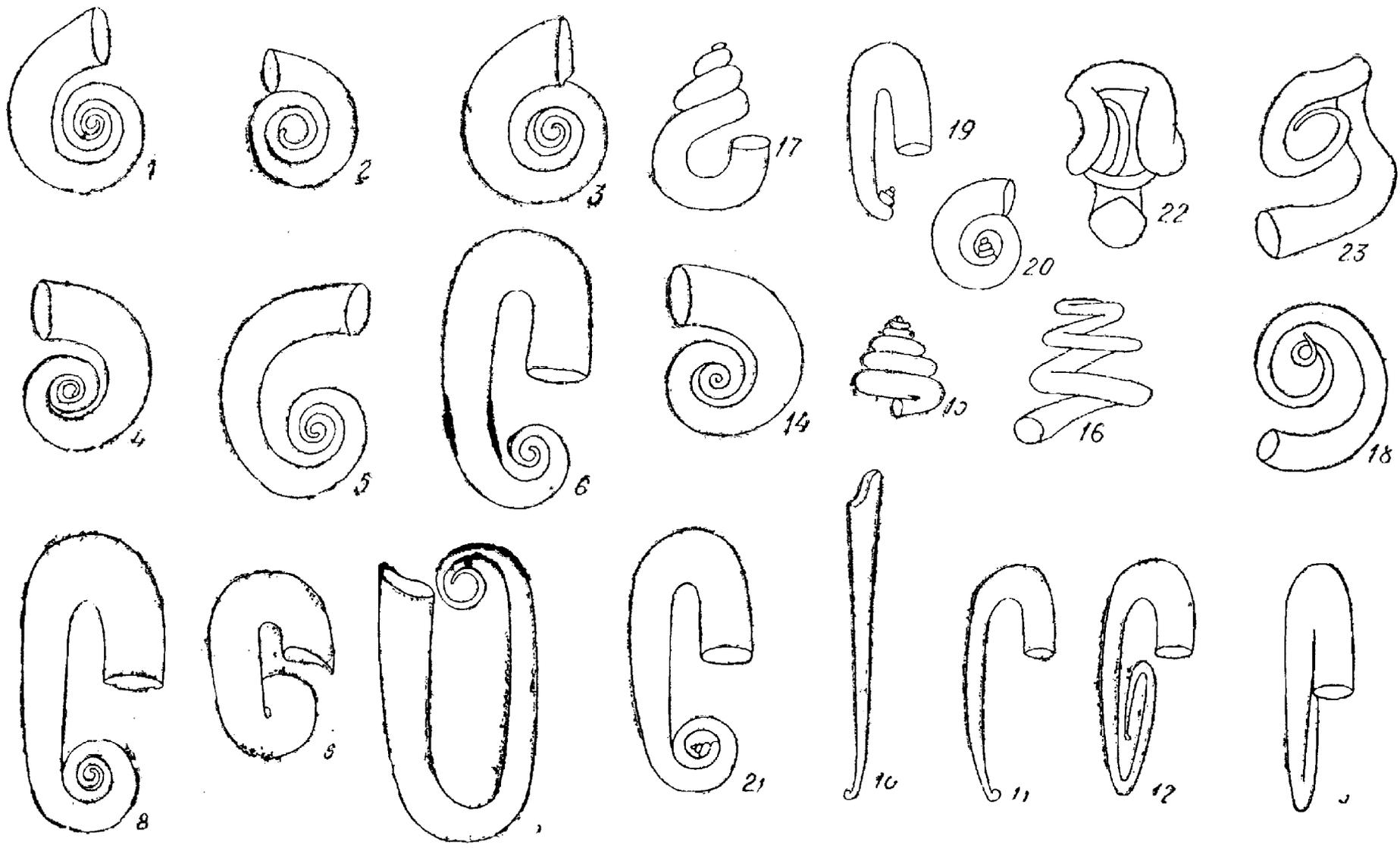


Рис. 7. Формы раковин гетероморфных аммонитов: 1) криоконы; 2) матерониконы; 3) псевдотурманиконы; 4) аммонитоцераконы; 5) гоплокриоконы; 6) анцилоконы; 7) литокриоконы; 8) псевдокриоконы; 9) скафиконы; 10) бакуликоны; 11) гамуликоны; 12) гамитиконы; 13) птихоконы; 14) хористоконы; 15) турриконы; 16) эмпероконы; 17) ностоконы; 18) скаларитиконы; 19) гетероконы; 20) имеритиконы; 21) колхиконы; 22) нипонитиконы; 23) нипонитиконы.

тигающая до плоской спирали. Т. п.—*Lytocrioceras jauberti* (Astier), 8) псевдокриконы—с несоприкасающимися ранними и соприкасающимися поздними оборотами плоской спирали. Затем оборот выпрямляется и в конце загибается крючкообразно. Т. п.—*Pseudocrioceras abichi* (Bacevitsch et Simonovitsch),

2. Симметричные гетероморфы, характеризующиеся непосредственным выпрямлением после первого оборота. После эмбрионального оборота следует прямая трубка, плоскость симметрии которой совпадает с таковой первого оборота (рис. 4в). Поперечное сечение и перегородки остаются также двусимметричными до конца геронтической стадии. Примасутура (изучена лишь у нескольких видов) четырехлопастная—*VID* (рис. 8). Некоторые представители на взрослой стадии не меняют прямую, трубчатую форму раковины (*Vaculites*) и у таких форм перегородочная линия и на взрослой стадии остается четырехлопастной. Некоторые представители харак-

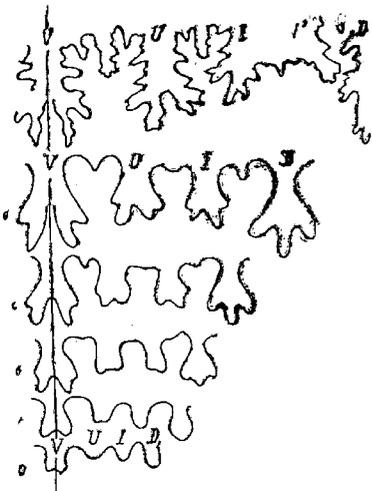


Рис. 8. Изменение формы перегородочной линии *Ptychoceras levigatum* Egoian. Экз №7890-7: а-вторая, б-пятая, в-восьмая, г-десятая, д-тринадцатая перегородочные линии (а-д $\times 43$; е- $\times 5,5$) (по И. А. Михайловой, 1974).

теризуются коленчатой изогнутостью трубки, причем несколько раз (*Ptychoceras*, *Polyptychoceras*, *Hamulina*). Интересно, что с началом коленчатого перегиба (например у *Ptychoceras*) четырехлопастная перегородочная линия сменяется пятилопастной. В рассматриваемом подтипе выделяются следующие морфологические группы (рис. 7, фиг. 10—13): 1) бакуликоны—раковина состоит из эмбрионального оборота и прямой или субпрямой длинной трубки. Т. п.—*Vaculites anceps* Lamagck, 2) гамуликоны—после эмбрионального оборота раковина принимает выпрямленную трубкообразную форму, загибающуюся крючкообразно на геронтической стадии. Т. п.—*Hamulina astieriana* Orbigny, 3) гамитиконы—раковина состоит из нескольких непримыкающих друг к другу стволов, соединенных коленообразными перегибами. Т. п.—*Hamites attenuatus* Sowerby, 4) птихоконы—трубчатая раковина, образующая несколько резких коленчатых перегибов, вследствие чего состоит из нес-

кольких прямых, прижатых друг к другу стволы. Т. п.—*Ptychoceras renngarteni* Egoian.

3. Симметричные гетероморфы с соприкасающимися ранними оборотами. Ранние обороты соприкасающиеся, как у мономорфных аммонитов. Развернутость проявляется на более поздней стадии (рис. 4а, рис. 7, фиг. 8, 14). Данный подтип в отличие от остальных гетероморф характеризуется малочисленностью представителей. По сей день установлены лишь две группы: 1) хористоконы — характеризуются плоскоспирально-соприкасающимися ранними оборотами, а поздний оборот спирально развернутый. Т. п.—*Choristoceras marshi* Haug, 2) скафиконы—второй оборот соприкасается с первым, а последующие постепенно образуют более или менее сильно выраженную инволютную спираль. Затем оборот выпрямляется и в конце загибается крючкообразно. На внутренней стороне начальной части стебля сохраняется выемка, характерная для инволютного плоскоспирального оборота. Т. п.—*Scaphites equalis* (J. Sow.).

4. Асимметричные гетероморфы. Второй оборот отклоняется от плоскости завивания первого оборота, образуя большей частью слабо выраженный винтово-спиральный виток. Поперечное сечение оборота на этой стадии принимает субокруглую форму с асимметричной тенденцией. Асимметричность проявляется также в характере гофрировки перегородок и, следовательно, перегородочной линии. Некоторые представители данного подтипа на поздней стадии онтогенеза резко меняют форму завивания, образуя различные типы раковины. Перегородочная линия в некоторых случаях характеризуется пятилопастной примасутурой, а в дальнейшем, в связи с исчезновением лопасти U¹ становится четырехлопастной. У некоторых же представителей примасура четырехлопастная и в дальнейшем четырехлопастный тип с некоторыми незначительными осложнениями выдерживается до геронтической стадии включительно. В некоторых случаях, а именно когда раковина приобретает инволютность на взрослой стадии, появляется и пятая лопасть. В некоторых случаях имеется обратная картина, т. е. случай, когда четырехлопастная линия на взрослой стадии заменяется трехлопастной.

К данному подтипу относятся (рис. 7, фиг. 15—23): 1) турриконы—раковина геликоидальная с соприкасающимися оборотами. Т. п.—*Turritites costatus* Lamagck, 2) эмпероконы—ранние обороты (первый и второй) завернуты субпланоспирально, затем образуется свободная коническая спираль. Т. п.—*Emperoceras simplicostatium* (Witfield), 3) ностокконы—характеризуются геликоидальным завиванием ранних оборотов и вытянутого вниз U-образно последнего оборота. Устье расположено близко к последнему обороту геликса. Т. п.—*Nostoceras stantoni* Hyatt, 4) скаларитиконы—сильно открытая, частично геликоидально завернутая спираль. Т. п.—*Scalarites scalare* (Yabe), 5) гетероконы—

ранние обороты образуют геликоидальную спираль, затем оборот выпрямляется и заканчивается крючком. Т. п.—*Heteroceras elegans* R o u s h a d z e, 6) и м е р и к о н ы—характеризуются геликоидальным навиванием ранних оборотов и плоскостепиральным навиванием последующих. Т. п.—*Imerites giraudi* (K i l i a n), 7) к о л х и к о н ы—характеризуются геликоидальным навиванием ранних и плоскостепиральным навиванием последующих оборотов. Затем оборот выпрямляется и в конце загибается крючкообразно. Т. п.—*Colchidites colchicus* D j a n e l i d z e, 8) н и п о н и т и к о н ы—раковина состоит из примыкающих друг к другу, неоднократно U-образно свернутых оборотов, ориентированных в 3 плоскостях. Т. п.—*Nipponites mirabilis* Y a b e, 9) н и п о н о и т и к о н ы—раковина состоит из значительно отдаленных друг от друга U-образно свернутых оборотов. Т. п.—*Nipponites occidentalis* W a r d e t W e s t e r m a n n.

Приведенная морфологическая классификация, по нашим данным, позволяет выявить не только экологически более или менее сходных представителей, но является также дополнительным ключом при разгадке вопроса образа жизни гетероморфных аммонитов на отдельных стадиях онтогенеза.

Отмеченные выше отличия между мономорфными и гетероморфными типами, а также между их морфологическими подтипами и относящимися к ним морфологическими группами, по всей вероятности, указывают на то, что в основном непосредственно после стадии аммонителлы происходит «экологическая дифференциация» гетероморфных аммонитов; гетерогенность раковин была обусловлена переходом на различный образ жизни их представителей. При этом основные различия между морфологическими типами и подтипами, как было показано, вырисовывались уже непосредственно после стадии аммонителлы, а между группами (одного и того же подтипа) — на более поздней стадии.

2.1.3. Функциональное значение некоторых морфологических признаков раковины. На втором обороте у аммонитов скульптура еще не сформирована. Следовательно, при исследовании вопросов экологии морфо-функциональным анализом на этой стадии пригодны в основном общая форма раковины, а также особенности изменения формы поперечного сечения и перегородок. К этим признакам на последующих стадиях онтогенеза прибавляются морфологические особенности скульптуры и жилой камеры, а в некоторых случаях и особенности расположения сифона.

У мономорфных аммонитов второй оборот, как известно, соприкасается с первым эмбриональным оборотом, ширина поперечного сечения у них больше высоты и в целом раковина двустороннесимметричная. Интересно, что если мономорфы на взрослой стадии обнаруживают довольно большое разнообразие в общей форме раковины, скульптуре, онтогенетическом изменении формы поперечного сечения и пе-

перегородочной линии, то на втором и третьем оборотах, в большинстве случаев подобное сильное различие не проявляется. Это обстоятельство, по всей вероятности, должно указывать на то, что представители мономорф на ранних стадиях онтогенеза вели более или менее одинаковый свободно-плавающий образ жизни. Мы придерживаемся мнения о том, что на взрослой стадии сильно инволютные, гладкие или тонкорребристые, с уплощенными раковинами филоцератиды в отличие от эволютных и скульптурированных литоцератид и аммонитид были более активно плавающими¹. В отличие от эволютных форм, филоцератиды уже на втором обороте проявляют некоторую особенность: у них следовавшие за пятилопастной примасутурой перегородочные линии характеризуются постепенным возрастанием числа лопастей. В эволютных формах же наблюдается сокращение (на одно) числа лопастей, и лишь на более поздней стадии, в тех случаях, когда раковина приобретает инволютность, появляются новые лопасти.

Мономорфному типу противопоставляется гетероморфный, у представителей которого вместе с разворачиванием второго оборота исчезает вогнутость внутренней стороны и сечение варьирует в основном от овального (более широкое чем высокое) до округлого, реже оно округленно-четыреугольное. Происходит также перестройка конструкции перегородки, и в целом перегородочная линия упрощена.

Для разгадки проблемы какой образ жизни вели гетероморфы на ранней и последующих стадиях онтогенеза важным является комплексный функционально-морфологический анализ основных особенностей раковины (перегородки, форма завивания, поперечное сечение и т. д.). О функциональном значении перегородок аммонитов исследователи в основном сходятся к одному общему мнению, что перегородки служили для создания гидростатического плавательного аппарата и для укрепления раковины. Что касается формирования складчатости (гофрировки) краев перегородок, т.е. рассеченности перегородочной линии, то в литературе имеются различные высказывания. Допускается, например, постоянное и неравномерное вертикальное перемещение животного в воде путем быстрого регулирования внутреннего давления в камерах раковины, что в свою очередь требует чрезмерной прочности раковины; приспособлением для этого служила гофрировка перегородки, дававшая опору тонкой стенке раковины, которая могла противодействовать давлению столбца воды. Одновременно рассеченность краев септы усиливала прочность прикрепления перегородки к раковине и увеличивала поверхность тела, прилежавшего к перегородке, способствуя этим быстрому выделению газа. (Борисяк, 1905, Чернов, 1907, Pfaff, 1911, Diener, 1912, Spath, 1919, Руженцев, 1946, Давиташвили, 1949, Mutvei, 1975 и др.). Против до-

¹ Более детальное рассмотрение данного вопроса о мономорфных аммонитах выходит за рамки поставленной в настоящей работе задачи.

пушения эврибатности аммонитов выступил В. В. Друшиц (1956, стр. 47), отметивший, что в отличие от современного наутилуса аммониты имеют очель тонкий, нитевидный сифон. Этого, возможно, было недостаточно для быстрого регулирования давления в гидростатических камерах, что так легко осуществляется в раковине наутилуса. Следовательно, по данным этого автора филоцератиды совершали, по-видимому, незначительные вертикальные перемещения и были чувствительны к изменению давления и температуры. Литоцератиды, имевшие эволютные раковины с широким пупком, были еще более чувствительны к изменениям глубин и вели придонный образ жизни. Вместе с этим автор принимает высказанное мнение о том, что рассеченность лопастной линии увеличивала прочность прикрепления перегородок к раковине, увеличивала поверхность части тела, примыкавшей к перегородке, и связь тела моллюска с раковиной.

Критическое рассмотрение отмеченных противоположных мнений показало: 1) нет оснований допускать, что гофрировка перегородок происходит вследствие эврибатного образа жизни животного. Из подобных рассуждений получается, что ранние представители аммонитов, характеризующиеся несложными перегородочными линиями так же, как и представители *Nautiloidea* (включая современного *Nautilus*) не были эврибатными. Однако, как известно, современные представители рода *Nautilus* (не имеющие гофрированных перегородок) характеризуются именно эврибатным образом жизни и, как ни странно, идея об эврибатности аммонитов впервые возникла на основе наблюдения образа жизни современных наутилусов. Таким образом, по нашему мнению, рассеченность краев перегородок не может являться прямым показателем эврибатного образа жизни аммонитов. 2) С другой стороны, несмотря на утонченность сифона, аммониты, по-видимому, были способны регулировать гидростатическое давление, и большинство представителей (например филоцератиды) при надобности могли быстро (по сравнению с современным наутилусом) изменять направление и ориентацию во время плавания. У наутилусов этот процесс, благодаря широкому сифону достигается сравнительно просто. В филогенетическом развитии аммонитов, как известно, намечается усложнение перегородочной линии, что, по-видимому, указывает на то, что благодаря развитию «септального органа» аммониты несмотря на утонченность сифона могли довольно успешно регулировать гидростатическое давление.

Важным является исследование вопроса взаимосвязи между формой раковины, скульптурой, качеством зазубренности перегородочной линии отдельных групп аммонитов, с одной стороны, и батиметрического распространения их отдельных представителей—с другой; этот вопрос за последние 10—15 лет вновь привлек внимание многих исследователей (Какабадзе, 1965, 1967; Westermann, 1971, Mutvei, Reyment, 1973 и др.).

Изучение палеоэкологических вопросов нижнемеловых представителей колхиконов (Какабадзе, 1967, 1971), например, показало следующее:

роде *Colchidites Djanelidze* (s. lato) довольно четко выделяются три группы видов—*C. intermedius* Djanel., *C. colchicus* Djanel. *C. shaoriensis* Djanel.; в этой последовательности намечается тенденция сокращения числа геликоидальных и увеличения числа дискоидальных оборотов. Стадия донного образа жизни у представителей группы *C. shaoriensis* была короче (геликс состоит из 1—3 оборотов), чем у остальных двух групп (где количество геликоидальных оборотов изменяется от 4 до 8), и, наоборот, виды группы *C. shaoriensis* характеризуются большей продолжительностью плоскоспиральной стадии, чем остальные две группы. Кроме того, в отличие от первых двух групп у многих представителей группы *C. shaoriensis* поперечное сечение оборотов плоскоспиральной части уже, иногда с возрастом раковин приобретает слабую инволютность, перегородочная линия более усложняется и ребра нередко изогнуты S-образно. Интересно также, что развернутая стадия (стебель, крючок) редуцирована именно у представителей группы *C. shaoriensis*. Перечисленные признаки, по всей вероятности, указывают, на то, что среди колхидитов на плоскоспиральной стадии более активными были представители группы *Colchidites shaoriensis* Djanel. Вместе с этим была исследована литофациальная приуроченность представителей отмеченных трех групп на территории Грузии (Какбадзе, 1965, 1967) и выяснилось, что именно представители группы *C. shaoriensis* Djanel. распространены в литофациях глубоководной полосы неритического моря.

Приведенный конкретный пример указывает на взаимосвязь между особенностями морфологии раковины конкретных видовых групп аммонитов и батиметрическим распространением их отдельных представителей. Однако на этом основании сделать какие-нибудь общие выводы для всех аммонитов, по нашему мнению, было бы явной ошибкой.

Корреляция между некоторыми морфологическими признаками раковины и ее интерпретация с целью выяснения некоторых вопросов образа жизни аммонитов (ориентация, плавучесть, батиметрия и т. д.) издавна являлись предметом дискуссий. В этом направлении особо следует отметить исследования последних лет Е. Г. Вестерманна (1971, 1975а, 1975б, 1977), проведенные в некоторых случаях на основе математических вычислений. Помимо ряда интересных заключений о некоторых вопросах образа жизни головоногих моллюсков, в том числе и аммонитов, интересными являются размышления о батиметрии аммонитов; данный автор ставит перед собой цель (1971, 1975) выяснить те морфологические особенности раковины, которые могут указать на батиметрическое распространение животного. Устанавливая взаимосвязь между изменением формы и толщины стен раковины и септы Е. Г. Вестерманн (1971, стр. 34) в конечном счете совершенно правильно отмечает, что эти признаки вследствие их сложного взаимоотношения и многочисленной функции не могут дать удовлетворительного ответа на батиметрическое распространение аммонитов. Кро-

ме того, большое значение он придает своеобразию строения сифона. По Е. Г. Вестерманну, прочность сифона (одной из функций которого является укрепление мягкого тела в жилой камере) оценивается измерением его радиуса и толщиной стены; аммониты, имеющие более прочные сифоны, могли противостоять большому давлению столбца воды, т. е. они обитали в более глубоководной полосе моря. Исходя из данной парадигмы Е. Г. Вестерманн приходит к выводу, что представители *Phylloceratina* и плоскоспиральные *Lytoceratina*, в отличие от изученных им *Ammonitina*, характеризуются большой прочностью сифона (проявляют сходство с современным наутилусом, который может жить до глубины 450 м) и обитали в более глубоководной полосе моря, чем представители *Ammonitina*. Последние характеризуются ослаблением прочности сифона в онтогении, вследствие чего взрослое животное, по вычислениям Е. Г. Вестерманна, могло выдерживать давление не более, чем имеющееся до глубины 100 м.

Подобное обобщающее заключение, по нашему мнению, не приемлемо; основная функция сифона заключается не в укреплении мягкого тела животного в жилой камере, но и, как сам Е. Г. Вестерманн признает, — в осуществлении некоторых физиологических процессов (например, распределение жидкости и газа в камерах и урегулирование плавучести и др.) и поэтому, особенности толщины стены сифона и величина его диаметра не могут дать удовлетворительный ответ о батиметрическом распределении аммонитов в целом. Кроме чисто теоретического замечания, против отмеченного обобщающего заключения Е. Г. Вестерманна, по нашему мнению, говорят также и данные литофациальной приуроченности комплексов аммонитов, полученные на примере исследований в верхнеюрских (Ziegler, 1967) и нижнемеловых (Какабадзе 1967, 1971, 1979) отложениях Западной Европы и Грузии соответственно. Ни в одной из отмеченных работ не прослеживается батиметрическая дифференциация с одной стороны представителей *Phylloceratina* и *Lytoceratina*, с другой — *Ammonitina*.

Возвращаясь к поставленному выше вопросу о перегородочной линии, мы придерживаемся мнения, что усложнение перегородочной линии в филогении аммонитов, по всей вероятности, является частичным отражением усложнения (развития) задней части мягкого тела аммонита и хотя нет возможности судить о конкретных эволюционных изменениях в строении тела аммонита в целом, все же вполне логично допустить, что эволюция перегородочной линии аммонитов в интервале верхний палеозой — мезозой в общих чертах свидетельствует о ходе их развития от уровня низшей к более высокой организации. Учитывая эту парадигму, можно предположить, что усложнение перегородок имело не только механическое (укрепление раковины и др.), но и физиологическое значение. Если об укрепительном значении гофрировки септ можно более или менее уверенно судить (об этом уже говорилось), то на вопрос — какие именно физиологические свойства отражаются процессом усложнения перегородок, мы не можем дать удов-

летворительного ответа. Гипотеза Н. Новеля (Nowell, 1949), объясняющая складчатость септ возрастанием таких физиологических функций как дыхательные, не находит удовлетворительного доказательства. Касаясь данного вопроса мы можем лишь предположить, что осложнение перегородок, т. е. задней части мантии, было обусловлено эволюцией не одного, а нескольких физиологических свойств животного; к сожалению нет возможности перечислить каких именно свойств, однако можно допустить, что одно из них было свойство перехода к более активному плавательному образу жизни в ходе исторического развития аммонитов. Филогенетическое возрастание числа лопастей и их зубчатости на периферии септ, как отмечает И. Видманн (Wiedmann, 1973, стр. 247), по всей вероятности, является следствием возрастания интенсивности или акселеративности газа или обмена жидкости. При регуляции газа и жидкости септальный эпителиум также, как и в современных наутилусах (Denton, Gilpin-Brown, 1966, Mutvei, 1967, Westermann, 1971, 1976), должен был играть одну из главных ролей. В связи с этим интересна наблюдаемая во многих группах взаимосвязь между возрастанием инволютивности раковины и увеличением числа лопастей перегородочной линии. Это явление еще раз указывает, что при функциональном анализе рассеченности перегородочной линии необходимо учитывать ее общее строение и ее связь с остальными основными морфологическими элементами раковины. Так, например, представители рода *Phylloceras*, которые имеют сильно инволютную, уплощенную раковину, с тонкой скульптурой и сложной, рассеченной перегородочной линией, по всей вероятности были сравнительно хорошими (лучшими чем *Nautilus*) пловцами; при активном плавании существенную роль, должно быть, играли как воронка и щупальца, так и свойство регуляции жидкости и газа (чему, по-видимому, способствовала складчатость септ), а обтекаемая форма раковины облегчала плавучесть животного. Исходя из вышесказанного нужно ожидать, что редукция гофрировки перегородок, возможно, происходила у тех форм, которые в основном перешли к бентонному (Wiedmann, 1973) или пассивно-плавающему образу жизни. В приведенной выше морфологической классификации аммонитов было показано, что сравнительное упрощение перегородочной линии замечается именно у гетероморфных аммонитов уже на ранних стадиях онтогенеза; вместе с разворачиванием второго оборота исчезает вогнутость внутренней стороны и коррелятивно происходит перестройка конструкции перегородок; в большинстве случаев редуцируется пятая лопасть, и четырехлопастная сутура сохраняется на взрослой стадии. В связи с этим в первую очередь необходимо отметить, что в настоящее время онтогенетическое изменение перегородочной линии, начиная с просепты, у истинных гетероморфных аммонитов изучено лишь для некоторых представителей следующих семейств: *Ancyloceratidae* (Богданова, Михайлова, 1975; Какабадзе, Богданова, Михайлова, 1978), *Scaphitidae* (Михайлова, 1978), *Turrilitidae* (Атабекян, Михайлова, 1976), *Ptychoceratidae* (Wiedmann, 1963, Михайлова, 1974), *Vasulitidae* (Smith, 1901), *Parkinsoniidae* (Schindewolf, 1961,

Dietl, 1978). Среди них у более ранних представителей в онтогении после пятилопастной примасутуры пятая лопасть быстро исчезает и затем перегородочная линия четырехлопастная. В некоторых случаях четырехлопастность сохраняется до геронтической стадии, а у некоторых представителей вместе с изменением морфологических особенностей раковины перегородочная линия вновь усложняется или же на оборот—перегородочная линия еще более упрощается. У некоторых более поздних представителей (Turrilitidae, Ptychoceratidae) происходит выпадение ранних стадий и формируется четырехлопастная примасутура.

Учитывая особенности онтогенетической изменчивости комплекса морфологических признаков раковин отмеченных гетероморфных аммонитов, можно заключить, что отмеченное упрощение септы, по-видимому, является показателем уменьшения активности животного. Однако отдельно этот признак не может указывать на то, что животные перешли к бентонному или пассивно-плавающему образу жизни. Более или менее логичные рассуждения о подобных вопросах возможны лишь при комплексном функционально-морфологическом анализе особенностей морфологических признаков в течение всего онтогенеза. Следовательно, учитывая морфологические своеобразия отдельных групп *Heteromorpha*, мы можем предположить, что те гетероморфы, у которых второй оборот развернут, перегородочная линия относительно упрощена, а форма поперечного сечения приближается к низкоовальной или округлой, имели в результате неудобную для активного плавания форму; по всей вероятности после стадии аммонителлы они вели пассивный, менее подвижный образ жизни. При этом, большинство представителей асимметричного морфологического подтипа, по всей вероятности, после стадии аммонителлы переходили к бентонному образу жизни. На это в первую очередь указывает нарушение билатеральной симметрии с началом второго оборота, а также общая форма раковины, созданная последующим 2—3 и более оборотами, которые в большинстве случаев продолжают отмеченную тенденцию разворачивания второго оборота. Представители же спирально-развернутого и выпрямленно-развернутого симметричного подтипов после первого оборота характеризуются выпрямленной или изогнутой трубкой и если у некоторых представителей отмеченная выпрямленно-трубчатая форма в онтогенезе выдерживается довольно долго (некоторые такую форму сохраняют до геронтической стадии включительно), то представители подтипа с плоскоспирально-развернутым вторым оборотом раковины с конца второго оборота имеют плоскоспиральную форму с пупочным зиянием. Учитывая такую особенность общей формы раковины, созданной в конце второго оборота, симметричность его элементов, исчезновение вогнутости на внутренней стороне оборота и отмеченное выше упрощение перегородочной линии, мы можем предположить, что

подобные аммониты вели свободноплавающий образ жизни. Но в отличие от инволютных мономорфных аммонитов и гетероморфов с соприкасающимися ранними оборотами, они на этой стадии, по-видимому, были менее активными; скорее всего пассивноплавающими вблизи дна. При этом выпрямленные формы непосредственно после стадии аммонителлы, видимо, были менее активными; не исключена возможность того, что они временами пассивно парили вблизи дна с субвертикальным положением стебля, апертурой вниз, поддерживаемые гидростатическими камерами.

На более поздней стадии онтогенеза гетероморфы проявляют большую разнообразность и, как было показано, в каждом морфологическом подтипе выделяются отдельные группы. Некоторые из них объединяют филогенетически очень отдаленных друг от друга представителей, указывая, вероятно, на то, что каждую характерную для отдельной группы форму раковины следует считать одним из возможных вариантов, возникших вследствие естественного отбора в ходе исторического развития аммонитов.

В настоящей работе мы не ставим себе целью проводить функционально-морфологический анализ каждой отдельной группы гетероморфов. Ограничимся лишь рассмотрением изученных нами анцилоцератид.

Из 23 отмеченных выше морфологических групп гетероморф, 10 включают представителей анцилоцератид: 1) криоконы (*Crioceratites*, *Jaubertites*, некоторые *Australiceras*, *Paracrioceras* и др.), 2) аммонитоцераконны (некоторые *Ammonitoceras*), 3) матерониконны (*H. (Matheronites)*, *H. (Hemihoplites)*, некоторые *Paracrioceras* и др.), 4) псевдотурманиконны (*Pseudothurmannia*, *Caspianites*, *Pseudoaustraliceras* и др.), 5) гоплокриоконны (*A. (Hoplocrioceras)*, *Toxoceratoides*, некоторые *Tropaeum*, *Australiceras*), 6) анцилоконны (*Ancyloceras*, *Audouliceras*, некоторые *Acrioceras*, *Tropaeum*, *Australiceras*, *Topohamites* и др.), 7) литокриоконны (*Lytocrioceras*), 8) псевдокриоконны (*Pseudocrioceras*, *Luprovia* и др.), 9) турриконны (*Helicancyllus*) и 10) колхиконны (*Kutatissites*).

Первые 8 групп относятся к подтипу симметричных гетероморфов со спирально-развернутым вторым оборотом и лишь два рода—*Helicancyllus G a b b* (турриконны) и *Kutatissites K a k a b a d z e* (колхиконны)—представляют асимметричный подтип. Среди этих групп в первую очередь считаем целесообразным рассмотреть представителей асимметричного подтипа, которые на разных стадиях онтогенеза, в некоторых случаях, приобретают различную форму раковины. В этом отношении интересны колхиконны, так как на геликоидальной стадии они, также как и гетероконны и др., имеют характерную для турриконов форму раковины. Затем, с переходом к плоскоспиральному завиванию, они приобретают форму имериконов, а само плоскоспиральное завивание приближает их на этой стадии ко многим представителям мономорфных аммонитов и к некоторым дру-

гим представителям симметричных гетероморфов. Если к этому добавить, что по типу разворачивания после плоскоспиральной стадии колхиконы также проявляют большое морфологическое сходство со многими другими группами гетероморфов (анцилоконы, псевдокриконы, гетероконы и др.), то становится ясно, что при функционально-морфологическом анализе раковин колхиконов частично появляется возможность судить об образе жизни и о представителях некоторых других морфологических групп.

Предварительно отметим, что рассмотрение каждой отмеченной онтогенетической стадии проводится с учетом своеобразий соседних стадий; лишь в таком случае появляется возможность проведения сравнительно-морфологического анализа при каждом формировании новой формы раковин в течение онтогенеза.

Геликоидальные обороты колхиконов (*Colchidites*, *Paraimerites*, *Kutatissites*), как правило, соприкасающиеся или едва соприкасающиеся и их количество сильно варьирует. Изменчива также общая форма геликса: высота геликса у некоторых видов значительно превышает его основание, а в некоторых формах равна или лишь незначительно превышает его. Ребристость на этой стадии сильно асимметрична. У некоторых колхиконов (*Kutatissites*, *Paraimerites*) на поздних оборотах геликса развиты бугорки; характерно одновременное возникновение однотипных бугорков на разных сторонах оборота. Асимметрия проявляется также в конструкции перегородок. Примечательно, что в отличие от геликоидальной спирали колхиконов, геликсы некоторых представителей турриконов (напр., *Hypoturrites*) более плотно примыкают друг к другу и в соответствии с этим более сильно, чем в колхиконах, выражена асимметрия перегородочной линии, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов. Отмечается также (Атабемян, Михайлова, 1976, стр. 1230) смещение сифона на верхнюю сторону оборота. У представителей турриконов, характеризующихся геликоидальными раковинами с широким пупком и едва соприкасающимися оборотами (напр. *Helicancylus*), асимметрия отмеченных выше морфологических элементов проявлена значительно слабее.

Утрата симметрии и образование геликоидальной раковины, по мнению большинства исследователей (Diener, 1912, Djanelidzé, 1922, Pia, 1923, Berry, 1928, Bergquest, Cobban, 1957, Wiedmann, 1969, 1973, Какабадзе, 1971, 1975 и др.), должны указывать на то, что аммониты с подобными раковинами, наподобие гастропод, по-видимому, вели бентонный образ жизни. Противоположное мнение высказано К. Бойрленом (Beuglen, 1957), который считает, что геликоидальные аммониты, возможно, были активно плавающими. По мнению этого автора мягкое тело геликоидального индивида охватывало всю раковину снаружи, и ее форма, по всей вероятности, была торпедовидной, что и способствовало активному плаванию особи. Данная гипотеза не опирается ни на один веский аргумент (Какабадзе 1971, 1975) и нет основания считать, что подобные аммониты

были внутриаковинными. Изучение морфологических особенностей геликоидальных раковин турриконов (*Turrilites*, *Helicancylus* и др.), а также геликоидальной и плоскоспиральной частей раковин представителей колхиконов (*Kutatissites*, *Colchidites*, и др.) и имериконов (*Imerites*, *Egistavia* и др.) показывает, что характер развития скульптуры, своеобразный переход от геликоидальной стадии на плоскоспиральную стадию, а также наличие следов прижизненных повреждений на некоторых раковинах, скорее всего указывают на то, что эти животные как на геликоидальной, так и на плоскоспиральной стадиях были наружнораковинными. С другой стороны, отмеченная выше асимметричность морфологических признаков и геликоидальная форма завивания в целом наводят на мысль, что турриконы, а также колхиконы и имериконы на геликоидальной стадии были бентонными обитателями моря. В данном случае геликоидальная форма является наглядным примером конвергенции с гастроподами. В отличие от гастропод, эти аммониты, благодаря наличию гидростатических камер (и предполагаемой воронки), по всей вероятности, были гораздо подвижнее, и большинство из них, возможно, обладало способностью довольно быстро передвигаться.

В отличие от турриконов колхиконы (а также имериконы) после геликоидальной стадии проходят плоскоспиральную. Притом, если некоторые их виды характеризуются продолжительностью геликоидальной стадии (количество оборотов гелыкса у таких форм достигает 7—8), то некоторые, наоборот,—быстро переходят на плоскоспиральную стадию (количество геликоидальных оборотов сокращено до 1—2). С плоскоспиральным завиванием, как правило, скульптура, перегородки (и перегородочная линия), а также форма поперечного сечения оборотов приобретают симметричность. Обороты плоской спирали у некоторых представителей едва соприкасающиеся, а некоторые виды характеризуются приобретением некоторой инволютности. Отмеченные своеобразия, по всей вероятности, указывают на то, что с началом плоскоспиральной стадии колхиконы переходили от бентонного к свободноплавающему образу жизни. Они так же, как и многие плоскоспиральные аммониты, были ориентированы в воде наподобие современных наутилусов жилой камерой вниз, с едва приподнятой вверх апертурой и при помощи воронки и щупальцев, а также за счет способности регулировать жидкость и газ в гидростатических камерах животное могло маневрировать в воде. Однако отмеченное разнообразие морфологических признаков на плоскоспиральной стадии колхиконов наводит на мысль, что среди них существовали различные, приспособленные к более активному или более пассивному плаванию индивиды. Так, например, представителей рода *Kutatissites* *K a k a b*. не следует считать активно плавающими, так как в отличие от плоских, гладких представителей плоскоспиральных аммонитов, справедливо считавшихся многими исследователями хорошими пловцами, виды *Kutatissites* характеризуются едва соприкасающимися, довольно вздутыми

ч сильно орнаментированными плоскоспиральными оборотами. Они, по-видимому, медленно передвигались (плавали) в воде и обитали близ дна.

Колхиконы после плоскоспиральной характеризуются развернутой стадией. С возникновением на этой стадии своеобразной формы (стебель, крючок), по всей вероятности, изменялся и образ жизни животного. Соображения по этому поводу высказаны нами при характеристике образа жизни анцилоконов и псевдокрикоконов на развернутой стадии, так как развернутые части раковин у всех трех групп конвергентно очень сходны.

Анцилоконы, псевдокрикоконы и все остальные представители билатерально симметричных анцилоцератид, в отличие от колхиконов, характеризуются плоскоспиральной и развернутой стадиями. На плоскоспиральной стадии представители родов *Ancyloceras*, *Audouliceras* и те виды родов *Tropaeum*, *Australiceras*, *Acrioceras*, которые входят в группу анцилоконов (например *T. (Tropaeum) bowerbanki* Sow., *A. (Proaustraliceras) gigas* Sow. и др.), а также гонокрикоконы (виды подрода *Hoplacrioceras*, некоторые виды *Australiceras*; например *A. (Proaustraliceras) jacki* Etheridge и др.), крикоконы и аммонитоцераканы (частично) в основном характеризуются несоприкасающимися оборотами. Большая часть таких представителей (*Ancyloceras*, *A. (Proaustraliceras)*, *Jaubertites* и др.) имеет довольно сильно развитую скульптуру и широкие, с выпуклыми сторонами обороты плоской спирали. Такие формы вряд ли были хорошими пловцами и, по-видимому, обитали близ дна. Те представители анцилоконов и гонокрикоконов, у которых раковины на плоскоспиральной стадии тонкорребристые (например, *Audouliceras*, *Acrioceras (Hoplacrioceras)*, *T. (Tropaeum)* и др.), по-видимому, обладали способностью более активного плавания, так как сравнительно тонкая скульптура и уплощенные с возрастом обороты не препятствовали их относительно активному передвижению в воде.

Основное различие между анцилоконами и псевдокрикоконами заключается в наличии у псевдокрикоконов соприкасающихся оборотов в конце плоской спирали. Соприкасающимися оборотами в конце плоскоспиральной стадии характеризуются также матерониконы и псевдотурманиконы (*Hemihoplites*, *Pseudothurmannia*, *A. (Australiceras)*, *T. (Epitropaeum)*, *Pseudoaustraliceras*, а также некоторые виды *Ammonitoceras*). У большинства представителей отмеченных морфологических групп с возрастом значительно уплощаются плоскоспиральные обороты и заметно сглаживается скульптура, а иногда развивается и инволютность. Следовательно, раковина принимает дисковидную форму, указывая на то, что анцилоцератиды, относящиеся к группам матерониконов, псевдотурманиконов или псевдокрикоконов, по сравнению с крикоконами и анцилоконами, в конце плоскоспиральной стадии, приобретая обтекаемую форму, становились сравнительно активно плавающими.

Если крикоконы, матерониконы и псевдотурманиконы свое развитие заканчивают плоскоспиральной стадией, то анцилоконы, псевдокрико-

ны и голпкриоконы, наподобие колхиконов, проходят еще и развернутую стадию; сперва оборот выпрямляется и затем загибается крючкообразно. Какова была ориентация таких аммонитов в воде и какой образ жизни вели они на геронтической стадии развития? Подобный вопрос, как известно, являлся и является предметом дискуссии у палеон-

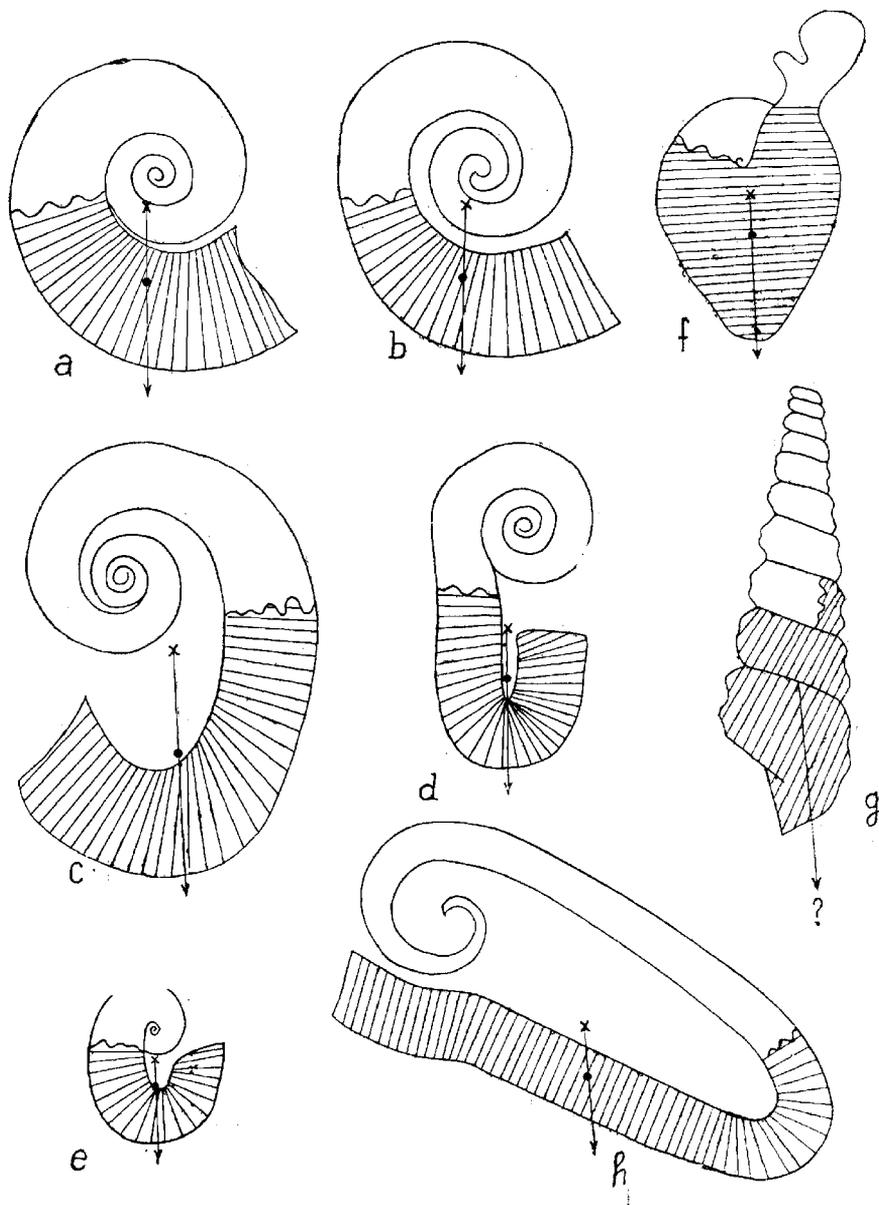


Рис. 9. Положение некоторых гетероморфных аммонитов в воде (крестом обозначен центр плавучести, а черным кружком — центр тяжести животного) (по А. Е. Трумен, 1941).

тологов. В связи с этим, в первую очередь, следует отметить, что после экспериментально-теоретических исследований, проведенных А. Е. Труменом (Truemen, 1941) у многих исследователей в общей сложности сложились по данному вопросу более или менее сходные представления и, следовательно, в обобщающих фундаментальных работах, таких как «*Treatise on Invertebrate Paleontology*», 1957 и «*Основы*

палеонтологии», 1958 приняты именно данные этого исследователя. А. Е. Трумен (1941), учитывая плавучесть животного и расположение центра тяжести, определил их взаимоотношение и тем самым показал вероятные положения в воде разных представителей аммонитов. Гетероморфные аммониты, имеющие развернутую часть как у рода *Ancyloceras*, а также изогнутую форму раковины как у *Hoploloceras*, по А. Е. Трумену должны были быть ориентированы в воде крючком вниз, поддерживаемые гидростатическими камерами (рис. 9). В таком положении их устье значительно приподнято и направлено вверх и поэтому предполагается, что животное, возможно, и плавало близ дна, но непосредственной связи с субстратом не имело, так как апертурой не могло достать дна.

Метод вычисления А. Е. Трумена хотя и является важным с целью познания естественного спокойного положения аммонитов в воде, однако, по нашему мнению, не универсален, т. к. в то время, когда публиковалась отмеченная работа А. Е. Трумена, еще не было известно, что в гидростатических камерах современного наутилуса кроме газа имеется и жидкость; именно регуляцией их соотношения в камерах, а также при помощи воронки и щупалец производит животное маневры и некоторые изменения ориентации. При сравнении естественного положения современного наутилуса с вычисленным А. Е. Труменом положением для аммонита с инволютной раковинной (т. е. наиболее сходного с наутилусом представителя среди аммонитов) явно видно различие в положении апертуры, которая в отличие от *Nautilus*, у данного аммонита ощутимо приподнята вверх и намеченная ориентация с первого взгляда требует незначительной, но с экологической точки зрения—значительной корректуры. Г. Е. Вестерманн (1971, 1976), критикуя данные А. Е. Трумена об ориентации некоторых мономорфных аммонитов, отметил, что плавучая ориентация раковины должна была зависеть от распределения жидкости и газа как в последних, так и в ранних камерах раковины; по-видимому, животное могло распределять камеральную жидкость по мере надобности и, таким образом, изменять ориентацию. К сожалению, сам Г. Е. Вестерманн не рассматривает на конкретном материале вопрос ориентации разных представителей мономорфных или гетероморфных аммонитов, отмечая лишь, что любым методом математического вычисления в этом вопросе всегда будет допущена ошибка на 20%.

Принимая во внимание способность аммонита регулировать жидкость и газ в гидростатических камерах становится ясно, что для выяснения естественного жизненного положения аммонита в воде, чисто математические вычисления безусловно являются недостаточными и могут привести к самым невероятным заключениям. Исследуя вопросы плавучести и ориентации развернутых аммонитов, мы пришли к выводу, что ориентация развернутых аммонитов, начерченная А. Е. Труме-

ном, еще более, чем ориентация мономорфных аммонитов, нуждается в коррекции.

У некоторых представителей колхиконов и анцилоконов крючок довольно длинный и, следовательно, полученная своеобразная форма раковины не исключает допущения того, что животное пассивно плавало крючком вниз, поддерживаемое сверху гидростатическими камерами, однако в таком положении из-за длинного крючка животное лишается непосредственного контакта с субстратом, что, по нашему мнению, трудно допустить. Сомнение еще более усиливается при рассмотрении раковин птихоконов или скафиконов; на взрослой стадии, например, представители *Ptychoceras*, согласно вычислениям А. Е. Трумена, должны были быть пассивно парящими животными, ориентированными в воде при вертикальном положении стебля (крючком вниз). Такое положение, по нашему мнению, чрезвычайно неестественное. Своеобразная торпедовидная форма раковины *Ptychoceras* наводит на мысль, что животное могло плавать при горизонтальном положении стебля, апертурой вниз. В таком положении оно принимало удлиненную обтекаемую форму, что, по нашему мнению, облегчало животному активное плавание, при надобности способствуя непосредственному контакту с субстратом². Подобный анализ нами проводился на взрослых раковинах колхиконов (Какабадзе, 1971, стр. 13—16, стр. 4). Отмечалось, что после сформирования стебля с крючком своеобразная форма развернутого колхидита наводит на мысль, что животное могло плавать при горизонтальном положении стебля. Такое положение животное могло занять за счет урегулирования жидкости и газа в гидростатических камерах при активном функционировании воронки.

Ясно, что приведенные экологические рассуждения на примере некоторых групп *Heteromorphia* в основном общего характера; вывод, что геликоидальные формы анцилоцератид и гетероцератид вели бентонный образ жизни, при конкретном рассмотрении той или иной геликоидальной раковины не является удовлетворительным, так как возникает надобность выяснения о каком именно бентонном образе жизни идет речь (сидячем, ползающем и т. д.). Если учесть, что морфологические своеобразия кроме геликоидальной, обнаруживаются также при детальном исследовании других онтогенетических стадий (плоскоспиральная, развернутая) гетероморфных аммонитов, то становится ясно, что конкретные вопросы образа жизни отдельных родов и видов требуют более тщательного подхода. В некоторых случаях входящие в одну и ту же морфологическую группу виды (роды) довольно сильно отличаются друг от друга по типу скульптуры, поперечного сечения и т. д. Ясно, что такие формы автоматически не могут быть приняты как однотипные

² В этой связи интересны недавние исследования У. Лемана (Lehmann, 1975), довольно убедительно показавшего, что большинство аммонитов обитало вблизи дна, добывая основную пищу из субстрата моря.

по образу их жизни. В подобных детальных исследованиях особое значение приобретают и своеобразие комплекса морфологических признаков (тип завивания, скульптура, поперечное сечение оборота, перегородка и др.), и некоторые палеоэкологические особенности (литофациальная приуроченность, характер комплекса сопутствующих ископаемых организмов и т. д.). Однако для проведения подобных исследований в первую очередь необходимо иметь ту общую теоретическую основу, рассмотрение которой и являлось целью настоящей главы.

При монографическом палеобиологическом исследовании отдельных групп гетероморфных (и мономорфных) аммонитов подобные наблюдения безусловно необходимы, так как полученные функционально-морфологическим анализом экологические данные в ряде случаев помогают понять причины развития некоторых морфологических особенностей раковин гетероморфов, что, в свою очередь, нередко способствует возможности наметить эволюционные этапы в отдельных филогенетических ветвях, а также способствует, в ряде случаев, объяснению некоторых особенностей их прохореза.

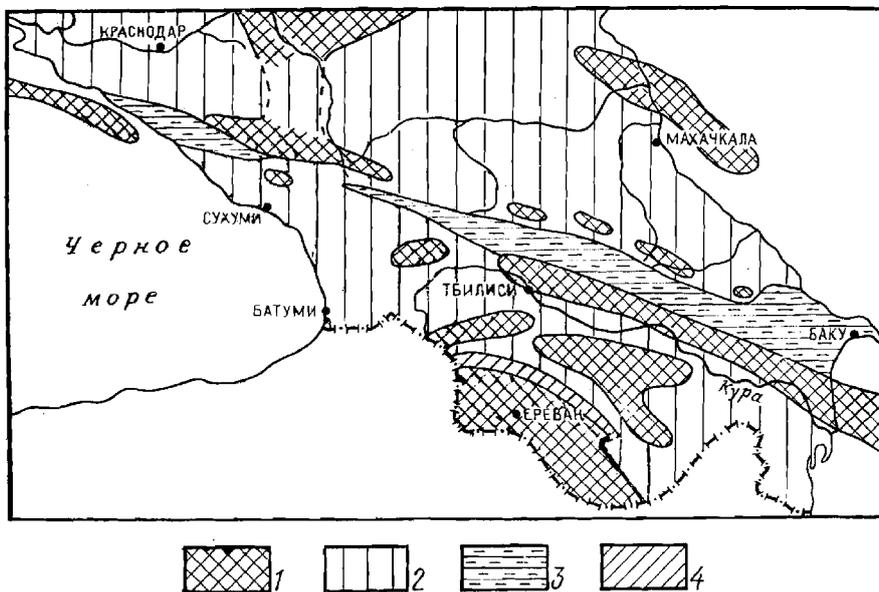


Рис. 10. Схема распространения основных фациальных типов на территории Кавказа в готеривско-алтское время (составлена с учетом данных работ: «Атлас литолого-палеогеографических карт СССР», 1968; Эристави, 1960; Книппер, 1975; Adamia, 1975). 1—суша; 2—шельфовые отложения; 3—флишоидный комплекс отложений; 4—глубоководный офиолитовый комплекс отложений.

2. 2. Среда обитания. Более убедительные выводы, чем об образе жизни, получены при изучении среды обитания анцилоцератид. Точные данные о местонахождении на территории Кавказа раковин отдельных представителей *Ancyloceratidae* и сопутствующей ископаемой фауны, анализ их литофациальной приуроченности, а также общие па-

леогеографические выводы раннемелового периода исследуемой территории позволили более уверенно судить о некоторых вопросах среды обитания (глубина бассейна, условия осадконакопления, температура и соленость воды и т. д.) представителей анцилоцератид.

На территории Кавказа нижнемеловые отложения представлены гетерогенными фациями (рис. 10), что обусловлено особенностями геотектонического строения района и историей его геологического развития. При этом представители *Ancyloceratidae* в этих отложениях распространены весьма неравномерно. В полосе развития нижнемеловых отложений Северного Кавказа анцилоцератиды широко распространены и при этом на данной территории найдены представители многих родов этого семейства. Большая часть Северного Кавказа, как известно, вместе с частью Предкавказья в раннем мелу представляла собой шельф Восточного Европейского континента (Мордвилко, 1960, Ренгартен, 1961, Друщиц, Михайлова, 1966 и др.). Весь мезозой здесь в основном представлен субплатформенной фацией и лежит на консолидированном палеозойском основании. Интересующие нас готеривско-аптские отложения этой полосы богаты ископаемой фауной (в том числе и гетероморфными аммонитами) и представлены в основном терригенными и карбонатно-терригенными фациями; мощности небольшие, складчатость слабая.

В южном направлении шельфовые отложения сменяются геосинклинальными, представленными в основном флишем. Морской бассейн, который существовал здесь в триасе, как известно, продолжал развиваться и в юрском и меловом периодах, представляя собой типичное окраинное море Большого Кавказа (Adamia, 1975). Ранний мел характеризовался интенсивным прогибанием флишевого трога, в котором накапливались мощные терригенные и карбонатные флишевые отложения (имеется в виду т. н. Западный и Восточный флишевые бассейны). Привнос терригенного материала главным образом происходил с существовавших вдоль осевой части Кавказского хребта островных поднятий, примыкавших с севера к зоне флишевого бассейна. Интересно, что в этих флишевых отложениях анцилоцератиды, как правило, не встречаются. И это не случайно: для анцилоцератид сравнительно глубоководный морской бассейн типа современных окраинных морей, по всей вероятности, не был благоприятным для обитания.

Еще южнее нижний мел представлен отложениями преимущественно субплатформенного типа. Это маломощные, главным образом терригенно-карбонатные и местами вулканогенные отложения, содержащие богатую ископаемую фауну. Эта полоса, располагавшаяся южнее окраинного моря, представляла собой т. н. Понтийско-Закавказскую островную дугу (Adamia, 1975), где в готеривско-аптское время накапливались карбонатно-терригенные (близ островов, таких как Дзирульский, Храмский, Келасурский и др.) и карбонатные (вдали от островов) отложения. Вся эта полоса

представляла собой мелководное море; в этих квазиplatformенных отложениях анцилоцератиды встречаются в большом количестве.

Южнее Понтийско-Закавказской островной дуги выделяется полоса глубоководного офиолитового комплекса (юра-неоком-альб), представляющая собой отложения Анатолийско-Малокавказского океанического бассейна (Книппер, 1975, Adamia, 1975). Вулканогенно-осадочные образования этого комплекса представлены ассоциацией океанических базальтов с радиоларитами и микритовыми известняками. В нижнемеловых отложениях этой полосы не были распространены ни анцилоцератиды, ни другие аммониты.

Таким образом, на территории Кавказа представители семейства *Ancyloceratidae* были обитателями сравнительно мелких морей. Они обитали на континентальном шельфе или в отдалении от континентального шельфа, но в сравнительно мелководной морской полосе, расположенной между островами (т. е. на шельфах островов), а из более глубоководной части моря анцилоцератиды неизвестны. Примечательно, что данные, полученные по Крыму и Закаспию (Мангышлак, Туаркыр, Малый и Большой Балханы, Копетдаг) также показали, что анцилоцератиды распространены лишь в мелководных фациях.

Мы имели возможность более детально проанализировать фациальную приуроченность анцилоцератид на территории Грузии. Для большей ясности считаем целесообразным в первую очередь коротко охарактеризовать отложения и общую палеогеографическую обстановку раннемелового периода Грузии³.

Особенности геотектонического строения территории Грузии обусловили развитие следующих основных фациальных типов нижнемеловых отложений: 1) флишевых и субфлишевых (складчатая система южного склона Большого Кавказа); 2) преимущественно карбонатных субplatformенного типа (Грузинская и Артвинско-Болнисская глыбы) и 3) преимущественно вулканогенных (Аджаро-Триалетская зона). В складчатой системе Южного склона Большого Кавказа, а также в некоторых местах северной полосы Грузинской глыбы (Западная Абхазия, частично Рача) отложения нижнего мела согласно продолжают верхнеюрские породы и согласно же перекрываются отложениями верхнего мела. На большей части Грузинской глыбы нижнемеловые отложения с базальными образованиями в основании налегают на разные горизонты юрской системы (большая часть Абхазии, Мегрелия, частично Рача, Лечхуми, Окриба, периферии Дзирульского массива).

На перифериях Дзирульского и Келасурского массивов берриас, валанжин и готерив отсутствуют, и барремские отложения трансгрес-

³ Кроме новых наблюдений автора использованы данные А. И. Джанелидзе (1940), М. С. Эристави (1952, 1957, 1959а-б, 1960), Э. В. Котетишвили (1959, 1970), Д. И. Папава (1970), М. В. Какабадзе (1971, 1972) и др.

сивно налегают или на палеозойские кристаллические породы (юго-восточная периферия Дзирульского массива) или на среднеюрские отложения (Келасурский и частично Дзирульский массивы). В Аджаро-Триалетской складчатой системе наиболее древними являются аптско-альбские отложения, представленные вулканогенной фацией. В Южной Грузии (Артвинско-Болнисская глыба) установлено наличие незначительных выходов готеривских и аптско-альбских карбонатных отложений, трансгрессивно налегающих на верхнеюрские известняки.

Общая палеогеографическая обстановка на территории Грузии в начале нижнемелового периода была следующей: геосинклиналь Южного склона Большого Кавказа Абхазско-Сванетским поднятием разобщена на два флишевых бассейна — западный и восточный (Кахадзе, 1947). Располагающаяся южнее полоса Тетисско-Закавказской островной дуги покрыта морем (за исключением приподнятых частей — Колхидско-Дзирульской, Артвинско-Болнисской, Келасурской и др.); по своей геотектонической природе она соответствовала субконтинентальному срединному массиву. Позднее, в конце раннемелового периода (апт-альб) в результате расчленения этой срединной плиты зародилась эвгеосинклиналь (Аджаро-Триалети), с чем и связано проявление вулканической активности в этой полосе.

На территории Грузии, как уже отмечалось выше, анцилоцератиды встречаются лишь на Грузинской глыбе, в квазиplatformенных (эпиконтинентально-морских) отложениях и в расположенной севернее полосе переходных к флишевым отложениям. Однако анцилоцератиды присутствуют далеко не во всех квазиplatformенных отложениях Грузинской глыбы. Нами на территории Грузинской глыбы и смежных зон прослежены особенности изменения типов нижнемеловых осадков (готерив-апт) и комплекса ископаемой фауны в вертикальном и горизонтальном направлениях. При этом были использованы все существующие основные данные по палеогеографии, литологии, стратиграфии и палеонтологии нижнего мела исследуемой территории (Эристави, 1945, 1952, 1955, 1959, 1960, 1962, 1973; Котетишвили, 1959, 1967, 1970; Шатиришвили, Имнадзе, 1959; Оленин, Соколов, 1960; Трохова, 1962; Конюхов, Трохова, 1962; Лобжанидзе, 1965, 1972; Ясаманов, 1969; Какабадзе, 1967, 1971, 1972, Kakabadze, 1979; Сихарулидзе, 1978; Квахадзе, 1972; Шарикадзе, 1975; Кванталиани, 1970 и др.).

Характер осадков и комплекса ископаемой фауны позволяет выделить в квазиplatformенных отложениях нижнего мела (готерив-апт)⁴ Грузинской глыбы следующие области осадконакопления: I — литораль; II — сублитораль (мелководная зона неритовой области) и III — инфралитораль (сравнительно глубоководная зона неритовой области).

⁴ Так как стратиграфический диапазон встреченных в Грузии анцилоцератид охватывает готерив-апт, то ниже в основном дается характеристика отложений в этом интервале.

В каждой из этих областей выделяются литофациальные группы литологически и фаунистически охарактеризованные более или менее четко:

I — литораль: 1) конгломераты и песчаники;

II — сублитораль: 1) доломиты и песчанистые, местами доломитовые известняки, 2) органогенные известняки с рудистами («ургонские», известняки), 3) известняки и песчанистые известняки, 4) песчанистые глауконитовые известняки и мергели, 5) пелитоморфные и мергелистые известняки;

III — инфралитораль: 1) известняки с конкрециями и линзами кремня, 2) тонкозернистые известняки и мергели, 3) мергелистые известняки, мергели и глинисто-песчанистые мергели.

Ниже дается краткая характеристика всех перечисленных литофациальных типов (рис. 11—15).

Литофация конгломератов и песчаников. На большей части Грузинской глыбы, а также на Артвинско-Болнисской глыбе разрезы нижнего мела начинаются пачкой конгломератов и песчаников; это кварцево-аркозовые песчаники, гравелиты и конгломераты. Мощность изменяется от нескольких сантиметров до 30 метров. Возраст этих базальных образований местами датируется как берриас-валанжин, местами же охватывает готерив или лишь низы баррема. Валанжинский возраст фаунистически установлен в окрестностях с. Мухури на основе найденных *Cyrena aff. subplana* Re is, *C. muchuriensis* K o t e t., *C. caucasica* K o t e t., *Natica laevigata* (D e s h.) (Котетишвили, 1961). На Артвинско-Болнисской глыбе (окр. пер. Бендери) над верхнеюрскими известняками трансгрессивно залегают конгломераты и грубозернистые песчаники (мощность 4 м); в них фауна не найдена, однако готеривский возраст установлен по брахиоподам, которые содержатся выше залегающих толстослойных известняков (Папава, 1970). На периферии Дзирульского массива барремские известняки с базальными образованиями в основании трансгрессивно залегают на палеозойских кристаллических породах и порфиритовой свите байоса. Базальные образования начинаются или конгломератом, сменяющимся выше песчаниками (Гореша-Харагоульская синклиналь), или же гравелитами и песчаниками. На перифериях Келасурского массива базальные образования (готерив—нижнебарремские) трансгрессивно налегают на среднеюрские гранитоиды и порфириты и представлены конгломератом, гравелитом и песчаником. Таким образом, базальные образования представляют собой типичную литофацию литорали. Интересующие нас анцилоцератида также, как и другие головоногие моллюски, в ней не встечаются.

Литофация доломитов и песчанистых, местами доломитовых известняков в основном валанжинско-готеривского возраста и имеет довольно широкое географичес-

кое распространение в Западной Грузии. Местами она не поднимается выше нижнего готерива (например, в северном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали). Начиная с позднего готерива, а особенно в барремском веке площадь распространения доломитов на территории Грузии резко сокращается. В первой половине баррема доломитообразование сохраняется лишь в полосе от р. Окуми до р. Риони, а во второй половине баррема доломитообразование локализуется в самом центре бассейна рр. Техури, Хоби, с. Цагери (Конюхов, Трохова, 1962). В целом в валанжинско-готеривское время территория Грузинской глыбы представляла собой бассейн с малыми глубинами. Разрыв существовавших островов (Дзирульский, Келасурский, Сорский и др.) в основном завершался к началу меловой трансгрессии, вследствие чего в незначительном отдалении

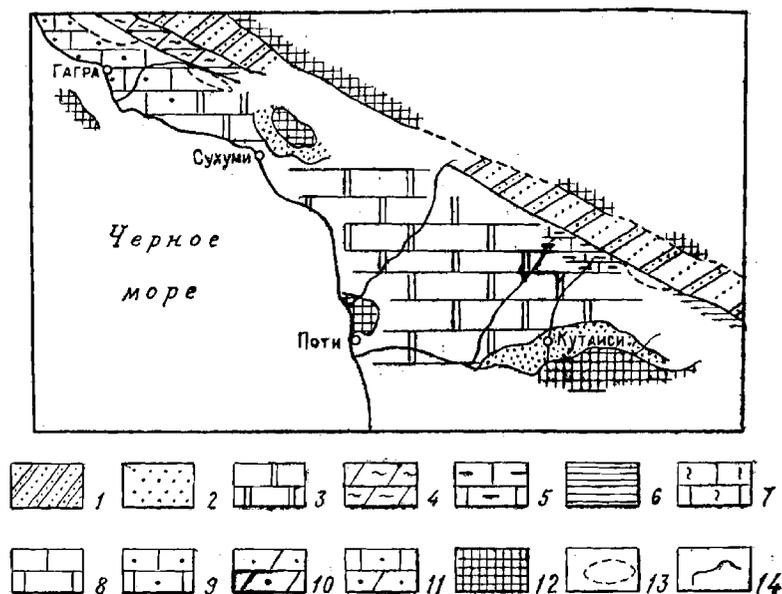


Рис. 11. Схема распространения литофаций нижнего готерива в Западной Грузии. Условные обозначения к рисункам 11, 12, 13, 14, 15: 1) терригенно-карбонатный флиш; 2) конгломераты и песчаники; 3) доломиты и песчаные, местами доломитовые известняки; 4) мергелистые известняки, мергели и глинисто-песчаные мергели; 5) известняки с конкрециями и линзами кремня; 6) тонкозернистые известняки и мергели; 7) органогенные известняки с рудистами; 8) пелитоморфные и мергелистые известняки; 9) известняки и песчаные известняки; 10) песчаные глауконитовые известняки и мергели; 11) известняки и песчаные известняки, выше которых следуют песчаные глауконитовые известняки и мергели; 12) суша; 13) кордильерные поднятия; 14) границы литофаций.

от этих островов примесь терригенного материала или незначительна (например в Окрибе нижняя часть готерива представлена песчанистыми известняками, а в Центральной Абхазии готерив представлен песчанистыми доломитизированными известняками) или вовсе отсутствует. Происхождение этой литофации связано с восходящими движениями, имев-

шими место в конце валанжин? и приведшими к обмелению бассейна и местами появлению лагун с доломитовым типом осадков (Шатиришвили, Имнадзе, 1959, Эристави, 1960, Конюхов, Трохова, 1962 и др.). В условиях жаркого климата в этих лагунах образовались доломиты с прослоями доломитовых известняков и местами ангидридов. В доломитовых известняках найдены лишь остатки бентонных организмов: двустворок—*Rapora*, *Trigonia*, *Pholadomya*, *Astarte*; гастропод—*Natica*, *Trochus*; (Эристави, 1964), морских ежей—*Toxaster* (Котетившвили, 1958) и брахиопод—*Sellithyris*, *Lamellaerynchia* (Квахадзе, 1972). Отмечаются также остатки водорослевой растительности и остракод. Остатки головоногих моллюсков в ней не найдены.

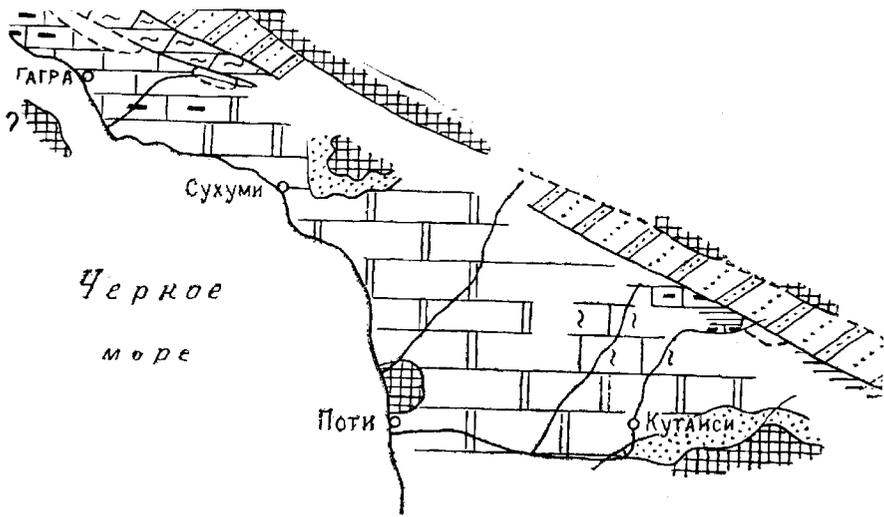


Рис. 2. Схема распространения литофаций верхнего гогерива в Западной Грузии.

Литофация органогенных известняков с рудистами («ургонские» известняки). «Ургонские» известняки, географически широко распространенные на Грузинской глыбе, в основном датируются нижним барремом, хотя местами охватывают лишь гогерив (Котетившвили, 1970), а местами возможно поднимаются до нижней части верхнего баррема. Это зоогенные известняки, местами доломитизированные, с остатками типичных рифообразующих организмов (кораллы—*Actinastrea*, *Eugya*, *Myriophyllia*, *Latusastrea*, *Thamnasteria*, *Microphyllia* и др., рудисты—*Requienia*, *Toucasia*) и других двустворчатых (*Amphidonta*, *Exogyra*), а также гастропод (*Nerinea*, *Natica*, *Phaneroptyxis*, *Ampullina*, *Harpadoges* и др.) и фораминифер (*Orbitolina*, *Textularia* и др.). Глубина образования этих отложений незначительна (0—90 м), температура морской воды примерно 18—24°, соленость—нормальная. Анцилоцератиды, как и все другие аммониты, в этих известняках отсутствуют.

Литофация известняков и песчанистых известняков распространена как в Западной Абхазии, так и на перифе-

рии Дзирульского массива и в смежной с севера полосе. В Западной Абхазии к ней приурочены отложения валанжинско-нижнеготеривского возраста (пелитоморфные известняки, мощность до 40 м), именуемые экзогировым горизонтом. Наличие большого количества крупных толсто-стенных двустворок (*Amphidonta subsinuata* L e y m., *A. latissima* L a m., *Lopho rectangularis* R o e m. и др.) указывает на неглубоководность бассейна. Вместе с этой фауной встречаются редкие аммониты и белемниты: в нижней части «экзогирового горизонта» (валанжин)—*Thurmanniceras thurmanni* P i c t. et C a m p., *Neocomites neocomiensis* d' O r b., а в верхней (нижний готерив)—*Hibolites prodromus* S c h w e t z., *Leopoldia bargamensis dubisiensis* K i l., а также *Crioceratites duvali* L e v. На перифериях Дзирульского массива и в смежной с севера полосе данная литофация развита непосредственно над «ургонскими» известняками и так как возраст верхней границы «ургонских» известняков варьирует, то, естественно, и данная литофация в некоторых местах начинается с нижнего баррема, а в других—

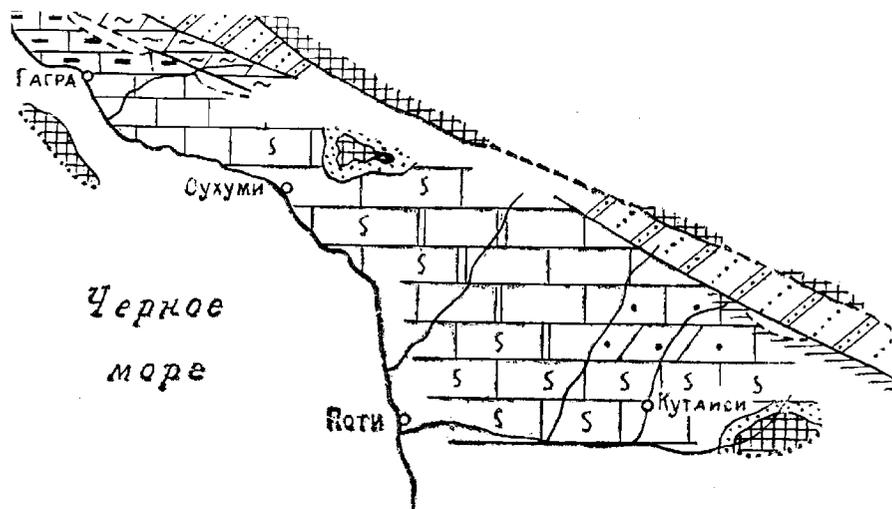


Рис. 13. Схема распространения литофаций нижнего баррема в Западной Грузии.

в верхнем барреме. На периферии Дзирульского массива она представлена песчаным известняком (мощность достигает 4—5 м) и содержит крупные раковины *Amphidonta*, *Grammatodon*, *Chlamys*, а также разных представителей родов *Turnus*, *Alectrionia*, *Rapora*, брахиопод и др. В некоторых местах (басс. р. Цхенисцкали, разрезы сс. Рондиши, Гелавери) она представлена песчаными известняками со стяжениями кремня (нижний баррем); в них также содержатся крупные раковины толсто-стенных вышеотмеченных двустворчатых. В разных разрезах, в этих отложениях встречены также представители *Paracrioceras*, *Mesohibolites* (нижний баррем), *Hemihoplites*, *Costidiscus* (верхний баррем). В целом литофация известняков и песчаных известняков с крупными толсто-стенными двустворчатыми является типично мелководной, типа субли-

торали. Бассейн имеет хорошее сообщение с открытым морем, вследствие чего в нем обитает разнообразная фауна.

Литофация песчанистых глауконитовых и известняков и мергелей распространена на периферии Дзирульского и Келасурского массивов и в некоторых местах Окрибы. Она следует выше известняков и песчанистых известняков и в основном охватывает верхи нижнего баррема—апт. Ископаемая фауна весьма разнообразна; обильно встречаются как белемниты, так и аммониты (представители семейств—*Ancyloceratidae*, *Heteroceratidae*, *Deshayesitidae*, *Cheloniceratidae*, *Phylloceratidae*, *Macroscaphitidae* и др.). Вследствие близости суши (Дзирульская суша) эти отложения обогащены терригенным материалом. Вдали от Дзирульского массива примесь терригенного материала постепенно уменьшается и эту литофацию замещает литофация пелитоморфных и мергелистых известняков и мергелей (см. ниже). Кроме терригенной примеси, на мелководный характер бассейна указывает также общий облик сопутствующей головоногим моллюскам бентонной фауны. Так, например, на периферии Дзирульского массива, в разрезах сс. Цхетиджвари, Гореша, Хорити, Квесреви, Молити, Гверки, Корнеба и др. в верхнем барреме и нижнем апте вместе с головоногими моллюсками также встречаются двустворчатые (представители родов *Amphidonta*, *Echogya*, *Lopha*, *Trigonia*, *Grammatodon*, а также *Panope*, *Cuculaea*, *Plicatula* и др.), гастроподы (*Metacerithium*, *Perissoptera*, *Pleurotomaria* и др.), брахиоподы (*Belbekella*, *Praelongithyris*), морские ежи (*Epiaster*) и др. Анцилоцератиды в этой фации приурочены к нижнему (*Paracrioceras*) и верхнему (*Audouliceras*, *Hemihoplites*, *Paracrioceras*) баррему, к нижнему (*Pseudocrioceras*, *Tropaeum*, *Kutatissites*, *Helicancylus*, *Acrioceras*, *Toxoceratoides*) и среднему (*Topohamites*, *Ammonitoceras*) апту. Среди других головоногих обильно представлены роды *Pulchellia*, *Heinzia* (нижний баррем), *Heteroceras*, *Argvethites*, *Colchidites*, *Imerites*, *Paramerites*, *Barremites* (верхний баррем), *Partschiceras* (верхний баррем—апт), *Procheloniceras*, *Cheloniceras*, *Deshayesites* (нижний апт), *Colombiceras*, *Epicheloniceras* (средний апт), а также белемниты (*Neohibolites*, *Mesohibolites*).

Общий экологический состав, вместе с терригенным характером отложений, а также наличие размывов в барремско-аптских отложениях, по всей вероятности, свидетельствует о существовании в позднем барреме и апте на периферии Дзирульского и Келасурского массивов мелководной полосы моря.

Литофация пелитоморфных и мергелистых известняков. Севернее и северо-западнее Дзирульского массива, за ареалом литофации песчанистых глауконитовых известняков и мергелей (широкая полоса примерно до северного крыла Рачинско-Лечхумской синклинали, Мегрелия, а также Восточная и Западная Аб-

хазия) баррем и апт представлены пелитоморфными и мергелистыми известняками (в них местами содержатся сидеритовые конкреции). Анцилоцератиды в этой литофации встречаются как в нижнем (*Paracrioceras*) и верхнем (*Audouliceras*, *Hemihoplites*, *Paracrioceras*) барреме, так и в нижнем (*Pseudocrioceras*, *Ancyloceras*, *Audouliceras*, *Kutatissites*, *Australiceras* (*Proaustraliceras*) и среднем (*Australiceras* (*Australiceras*), *Pseudoaustraliceras*, *Топоһамитес*) апте. Среди других головоногих, в первую очередь, следует отметить белемниты *Mesohibolites*, *Neohibolites* (баррем, апт), аммониты—*Pulchellia*, *Holcodiscus*, *Heinzia* (нижний баррем), *Heteroceras*, *Argvethites*, *Colchidites*, *Paraimerites*, *Imerites*, *Eristavia*, *Euphyl-*

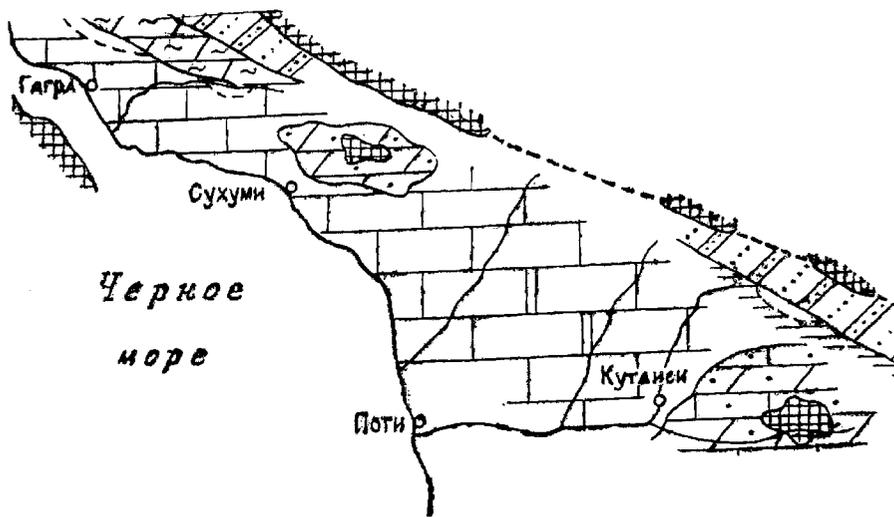


Рис. 14. Схема распространения литофаций верхнего баррема в Западной Грузии.

Ioceras, *Barremites*, *Protetragonites*, *Hamulina* и др. (верхний баррем), *Procheloniceras*, *Cheloniceras*, *Deshayesites* и др. (нижний апт), *Colombiceras*, *Epicheloniceras*, *Ptychoceras* и др. (средний апт), а также типичные бентонные организмы—гастроподы (*Pleurotomaria*, *Metacerithium*, *Nerinea* и др.), брахиоподы с опорным прикреплением (*Dzirulina*, *Praelongithyris* и др.), одиночные кораллы (*Smilotrochus*) и двустворчатые (*Pinna*, *Oris*, *Neithea*, *Camptonectes*, *Panope*, *Aucellina*). Толстостенные прибрежные формы—*Amphidonta*, *Lopha*, *Echogya* и др. в этих отложениях отсутствуют.

Отсутствие грубо-территенного материала и наличие пелитоморфных и мергелистых известняков, комплекс отмеченной ископаемой фауны, с учетом общих палеогеографических данных, позволяют заключить, что эти отложения отлагались в значительном отдалении от основных островов (Дзирульский, Келасурский), в мелководной полосе открытого моря.

Литофация известняков с конкрециями и линзами кремня распространена в Западной Абхазии (верхний готерив—нижний баррем) и в северном крыле Рачинско-Лечхумской син-

клинали (готерив—нижний баррем). В Западной Абхазии это, в основном, среднеслоистые известняки с включениями кремневых конкреций и линз (максимальная мощность до 100 м); они залегают над «экзогировым горизонтом» нижнего готерива. В этих известняках в основном встречаются белемниты—*Hibolites*, *Mesohibolites* (верхний готерив—нижний баррем), аммониты—*Neocomites*, а также представители семейства *Ancyloceratidae*—*Crioceratites duvali* (нижний и верхний готерив), *Pseudothurmannia* (P.) *mortilleti* и др. (верхний готерив) и *Acrioceras* (A.) *nukleae* (нижний баррем). Среди типичной бентонной фауны встречаются брахиоподы (*Lacunosella*, *Orbirhynchia*). В северном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали в ущ. Хидикари на известняках валанжина залегают слоистые известняки и мергелистые известняки, местами со стяжениями и линзами кремня. В них встречены представители родов *Partschiceras*, *Biasaloceras*, *Crioceratites*, *Pseudothurmannia*, *Acrioceras*, *Speetoniceras*, *Euphyloceras*, *Holcodiscus*. Среди бентонной фауны встречаются брахиоподы—*Dzirulina*, *Rionirhynchia*, *Iberithyris*, *Lacunosella*.

Наличие конкреций и линз кремня в пелитоморфных известняках и отсутствие терригенного материала, отмеченный комплекс фауны, отсутствие типичной прибрежной, мелководной бентонной фауны указывают, по всей вероятности, на то, что как в Западной Абхазии (где рассматриваемая литофация сменяет нижнеготеривские мелководные известняки с крупными толстостенными двустворчатыми), так и в северном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали (где данная литофация сменяет мелководные известняки валанжина) формирование известняков с конкрециями и линзами кремня происходило в относительно глубоководном участке моря.

Литофация тонкозернистых известняков и мергелей развита в Цханарской синклинали и в северном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали. Эта литофация относительно более глубоководная. В некоторых местах полосы северного крыла Рачинско-Лечхумской синклинали (разрез р. Рицеула) данная литофация начинается с нижнего баррема, а в Цханарской синклинали — с нижнего готерива. В готеривском и аптском веках в отмеченных местах происходило накопление в основном известковистых илов. Среди ископаемой фауны в этой литофации представлены аммониты с мономорфной раковиной—*Olcostephanus* (готерив), *Spitidiscus*, *Holcodiscus*, *Euphyloceras*, *Vargemites*, *Desmoceras*, *Tetragonites*, *Subpulchellia* (баррем), *Deshayesites* (апт). Встречаются также гетероморфные аммониты—*Pseudothurmannia* (верхний готерив), *Paracrioceras*, *Acrioceras* (баррем), *Hemihoplites*, *Heteroceras*, *Imerites*, *Colchidites* (верхний баррем), *Pseudocrioceras*, *Kutatissites*, *Costidiscus* (нижний апт). В данной литофации среди бентонных форм встречаются теребратулидные брахиоподы (*Lacunosella*, *Rionirhynchia*, *Iberithyris*) с прямым или односкладчатым передним краем, которые в онтогении поздно переходили к опорному способу прикрепления

(Квахадзе, 1972). Среди двустворчатых редко встречаются представители родов *Pinna*, *Opis*, а толстостенные *Amphidonta*, *Lopha*, *Trigonia* и др. отсутствуют.

Перечисленные признаки указывают на то, что формирование данной литофации происходило в сравнительно глубоководном участке неритического моря.

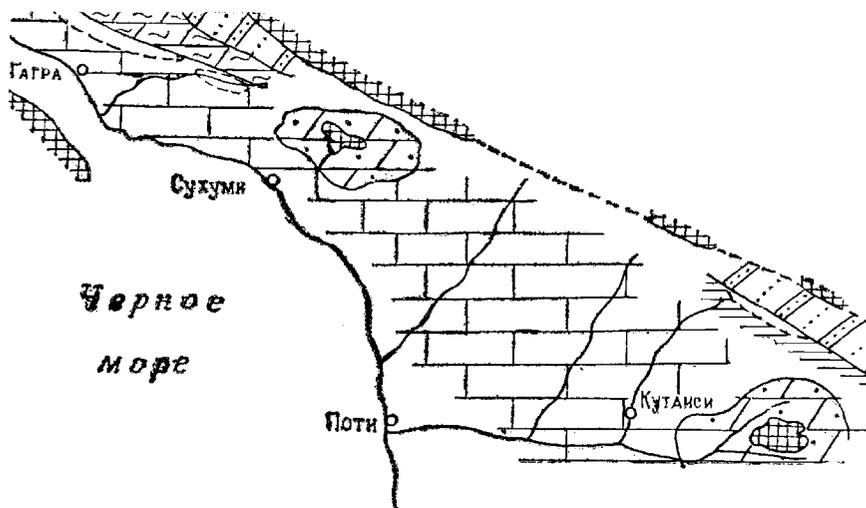


Рис. 15. Схема распространения литофаций нижнего и среднего апта в Западной Грузии.

Литофация мергелистых известняков, мергелей и глинисто-песчанистых мергелей представлена в Северо-Западной Абхазии. По северному направлению она постепенно сменяется субфлишевыми отложениями, а по южному направлению — замещается квазиплатформенными пелитоморфными и мергелистыми известняками или известняками с конкрециями и линзами кремня. В течение раннемелового периода полоса развития данной литофации представляла собой сравнительно глубоководную зону неритического моря, являясь переходной к флишевому бассейну, расположенному севернее (Какабадзе, 1972). Отложения данной литофации содержат довольно разнообразную ископаемую фауну с преобладанием аммонитов—*Pseudothurmannia*, *Crioceratites*, *Speetonicerias* (верхний готерив), *Partschiceras* (готерив, баррем), единичные *Hemihoplites*, *Heteroceras* (верхний баррем), *Deshayesites*, *Pseudocrioceras* (нижний апт), *Colombiceras*, *Salfeldiella* (средний апт) и белемнитов—*Hibolites* (готерив), *Mesohibolites* (баррем, апт), *Neohibolites* (апт). Сравнительно в меньшем количестве встречены брахиоподы—*Lacunosella*, *Rionirhynchia*, *Iberithyris* (баррем) и двустворчатые—*Aucelina* (средний и верхний апт). Наличие в основном нектонной фауны (белемниты, большое количество аммонитов с гладкими и плоскоспиральными раковинами) и теребратулидных брахиопод, в индивидуальном развитии

поздно переходящих к опорному способу прикрепления, а также отсутствие толстостенных бентонных двустворчатых указывают на сравнительно глубоководный характер рассматриваемой литофации.

Из приведенной характеристики литофациальных типов становится ясно, что раннемеловое морское дно Грузинской глыбы и смежных с севера зон было неоднородным и в течение всего этого периода претерпевало значительные изменения. На этой маленькой площади выделяется целый ряд участков довольно четко отличающихся друг от друга биотическими и абиотическими условиями. Вполне естественно, что эти отдельные участки были благоприятными не для всех обитателей моря, в том числе и для анцилоцератид. Анцилоцератиды совершенно отсутствуют в литофациях: 1) конгломератов и песчаников; 2) доломитов и песчанистых, местами доломитовых известняков; 3) органиогенных известняков с рудистами. Они встречаются, но не в большом количестве, в литофациях: 1) известняков и песчанистых известняков; 2) тонкозернистых известняков и мергелей; 3) известняков с конкрециями и линзами кремня и 4) мергелистых известняков, мергелей и глинисто-песчанистых мергелей. Анцилоцератиды богато представлены лишь в литофациях: 1) песчанистых глауконитовых известняков и мергелей и 2) пелитоморфных и мергелистых известняков. На Грузинской глыбе в вышеотмеченных, содержащих анцилоцератиды литофациях представители некоторых родов анцилоцератид характеризуются ограниченным распространением, тогда как некоторые распространены более широко. Для наглядности мы сочли необходимым провести такой анализ отдельно для каждого рода анцилоцератид.

На территории Грузии представители рода *Pseudocrioceras* Spath распространены широко. Виды—*P. waageni*, *P. waagenoides*, *P. sahorienensis*, *P. kutatisiense*, *P. coquandi imerica*, *P. steinmanni*, *P. dichotomum*, *P. dichotomoides*, *P. densecostatum*, *P. godoganensis*, *P. lobjanidzei*—в основном встречаются в пелитоморфных и мергелистых известковистых нижнеаптских отложениях, в более отдаленной от островов полосе Грузинской глыбы, а на периферии Дзирульского массива они не известны. Три вида из перечисленных—*P. waageni*, *P. steinmanni* и *P. dichotomum* встречены также в фациях, переходных к флишевым (Эристави, 1963, Какабадзе, 1972), представленных глинисто-песчанистыми мергелями (нижний апт). Один вид—*P. kornebaensis* встречен лишь в окрестностях Дзирульского массива (литофация песчанистых глауконитовых известняков и мергелей, нижний апт), а виды *P. abichi*, *P. phasiensis*, *P. waageni sapitschkiensis*, *P. orbignyanus* и *P. anthulai* распространены как на периферии Дзирульского массива, в терригенно-известковистых отложениях нижнего апта, так и в литофации пелитоморфных и мергелистых известняков (нижний апт) в отдаленной от Дзирульского массива полосе.

Интересные наблюдения имеются по распространению представителей родов *Australiceras* Whitehouse и *Audouliceras* Thomei. На территории Грузии род *Australiceras* представлен обоими под родами, хотя число видов ограничено—*A. (Pr.) tsvaltuboense*, *A. (Pr.) fourrieri*, *A. (Pr.) colchicum* и *A. (A.) tenuicostatum*. Все они распространены лишь в отдаленной от Дзирульского массива полосе, в литофации пелитоморфных и мергелистых известняков (нижний и средний апт). Сходная картина наблюдается и при распространении представителей рода *Audouliceras* Thomei. Ни один вид этого рода на периферии Дзирульского массива, в полосе развития литофации песчанистых глауконитовых известняков и мергелей не обнаружен. Они (*A. tzotnei*, *A. tsvaltsithelense*, *A. collignoni*, *A. renauxianum elegans*, *A. georgicum*, *A. colchidense*) встречаются в разрезах гг. Кутаиси, Гагра, Цхалтубо, сс. Годогани, Бетлеви, Никорцминда, где приурочены к литофации пелитоморфных и мергелистых известняков. Таким образом, на территории Грузии представители родов *Australiceras* и *Audouliceras* были распространены в полосе мелководного моря (сублитораль), предпочитали для обитания более отдаленные от береговой линии участки моря, где привнос терригенного материала не имел места и где отлагались мергелистые пелитоморфные илы.

Род *Кутатисситес* *К а к а б а д з е*, считавшийся до недавнего времени эндемичным, на самом деле довольно широко распространен географически (Грузия, Дагестан, Чечено-Ингушетия, Румыния, Франция). На территории Дагестана (разрезы сс. Ботлиха, Тлярата, Рахата, Цудахар) и Чечено-Ингушетии (окр. оз. Кизинойом) представители данного рода (*К. bifurcatus*, *К. helicoceroides*, *К. gachathaensis*, *К. helicoides robusta*) встречены в фосфоритовых песчаниках со смешанной нижнеаптской и среднеаптской (местами и верхнебарремской) фауной. Из-за смещения фауны (сгруженный пласт) наблюдать фациальную приуроченность вышеотмеченных видов рода *Кутатисситес* на данной территории не представляется возможным. В Грузии все виды данного рода широко распространены и приурочены к нижней зоне нижнего апта. Виды *К. gesticostatus*, *К. bifurcatus*, *К. densecostatus* и *К. helicoides robusta* встречаются в нижнеаптских известняках окр. г. Кутаиси; *К. helicoides*—на том же уровне окр. г. Кутаиси, с. Хрейти и в ущ. р. Риони, южнее с. Цеси; *К. helicoceroides*—в окр. г. Кутаиси и с. Знаква, а *К. chreithiensis*—в окр. с. Хрейти в мергелистых известняках нижнего апта. Вид *К. princeps* представлен в Грузии одним экземпляром, найденным в окр. с. Лаше, в песчанистых известняках нижней части нижнего апта. Таким образом, за исключением *К. princeps* все виды данного рода были распространены в отдаленной от береговой линии полосе мелкого раннеаптского моря, где отлагались известковистые без примеси терригенного материала отложения.

Из представителей рода *Trochaeum* Sowery в Грузии встречен лишь один вид *T. (Trochaeum) longus*, у которого очень крупная раковина. Множество экземпляров данного вида найдено лишь в окрестностях Дзирульского массива, в разрезах сс. Цхетиджвари и Али, в глауконитовых песчаных известняках верхней части нижнего апта.

Род *Ammonitoceras* Dumas, также как и род *Trochaeum*, на территории Грузии характеризуется малочисленностью видов; известно всего 2 вида—*A. (Ammonitoceras) transcaspium* и *A. (Ammonitoceras) colchicum*. Ареал их ограничивается Дзирульским массивом (разрезы сс. Гореша, Лаше, Молити и др.; глауконитовые песчаные известняки среднего апта), представляющим собой в апте малоудаленную от береговой линии мелкую часть моря (сублитораль).

Виды рода *Acrioceras* Hyatt—*A. (Acrioceras) muckleae*, *A. (A.) isocostatum*, *A. (Hoplocrioceras) pulcherrimum* распространены в северном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали, в полосе развития литофации тонкозернистых известняков и мергелей (готерив—нижний баррем), представлявшем собой сравнительно глубоководный участок неритического моря в готериве. Представители данного рода—виды *A. (A.) dissimilis* и *A. (A.) spathi*, наоборот, распространены на периферии Дзирульского массива, в мелководной литофации песчаных глауконитовых известняков и мергелей нижнего апта.

В отличие от вышеотмеченных родов, роды *Toxoceratoides* Spath, *Tophamites* Spath, *Ancyloceras* Orbigny, *Helicanocyclus* Gabb и *Pseudoaustraliceras* Kaka badze на территории Грузии представлены единичными экземплярами. В Грузии известен лишь один экземпляр вида *Toxoceratoides* cf. *gochi* из верхней части нижнеаптских известняков окр. с. Абано (восточная периферия Дзирульского массива). Двумя экземплярами представлен *Tophamites* aff. *decurrens* из среднеаптских мергелистых известняков окр. сс. Лаше и Лахепа. Вид рода *Ancyloceras*—*A. aff. matheronianum* представлен также лишь двумя экземплярами, найденными в окр. г. Кутаиси, в нижнеаптских мергелистых известняках, а другой вид этого рода—*A. cf. van-den heckii* найден в барремских пелитоморфных известняках окр. с. Твиши.

Единственный экземпляр *Helicanocyclus fuscata* был найден в нижнеаптских песчаных известняках окр. с. Харагоули (окр. Дзирульского массива). Что касается представителей среднеаптского рода *Pseudoaustraliceras*, то они в Грузии представлены двумя видами *P. pavlowi* и *P. gamosseptatum*; оба они распространены в литофации пелитоморфных и мергелистых известняков (сс. Лахепа, Брили, окр. г. Гагра).

Виды рода *Crioceratites* Levellé распространены в литофациях 1) известняков и песчаных известняков; 2) известняков с конкрециями и линзами кремня; 3) тонкозернистых известняков и мергелей и 4) мергелистых известняков, мергелей и глинисто-песчаных мергелей. Лишь в литофациях: 1) известняков с конкрециями и линзами кремня,

2) тонкозернистых известняков и мергелей и 3) мергелистых известняков, мергелей и глинисто-песчаных мергелей встречены готеривские представители рода *Pseudothurmannia* S p a t h .

В отличие от отмеченных представителей криоцератитин, виды рода *Nemihoplites* S p a t h встречены в литофациях, развитых как в полосе Дзирульского массива, так и в других частях Грузинской глыбы.

Палеоэкологические наблюдения позволяют судить и о других факторах условий обитания анцилоцератид (соленость и температура морской воды). Выясняется, что морские участки исследуемой территории Грузии, обитаемые анцилоцератидами, по всей вероятности, характеризовались нормальной соленостью. На это указывает в первую очередь характер отложений и комплекс сопутствующей анцилоцератидам ископаемой фауны (стеногалийные формы — кораллы, морские ежи и др.).

На Грузинской глыбе валанжинский век характеризовался жарким, близким к аридному, климатом (Трохова, 1962, Ясаманов, 1973 и др.), приведшим к образованию доломитов в лагунных бассейнах. С началом готерива площадь доломитообразования резко сокращается. Если в Колхидской низменности температура все же оставалась высокой, то в полосе северного края Грузинской глыбы (Западная Абхазия, северное крыло Рачинско-Лечхумской синклинали, Цханарская синклиналь) условия иные; все более налаживается связь с открытым морем, температура морской воды становится более низкой и именно в этой полосе появляются первые представители анцилоцератид (*Crioceratites*, *Pseudothurmannia*, *Acrioceras*). В позднем готериве—раннем барреме на исследованной территории прекращается процесс доломитообразования и большое развитие получают рифообразующие организмы—кораллы, рудисты и др., указывающие на температуру морской воды около 20—24°. В позднем барреме и аптском веке значительные климатические изменения не имели места; характер отложений (терригенно-карбонатные и карбонатные породы, местами с сидеритовыми конкрециями), а также разнообразие и обилие отмеченной выше сопутствующей фауны указывает на то, что температура морской воды была довольно высокой⁵.

2.3. Прохорез. С целью определения факторов, способствовавших весьма широкому расселению на земном шаре анцилоцератид нами составлены схематические карты географического и стратиграфического

⁵ Небезынтересны и данные о палеотемпературах, полученные методом изучения соотношения кальция и магния в раковинах организмов (Ясаманов, 1973, 1978); в готеривском веке в полосе развития известняков и мергелей температура морской воды была 19—20°, в барреме, в полосе развития ургонских известняков—выше 20°, а севернее, в полосе развития «аммонитовой» фации баррема—около 15—16°. В раннем апте—20—22°, в среднем апте—15—16°, а в позднем апте—17,5—19,5°. Эти данные, по нашему мнению, следует принимать с большой осторожностью, так как известно, что этим методом измерения разные группы органических остатков дают различные палеотемпературные данные.

распространения некоторых, в основном широко распространенных групп⁶. Эти карты не только наглядно иллюстрируют изменчивость ареала отдельных групп, но, в некоторых случаях, дают дополнительные данные об их эволюционных тенденциях, а также о месте их возникновения и направлениях расселения.

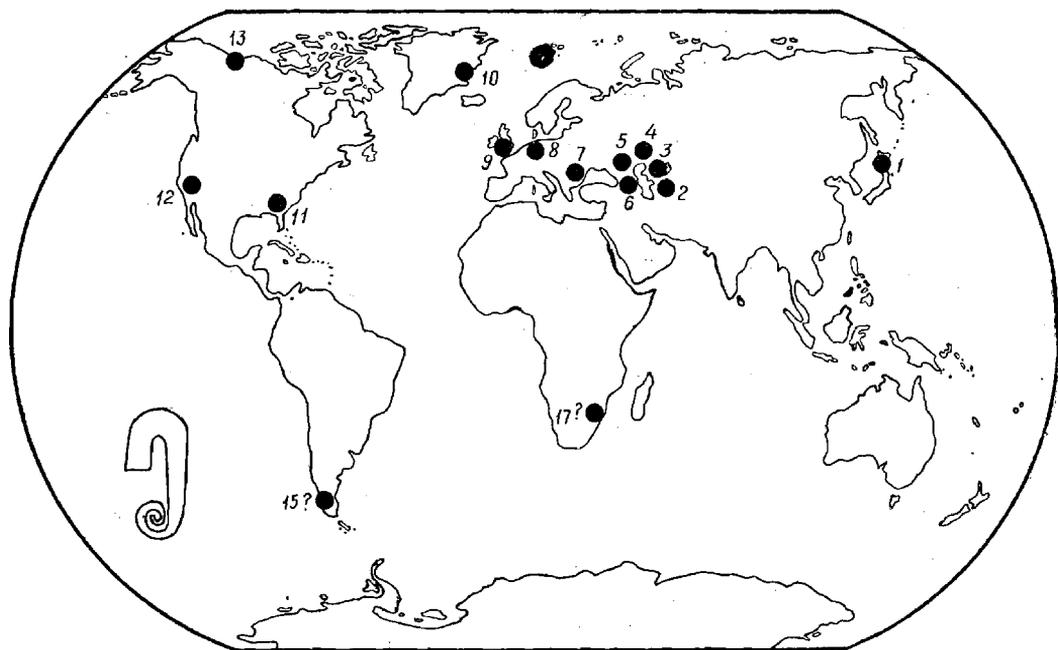


Рис. 16

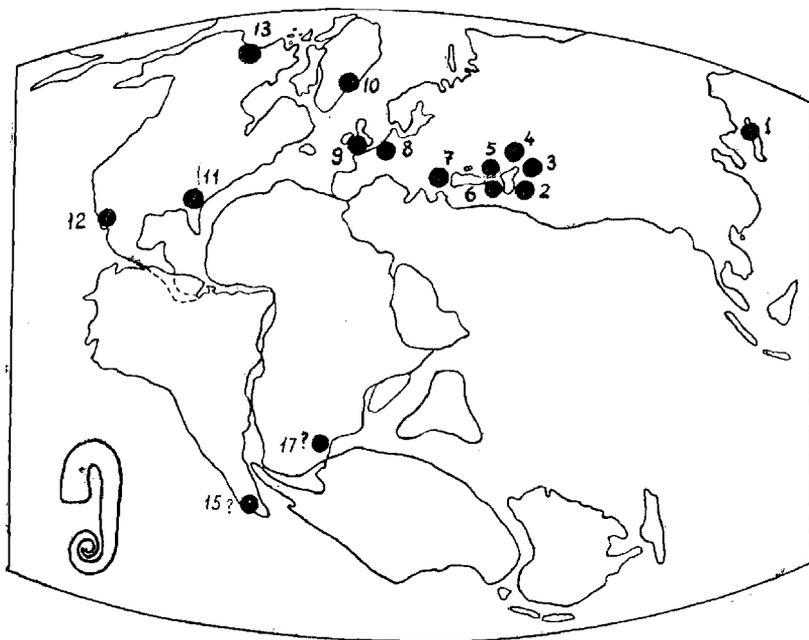


Рис. 17

⁶ Для тех родов, которые не характеризуются широким географическим распространением, а также для родов, о стратиграфическом и географическом распространении которых мы не располагали достоверными данными, такие схематические карты не составлены.

Для некоторых групп анцилсцератид схематические карты нами представлены в двух вариантах; одни и те же данные по распространению нанесены как на современную топографическую основу земного шара, так

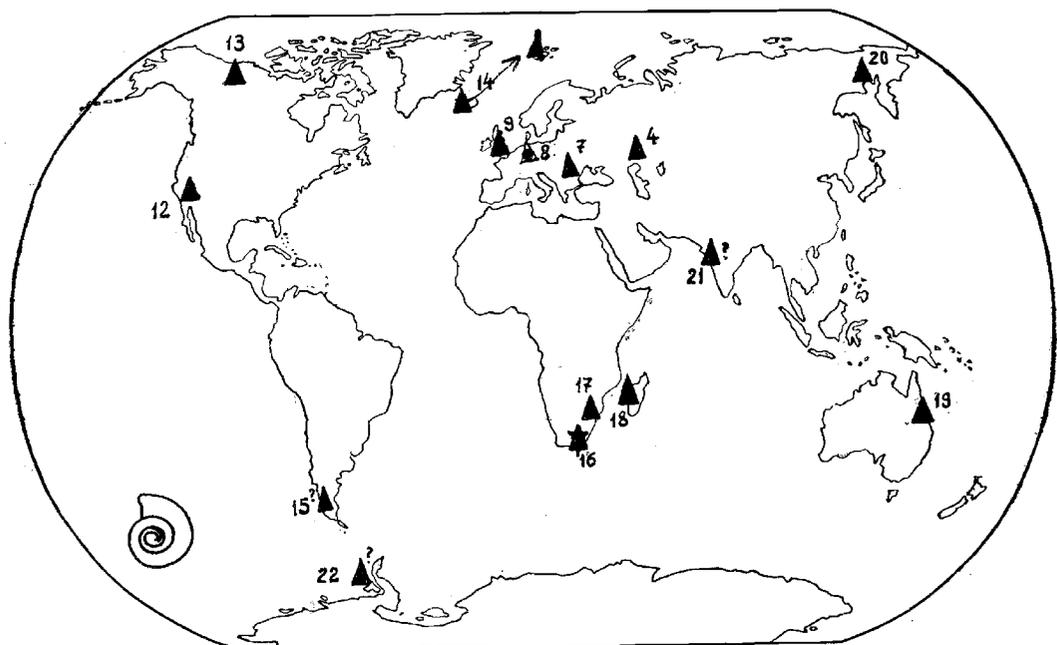


Рис. 18

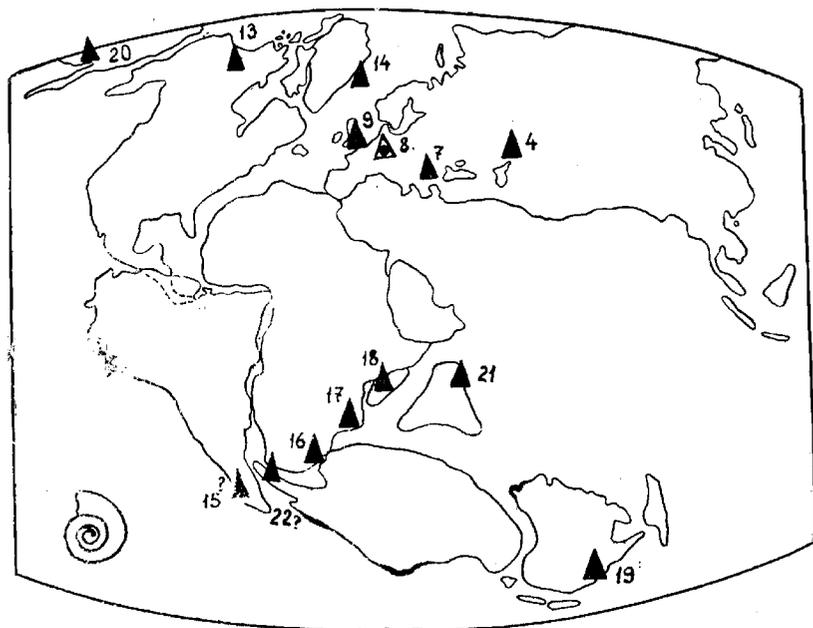


Рис. 19

Рис. 16, 17, 18, 19. Схематические карты распространения подродов *Тгораеиш* (*Тгораеиш*) *Sowerby* (16, 17) и *Т. (Епитгораеиш) Каквадзе* (18, 19). 1 — Япония, 2 — Турк-
 мения, 3 — Мангышлак, 4 — Поволжье, 5 — Северный Кавказ, 6 — Закавказье, 7 —
 Болгария, 8 — Германия, 9 — Южная Англия, 10 — Гренландия, 11 — штат Джорджия,
 12 — Калифорния, 13 — Канада, 14 — Шпицберген, 15 — Патагония, 16 — Зулуленд,
 17 — Мозамбик, 18 — Мадагаскар, 19 — Австралия, 20 — Северо-Корьякское нагорье,
 21 — Индия, 22 — Антарктида. Примечание: на рисунках 16—27 употреблены следующие
 условные обозначения: 1) $-ar_1$; 2) $-b_2-ar_1$; 3) $-ar_2$ 4) $-ar_3$, 5) $-ar_{1+2}$, 6) $-ar_{2+3}$

и на топографическую основу, составленную для раннемелового периода (Wilson, 1963) в свете концепции глобальной тектоники. Мы не склонны думать, что данные по распространению анцилоцератид подтверждают концепцию тектоники плит, так как довольно успешный прохорез некоторых современных моллюсков происходит (хотя такие случаи редки) и при современном распределении континентов. Однако нельзя не отметить, что схемы, составленные на топографической основе гипотезы тектоники плит, сравнительно легко и естественно объясняют довольно быстрое и глобальное распространение анцилоцератид.

Среди анцилоцератид наиболее широко распространены представители рода *Тгораеит*. Группа развернутых аммонитов, выделенная нами в подрод *Тгораеит* (*Тгораеит*) (рис. 16, 17), представители которого характерны для нижнего апта, довольно широко распространена на континентах северного полушария; в Евразии этот подрод распространен широко (Поволжье, Мангышлак, Северная Германия, Южная Англия, а также Корьякское нагорье). На северном континенте Америки представители данного подрода распространены как в Тихоокеанской области (Калифорния), так и в Арктической Канаде. Встречены они также в Гренландии. В южном полушарии наличие представителей данного подрода достоверно неизвестно. Тот факт, что представители *Т.* (*Тгораеит*) в обилии встречаются в Средиземноморской области⁷, а по направлению на север и на юг количество их видов постепенно уменьшается, указывает, возможно, на то, что местом возникновения рода *Тгораеит* является Средиземноморская область и скорее всего Северный Кавказ. Именно отсюда в раннем апте произошло их расселение. Согласно палеогеографическим исследованиям Й. А. Йелецкого (Jeletzky, 1971) на северном континенте Америки в аптском веке вследствие тектонических движений прекратилась связь между бассейнами Тихоокеанской и Арктической областей. Следовательно, наши данные вполне согласуются с высказыванием этого автора о том, что в Бореальный пояс, в частности в Канаду, представители рода *Тгораеит* проникли через Англию—Гренландию.

Что касается второго подрода—*Т.* (*Ancylotropaeum*) *Casey*, то он известен только в зоне *martinioides* Южной Англии. Этот подрод характеризуется гофлокриоконным завиванием и, как предполагает Р. Кейси (1980), он ответвился от вида *Т.* (*Тгораеит*) *hillsi* на границе раннего и среднего апта.

Представители третьего подрода *Тгораеит* (*Epitropaeum*), которые также являются ветвью подрода *Т.* (*Тгораеит*), получили значительное развитие в среднеаптское время (рис. 18, 19), тогда как с началом среднего апта количество видов подрода *Т.* (*Тгораеит*) резко сокращается.

⁷ Нами принимаются наименования палеозоогеографических подразделений, использованные для раннего мела в работе В. В. Друщица и Т. Н. Смирновой (1979).

Сравнение между собой схематических карт распространения двух подродов показывает, что в отличие от подрода Т. (Тгораеит) подрод Т. (Еритгораеит) претерпел успешный прохорез как в северном, так и в южном полушариях (Австралия, Мадагаскар, Южная Африка, Патагония,



Рис. 20

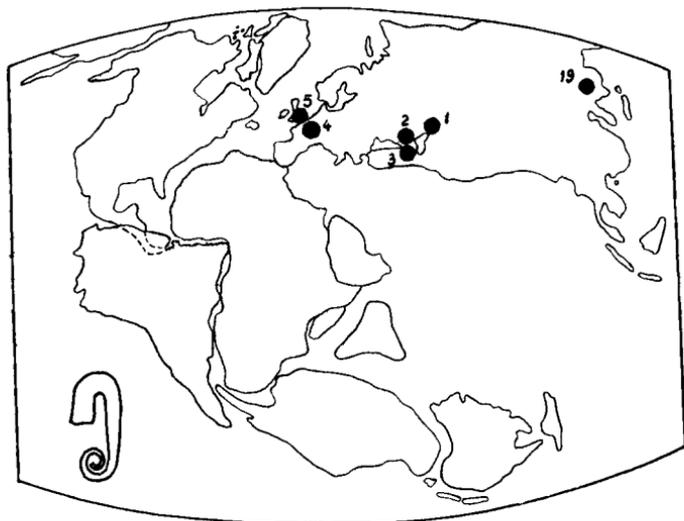


Рис. 21

Антарктида?). Данный подрод отделился от подрода Т. (Тгораеит) в начале среднего апта (гаргаз) и основным звеном в филогенетическом развитии этой ветви была редукция развернутой части раковины. Переход полностью к плоскоспиральной форме, по нашему мнению, был связан с

изменением их образа жизни—с переходом к более активному плаванию. Приобретение плоскоспиральной раковины, по всей вероятности, было прогрессивным явлением. Именно этим новым этапом и следует объяснить

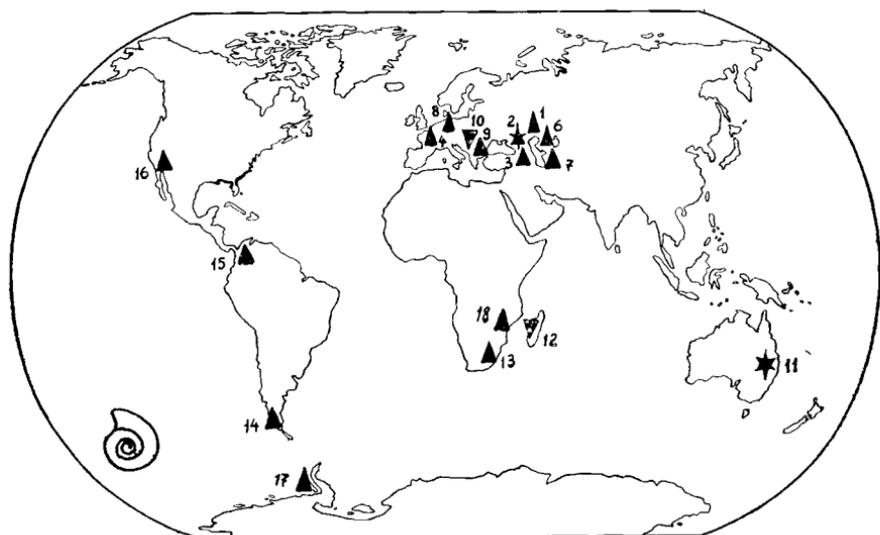


Рис. 22

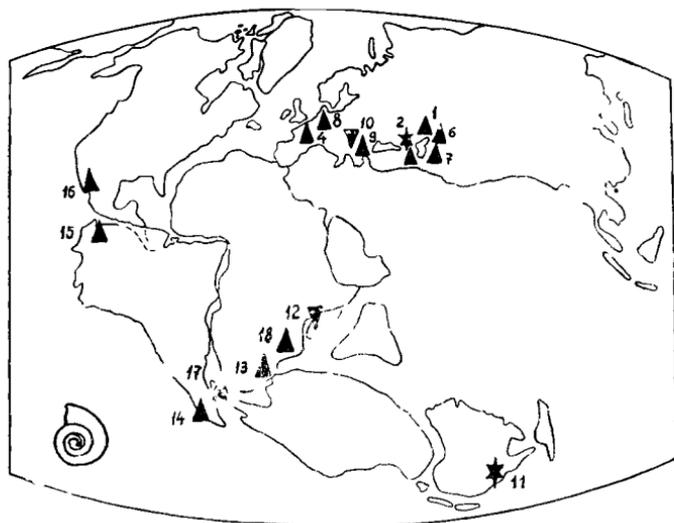


Рис. 23

Рис. 20, 21, 22, 23. Схематические карты распространения подродов *Australiceras* (*Proaustraliceras*) К а к а б а д з е (20, 21) и А (*Australiceras*) W h i t e h o u s e (22, 23). 1 — Поволжье, 2 — Северный Кавказ, 3 — Закавказье, 4 — Юго-Восточная Франция, 5 — Южная Англия, 6 — Мангышлак, 7 — Туркмения, 8 — Германия, 9 — Болгария, 10 — Венгрия, 11 — Австралия, 12 — Мадагаскар, 13 — Зулуленд, 14 — Патагония, 15 — Колумбия, 16 — Калифорния, 17 — Антарктида, 18 — Мозамбик, 19 — Северо-Корякское нагорье.

тот факт, что представителями подрода *T.* (*Epiroraeum*) были захвачены все более обширные площади.

Интересные данные получены и при рассмотрении представителей рода *Australiceras* Whitehouse. Группа видов развернутых аустралицерасов, выделенная нами в подрод *Proaustraliceras*, достигла пика своего расцвета в раннем апте и за этот короткий промежуток времени многие виды данного подрода широко распространились в морях северного полушария (см. рис. 20, 21). Р. Кейси (1961) довольно убедительно показал, что группа плоскоспиральных аустралицерасов филогенетически непосредственно связана с развернутыми аустралицерасами и её ответвление совпадает с началом среднеаптского времени. Приобретение плоскоспиральной раковины и здесь (также как и в роде *Toraeum*) было явлением прогрессивным и представители *A.* (*Australiceras*), по сравнению с развернутыми *A.* (*Proaustraliceras*), начиная с среднего апта, достигли пышного развития и быстро расселились, занимая все более обширные площади (рис. 22, 23). Однако в отличие от плоскоспиральных представителей рода *Toraeum* плоскоспиральные аустралицерасы в полосе Арктической области (Канада, Гренландия, Шпицберген и т. д.) не встречаются. Расселялись они в основном в широтном и южном направлениях; в результате представители данного подрода на протяжении гаргаза—раннего клансея заняли обширные площади как северного (Туркмения, Мангышлак, Кавказ, Болгария, Германия, Франция, Калифорния и т. д.), так и южного (Колумбия, Патагония, Мадагаскар, Австралия и т. д.) полушарий.

Широко распространен и род *Ammonitoceras* Dumais (рис. 24, 25, 26). Развернутые формы его—подрод *A.* (*Epancyloceras*)—появляются в нижнем апте и имеют ограниченное распространение в северном полушарии. Представители же второго подрода—*A.* (*Ammonitoceras*), не имеющие развернутой части (стебель, крючок), распространены в типичных регионах Средиземноморской области, а также в Южной Африке. Первые представители подрода *A.* (*Ammonitoceras*) (вид *A.* (*Ammonitoceras*) *ucetiae* Dumais) встречены в нижнеаптских отложениях Юго-Восточной Франции, но расцвета они достигли в среднем апте. Следует отметить, что у раннеаптского вида *A.* (*A.*) *ucetiae* на геронтической стадии последний оборот не соприкасается с остальной спиральной частью, чего не наблюдается у среднеаптских видов. Учитывая данные Р. Кейси (1961) о том, что *A.* (*Epancyloceras*) (характеризующийся плоскоспиральной и развернутой частями) является предком *A.* (*Ammonitoceras*) и тот факт, что среднеаптские представители характеризуются сравнительно широким географическим распространением, становится очевидным, что переход от развернутой формы раковины к плоскоспиральной и здесь явление прогрессивное, вследствие чего представители данного рода получили быстрое и широкое распространение. Местом происхождения подрода *A.* (*Ammonitoceras*) от *A.* (*Epancyloceras*) следует считать

регион Юго-Восточной Франции (в конце раннего апта) откуда и произошло (в среднем апте) успешное расселение в отмеченные выше регионы

Среди ранних представителей анцилоцератид наиболее широким географическим распространением характеризуются роды *Crioceratites* L e v e i l l é и *Pseudothurmannia* S p r a t h. Они, по сравнению с развернутыми предковыми родами *Protancyloceras* S p r a t h и *Himantoceras* T h i e u l o u (имеющими ограниченное географическое распространение), характеризуются криоцератидными или соприкасающимися плоскоспиральными оборотами раковины. Тенденция приобретения плоскоспиральной формы (Wiedmann, 1962), представляя собой основное звено в их филогенетическом развитии, было прогрессивным явлением. С переходом к плоскоспиральной форме животное, по всей вероятности, приобретало способность более активного передвижения в воде, захватывая все более новые площади. Этим и следует объяснить довольно успешный прохорез этих родов.

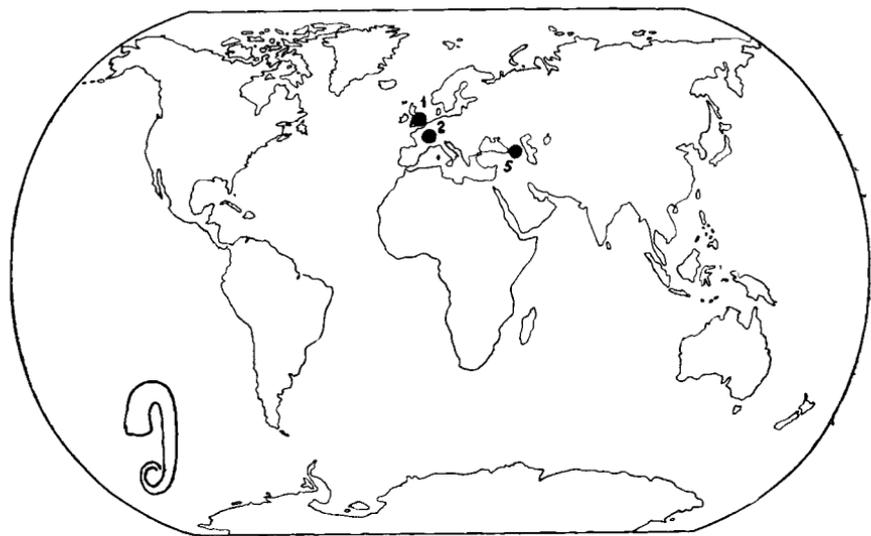


Рис. 24

Довольно широко распространены представители рода *Astioceras*. Мы не располагали достаточным материалом, чтобы судить о точном стратиграфическом диапазоне представителей данного рода в отдельных регионах, так как в литературе, к сожалению, в большинстве случаев нет подобных данных. Не составляет исключения и работа С. Саркара (Sarkar, 1955), в которой описано множество видов этого рода. Следовательно, нет возможности судить о месте возникновения отдельных групп данного рода и о направлении их расселения. Можно лишь отметить, что в интервале готерив—апт представители рода *Astioceras* достигли довольно успешного прохореза. Большая часть видов приурочена к Средиземноморской области (Туркмения, Кавказ, Крым, Болгария, Швейцария,

Франция, Алжир), однако отдельные представители известны как из Австралии, Юго-Восточной Африки и Антарктиды, так и из Калифорнии, Канады и Южной Англии.

Широко распространен род *Pseudoaustraliceras*, имеющий плоскос-



Рис. 25

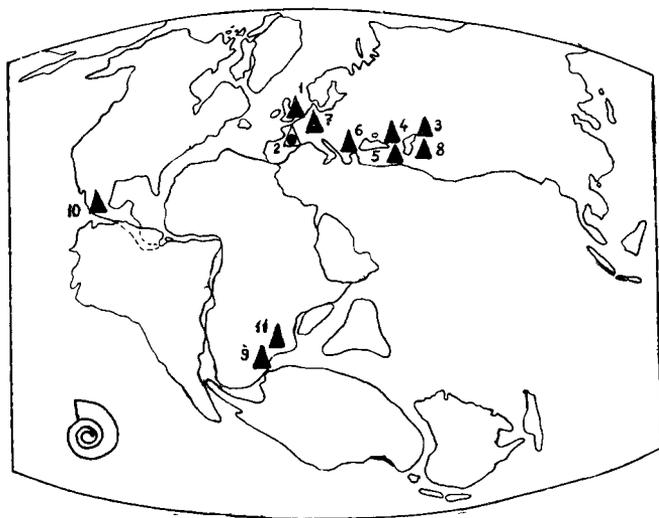


Рис. 26

Рис. 24, 25, 26. Схематические карты распространения подродов *Ammonitoceras* (*Erapsuoceras*) *Spath* (24) и *A. (Ammonitoceras) Dittas* (25, 26). 1 — Южная Англия, 2 — Юго-Восточная Франция, 3 — Мангышлак, 4 — Северный Кавказ, 5 — Закавказье и Турция, 6 — Болгария, 7 — Германия, 8 — Средняя Азия, 9 — Зулуленд, 10 — Мексика, 11 — Мозамбик.

пиральную раковину. Первые его представители появляются в гаргазе. Они так же, как и представители плоскоспиральных аустралицерасов и тропеумов, на взрослой стадии характеризуются дисковидными раковинами с безбугорчатой скульптурой и достигают довольно успешного прохореза уже в гаргазе (Копетдаг, Туаркыр, Большой Балхан, Закавказье, Северный Кавказ, Поволжье, Мангышлак, Болгария, Венгрия, Швейцария, Индия). Представители этого рода отмечены также в клансейских отложениях Мадагаскара.



Рис. 27. Схематическая карта распространения рода *Audouliceras* Т h o m e l. 1 — Грузия, 2 — Северный Кавказ, 3 — Юго-Восточная Франция, 4 — Германия, 5 — Румыния, 6 — Чехословакия, 7 — Болгария, 8 — Калифорния, 9 — Зулуленд, 10 — Мозамбик.

Широким географическим распространением характеризуется и род *Toxoceratoides* (готерив—апт), представители которого в основном приурочены к Средиземноморской области. В южном полушарии они известны в Юго-Восточной Африке, с островов Александра (Антарктида) и из Австралии. Условно отнесенные к этому роду фрагменты отмечаются также из Северо-Восточной Азии (Корякское нагорье).

Довольно широко распространен также род *Audouliceras* (рис. 27). Его ареал охватывает в основном Средиземноморскую область, где они обильно представлены как в верхнем барреме, так и в нижнем апте. Отмечены они и из нижеаптских отложений Калифорнии, Мозамбика и Зулуленда. Единичные виды известны и из Северной Германии (Европейская область).

Род *Tophamites* Н у а t t также в основном распространен на территории Западной Европы и Кавказа, хотя единичные виды отмечаются и из Юго-Восточной Африки и Мадагаскара.

Роды *Ancyloceras*, *Caspianites*, *Pseudocrioceras*, *Kutatissites* распространены также ограниченно; их ареалы не выходят за рамки Средиземноморской и Тихоокеанской областей.

К числу наиболее редких родов семейства *Ancyloceratidae* в первую очередь относится род *Helicancyclus* G a b b; известны типовой вид *H. gabbi* A n d e r s o n (нижний апт? Калифорния) и *H. furcata* K a k a b a d z e (нижняя часть нижнего апта, Грузия).

Суммируя отмеченные выше данные по распространению отдельных групп анцилоцератид можно сделать следующие выводы:

1. Анцилоцератиды в основном были приурочены к Тетическому поясу теплых морей. В более северных бассейнах (Бореальный пояс) анцилоцератиды распространены ограниченно. В регионах южного полушария (южная умеренная полоса) они представлены довольно широко, хотя по сравнению с Средиземноморской областью количество видов и здесь ограничено.

2. Сравнение ареалов развернутых анцилоцератид (со стеблем и крючком) и плоскоспиральных анцилоцератид (без развернутой части) показало, что развернутые анцилоцератиды в основном приурочены к Средиземноморской и Тихоокеанской областям. Что касается плоскоспиральных анцилоцератид, то они (подроды *A.* (*Australiceras*), *T.* (*Epitropaeum*), *A.* (*Ammonitoceras*) и др.), по сравнению с развернутыми формами, характеризуются более широким географическим распространением. Эти формы произошли от развернутых, и, по-видимому, благодаря приобретению более совершенной плоскоспиральной формы раковины достигли более успешного прохореза, приспособиваясь к различным условиям обитания, завоеывая все большие пространства северного и южного полушарий.

3. Известные в Арктике виды анцилоцератид идентичны таковым южной полосы Европейской области (*T.* (*Tropaeum*) *hillsi*) или видам, распространенным еще южнее—на континентах южного полушария (например, *T.* (*Epitropaeum*) *arcticum*, *T.* (*Epitropaeum*) *undata* и др.), а эндемичные виды анцилоцератид отсутствуют. Этот факт, по всей вероятности, свидетельствует об эвритермности этих видов. Они не проявляли особой чувствительности к изменениям внешней среды и, следовательно, обитали в морях разных параллелей. В связи с этим интересны полученные результаты при сравнении комплексов юрской и раннемеловой фаун Севера и Юга Евразии. Оказалось, что «такого резкого обособления фауны Арктического бассейна, какое устанавливается для времени от бата до готерива, в барреме и апте уже нет» (Сакс, Месежников, Шульгина, 1964, стр. 70). Обнаружение в барремских, аптских и альбских отложениях периферий Арктического бассейна Евразии и Америки несомненно теплолюбивой растительности указывает, видимо, на сравнительное потепление. Следовательно, прохорезу вышеотмеченных представи-

телей анцилоцератид в этой полосе способствовало сокращение разницы в температуре воды между морями Тетического и Бореального поясов. Однако температурное различие между ними должно было быть все же значительным, так как лишь очень малое количество видов мигрировало из Средиземноморских бассейнов в Арктические.

4. Большинство охарактеризованных в настоящей работе родов имеет довольно узкое вертикальное и широкое географическое распространение, что несомненно указывает на быстрый темп их расселения и, следовательно, на отсутствие каких-либо существенных барьеров (в готериве—апте) между бассейнами большинства вышеотмеченных регионов. Их быстрое расселение, по всей вероятности, происходило как на стадии аммонителлы, так и в течение последующих стадий развития индивида. Изучение разными авторами распространения современных моллюсков (гастроподы, двустворчатые и др.) и других беспозвоночных, показало, что морскими течениями происходит транспортировка личинок, и, следовательно, их прохорез. Однако личинки моллюсков очень чувствительны к изменению температуры и других внешних условий обитания, и, следовательно, прохорез не всегда происходит успешно. Поэтому не следует в расселении особей умилять значение их передвижения в периоды постличиночных стадий. Например, исследования И. Марра (Magg, 1963) и К. Биркеленда (Birkeland, 1969) показали, что даже некоторые бентосные формы не нуждаются в стадии личинки для успешного расселения. Следовательно, мы должны полагать, что успешное расселение свободноплавающих анцилоцератид происходило и на зрелой стадии индивидов, которые могли передвигаться вдоль береговых линий бассейнов, а может быть и вдоль морских островов и подводных гор и, таким образом, расселяться на значительные расстояния.

В заключение следует сказать, что совершенно необходимо проводить подобные исследования, так как появляется возможность выявить некоторые закономерности в распространении отдельных таксономических групп. Однако полученные выводы всегда надо принимать с большой осторожностью, так как на современном этапе знаний геологическая изученность многих регионов еще недостаточна. Надо ожидать, что в будущем на карту будут нанесены новые точки местонахождений представителей анцилоцератид и, естественно, сделанные в настоящей работе выводы будут уточняться.

2.4. Тафономия. Вышеприведенное объяснение своеобразного распространения анцилоцератид на земном шаре, а также другие палеоэкологические выводы станут приемлемыми лишь в том случае, если предположить, что раковины исследуемых нами аммонитов в основном захоронялись в области их обитания.

Идею некропланктонного переноса раковин аммонитов морскими течениями и объяснение этим их широкого распространения (гипотеза

Вальтера) на земном шаре, как известно, разделяют многие исследователи (Brunn, 1943, Arkell, 1956, Reyment, 1973 и др.). Приверженцы этой гипотезы считают, что раковины аммонитов переносились в некропланктонном состоянии наподобие современных наутилусов, у которых после смерти животного мягкое тело отделяется от раковины и вследствие гидростатических камер раковина всплывает на поверхность, а затем легко переносится морскими течениями на большие расстояния. Поэтому эти исследователи высказывают сомнение о том, что область обитания этих животных совпадает с местонахождением их раковин в ископаемом состоянии. Следовательно, отрицается роль аммонитов в установлении отдельных зоогеографических провинций или климатических поясов на земном шаре и т. д. Многие исследователи, однако, не разделяют гипотезу Вальтера (в том числе и автор настоящей работы). По их представлениям раковины аммонитов после смерти животного не всплывали на поверхность моря и довольно быстро захоронялись в области их местообитания.

С целью исследования тафономии раковин анцилоцератид автором непосредственно в разрезах изучались особенности захоронения раковин (ориентация, окатанность и др.) как анцилоцератид, так и всей сопутствующей макрофауны. Выяснилось, что раковины, собранные из нижнемеловых отложений, образовавшихся в условиях нормального осадконакопления, ориентированы нормально и хорошей сохранности. На них иногда замечаются следы повреждений. Однако нет никаких тафономических признаков, указывающих на то, что эти раковины претерпели транспортировку на большие расстояния, прежде чем захоронились в пункте их местонахождения. Имеются и другие случаи захоронения раковин исследуемой группы. На территории Грузии, например, в ряде разрезов нижнего мела (в барреме и апте) установлено наличие стратиграфических перерывов, с которыми связаны образования брекчиевых слоев со смешанной, неориентированной и раздробленной фауной (Девдариани, Какабадзе и др., 1975). В интервалах, соответствующих этим перерывам, имело место воздымание и опускание морского дна и образование в этих местах временных островов или подводных поднятий. Именно этими колебательными движениями объясняются перерывы в осадконакоплении и образование пластов конгломерата — брекчий со смешанной раздробленной фауной. Другим примером в этом отношении служат т. н. «сгруженные» слои (Дагестан, Чечено-Ингушетия и др.), в которых имеется смешанная, частично раздробленная фауна (анцилоцератиды, дегезиты и др.) различных зон аптского яруса, а в некоторых местах и верхнего баррема. В подобных случаях раковины аммонитов (в том числе и анцилоцератид), несомненно, претерпели транспортировку. Однако этот факт еще не подтверждает того, что они переносились именно в некропланктонном состоянии. Наоборот, наличие вместе с обломками раковин гастропод, дву-

створчатых и других беспозвоночных, раковины которых не имеют гидростатического аппарата, а также окатанных галек, указывает на то, что весь этот комплекс подвергался подводному переносу и поэтому выделить именно раковины аммонитов и сказать, что они в отличие от остальных подвергались некропланктонному переносу, нет никаких оснований.

Из сказанного становится ясно, что при критическом рассмотрении гипотезы Вальтера необходимо обратить внимание не на те частные случаи, а наоборот, постараться выяснить имеются ли факты, подтверждающие, что в условиях нормального осадконакопления раковины аммонитов (после смерти животного) всплывали на поверхность моря и переносились в некропланктонном состоянии на большие расстояния. Таких фактов, по нашему мнению, не существует⁸. Гипотеза Вальтера, как уже отмечалось, в основном опирается на явление некропланктонного переноса раковин современных наутилусов и на сходстве их раковин с раковинами аммонитов. Детальное изучение раковин аммонитов и современных наутилусов показало, что несмотря на внешнее сходство, они довольно резко отличаются друг от друга (внутренним строением) и допустить, что раковины аммонитов подобно современным наутилусам после смерти животного всплывали на поверхность, нет никаких оснований. Наоборот, строение перегородок аммонитов наводит на мысль, что раковина аммонита быстро погружалась на дно, сохраняя внутри мягкое тело (Schmidt, 1925, Kovacs, 1956, Geczy, 1959). Кроме того, фактические данные о распространении отдельных групп аммонитов также опровергают гипотезу Вальтера. Исходным критерием в подобных исследованиях, в первую очередь, является сравнение комплексов фаун одновозрастных, но отдаленных друг от друга слоев. Как отмечает К. Динер (1934), гипотеза Вальтера бессильна объяснить почему бореальные и тетические элементы встречаются только на границе обеих зоогеографических поясов. Гипотеза Вальтера также бессильна объяснить данные Д. Скотта (Scott, 1940), С. В. Максимовой, А. Н. Осиповой (1950), Б. Циглера (Ziegler, 1967) и др., которые свидетельствуют о том, что в определенном регионе отдельные группы аммонитов были довольно узко локализованы на различных батиметрических уровнях моря. Против некропланктонного переноса раковин аммонитов говорят также полученные автором данные

⁸ В связи с вопросом о возможности некропланктонного переноса раковин аммонитов в литературе встречаются ссылки на опыты, проведенные Р. А. Рейментом (1961) и В. Б. Агаевым (1966). Из пластического материала В. Б. Агаевым (1966, стр. 136) была изготовлена модель аммонита, которая помещалась в воду, нагретую до 30°; примерно через три дня модель погрузилась на дно бассейна. Опираясь на эти данные и тем более делать какие-то выводы, по нашему мнению, нежелательно, так как условия проведения эксперимента с этой целью, притом на искусственных раковинах, несомненно весьма далеки от реальных условий, в которых существовал аммонит.

о распространении представителей семейства *Heteroceratidae* (Какабадзе, 1965, 1967, 1971, 1975). На территории Западной Грузии группы—*Colchidites intermedius*, *C. colchicus* и *C. schaoriensis* в приведенной последовательности встречаются во все более глубоководных морских отложениях. В указанной последовательности уменьшается геликоидальная часть и увеличиваются обороты плоскоспиральной части, а развернутая часть раковины редуцируется, что в общем увеличивает способность плавания животного. Этим и объясняется связь отмеченных групп колхидитов с фациями различных глубин. Среди представителей гетероцератин бугорчатые формы (*Argvethites*) в отличие от небугорчатых (*Heteroceras*) в большом количестве встречаются на периферии Дзирульского массива, а в отложениях более глубоководной фации (Западная Абхазия, северное крыло Рачинско-Лечхумской синклинали) они редки.

В настоящей работе при подробном анализе распространения анцилоцератид и сопутствующего комплекса в основном бентосной фауны и вмещающих их осадков, как было показано, отдельные группы анцилоцератид также характеризуются различными ареалами.

Против гипотезы некропланктонного переноса раковин аммонитов говорят также данные о распространении (в глобальном масштабе) отдельных таксономических групп (подроды, роды) анцилоцератид. Из приведенных в работе схематических карт (рис. 16—27) видно, что нижнеаптские представители подродов *T.* (*Tropaeum*), *A.* (*Proaustraliceras*), *A.* (*Epancyloceras*), а также рода *Audouliceras* и др., у которых сходные развернутые раковины, имеют различные ареалы. Различными ареалами характеризуются также и среднеаптские *T.* (*Epitropaeum*), *A.* (*Australiceras*), *A.* (*Ammonitoceras*) и др., которые в отличие от вышеуказанных развернутых форм имеют плоскоспиральные раковины. С этой точки зрения интересны также данные географического распространения филогенетически близкородственных групп анцилоцератид. Если представители *T.* (*Tropaeum*) распространены в основном в регионах северного полушария (рис. 16, 17), то представители второго подрода—*T.* (*Epitropaeum*) встречаются в регионах как северного, так и южного полушарий. Сходная картина наблюдается и при сравнении ареалов представителей подродов рода *Australiceras*. Виды подрода *A.* (*Proaustraliceras*) распространены только в регионах северного полушария (рис. 20, 21), а представители другого подрода—*A.* (*Australiceras*) имеют планетарное распространение (рис. 22, 23). Можно было бы привести немало примеров, однако и этих данных достаточно для доказательства несостоятельности гипотезы Вальтера при объяснении «селективного» распространения представителей вышеотмеченных подродов и родов на земном шаре.

Таким образом, анализ распространения представителей анцилоцератид на земном шаре, данные об условиях захоронения раковин, анализ нижнемеловых отложений и комплекса, в основном, бентонной

ископаемой фауны, найденной вместе с анцилоцератидами, а также отмеченный в настоящей работе факт довольно узкого, ограниченного распространения на территории Грузии многих групп данного семейства несомненно свидетельствуют о том, что раковины представителей анцилоцератид не подвергались некропланктонному переносу на большие расстояния; наоборот, они довольно быстро опускались на дно и практически захоронялись в районе их местообитания.

3. СИСТЕМАТИКА

3. 1. История изучения. Вопросы систематического положения и классификации семейства *Ancyloceratidae* изучены недостаточно, что прежде всего обусловлено сложностью строения раковины представителей этой гетероморфной группы. Не менее важен и такой фактор: у большинства анцилоцератид, в отличие от многих других групп, начальная часть раковины незащищенная и редко сохраняется. Следовательно, характер развития начальной стадии у большинства представителей изучаемой группы по сей день неизвестен. Именно поэтому у палеонтологов, изучающих анцилоцератиды, нет единого мнения о их объеме и систематическом ранге.

Первые описания представителей *Ancyloceras* встречаем в работе А. Орбиньи (d'Orbigny, 1840—1842), который в качестве диагностического признака раковины выделяемого им рода *Ancyloceras* указывает несоприкасающиеся завернутые в одной плоскости обороты (криоцератидное завивание) на ранней стадии развития, после чего оборот выпрямляется и заканчивается крючком (как у рода *Scaphites*). Следовательно, по А. Орбиньи, в род *Ancyloceras* входят виды, имеющие подобную форму раковины, а другим морфологическим признакам (ребристость, бугорчатость и др.) придается таксономическое значение не выше видового ранга. Позднее вопрос о систематике рода *Ancyloceras* затрагивал И. Астье (Astier, 1851, стр. 1), который, сочтя *Crioceratites* молодой стадией *Ancyloceras*, объединил эти роды, и, несмотря на то, что *Crioceratites* был выделен раньше (1837 г.), оставил для него название *Ancyloceras*. Против этого выступил ряд исследователей; Е. Боил и Г. Кокан (Boyle et Coquand, 1852, стр. 34), а также М. Неимайр (Neumaug, 1875, стр. 689), придерживаясь правила приоритета, дали вышеотмеченному «общему» роду название *Crioceras*. Более значительные исследования провел Е. Ог (Haug, 1889), обративший внимание на изменение скульптуры как на ранних, так и на поздних оборотах. Он пришел к заключению, что объединять вышеотмеченные роды в один нет никаких оснований. В этой же работе Е. Ог в самом роде *Ancyloceras* d'Orb. выделяет группу *Ancyloceres matheroni* d'Orb., имевшую трехбугорчатые главные ребра, между которыми развиты более тонкие ребра без бугорков. Отдельно выделена группа

Ancyloceras генауципум d'Orb., характеризующаяся безбугорчатой скульптурой на большей части раковины.

А. Хайэтт (Huatt, 1900, стр. 587) в основу классификации также положил характер скульптуры и рассмотрел анцилоцератиды и криоцератиды как отдельные семейства. В семейство *Ancyloceratidae* он включил трехбугорчатые формы, а в семейство *Crioceratidae*—двухбугорчатые. Однако выводы были основаны не на изучении ранней стадии раковин этих групп, а на более поздней, порой на изучении геронтической стадии, вследствие чего систематика получилась искусственной. В состав этих семейств впоследствии были внесены коренные изменения. Ш. Саразен и Ш. Шондельмайер (Sarasin, Schondelmaier, 1902, стр. 98) совершенно справедливо отметили, что при изучении вопросов систематики аммонитов особое внимание следует уделить не геронтической, а ранней стадии и выделили в семействе *Ancyloceratidae* 7 групп. Классификационную схему, предложенную этими авторами, принял В. Килиан (Kilian, 1913). Л. Спэт (Spath, 1924), аналогично А. Хайэтту (1900), семейства *Ancyloceratidae* и *Crioceratidae* рассмотрел отдельно. В работах последующих исследователей классификационные схемы этих семейств претерпели изменения. Интересна работа Ф. Вайтхауза (Whitehouse, 1926), выделившего в семействе *Ancyloceratidae* новый род *Australiceras*. В это же семейство он помещает род *Trophaeum*.

В работах Е. Рош (Roch, 1927), И. М. Рухадзе (1933, 1938а, 1938б), Н. П. Луппова (1949, 1952), М. С. Эристави (1955, 1957) вопросы систематики анцилоцератид на уровне ранга семейства, к сожалению, не обсуждаются, а объем собственно рода *Ancyloceras* d'Orb. рассматривается без учета данных Л. Спэта (1924), Ф. Вайтхауза (1926) и других авторов.

Ф. Андерсон (Anderson, 1938) рассматривает семейства *Crioceratidae* и *Ancyloceratidae* отдельно. В семействе *Ancyloceratidae*, помимо рода *Ancyloceras*, он включил роды *Australiceras*, *Trophaeum*, *Toxoceras* и новые роды *Shastoceras* Anderson, 1938 и *Hamiticeras* Anderson, 1938. Заслуживает внимания замечание Ф. Андерсона о том, что некоторые роды, помещенные в семейство *Crioceratitidae*, возможно, в будущем будут перенесены в сем. *Ancyloceratidae*.

Ф. Роман (Romann, 1938) включил род *Ancyloceras*, вместе с родами *Crioceratites*, *Heteroceras*, *Leptoceras*, *Vochianites*, *Toxoceras* и *Narposcaphites*, в семейство *Palaeohoplitidae*. В это семейство И. Рою-Гомезом (Royo y Gomez, 1945) включены также роды *Ancyloceras*, *Pseudocrioceras*, *Heteroceras* и др.

В работе К. Райта (Wright, 1952), посвященной систематике меловых аммонитов, семейства *Ancyloceratidae* и *Crioceratitidae* отнесены к разным надсемействам; первое—к надсемейству *Hamitaceae* Wright et Wright, а второе—к *Criocerataceae* Wright. Однако в более поздних исследованиях этот автор (Arkell, Kummel, Wright, 1957) также, как и С. Саркар (Sarkar, 1955), рассмотрел *Ancyloceratinae* и *Criocerati-*

типае вместе в семействе Ancyloceratidae. Последнее, по данным этих авторов, входит в надсемейство Ancylocerataseae Meek, 1876. В состав Ancyloceratitinae им включены следующие роды: 1. Acrioceras Hyatt, 1900 (с подродами Mesocrioceras Breistroffer, 1952 и Dissimilites Sarkar, 1954); 2. Aspinoceras Anderson, 1938; 3. Uhligia Koenen, 1904; 4. Lytocrioceras Spath, 1924 (? Paraspinoeras Breistroffer, 1932); 5. Leptoceras Uhlig, 1883; 6. Ancyloceras d'Orbigny, 1842; 7. Tonoceras Hyatt, 1900; 8. Dirrymoceras Hyatt, 1900; 9. Shastoceras Anderson, 1938; 10. Australiceras Whitehouse, 1926; (? Colombiaticeras Royo y Gomez, 1945); 11. Ammonitoceras Dumas, 1876; 12. Tropaeum Sowerby, 1837; 13. Epancyloceras Spath, 1924; 14. Georgioceras Wilkens, 1947; 15. Hamiticeras Anderson, 1938; 16. Helicancyclus Gabb, 1869.

В состав же Crioceratitinae включены: 1. Aegocrioceras Spath, 1924; 2. Crioceratites Léveillé, 1837 (Toxoceras d'Orbigny, 1842); ? Emericiceras Sarkar, 1954; 3. Balearites Sarkar, 1954. 4. Neohoplites Gerth., 1921 (nom. nud.) 5. Jaubertites Sarkar, 1954 (nom. nud.); 6. Paracrioceras Spath, 1924; 7. Menuthiocrioceras Collignon, 1949; 8. Hoplocrioceras Spath, 1924; 9. Shastiocrioceras Anderson, 1938; 10. Pedioceras Gerhardt, 1897 (= Pseudocrioceras Spath, 1924); 11. Parancyloceras Spath, 1924; 12. ? Karsteniceras Royo y Gomez, 1945; 13. ? Veleziceras Wright, 1957.

В. В. Друщиц и М. С. Эристави (1958) рассматривают семейство Ancyloceratidae отдельно от семейства Crioceratitidae, также помещая их в надсемейство Ancylocerataseae. В состав семейства Ancyloceratidae ими включены роды: 1. Ancyloceras d'Orbigny, 1842; 2. Tropaeum Sowerby, 1837; 3. Ammonitoceras Dumas, 1876; 4. Acrioceras Hyatt, 1900 (с подродами—Aspinoceras Anderson, 1938, Paraspinoeras Breistroffer, 1951, Protacrioceras Sarkar, 1955); 5. Leptoceras Uhlig, 1883; 6. Toxoceratoides Spath, 1924; 7. Hemicroceras Spath, 1924; 8. Parancyloceras Spath, 1924; 9. Lytocrioceras Spath, 1924; 10. Dissimilites Sarkar, 1954.

В семейство Crioceratitidae в этой работе включены: 1. Crioceratites Léveillé, 1837; 2. Emericiceras Sarkar, 1954; 3. Hoplocrioceras Spath, 1924; 4. Pseudocrioceras Spath, 1924; 5. Aegocrioceras Spath, 1924; 6. Paracrioceras Spath, 1924; 7. Jaubertites Sarkar, 1954.

Интересно, что и объем надсемейства Ancylocerataseae в этих двух работах понимается по-разному. Более того, в работе Arkell и др., надсемейство Ancylocerataseae помещено в подотряд Lytoceratina, а в «Основах палеонтологии» (1958)—в подотряд Ammonitina (примечательно, что анцилоцератида в подотряд Ammonitina еще раньше были включены

С. Саркар, 1955). Возникшая в связи с этим полемика продолжается до сих пор.

Большой интерес представляет работа Р. Кейси (Casey, 1961), который на основе богатого материала из Южной Англии и ревизии коллекций многих исследователей, внес значительный вклад в исследование анцилоцератид. Р. Кейси, как и в основах палеонтологии, рассматривает семейство Ancyloceratidae отдельно от Crioceratitidae, однако выделяет в нем два подсемейства: 1. Ancyloceratinae Меек, 1876 и 2. Helicanicylinae Hyatt, 1894 (emend. Casey, 1961).

И. Р. Манолов (Manolov, 1962) также отдельно от Crioceratitinae рассматривает Ancyloceratidae, в котором, однако, кроме отмеченных двух подсемейств (по Р. Кейси) выделяет и третье подсемейство Leptoceratinae Манолов, 1962.

В исследованиях И. Видманна (Wiedmann, 1962, 1969, 1973) затронуты также вопросы систематики анцилоцератид. В ранней работе (1962) принимается классификационная схема К. Райта (1957), однако внесены изменения в понимание объема некоторых родов и, что главное, подсемейства Crioceratitinae. В частности, на основе морфогенетического метода исследования И. Видманн приходит к заключению, что род Pseudothurmannia, а возможно и род Nemihoplites, относятся к подсемейству Crioceratitinae, тем самым отрицая связь псевдотурманий с неоконитами. В другой работе (1969) автор дает предполагаемую филогенетическую схему меловых гетероморфных аммонитов, где помимо других групп в общих чертах показывает основные направления в развитии криоцератитин и анцилоцератин. Примечательно, что в более поздней работе И. Видманн (1973) предложил новую классификационную схему, значительно расширив объем семейства Ancyloceratidae, и выделив в нем два подсемейства: 1. Ancyloceratinae Меек, 1876 (криоцератитины объединены вместе с анцилоцератинами) и 2. Protancyloceratinae Врейстрюффер, 1947 (incl. Leptoceratinae Манолов, 1962).

Г. Иммел (Immel, 1978) группу протанцилоцератид рассматривает в семействе Ancyloceratidae как подсемейство, однако в отличие от И. Видманна включает в него также Crioceratitinae Райт, 1952, Ancyloceratinae Меек, 1876 и условно Heteroceratinae Hyatt, 1900.

Ж. П. Телуа (1964) в основном придерживается мнения И. Видманна о включении рода Pseudothurmannia в Crioceratitinae, рассматривая его как подрод рода Crioceratites. К этому подсемейству он относит также род Nimantoceras Тхиюлоу, 1964. Из недавней работы этого автора (1976) видно, что он придерживается мнения Р. Кейси (1961) о выделении в семействе Ancyloceratidae подсемейства Helicanicylinae Hyatt, 1894, emend. Casey, 1961.

Ж. Томель (Thomel, 1964) не принимает предложение Р. Кейси о выделении подсемейства Helicanicylinae и рассматривает «мелкие» анцило-

цератиды вместе с «крупными» в подсемействе *Ancyloceratinae*, придерживаясь ранней схемы К. Райта (Wright, 1957).

Следует также отметить работы Н. Димитровой (Dimitrova, 1970, 1975), по данным которой в надсемействе *Ancylocerataceae* (подотряд *Ammonitina*) выделено три семейства: 1. *Himantoceratidae* Dimitrova, 1970; 2. *Ancyloceratidae* Meeke, 1876 и 3. *Protacrioceratidae* Dimitrova, 1970.

Весьма интересна работа П. Ф. Росона (Rawson, 1975a, 1975b), касающаяся систематических вопросов родов *Aegocrioceras* Spath, 1924, *Paracrioceras* Spath, 1924 и *Hoplocrioceras* Spath, 1924. По П. Ф. Росону (1975a) семейство *Ancyloceratidae* делится на два подсемейства— *Ancyloceratinae* Meeke, 1876 и *Crioceratitinae* Wright, 1952. В *Crioceratitinae* помимо криоцератидных форм включены и «мелкие» анцилоцератидные гетероморфные аммониты поздневаланжинского и барремского возраста, а также «нормальнозвернутые» аммониты — *Pseudothurmannia* и *Nemihoplites*. П. Ф. Росон (1975b) высказывает мысль о том, что мелкие анцилоцератидно и аспиноцератидно звернутые готеривские и барремские формы (роды *Hoplocrioceras*, *Acriceras* и др.) следует поместить не в *Ancyloceratinae*, а в *Crioceratitinae*. В систематике анцилоцератид, по П. Ф. Росону, тип завивания является незначительным признаком даже на родовом уровне и предпочтение отдается онтогении перегородочной линии и скульптуре.

В недавно вышедшей монографии В. И. Кеннеди и Х. К. Клингера (Kennedy, Klinger, 1977), помимо других семейств, монографически изучено семейство *Ancyloceratidae* на территории ЮАР и Южного Мозамбика, подразделенное на три подсемейства: *Ancyloceratinae*, *Crioceratitinae* и *Helicaneylinae*. Детально описано множество видов и даны ценные сведения о диагностических признаках некоторых родов.

Кроме отмеченных уже работ, ценные сведения о палеонтологии анцилоцератид находим в работах Ф. Квенштедта (Quenstedt, 1849), Г. Нолана (Nolan, 1894), В. Кенена (Koenen, 1902), Л. Спэта (Spath, 1930, 1938), И. Фландрена (Flandren, 1932), Т. И. Вилкенса (Wilkens, 1947), Е. Бассе (Basse, 1948), К. Йенна (Jenne, 1949), Д. Кларка (Clark, 1959), В. В. Егояна (1959), М. Коллиньона (Collignon, 1962), Й. А. Йелецкого (Jeletzky, 1964), Н. Димитровой (1967), С. Бресковского (1966), Э. В. Котетишвили (1970), К. Мандова (1973, 1976), З. Вашичека (1973), Р. В. Дей (Day, 1974), М. А. Марфи (Murphy, 1975), Ж. П. Телуа и Ж. Томеля (1964), Р. Форстера (Förster, 1975), Е. Аврама (Avram, 1976), Е. Кемпера (Kemper, 1973, 1976), Р. Кейси (1980) и др. Обзор этих работ в данной главе не приводится, так как в них общие вопросы систематики не обсуждаются и даны лишь характеристики родов и в основном видов анцилоцератид. В описательной части настоящей работы по мере надобности данные этих исследователей рассматриваются довольно детально.

3.2. **Морфологические основы систематики.** Прежде чем перейти к изложению наших результатов о систематике, считаем необходимым охарактеризовать основные морфологические признаки анцилоцератид. Это — перегородочная линия, форма раковины, характер онтогенетического изменения скульптуры и поперечного сечения оборотов. Естественно, что степень значения отдельных признаков при диагностике разных таксономических единиц неодинакова. Лишь комплексное использование отмеченных морфологических признаков, вместе с данными прослеживания эволюционных изменений, дают основу для построения системы и характеристики отдельных таксономических групп.

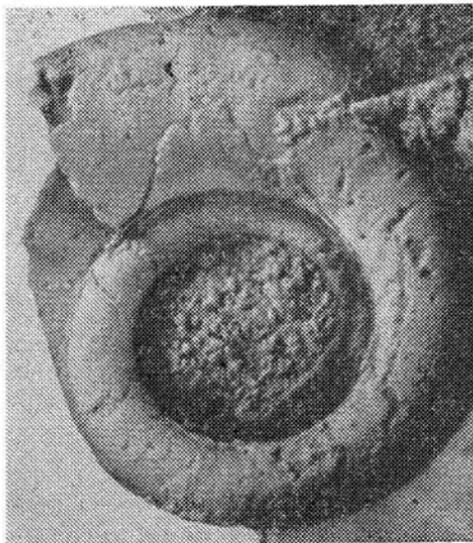


Рис. 28. Форма раковины на начальной (1—3 обороты) стадии у *Luppovia dostshanensis* Bogd., K a k a b., I. M i c h. (экз. № 7,97, x 12).

Общая форма раковины. Строение раковины на ранней стадии онтогенеза у всех представителей данного семейства, по всей вероятности, более или менее сходная. Первый оборот объемлющий. Эмбриональная раковина четко фиксируется первичным пережимом в конце первого оборота. Непосредственно за пережимом следует короткая прямая трубка (рис. 3в, 4б, 28). Второй оборот с пупковым зиянием в конце либо не соприкасается с первым оборотом, либо очень сильно к нему приближается. Следовательно, в середине спирали образуется пустота. Отмеченная своеобразная форма раковины на первых двух оборотах, по всей вероятности, характерна и для других семейств надсемейства *Ancylocerataceae*.

Начиная с третьего оборота диаметр спирали значительно увеличивается и развитие разных групп происходит неодинаково; характер гетеро-

генного завивания и определяет формирование в анцилоцератидах различных морфологических групп—криоконов, анцилоконов, гофлокриоконов, псевдокриоконов, матерониконов, хористоконов, гурриконов и колхиконов (рис. 7). Характеристика перечисленных групп дается в главе о палеоэкологии; здесь лишь отметим, что тип раковины анцилоцератид в некоторых случаях является родовым признаком, однако нередко он имеет меньшее таксономическое значение—имеется в виду случай, когда представители разных родов анцилоцератид характеризуются одинаковым типом раковины (*Tropaeum* и *Australiceras*; *Ancyloceras* и *Audouliceras* и т. д.) или когда у представителей одного и того же рода имеются разные формы раковины (например, гофлокриоконный тип раковины у *A. (Proaustraliceras) tuberculatum* S i n z. и анцилоцератидный тип у *A. (Proaustraliceras) gigas* S o w.

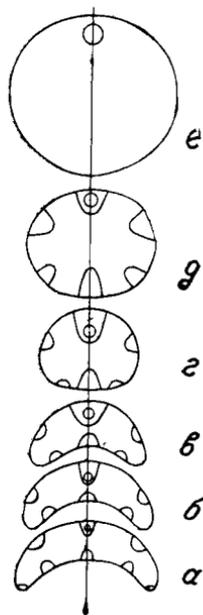


Рис. 29. Изменение формы поперечного сечения оборота у *Lurrovia dostshanensis* B o g d., K a k a b., I. M i c h. на ранней стадии онтогенеза. Экз. № 7/97; а, б, в, г—4-я, 6-я, 8-я и 11-я перегородки (x 28); д— при Ш=1,9 мм (x 9); е— при Ш=3 мм (x 7).

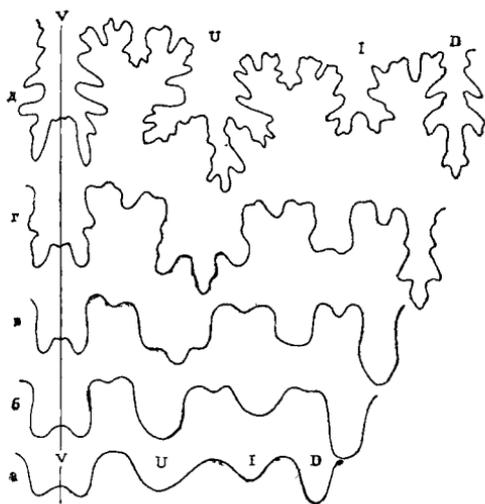


Рис. 30. Изменение формы перегородочной линии у *Lurrovia adjiderensis* B o g d., K a k a b., I. M i c h. Экз. № 9/97; а—при Ш=1,00 мм (x 25), б—при Ш=1,4 мм (x 20), в—при Ш=3,00 мм (x 11), г—при Ш=7,00 мм (x 8), д— при Ш=12,10 мм (x 4).

П о п е р е ч н о е с е ч е н и е. Поперечное сечение на первом обороте имеет полулунное очертание (рис. 29). При переходе к прямому стволу сечение изменяется от полулунного до эллипсоидального (в обоих случаях ширина превышает высоту). Затем оно постепенно принимает округлую, а затем овальную форму, высота оборота превышает его ширину.

На последующих оборотах плоской спирали высота оборота увеличивается быстрее ширины, что приводит к различным формам сечения (эллипсоидальная, овальная, трапецеидальная, субпрямоугольная и др.). В большинстве случаев высота преобладает над шириной, лишь в редких случаях (например, представители рода *Ammonitoceras*) оборот имеет более широкое, чем высокое поперечное сечение. Поперечное сечение стебля овальное или эллипсоидальное (высота превышает ширину), а на крючке оно становится округлым, низкоовальным или субквадратным. Вестероннее изучение представителей анцилоцератид показало, что характер онтогенетического изменения формы поперечного сечения на ранней стадии развития (первые два оборота), по-всей вероятности, является признаком, имеющим значение для семейственного и надсемейственного рангов. Что касается характера изменения формы поперечного сечения оборота на последующих стадиях, то он является ценным видовым признаком и лишь для единичных групп может явиться родовым.

С к у л ь п т у р а. Стадию гладкой раковины (первый и второй оборот) проходят, вероятно, все представители семейства *Ancyloceratidae*. Затем появляются одиночные тесные ребра, усиливающиеся на последующих оборотах. На них развиваются бугорки; в некоторых случаях один или два ряда (пупковые, краевые), а в некоторых—три ряда (добавляется ряд боковых) бугорков. Характерный тип скульптуры вырисовывается уже на взрослой стадии особи. В главе «Общая морфологическая характеристика» уже говорилось о разнообразии бугорчатой скульптуры разных групп анцилоцератид, а также подчеркивалось, что отдельные виды анцилоцератид в онтогенезе характеризуются большой изменчивостью скульптуры. Изучение некоторых представителей анцилоцератид (Какабадзе, 1970, 1977, Kakabadze, 1978, Какабадзе и др., 1978) показало, что эти своеобразия скульптуры имеют большое значение для выделения таксономических единиц ниже семейства.

Перегородочная линия. В систематике аммонитов особенности строения перегородочной линии, по мнению большинства исследователей, имеют решающее значение при выделении рангов выше семейства. Однако вопрос о том, можно ли на основании перегородочной линии выделять семейства и более низкие таксономические единицы, остается дискуссионным. Главная причина разногласий в том, что лишь у некоторых групп аммонитов имеется свойственный только им тип развития перегородочной линии, и в таких случаях перегородочная линия является хорошим признаком при выделении семейств и подсемейств (в некоторых случаях и родов); способ возникновения и форма отдельных элементов в этом случае играет важную роль.

В гетероморфных аммонитах число лопастей и седел ограничено и способ возникновения их элементов в индивидуальном развитии не проявляет особой гетерогенности. Просура представителей анцилоцератид двухлопастная, а примасура—пятилопастная (VUU¹ID). В конце пер-

вого оборота редуцируется лопасть U^1 (унаследованная, видимо, от предковых форм) и далее, на взрослой стадии перегородочная линия усложняется за счет расчленения имеющихся элементов без появления новых седел и лопастей (рис. 5, 30).

На взрослой стадии пупковая лопасть (U) намного длиннее брюшной и внутренней (V, I) лопастей. Боковые седла (V/U, U/I, I/D) двураздельные, а внешнее седло (V/V) субтрапецидальной, субпирамидальной или субпрямоугольной формы.

Анцилоцератиды, а также другие семейства *Ancylocerataceae* (*Protancyloceratidae*, *Bochianitidae*, *Heteroceratidae*) после исчезновения лопасти U^1 характеризуются четырехлопастной перегородочной линией, при этом на взрослой стадии брюшная лопасть двуветвистая, пупковая и спинная лопасти трехраздельные, а внутренняя лопасть в большинстве случаев также трехраздельная, хотя в некоторых случаях сильно асимметричная и имеет двухветвистую форму.

Перегородочная линия семейства *Ancyloceratidae* развивается по формуле $(V_1 V_1) UU^1 ID \rightarrow (V_1 V_1) UID - (V_1 V_1) (U_2 U_1 U_2) (I) (D_2 D_1 D_2)$

Рассмотренные основные морфологические признаки раковин анцилоцератид — перегородочная линия, скульптура, общая форма раковины, поперечное сечение оборотов — приобретают особое систематическое значение при совместном их использовании. При этом степень значения этих признаков при диагностике разных таксономических единиц неодинакова. Тип перегородочной линии анцилоцератид, а также форма раковины и скульптура на первых двух оборотах вместе взятые являются ведущими диагностическими признаками при рассмотрении таксонов надсемейственного и семейственного рангов. Что касается характера онтогенетического изменения скульптуры, поперечного сечения, а также общей формы раковины, то эти признаки приобретают большое значение при выделении таксономических единиц ниже семейственного ранга.

3.3. Таксономический ранг и классификация. Из краткого исторического обзора было видно, что в настоящее время в мировой литературе имеется несколько основных вариантов систематики анцилоцератид:

1. Кривоцератиды и анцилоцератиды возведены в ранг самостоятельного семейства (Hyatt, 1900, Anderson, 1938, Друщиц, Эристави, 1958 и др.). В несколько измененном виде представлена схема Р. Кейси (1960), которую принимает и Ж. П. Телуа (1976); кривоцератиды также рассматриваются как отдельное семейство, а собственно в семействе *Ancyloceratidae* выделены два подсемейства—1) *Ancyloceratinae* Meek, 1876 и 2) *Helicanicylinae* Hyatt, 1900, emend. Casey, 1961. По данным И. Р. Манолова (1962) к этим двум подсемействам прибавляется новое подсемейство *Leptoceratinae* Manolov.

II. Ancyloceratidae разделено на два подсемейства—1) Ancyloceratinae Меек, 1876 и 2) Crioceratitinae Wright, 1952 (Sarkar, 1955, Wright, 1957, Wiedmann, 1962, 1969, Thomel, 1964, Rawson, 1975 и др.).

III. Ancyloceratidae разделено на три подсемейства—1) Ancyloceratinae Меек, 1876; 2) Crioceratitinae Wright, 1952 и 3) Helicancylinae Нюатт, 1894 (Kennedy, Klinger, 1977).

IV. Анцилоцератиды размещены в трех семействах—1) Himantoceratidae Димитрова, 1970; 2) Ancyloceratidae Меек, 1876 emend. Димитрова, 1970 и 3) Protacrioceratidae Димитрова, 1970 (Dimitrova, 1970, 1975, Avram, 1976).

V. В семействе Ancyloceratidae Меек, 1876 emend. Wiedmann, 1973 выделяется два подсемейства—1) Protancyloceratinae Breistgoffer, 1947 (incl. Leptoceratinae Манолов, 1962) и 2) Ancyloceratinae Меек, 1876 (incl. Crioceratitinae, 1952) (Wiedmann, 1973).

VI. В семейство Ancyloceratidae следует включить как подсемейства следующие группы: 1) Protancyloceratinae Breistgoffer, 1947, 2) Crioceratitinae Wright, 1952, 3) Ancyloceratinae Меек, 1876 и 4)? Heteroceratinae Нюатт, 1900 (Immel, 1978).

При исследовании вопросов систематического ранга и классификации анцилоцератид мы в основном руководствовались принципами, изложенными для систематики аммонитов В. Е. Руженцевым (1960). В исследованиях этого автора подчеркивается важность применения морфогенетического метода и отмечается, что данные онтогении и принцип основного звена имеют решающее значение для построения естественной системы аммонитов.

Изучая именно с этой позиции вопросы систематики можно наметить монофилетические единицы в разных группах аммоноидей, в том числе и в гетероморфных аммонитах. В отличие от многих номоморфных форм, начальная часть раковины гетероморфных аммонитов, в частности анцилоцератид, сохраняется крайне редко, вследствие чего полный онтогенез формы раковины и перегородочной линии не был известен и лишь в последнее время, как было отмечено, стало возможным изучение онтогенеза и то лишь для нескольких родов. Это обстоятельство и обуславливает разногласия в вопросе систематики анцилоцератид.

Прежде чем перейти к рассмотрению отмеченных выше классификационных схем, считаем необходимым коротко коснуться общих вопросов систематики аммоноидей.

О. Г. Шиндевольф (Schindewolf, 1961—1968) и И. Видманн (1968, 1969), как известно, внесли много нового и ценного в изучение систематики аммонитов. И. Видманн (1968, 1969, 1973), помимо общепринятых таксонов—Phylloceratina, Lytoceratina и Ammonitina, выделил четвертый подотряд—Ancyloceratina, объединяя в нем все меловые гетероморфные и некоторые нормальносвернутые аммониты, высказав мнение об

лих монофилетическом происхождении от литоцератид. По И. Видманну *Ancyloceratina* характеризуется четырехлопастной примасатурой и этим признаком данный подотряд отличается от остальных подотрядов. Мнение И. Видманна было принято множеством исследователей. Однако исследования В. В. Друщица и И. А. Михайловой (1972, 1974) показали, что выводы И. Видманна в ряде случаев не подтверждаются и требуют тщательной проверки. По данным этих авторов подотряд *Ancyloceratina* является сборным и полифилетическим и нет основания для его выделения. Часть гетероморфных аммонитов принадлежит к литоцератидам, а часть к аммонитидам. В меловое время существовали только три отряда аммонитов— *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*. По мнению этих исследователей «пяти- и четырехлопастные примасатуры не могут служить основанием для выделения подотрядов, так как четырехлопастный тип примасатуры возник параллельно в разных стволах аммонитов» (1974, стр. 43).

Онтогенетические исследования (Богданова, Михайлова, 1975, Какабадзе, Богданова, Михайлова, 1978) некоторых представителей, относимых И. Видманном к *Ancyloceratina*, показали, что их (роды *Caspianites* и *Luprovia*) примасатуры состоят не из четырех лопастей, а из пяти и лишь затем редуцируется лопасть U^4 , и перегородочная линия становится четырехлопастной. По моему мнению, возможно, этот признак и является показателем того, что представителей меловых аммонитов с подобным типом развития перегородочной линии в дальнейшем можно будет объединять в особый таксон. Однако сегодня, когда не изучен морфогенез многих меловых родов, эта идея для подтверждения требует множества дополнительных исследований.

В предлагаемой работе семейство *Ancyloceratidae* Меек, 1876 рассматривается в надсемействе *Ancyloceratoidea* Меек, 1876, принадлежащем к отряду *Ammonitida*.

Мы не разделяем мнения о выделении криоцератид в отдельное семейство, как и не принимаем схем, предложенных Р. Кейси (1961), Н. Димитровой (1970) и И. Видманном (1973). Ниже даются пояснения по данному вопросу.

Общезвестно, что выделенное А. Хайэттом семейство *Helicancyliidae* Нута тт, 1894 не было принято специалистами; они либо игнорировали его, либо считали синонимом *Ancyloceratidae* Меек, 1876. Р. Кейси (1961), вновь вернувшись к этому наименованию, выделил подсемейства *Helicancylinae* Нута тт, 1894, emend. Сасеу, 1961 и *Ancyloceratinae* Меек, 1876 в *Ancyloceratidae*, а семейство *Crioceratitidae* Райт, 1952 рассмотрел отдельно от *Ancyloceratidae*. За основу данной классификации он взял размеры раковины и характер скульптуры на геронтической стадии. В частности, для *Helicancylinae* характерны мелкие размеры раковины и упрощение скульптуры на геронтической стадии (роды— *Halicancyllus* Габб, 1869 (по Р. Кейси = *Hamiticeras* Андерсон,

1938); *Toxoceratoides* S p a t h, 1924 *Tonohamites* S p a t h, 1924; *Acrioceras* H y a t t, 1900; *Lytocrioceras* S p a t h, 1924; (?) *Leptoceras* U h l i g 1883), а в *Ancyloceratinae* P. Кейси объединяет роды, характеризующиеся большими раковинами и грубой скульптурой на геронтической стадии (роды—*Ancyloceras* d ' O r b i g n y, 1843; *Trophaeum* S o w e r b y, 1837; *Australiceras* W h i t e h o u s e, 1926; *Ammonitoceras* D u m a s, 1876; *Epancyloceras* S p a t h, 1930; *Lythancyclus* C a s e y, 1961). При первом же знакомстве с основами данной классификации возникает сомнение, не является ли она искусственной. В ряде групп нормальносвернутых аммонитов изучены признаки, указывающие на наличие полового диморфизма (Максвский, 1962 и др.); в частности, половой диморфизм устанавливается при обнаружении большого сходства морфологических признаков (скульптуры, перегородочной линии, поперечного сечения оборотов и др.) у мелких и крупных раковин.

В гетероморфных аммонитах, в частности в анцилоцератидах, такие наблюдения были проведены П. Ф. Росоном (1975 б), который отмечает, что мелкие формы с анцилоцератидным и аспиноцератидным завиванием, возможно, являются диморфными членами некоторых больших криоцератидных форм (например, *Acrioceras* и *Crioceras*). За основу этого, по нашему мнению очень смелого заключения, взяты сходства морфологических признаков на ранних оборотах с учетом также их одинакового стратиграфического распространения. Указываются также некоторые регионы, в которых эти формы встречаются вместе. Однако мы считаем, что отмеченные признаки не могут быть приняты как показатели полового диморфизма, они лишь указывают на их филогенетическую близость. Резкое отличие в форме завивания, а также неодинаковые их ареалы на земном шаре не могут подтвердить мнение П. Ф. Росона. Кроме того, сходства морфологических признаков некоторых крупных и мелких анцилоцератид еще раз указывают, что не только в нормальносвернутых аммонитах, но и в гетероморфных группах размерам раковин не следует придавать таксономического значения для выделения не только семейств и подсемейств, но в некоторых случаях и более низких таксономических единиц. Теперь рассмотрим признак упрощения скульптуры, который, по Р. Кейси, также является диагностическим для *Helicancyliinae*. Детальное изучение отдельных родов анцилоцератид показало, что упрощение скульптуры характерно не только для мелких (*Helicancyliinae*—по Р. Кейси), но и для крупных анцилоцератид (некоторые представители родов *Ammonitoceras*, *Australiceras*, *Trophaeum* и др.). Мы имели возможность сравнить полный онтогенез перегородочной линии мелких *Luprovia doszhanensis* B o g d., K a k a b., I. M i c h., 1978 с крупным *Caspianites wasilievsky* R e n n g., 1926. Как видно из рис. 5 и 31, ход развития перегородочной линии у этих двух видов довольно сходен и нет основания рассматривать их в разных подсемействах (развитие скульптуры у них также довольно сходное). Таким образом, отмеченный Р. Кейси размер рако-

вины и характер скульптуры на геронтической стадии, по нашему мнению, не могут быть приняты за основу при классификации анцилоцератид.

Совершенно новая классификационная схема предложена Н. Дмитриевой (1970). Как уже отмечалось, она группирует анцилоцератиды в три семейства: 1. Himantoceratidae D i m i t r o v a, 1970—1) Himantoceras Thieuloy, 1964; 2) Menuthiocrioceras Collignon, 1948; 3) Pseudothurmannia Spath, 1933; 4) Balearites Sarkar 1954; 5) Acrioceras Hyatt, 1900; 6) Euptychoceras Breistroffer, 1952; 7) Janenschites Durand—Delga, 1954.

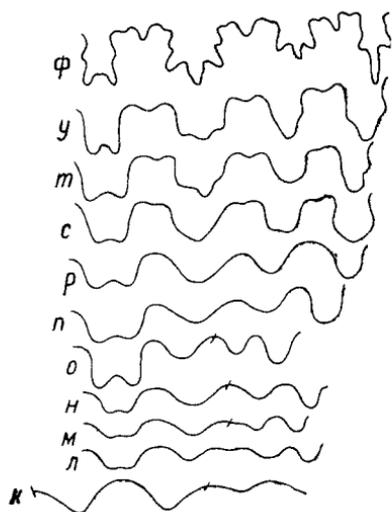


Рис. 31. Изменение формы перегородочной линии у *Caspianites vassiliewskyi* Reppg. (Богданова, Михайлова, 1975): к, л, м, н — 1, 2, 3, 6-я перегородочные линии соответственно (x 84); р—31-я (x 46); с—33-я (x 36); т — 35-я (x 30); у — 39-я (x 23); ф — 43-я перегородочная линия, начало третьего оборота (x 11).

2. Ancyloceratidae Meek, 1876 emend. D i m i t r o v a, 1970—

1) Crioceratites Léveillé, 1876; 2) Paracrioceras Spath, 1924; 3) Ancyloceras d'Orbigny, 1842; 4) Audouliceras Thomel, 1964; 5) Hoplocrioceras Spath, 1924; 6) Toxoceratoides Spath, 1924; 7) Shasticrioceras Anderson, 1938; 8) Dirrymoceras Hyatt, 1900.

3. Protacrioceratidae D i m i t r o v a, 1970 —1) Protacrioceras Sarkar, 1955; 2) Lythancylylus Casey, 1960; 3) Epancyloceras Spath, 1930; 4) Ammonitoceras Dumas, 1876; 5) Tropaeum Sowerby, 1837; 6) Australiceras Whitehouse, 1926.

В основу данной классификации положена особенность перегородочной линии, выраженная для каждого семейства различной формулой. Так, семейство Himantoceratidae характеризуется формулой перегородочной линии $V_1 V_1 U$: [ID] $V_1 V_1 (U_2 U_1 U_2)$ I: [ID] и в отличие от остальных двух семейств в трехветвистой лопасти U средняя «хорошо образована, расположена слегка эксцентрично и имеет длину, почти равную с соседними ветвями» (1970, стр. 80).

Семейство Ancyloceratidae характеризуется формулой — $V_1 V_1 U$: [ID]— $V_1 V_1 (U_2 U_1 U_2)$ [I: ID]. От других семейств его отличают «сужение основания лопасти U и почти в два раза более широкое основание соседнего, глубоко рассеченного седла. Средняя ветвь U значительно длиннее, чем у семейства Himantoceratidae и намного короче, чем у Protacrioceratidae. Высота элементов почти одинаковая. При средней сохранности эта сутура может быть перепутана с тзковым древних представителей семейства Protancyloceratidae, у которых основания лопастей широкие вместо суженных» (1970, стр. 84).

Наконец, формула перегородочной линии семейства Protacrioceratidae — $(V_1 V_1) (U_2 U_1 U_2)$ [I: D]. Н. Димитрова отмечает, что «средняя ветвь лопасти U развита сильно и перемещается во внутрь, тогда как основание лопасти U значительно уже, чем основание седла» (1970, стр. 85).

Общеизвестно значение данных онтогенетических исследований перегородочной линии для решения вопросов филогении и систематики аммонитов. Однако данные Н. Димитровой (1970, 1976), по нашему мнению, не пригодны для подобных целей, так как все ее построения основаны на анализе перегородочной линии взрослых форм, к тому же воспроизведенной в основном по работам других исследователей и они зарисованы на разных стадиях онтогенеза. Сравнение вышеприведенных формул перегородочных линий семейств (по Н. Димитровой) Himantoceratidae и Ancyloceratidae, показало, что единственное отличие состоит в различном расположении внутренней боковой лопасти I к пупковому шву на поздней стадии онтогенеза. Следовательно, речь идет о пупковом шве, который, как выясняется, у многих родов (Acriceras, Ancyloceras, Audouliceras и др.) отсутствует, так как у них на протяжении всего онтогенеза обороты несоприкасающиеся. Таким образом, предложенные Н. Димитровой формулы перегородочной линии для многих родов не отражают действительности и, естественно, не могут быть приняты за основу систематики надсемейства Ancylocerataceae. Несущественны также незначительные нюансы элементов перегородочных линий, на которые указывает Н. Димитрова при рассмотрении выделенных ею трех семейств. Автор отмечает, что у представителей семейства Protacrioceratidae средняя ветвь лопасти U перемещена во внутрь и ее основание значительно уже, чем основания седла. Ознакомление с перегородочными линиями родов этого «семейства»—Ammonitoceras, Troaem, Australiceras и др. показало, что не у всех видов имеется отмеченная Н. Димитровой морфология перегородочной линии. Не характеризуются отмеченными морфологическими свойствами перегородочной линии следующие виды: A. (Proaustraliceras)fournieri(R o u c h.) (см. Rouchadzé, 1933, стр. 207, фиг. 18); A. (Australiceras ramososeptatoides maxima (R o u c h.) (см. Рухадзе, 19386, стр. 153, фиг. 32); A. (Ammonitoceras) transcaspium (S i n z.) (см. Rouchadzé, 1933, стр. 228,

фиг. 33); *T. (Tgoraeum) hillsi* S o w. (см. Синцов, 1905, табл. XXII, фиг. 6). Этот список можно было бы продолжить, но и приведенного достаточно, чтобы показать, что такие мелкие отличия в форме перегородочной линии—малонадежный критерий для характеристики семейств и подсемейств. Высказанные соображения не позволяют согласиться с систематикой, предложенной Н. Димитровой.

Уделяя особое внимание принципу основного звена и онтогенетическому принципу В.Е. Руженцев (1960, стр. 118) отмечает, что «в одних случаях основное звено может быть более или менее стабильным, в других необычайно изменчивым, но изменчивым в определенных рамках и направлении. Поэтому признаки семейства могут выражаться не только морфологическим сходством, но и морфологическим несходством, в основе которого должен лежать, однако, один и тот же принципиально особый тип онтогенетического развития».

В отличие от многих нормальновернутых аммонитов, гетероморфные группы создают чрезвычайно большое разнообразие, что, в свою очередь, влечет за собой возможность допущения неверных истолкований в вопросе их систематики. Очень трудно отличить друг от друга категории сходных и родственных признаков; явление конвергенции, так часто встречаемое в гетероморфных аммонитах, осложняет задачу построения их естественной системы и поэтому выяснение филогенетических взаимоотношений во многом зависит от применения морфогенетического метода исследования. Для определения того, на каком основании следует выделять в гетероморфных аммонитах семейства и подсемейства, необходимо учесть, что, в отличие от многих групп нормальновернутых аммонитов, гетероморфы, в частности анцилоцератиды, характеризуются сложным филогенетическим разветвлением. Если пользоваться общим определением подсемейственной категории, которое гласит, что подсемейство — это вертикальный ряд, представляющий собой определенную последовательность родовых стадий внутри семейства, то в анцилоцератидах нужно будет выделять большое количество подсемейств. Однако такое решение будет неверным, т. к. многие «подсемейства», выделенные на основе этого принципа, окажутся идентичными систематической категории рода, так как в развитии анцилоцератид многие роды представляют отдельные ветви. Следовательно, выделять подсемейства (или семейства) следует лишь в тех случаях, когда имеются резкие изменения в отмеченных линиях и вырисовывается основное звено в развитии.

Семейство *Ancyloceratidae* берет свое начало от семейства *Protancyloceratidae* *Breistroffer*, 1947 в раннем валанжине, достигает своего расцвета в барреме—среднем апте и продолжает существование до позднего апта (клансей) включительно. Представление (*Neumaug, Uhlig*, 1881, *Kilian*, 1910, *Sarkar*, 1955 и др.) о том, что *Crioceratitinae* фило-

генетически связаны с неоконитидами, как известно, не нашло подтверждения в работах поздних исследователей (Wright, 1957, Thieuloy, 1965, Wiedmann, 1969 и др.), в которых Crioceratitinae монофилетически происходит от протанцилоцератид. Учитывая данные Ж. П. Телуа (1964) и И. Видманна (1973). ранними представителями этого семейства являются роды криоцератитин—Eocrioceratites W i e d m a n n, 1973 (валанжин), Menuthiocrioceras C o l l i g n o n, 1949 (верхний валанжин) и Himantoceras T h i e u l o y, 1964 (верхний валанжин). Эти роды, по-видимому, филогенетически связаны между собой, а от Himantoceras берет свое начало род Crioceratites L é v e i l l é, 1837. Основная морфологическая черта семейства Ancyloceratidae, сформировавшаяся уже в раннем валанжине, это отмеченный тип перегородочной линии и тип скульптуры —бугорчатые ребра, между которыми развиты безбугорчатые более тонкие ребра. Эти признаки прослеживаются более или менее в видоизмененном виде на всем протяжении их существования, хотя отмеченный тип скульптуры в некоторых родах сохраняется лишь на небольшом отрезке онтогенеза, а единичные представители вовсе теряют бугорчатую скульптуру.

В готериве появляются новые роды: имеются как криоцератидно завернутые формы (Crioceratites), так и анцилоцератидные мелкие (Acrioceras) формы. Сходные онтогенетические изменения скульптуры родов Crioceratites и Acrioceras, отмеченные многими исследователями (Thomel, 1964, Rawson, 1975б и др.), по всей вероятности, указывают на их филогенетическую близость. Однако, как уже говорилось, мы не можем согласиться с мнением П. Ф. Росона (1975б, стр. 282) о том, что тип завивания этих форм, возможно, является незначительным даже на видовом уровне и что Crioceratites и Acrioceras являются диморфными (половой диморфизм) парами. По нашему мнению палеонтологический материал не позволяет сделать подобные заключения. Отмеченное сходство в развитии скульптуры (сходны в основном их ранние обороты) скорее всего показывает, что Crioceratites филогенетически связан с родом Acrioceras. В семействе Ancyloceratidae подобные сходства замечаются и между другими родами (например, Caspianites и Lurrovia) и эти сходства указывают на их филогенетическую близость; нет основания рассматривать отмеченные пары как проявления полового диморфизма. Скульптура у них на взрослой стадии довольно резко отличается, не говоря о том, что они очень отличаются друг от друга общей формой раковины. В позднем готериве и в раннем барреме появляются роды, имеющие раковины с соприкасающимися оборотами (Pedioceras, Paracrioceras, Pseudothumannia). Тенденция приобретения плоскоспиральной раковины с соприкасающимися оборотами хорошо прослеживается в филогенетических линиях семейства Ancyloceratidae; основные направления наглядно показаны Р. Кейси (1961), И. Видманном (1962) и Ж. П. Телуа (1964).

В барреме, помимо мелких анцилоцератидных и аспиноцератидных родов (*Acrioceras*, *Hoplacrioceras* и др.), а также крупных криоцератидных родов (*Crioceratites*, *Paracrioceras*) появляются и анцилоцератидные формы с крупными раковинами (*Ancyloceras*, *Audouliceras*, *Pseudocrioceras*, *Lythancyclus* и др.). Они, видимо, берут начало от *Crioceratitinae*. Появление в готериве рода *Acrioceras*, возможно, положило начало развитию подсемейства *Ancyloceratinae*.

В раннем апте представители *Ancyloceratinae* дают большое разнообразие форм. Это в основном развернутые (анцилоконы, голпнокриконы, псевдокриконы) формы—*Ancyloceras*, *Pseudocrioceras*, *Audouliceras*, *Ammonitoceras* (*Epancyloceras*), *T.* (*Tropaeum*), *Australiceras* (*Prot-australiceras*) и др. В позднем барреме и раннем апте, а также в среднем апте примечательно появление родов с формами раковины турриконов и колхиконов—*Helicancyclus*, *Kutatissites*, —и их быстрое исчезновение.

Уже в среднем апте (гаргаз) не встречаются крупные развернутые формы, и их место занимают плоскоспирально завернутые, также крупные формы—*A.* (*Ammonitoceras*), *Australiceras* (*Australiceras*), *Tropaeum* (*Epitropaeum*), *Caspianites*, *Pseudoaustaliceras* и др. Одновременно с крупными формами анцилоцератид существуют и мелкие анцилоцератидные и токсцератидные роды—*Lupponia*, *Toxoceratoides* и *Tonohamites*, которые наподобие *Helicancyclus* и *Kutatissites* быстро исчезают, не достигнув пышного расцвета.

Прослеживание общего хода развития представителей *Ancyloceratidae* в течение раннемелового времени показывает, что развитие основного звена как в *Crioceratitinae*, так и в *Ancyloceratinae* было направлено к приобретению плоскоспиральной раковины. Внутри этих подсемейств намечаются гомологические ряды. Выясняется, что генетически близкие роды, исходящие от одного общего предкового рода, характеризуются сходными типами изменчивости (основное звено), образуя филогенетические параллельные линии. Особенно четко эти ряды выделяются в *Ancyloceratinae*, в котором генетически близкие роды—*Australiceras*, *Tropaeum*, *Ammonitoceras* характеризуются сходными морфологическими рядами изменчивости.

На основании всего вышесказанного семейство *Ancyloceratidae* нами рассматривается в объеме двух подсемейств—1. *Crioceratitinae* *Wright*, 1952 (incl. *Nemihoplitidae*) и 2. *Ancyloceratinae* *Meek*, 1876. Нет основания объединять эти две группы в одно подсемейство *Ancyloceratinae*, как это предлагает И. Видмани (1973), и значительно расширить объем семейства *Ancyloceratidae*, включив в него *Protancyloceratinae* как второе подсемейство. Таким образом, классификационная схема семейства *Ancyloceratidae* нам представляется в следующем виде:

I. Подсемейство Crioceratitinae Wright, 1952—роды: 1) Eocereras Wiedmann, 1973 (типовой вид *Protancyloceras rebillyi* Collignon, 1962); 2) Menuthiocereras Collignon, 1949 (т. в. *Crioceras* (M.) *lenoblei* Collignon, 1949); 3) Himantoceras Thieuloy, 1964 (т. п. *Himantoceras trinodosum* Thieuloy, 1964); 4) Karsteniceras Royo y Gomez, 1945 emend. Wiedmann, 1973 (т. в. *Ancyloceras beyrichi* Karsten, 1858); 5) Crioceratites Leveille, 1837 (т. в. *Crioceras duvali* Leveille, 1837); 6) Paracrioceras Spath, 1924 (т. в. *Ammonites* (*Crioceras*) *occultus* Seeley, 1865); 7) Pedioceras Gerhardt, 1897 (т. в. *Shasticrioceras ponieute* Anderson, 1938); 8) Pseudothurmanna Spath, 1923 (т. в. *Pseudothurmanna picteti* Sarkar, 1955; incl. *Balearites* Sarkar, 1954); 9) Hemihoplites Spath, 1924 (т. в. *Ammonites fraudianus* d'Orbigny, 1841; incl. *Matheronites* Renngarten, 1926).

II. Подсемейство Ancyloceratinae Meek, 1876—роды: 1) Acrioceras Hyatt, 1900 (т. в. *Ancyloceras tabarelli* Astier, 1851; incl. *Protacrioceras* Sarkar, 1955, *Hoplocrioceras* Spath, 1924 (= *Aspinoceras* Anderson, 1938), *Paraspinoceras* Breistroffer, 1951); 2) Lythancyclus Casey, 1961 (т. в. *Lythancyclus grandis* Sowerby, 1825); 3) Audouliceras Thomel, 1964, (т. в. *Ancyloceras audouli* Astier, 1851); 4) *Ancyloceras* d'Orbigny, 1842 (т. в. *Ancyloceras matheronianum* d'Orbigny, 1842); 5) *Pseudocrioceras* Spath, 1924 (т. в. *Scaphites abichi* Bacevitsch et Simonovitsch, 1873); 6) *Australiceras* Whitehouse, 1926 (т. в. *Crioceras jacki* Etheridge, 1880); 7) *Tropaeum* Sowerby, 1837 (т. в. *Tropaeum bowerbanki* Sowerby, 1837); 8) *Ammonitoceras* Dumas, 1876 (т. в. *Ammonitoceras uctiae* Dumas, 1876; incl. *Epancyloceras* Spath, 1930 emend. Casey, 1961); 9) *Helicancyclus* Gabb, 1869 (т. в. *Helicancyclus gabbi* Anderson, 1938, non *H. aequicostatum* Gabb, 1869); 10) *Kutatissites* Kakabadze, 1970; (т. в. *Kutatissites bifurcatus* Kakabadze, 1970); 11) *Pseudoaustraliceras* Kakabadze, gen. nov. (т. в. *Crioceras ramcsoseptatum* Antthula, 1900); 12) *Lupppovia* Bogdanova, Kakabadze, I. Michailova, 1978 (т. в. *Lupppovia dostshanensis* Bogd., Kakab., I. Mich., 1978); 13) *Georgioceras* Wilckens, 1947 (т. в. *Georgioceras kohlarseni* Wilckens, 1947); 14) *Dirrymoceras* Hyatt, 1900 (т. в. *Ancyloceras simplex* d'Orbigny, 1842); 15) *Toxoceratoides* Spath, 1938 (т. в. *Toxoceras royerianum* d'Orbigny, 1842); 16) ? *Lytocrioceras* Spath, 1924 (т. в. *Ancyloceras jauberti* Astier, 1851),

17)? *Tonohamites* S p a t h, 1924 (т. в. *Tonohamites decurrens* S p a t h, 1924); 18) ?*Shastoceras* A n d e r s o n, 1938) (т. в. *Shastoceras californicum* A n d e r s o n, 1938).

Роды *Lytocrioceras* S p a t h, 1924, *Tonohamites* S p a t h, 1924, а также *Shastoceras* A n d e r s o n, 1938 следует включить в семейство *Ancyloceratidae* условно, так как из-за плохой сохранности материала их диагнозы крайне неполные.

Из перечисленных 27 родов на территории Юга СССР известны представители 18, изучение которых и являлось нашей основной задачей.

Результаты наших исследований по вопросам систематики этих родов приводим в виде схемы:

I. Подсемейство *Crioceratitinae* W r i g h t, 1952—1) *Crioceratites* L e v e i l l e, 1837; 2) *Pseudothurmannia* S p a t h, 1923—подроды: *P. (Pseudothurmannia)* S p a t h, 1923 и *P. (Balearites)* S a r k a r, 1954; 3) *Paracrioceras* S p a t h, 1924; 4) *Hemihoplites* S p a t h, 1924—подроды *H. (Hemihoplites)* S p a t h, 1924 и *H. (Matheronites)* R e n n g a r t e n, 1926.

II. Подсемейство *Ancyloceratinae* M e e k, 1876—1) *Acrioceras* H y a t t, 1900—подроды: *A. (Acroiceras)* H y a t t, 1900 (incl. *Protacrioceras* S a r k a r, 1955, *Dissimilites* S a r k a r, 1954) и *A. (Hoplocrioceras)* S p a t h, 1924 (= *Aspinoceras* A n d e r s o n, 1938, incl. *Paraspinoceras* B r e i s t r o f f e r, 1951); 2) *Ancyloceras* d' O r b i g n y, 1842; 3) *Audouliceras* T h o m e l, 1964; 4) *Pseudocrioceras* S p a t h, 1924 (non incl. *Pedioceras* G e r h a r d t, 1847); 5) *Tropaeum* S o w e r b y, 1837—подроды: *T. (Tropaeum)* S o w e r b y, 1837, *T. (Epitropaeum)* K a k a b a d z e 1977 и *T. (Ancyлотropaeum)* C a s e y, 1980; 6) *Australiceras* W h i t e h o u s e, 1926—подроды: *A. (Proaustraliceras)* K a k a b a d z e, 1977 и *A. (Australiceras)* W h i t e h o u s e, 1926; 7) *Ammonitoceras* D u m a s, 1876—подроды: *A. (Epancyloceras)* S p a t h, 1930, emend. C a s e y, 1961 и *A. (Ammonitoceras)* D u m a s, 1876; 8) *Caspianites* C a s e y, 1961; 9) *Pseudoaustraliceras* K a k a b a d z e, gen. nov.; 10) *Luppovia* B o g d a n o v a, K a k a b a d z e, I. M i c h a i l o v a, 1978; 11) *Kutatissites* K a k a b a d z e, 1970 (= *Simionescites* A v r a m, 1975); 12) *Helicanicylus* G a b b, 1869, emend. A n d e r s o n, 1938 (non C a s e y, 1961); 13) *Toxoceratoides* S p a t h, 1924; 14) *Tonohamites* S p a t h, 1924.

4. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Тип **MOLLUSCA**

Класс **CERPHALOPODA**

Отряд **AMMONITIDA**

Надсемейство **Ancyloceratoidea** Meek, 1876

4.1. Семейство **ANCYLOCERATIDAE** Meek, 1876

Типовой род *Ancyloceras* d'Orbigny, 1842

Д и а г н о з. Раковина гетероморфная. Первый (эмбриональный) оборот объемлющий и в конце фиксируется первичным валиком. У большинства представителей второй оборот не соприкасается с первым и образует пупочное зияние. Затем обороты или остаются несоприкасающимися или же с возрастом постепенно соприкасаются, а иногда становятся слабообъемлющими; во всех случаях обороты завиты в одной плоскости (плоскоспиральная стадия). Некоторые представители анцилоцератид после плоскоспиральной характеризуются развернутой стадией, т. е. последний оборот плоской спирали постепенно или резко выпрямляется (стебель) и заканчивается крючком. У некоторых представителей начальные обороты образуют коническую спираль (геликоидальная стадия), при этом одни представители имеют только геликоидальную стадию, тогда как другие после геликоидальной проходят плоскоспиральную и развернутую стадии.

На начальных (первые два оборота) оборотах раковина гладкая. Затем развивается скульптура, характеризующаяся последовательным появлением главных, промежуточных и вставных ребер. На некоторых ребрах (в основном на главных) развиты краевые, боковые и пупковые бугорки. На разных стадиях онтогенеза бугорчатость неодинакова; одни (например, краевые бугорки) появляются или исчезают раньше остальных или бугорчатая скульптура исчезает вовсе на разных стадиях.

Примасура состоит из пяти лопастей VU^1ID , на последующей стадии исчезает лопасть U^1 , и перегородочная линия становится четырехлопастной до конца геронтической стадии. Брюшная лопасть (V) двураздельная, пупковая и спинная (U , D) лопасти трехраздельные, а внутренняя боковая лопасть (I) в большинстве случаев также трехраздельная, однако в ряде случаев из-за сильной асимметрии трехраздельность не выражена. Внешнее седло (V/V) имеет субпирамидальную, субтрапецеидальную или субквадратную форму. Остальные седла (V/U , U/I , I/D), как правило, двураздельные.

С о с т а в. Семейство *Ancyloceratidae* состоит из двух подсемейств: *Crioceratitinae* Wright, 1952 и *Ancyloceratinae* Meek, 1876.

Стратиграфическое и географическое распространение. Валанжин — апт. Средняя Азия, Поволжье, Кавказ, Западная Европа, Северная и Южная Америка, Гренландия, Африка, Мадагаскар, Антарктида, Австралия, Индия, Япония, Северо-Восточная Азия, Шпицберген.

4. 2. Подсемейство *Crioceratitinae* Wright, 1952

Типовой род—*Crioceratites* Leveille, 1837

Диагноз. Раковина плоскоспиральная с несоприкасающимися оборотами у большинства родов. В ряде случаев поздние обороты постепенно соприкасающиеся или даже слабо объемлющие. Скульптура представлена одиночными (реже двуцветистыми) и более тонкими промежуточными ребрами. Главные ребра большей частью несут краевые, боковые и пупковые бугорки. В ряде случаев бугорчатость появляется лишь на ранней стадии онтогенеза или же вовсе не замечается. Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

Стратиграфическое и географическое распространение. Валанжин—баррем — ? нижний апт. Туркмения, Поволжье, Кавказ, Турция, Крым, Болгария, Чехословакия, Румыния, Австрия, Германия, Южная Англия, Франция, Швейцария, Северная Италия, Моравия, Сардиния, Югославия, Португалия, Испания, Майорка, Мексика, Калифорния, Африка, Аргентина, Патагония, Япония, Антарктида.

Род *Crioceratites* Leveille, 1837

Типовой вид—*Crioceratites duvali* Leveille, 1837, готерив Юго-Восточной Франции.

Диагноз. Раковина состоит из несоприкасающихся плоскоспиральных оборотов. Последние обороты в некоторых случаях соприкасающиеся. Поперечное сечение оборотов на взрослой стадии округлое, овальное, эллипсоидальное или овально-прямоугольное (высота преобладает над шириной). Скульптура на ранних оборотах представлена равными, тонкими одиночными безбугорчатыми ребрами. С возрастом формируется два основных типа ребер: 1) главные сильные ребра, снабженные 1—3 парами бугорков (на взрослой стадии в ряде случаев бугорчатость исчезает); 2) между главными ребрами развиты более тонкие безбугорчатые промежуточные ребра. В некоторых случаях промежуточные ребра также несут бугорки. Некоторые формы рано теряют бугорки и на протяжении всей взрослой стадии скульптура безбугорчатая.

Перегородочная линия на взрослой стадии сильно рассечена. Брюшная лопасть глубокая и разделена срединным седлом на две

равные части. Пупковая лопасть широкая, четко разделена на три ветви и значительно глубже внутренней и спинной лопастей.

З а м е ч а н и е. Объем рода *Crioceratites* остается дискуссионным. В анцилоцератидах, пожалуй, нет другого рода, который вызывал бы столько споров и разногласий.

В монографии С. Саркара (1955) этот вопрос специально обсуждается и в результате детальных исследований в составе *Crioceratites* объединены 10 групп. Однако И. Видманн (1962) наглядно показал явную искусственность данной классификации. По И. Видманну, в род *Crioceratites* входят не только типичные представители (*Crioceratites* s. str.), но и род *Pseudothurmannia* (как подрод), причем род *Balearites* S a r k a r принят как младший синоним подрода *Pseudothurmannia*, а *Emericiceras* S a r k a r—как младший синоним подрода *Crioceratites*. Ж. Томель (1964) в основном принимает идеи И. Видманна, но в некоторых вопросах не соглашается с ним. Он признает самостоятельность *Emericiceras* S a r k a r, рассматривая его как подрод рода *Crioceratites*. В подроде С. (*Crioceratites*) Ж. Томель выделяет 3 группы (вместо 10): 1) группа *C. duvali* L e v e i l l é—криоцератидно свернутые формы с медленным нарастанием оборотов. Скульптура состоит из главных и промежуточных ребер, иногда двуветвистых. Главные ребра могут быть трех-, двух- или однобугорчатыми. Реже бугорки отсутствуют. Группа распространена в нижнем готериве; 2) группа *C. quenstedti* (O o s t e r) и *C. binelli* (A s t i e r)—раковина слабозавернутая, на ранней стадии ребра равные, исходящие от пупковых бугорков. На более поздней стадии вырисовываются главные (двух-, трех- или однобугорчатые) и промежуточные ребра. В некоторых случаях бугорчатость вовсе отсутствует. Распространена в верхнем готериве и нижнем барреме; 3) группа *C. koechlini* (A s t i e r)—раковина криоцератидная, обороты быстро возрастающие. На ранних оборотах скульптура представлена главными (трехбугорчатыми) и промежуточными ребрами, но с возрастом боковые и краевые бугорки исчезают и все ребра постепенно становятся равными. Они пучком исходят от пупковых бугорков. Распространение: нижний готерив—средний баррем.

В недавно вышедшей работе Г. Иммеля (1978) классификационная схема Ж. Томеля не принята. Автор в основном придерживается мнения И. Видманна (1962); в составе рода *Crioceratites* выделены два подрода С. (*Crioceratites*) и С. (*Pseudothurmannia*). В отличие от И. Видманна, представители группы *Balearites* помещены в группу С. (*Crioceratites*) *quenstedti*. Г. Иммель в подроде *Crioceratites* выделяет 7 групп: 1) С. (*C.*) *polani* (K i l i a n) сочтен младшим синонимом группы *C. duvali* L e v., охарактеризованной Ж. Томелем, 1964 (см. выше). Средиземноморская группа (ранний готерив—поздний баррем по данным Г. Иммеля); 2) С. (*C.*) *quenstedti* (O o s t e r). Данная группа также выделена Ж. Томелем (1964), она также средиземноморская (ранний готерив—ранний баррем);

3) *C. (C.) majoricensis* (N o l a n). Эта группа равнозначна группе *C. (C.) koechlini* (A s t i e r), охарактеризованной Ж. Томелем (1964). Средиземноморская группа (ранний готерив—ранний баррем); 4) *C. (C.) barremense* (K i l i a n). Данная группа Ж. Томелем (1964), также как *C. Саркаром* (1955), рассматривается в составе рода *Emericiceras*. Обороты слабо развернутые или соприкасающиеся. Скульптура грубая, в основном представлена главными, сильными трехбугорчатыми ребрами. Промежуточные ребра редки или вовсе отсутствуют. Группа средиземноморская (поздний баррем); 5) *C. (C.) hildensis* (K o e n e n)—криоцератидные формы. На ранней стадии ребра равные, затем появляются главные трехбугорчатые и небугорчатые промежуточные ребра, последние с возрастом исчезают. Бореальная группа (поздний готерив—средний баррем); 6) *C. (C.) fissicostatus* (F. A. R o e m e r)—обороты слабо завернуты криоцератидно, иногда едва соприкасающиеся. Скульптура на ранних оборотах представлена тонкими равными ребрами, разветвляющимися от пупковых бугоркообразных утолщений или исходящими пучками от пупковых бугорков. На взрослой стадии скульптура представлена сильными, равными одиночными ребрами, которые могут носить бугорки. Стадия чередования главных ребер с несколькими промежуточными ребрами у этой группы отсутствует. Бореальная группа (поздний готерив—средний баррем); 7) *C. (C.) denkmanni* (M ü l l e r)—обороты едва соприкасающиеся. Скульптура очень рано дифференцируется на главные (с бугорками) и промежуточные (безбугорчатые) ребра. На поздней стадии ребра становятся сильными, равными и бугорчатость исчезает. Иногда появляются вставные ребра (средний баррем).

Имеющийся в нашей коллекции богатый палеонтологический материал, ознакомление с музейными коллекциями и анализ основных литературных источников позволяет согласиться с рассмотренной выше классификацией лишь частично. Нами *Pseudothurmannia* рассматривается в ранге самостоятельного рода. Стадия чередования главных и промежуточных ребер, характерная для *Crioceratites*, у этого рода отсутствует.

Также отдельно, в род *Paracrioceras* помещены группы *C. (C.) barremense* K i l i a n, *C. (C.) hildensis* (K o e n e n), *C. (C.) denkmanni* (M ü l l e r) (см. ниже при описании рода *Paracrioceras*).

На территории Юга СССР известны следующие виды рода *Crioceratites*: *C. duvali* L e v e i l l e, 1837, *C. kiliani* E r i s t a v i, 1957, *C. nolani* K i l i a n, 1910, *C. honnoratii* L e v e i l l e, 1837, *C. emerici* (L e v e i l l e, 1835), *C. otto-haasi* (S a r k a r, 1955), *C. tenuicostatus* (T h o m e l, 1964), *C. tiollierei* (A s t i e r, 1851), *C. munieri* S a r a s i n e t S c h o n d e l m a y e r, 1902, *C. sornayi* S a r k a r, 1955, *C. biasalensis* L u p p o v, 1952, *C. sablieri* (A s t i e r, 1851), *C. majoricensis* (N o l a n, 1894), *C. quenstedti* (O o s t e r, 1867), *C. matsumotoi* (S a r k a r, 1955) *C. elegans* (K o e n e n, 1902).

Стратиграфическое и географическое распространение. Готерив—баррем Кавказа, Турции, Крыма, Болгарии, Югославии, Швейцарии, Чехословакии, Румынии, Франции, Сардинии, Майорки, Англии, Португалии, Египта, Мексики, Калифорнии, Аргентины, Мадагаскара, Мозамбика, Японии, Антарктиды (?).

Род *Paracrioceras* Spath, 1924

Paracrioceras: Spath, 1924, стр. 84, Rawson, 1975, стр. 279;

Типовой вид—*Paracrioceras occultum* (Seeley, 1885), Англия, глины Спитонга, средний баррем.

Диагноз. Раковина криоцератидная. У большинства видов начальные обороты несоприкасающиеся, а затем с возрастом они соприкасаются. Скульптура грубая; на ранних оборотах развиты одиночные ребра, на которых с возрастом появляются краевые, верхнебоковые и пупковые бугорки. На взрослой стадии краевые бугорки крупнее остальных. На геронтической стадии бугорки сглажены, притом, верхнебоковые бугорки исчезают раньше остальных. Промежуточные ребра появляются позже, их количество между главными 1—2, реже 3. В редких случаях на определенной стадии онтогенеза достигают 5, а иногда вообще отсутствуют. В некоторых случаях они носят слабые красные и боковые или только краевые бугорки, в основном же промежуточные ребра безбугорчатые. На взрослых оборотах промежуточные ребра в большинстве случаев отсутствуют. Перегородочная линия анцилоцератидная.

С р а в н е н и е. От близкого рода *Crioceratites* Lev. отличается более грубой скульптурой, меньшим числом промежуточных ребер, исчезновением бугорчатой скульптуры на поздней стадии онтогенеза, приближением или соприкосновением взрослых оборотов и сравнительно быстро нарастающими оборотами.

З а м е ч а н и е. Л. Спэт (1924), выделивший род *Paracrioceras*, не дал его детальную характеристику; он лишь отметил, что *Paracrioceras* характеризуется сильной бугорчатой скульптурой и кроме указанного им типового вида *Ammonites* (*Crioceras*) *occultum* Seeley, 1865, включил в него описанные А. Кененом (1902) виды *C. roeveri*, *C. elegans*, *C. robustum*, *C. denckmanni*, а также средиземноморский *C. emerici* Lev.

Детальное описание типового вида дано П. Ф. Росоном (1975), по мнению которого род *Emericiceras* Sarkar, 1954 является младшим синонимом рода *Paracrioceras* Spath, 1924. По нашим данным выделение С. Саркаром (1954) рода *Emericiceras* также не обосновано, однако в отличие от П. Ф. Росона мы лишь некоторые виды, отнесенные С. Саркаром к *Emericiceras* включаем в род *Paracrioceras*, часть же видов относим к роду *Crioceratites*. С. Саркар, выделивший род *Emericiceras*, различил в нем

5 групп видов: 1) гр. *Emericiceras emerici* (L e v e i l l é)—характеризуется сильным развертыванием оборотов; скульптура состоит из главных трехбугорчатых и более тонких безбугорчатых ребер; число последних между главными достигает пяти; 2) гр. *Emericiceras barremense* (K i l i a n)—объединяет слабо развернутые или с соприкасающимися оборотами формы, с умеренным или быстрым нарастанием оборотов. Орнаментация грубая. Главные трехбугорчатые ребра часты, а вторичные малочисленны или вовсе отсутствуют; бугорки мощные; 3) гр. *Emericiceras lardy* (O o s t e r). По С. Саркару в эту группу входят лишь два вида—*E. lardy* (O o s t.) и *E. foxi* S a r k., которые характеризуются одиночными трехбугорчатыми ребрами на ранних оборотах и чередованием трехбугорчатых ребер с безбугорчатыми более тонкими ребрами (число последних между главными 1—3) на взрослой стадии; 4) гр. *Emericiceras clausum* (S a r a s i n e t S c h ö n d e l m a y e r), характеризуется незначительным разворачиванием и грубой ребристостью; главные трехбугорчатые ребра лишь незначительно сильнее промежуточных. Между двумя главными ребрами приходится 1—2 промежуточных ребра; 5) гр. *Emericiceras thiollierei* (A s t i e r)—крупные формы, достигающие в диаметре одного метра, типично криоцератидно завернутые. Скульптура очень сходная с скульптурой группы *E. emerici*, однако отличается от него наличием петлеобразных ребер. Ж. Томель (1964) выделяет еще шестую группу—*C. (Emericiceras) tenuicostatum* T h o m e l, которая характеризуется округлым сечением оборотов, сильным развертыванием и скульптурой, представленной тонкими, трехбугорчатыми ребрами, между которыми развиты очень тонкие ребра (более 4).

Интересно, что мнение исследователей о выделенном С. Саркаром роде *Emericiceras* сильно расходятся: К. Райтом (Wright, 1957) *Emericiceras* под вопросом включен в род *Crioceratites*. По И. Видманну (1962), Ст. Бресковскому (1966), Г. Иммелю (1978) и др. род *Emericiceras* рассматривается как младший синоним рода *Crioceratites*. Ж. Томель (1964) рассматривает *Emericiceras* как подрод рода *Crioceratites*, а по П. Ф. Росону (1975 б) *Emericiceras* является младшим синонимом рода *Paracrioceratas* S p a t h, 1924.

Ознакомившись с морфологическими признаками *Crioceratites* и *Emericiceras* (в понимании С. Саркара) мы пришли к выводу, что С. Саркар в род *Emericiceras* объединил довольно четко отличающиеся друг от друга виды. Группы *E. emerici* L é v., *E. thiollierei* A s t. и *E. tenuicostatum* T h o m. характеризуются явными признаками рода *Crioceratites* L e v e i l l é; указанные отличительные признаки могут быть использованы лишь в качестве видовых. Следовательно, все виды этих групп должны быть отнесены к роду *Crioceratites*. Что касается остальных трех групп—*E. barremense* (K i l.), *E. lardy* (O o s t.) и *E. clausum* (S a r a s i n e t S c h ö n d e l m a y e r), то комплекс основных морфо-

логических признаков (тип скульптуры, характер завивания оборотов, поперечное сечение) показывает их четкое отличие от *Crioceratites*; эти группы следует относить к роду *Paracrioceras* S p a t h, 1924.

На территории Юга СССР известны: *Paracrioceras barremense* (К и л и а н, 1895), *P. coheni* (S a r k a r, 1955), *P. dolloi* (S a r k a r, 1955), *P. elegans* (К о е н е н, 1902), *P. stadlaenderi* (M ü l l e r, 1892), *P. ðenckmanni* (M ü l l e r, 1892) и *P. rondishiense* К а к а б а д з е, sp. nov.

Стратиграфическое и географическое распространение. Баррем Западной Европы, Кавказа, Турции и Марокко.

*Paracrioceras rondishiense*⁹ Kakabadze, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3.

Emericiceras emericici: Друщиц, 1960, стр. 290, табл. XXXII, фиг. 1,2, рис. 83; Котетишвили, 1970, стр. 270, табл. IX, фиг. 1.

Голотип — экземпляр, изображенный Э. В. Котетишвили (см. синонимнику), Западная Грузия, с. Рондиши, нижний баррем.

Материал. Два внутренних ядра; на одном из них хорошо сохранились начальные обороты.

Д и а г н о з. Обороты слабо развернутые. Скульптура представлена густо расположенными главными трехбугорчатыми и промежуточными (в соотношении 1 : 2, реже 1 : 1) ребрами.

О п и с а н и е. Обороты слабо развернутые, с эллипсоидальным поперечным сечением (высота преобладает над шириной). Боковые стороны слегка выпуклые, также как и сифональная сторона. Пупковая стенка крутая. Скульптура на начальных оборотах представлена очень тонкими, равными ребрами. Затем появляются трехбугорчатые ребра, между которыми сначала появляются по одному, реже по два, более тонких, безбугорчатых ребра. На взрослых оборотах число промежуточных ребер между главными в основном составляет 2, реже 1. На сифональной стороне между краевыми бугорками ребра прерываются, оставляя гладкую полосу, а промежуточные ребра сифональную сторону пересекают непрерывно. На антисифональной стороне все ребра одинаково тонкие и незначительно изогнуты вперед. Перегородочная линия не сохранилась.

Размеры¹⁰, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П
242/с0	26.2	10,3 (0,39)	7,2 (0,27)	14 (0,18)

⁹ Название от с. Рондиши (Западная Грузия).

¹⁰ В работе использованы следующие сокращения при измерении параметров раковин анцилоцератид: в—высота последнего оборота геликса; ш—ширина последнего оборота геликса; д—диаметр основания геликса; Д—диаметр плоскоспиральной части; В—высота оборота плоскоспиральной части; Ш—ширина оборота плоскоспиральной части;

С р а в н е н и е. От близкого вида *P. elegans* (К о е н.) отличается более многочисленными трехбугорчатыми ребрами на ранней стадии и более густым расположением главных и промежуточных ребер на взрослой стадии.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Западная Грузия, ущ. р. Рицеула, нижебарремские известняки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западная Грузия, Крым. Нижний баррем.

Род *Pseudothurmannia* S p a t h, 1923

Типовой вид—*Pseudothurmannia picteti* S a r k a r, 1955 (*Pictet*, 1863, табл. I, фиг. 1 а, б), Франция, готерив (?).

Д и а г н о з. Раковина в основном слабообъемлющая, хотя у некоторых представителей обороты соприкасающиеся или даже слабо развернутые. Нарастание оборотов умеренное или быстрое. Бока плоские или слабо выпуклые. Поперечное сечение оборотов овальное, эллипсоидальное, субпрямоугольное. Скульптура на начальных оборотах представлена равными одиночными ребрами. Затем от пупковых бугорков или бугоркообразных утолщений ребра часто разделяются на две или три пучкообразные ветви. На ранней стадии имеются тонкие краевые бугорки. Пучкование ребер у некоторых представителей продолжится и на зрелой стадии, а в некоторых случаях оно быстро исчезает и скульптура представлена главными и промежуточными ребрами. На последних оборотах у некоторых форм развиты сильные главные трехбугорчатые ребра; иногда бугорки вовсе отсутствуют.

З а м е ч а н и е. Род *Pseudothurmannia*, установленный Л. Спэтом (1923), детально был описан С. Саркаром (1955), который помимо этого рода отдельно описал и род *Balearites*. И. Видманн (1962), рассматривая *Pseudothurmannia* как подрод рода *Crioceratites*, значительно расширил его объем, включив в него и *Balearites*. Позднее И. Сорне (Sorney, 1968), критически рассмотрев этот вопрос, отметил, что хотя скульптура молодых оборотов *Pseudothurmannia* и *Balearites* сходная, но на последующей стадии она сильно различная; *Balearites* принимает криоцератидную скульптуру, а *Pseudothurmannia*—дегезитовую. Следовательно, по И. Сорне (в отличие от И. Видманна), *Pseudothurmannia* должен быть рассмотрен как отдельный род, а *Balearites*, по-видимому, должен быть включен в *Crioceratites*. Г. Иммель (1978) в основном придерживается этого мнения, однако в отличие от И. Сорне род *Pseudothurmannia* им рассмотрен как подрод рода *Crioceratites*.

П—ширина пупка; Дл—длина развернутой части; V_1 —высота оборота на стебле; $Ш_1$ —ширина оборота на стебле; V_2 —высота на выпрямленной части крючка; $Ш_2$ —ширина оборота на выпрямленной части крючка; $Ш_3$ —ширина крючка.

Для решения данного вопроса, по нашему мнению, главное значение имеет комплекс морфологических признаков на молодой стадии развития, а типу скульптуры на геронтической стадии, как уже было показано, следует придавать меньшее таксономическое значение. Следовательно, группа *Balearites* должна быть отнесена к *Pseudothurmannia*, как его подрод.

Таким образом, род *Pseudothurmannia* S p a t h, 1923 состоит из двух подродов: 1. *Pseudothurmannia* (*Pseudothurmannia*?) S p a t h, 1923, с типовым видом *P. picteti* S a r k a r, 1955. Представители данного подрода характеризуются слабоинволютными, реже соприкасающимися или едва соприкасающимися оборотами, орнаментированными на начальных оборотах тонкими, равными ребрами, ветвящимися от пупковых бугорков или бугоркообразных утолщений. На последних оборотах скульптура дегезитового облика (поздний готерив—ранний баррем).

II. *Pseudothurmannia* (*Balearites*) S a r k a r, 1954, с типовым видом *Crioceras baleare* N o l a n, 1894. Раковина состоит из соприкасающихся или слабо развернутых оборотов. Скульптура представлена тонкими равными ребрами, разветвляющимися или исходящими пучком от пупковых или бугоркообразных утолщений. С возрастом ребристость усиливается и на геронтической стадии появляются сильные, широко расставленные одиночные трехбугорчатые или безбугорчатые ребра (поздний готерив—ранний баррем).

На территории Юга СССР найдены следующие виды рода *Pseudothurmannia*: *P. (P.) mortilleti* (*Pictet et Loriol*, 1858), *P. (P.) picteti* (*Sarkar*, 1955), *P. (P.) bizsalensis* (*Dimitrova*, 1967); *P. (P.) isocostata* K a k a b a d z e, sp. nov., *P. (P.) pseudomalbosi* (*Sarasin et Schön delmayer*, 1901), *P. (P.) renevieri* (*Sarasin et Schön delmayer*, 1901), *P. (Balearites) balearis* (*Nolan*, 1894), *P. (B.) tauricus* (*Eichwald*, 1846).

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний готерив — нижний баррем (?) Юго-Восточной Франции, Швейцарии, Югославии, Румынии, Болгарии, Крыма, Кавказа, Турции, Испании, Балеарских островов, Северной Африки, Мексики, Антарктиды.

Pseudothurmannia (*Pseudothurmannia*) *isocostata*¹¹
Kakabadze, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2

Голотип — экз. № 349/90, ГИН АН ГССР, Крым, с. Верхоречье, слой с переотложенными аммонитами позднего готерива — раннего баррема.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности.

¹¹ Название от лат. iso—равный, costatus—ребристый.

Диагноз. Слабоинволютная раковина с узким пупком. На взрослой стадии все ребра равные и сильные.

Описание. Раковина слабо инволютная, с умеренно возрастающими оборотами. Поперечное сечение оборота овальное. Боковые стороны уплощенные, сифональная — округленная. Пупок узкий, с крутой стенкой. На ранних оборотах скульптура состоит из тонких слабоизогнутых довольно широко расставленных ребер, между которыми расположены чуть более тонкие вставные ребра (2, реже 3), исходящие близ пупкового края. Некоторые ребра ветвятся от пупковых утолщений. На взрослой стадии промежуточные ребра встречаются очень редко и все ребра равны, сильные. На сифональной стороне все ребра слабо изогнуты вперед. Перегородочная линия не сохранилась.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П
349/90	39,5	16 (0,40)	10,6 (0,28)	12,8 (0,32)

Сравнение. Выделяется среди представителей подрода сравнительно узким пупком и наличием равных, слабо изогнутых одиночных ребер на взрослой стадии.

Местонахождение. Крым, с. Верхоречье, р. Кача, слой известняка с переотложенными аммонитами верхнего готерива и нижнего баррема.

Род *Hemihoplites* Spath, 1924

Hemihoplites: Spath, 1924, стр. 84; Wiedmann, 1962, стр. 81.

Matheronites: Ренгартен, 1926, стр. 27; Луппов, 1936, стр. 122; Богданова, 1971, стр. 62.

Типовой вид—*Ammonites feraudianum* d'Orbigny, 1842, баррем Юго-Восточной Франции.

Диагноз. Обороты соприкасающиеся или слабообъемлющие, с развернутым вторым оборотом. Наружная сторона широкая, плоская или слабо выпуклая; переход в боковые стороны на взрослой стадии довольно резкий. Пупковая стенка крутая, пупок глубокий, ступенчатый. Поперечное сечение оборота на ранней стадии округлое, субквадратное, эллипсоидальное, а с возрастом принимает трапециевидную форму (высота превышает ширину). Скульптура на ранних оборотах представлена одиночными ребрами, с пупковыми бугоркообразными утолщениями. Затем, с возрастом, формируются пупковые бугорки, а в некоторых случаях — краевые и верхнебоковые бугорки или бугоркообразные утолщения. На взрослой стадии, в некоторых случаях, про-

межуточные ребра часты, а иногда они очень редки. Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

З а м е ч а н и е. Л. Спэт (1924), выделивший род *Hemihoplites*, не дал диагноза, а указал лишь типовой вид—*Ammonites feraudianus* d'Orb., 1842. Впоследствии В. П. Ренгартен (1926) выделил в роде *Hoplites* (s. lato) подрод *Matheronites*, и описал вид *Matheronites ridzewskyi* (K a r a k a s c h). Кроме этого вида в состав рода *Matheronites* В. П. Ренгартен включил *Ammonites soulieri* M a t h. Здесь же был поставлен вопрос о принадлежности вида *Ammonites feraudianus* d'Orb. к данному подроду. Однако из-за неимения материала автор лишь условно отнес его к подроду *Matheronites*. В. П. Ренгартен, по-видимому, тогда еще не был знаком с вышеотмеченной работой Л. Спэта (1924), так как именно *Ammonites feraudianus* d'Orb. был указан Л. Спэтом типовым видом рода *Hemihoplites*. Таким образом, становится понятным указание В. Райта (Wright et al., 1957), что *Matheronites* R e n n g a r t e n, 1926 является младшим синонимом рода *Hemihoplites* S p a t h, 1924.

До и после этого некоторые исследователи (Rouchadzé, 1933, Луппов, 1949, Эристави, 1955, Друщиц, 1960 и др.) описывали род *Matheronites* в понимании В. П. Ренгартена (1926), хотя специальные исследования по данному вопросу ими не проводились. Интересны данные Н. Димитровой (1967), считавшей *Hemihoplites* и *Matheronites* самостоятельными родами.

Изучение нами множества экземпляров показало, что род *Hemihoplites* S p a t h, 1924 состоит из двух подродов: 1) подрод *Hemihoplites* (*Hemihoplites*) S p a t h, 1924, с типовым видом *Ammonites feraudianus* d'Orb., характеризуется слабообъемлющими оборотами на взрослой стадии, наличием краевых и в некоторых случаях пупковых бугорков или бугоркообразных утолщений, широкой, уплощенной наружной стороной и выемкой на внутренней стороне оборота, что связано объемлемостью оборотов. Промежуточные ребра на взрослой стадии часты и иногда также носят краевые бугорки. Представители данного подрода появляются в самых низах верхнего баррема и поднимаются до самых верхов этого подъяруса. На территории Юга СССР известны описания следующих видов: *H.* (*Hemihoplites*) *soulieri* (M a t h e r o n, 1878), *H.* (*H.*) *khwamliensis* (R o u c h a d z e, 1933), *H.* (*H.*) *turkmenicus* (L u p p o v, 1936), *H.* (*H.*) *brevicostatus* (B o g d a n o v a, 1971). Отмечено также нахождение *H.* (*H.*) *feraudianus* (d'Orb.) из верхнего баррема западной части Северного Кавказа (Егоян, 1977); 2) подрод *Hemihoplites* (*Matheronites*) R e n n g a r t e n, 1926, с типовым видом *Acanthoceras ridzewskyi* K a r a k a s c h, 1897. Данный подрод характеризуется соприкасающимися, умеренно или медленно нарастающими оборотами на взрослой стадии, наличием краевых, верхнебоковых и, иногда, пупковых бугорков и редкими промежуточными ребрами.

На территории СССР известны: *H.* (*Matheronites*) *ridzewskyi* (K a

g a k a s c h, 1897), Н. (М.) trispinosus (К о е н е н, 1902) и Н. (М.) brevispina (К о е н е н, 1902).

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний баррем Западной Европы, Кавказа, Туркмении, Марокко.

4. 3. Подсемейство **Ancyloceratinae** Меек, 1876 Типовой род—*Ancyloceras* d'Orbigny, 1842

Диагноз. Представители данного подсемейства по форме раковины относятся к следующим морфологическим типам: анцилоконы, псевдокриоконы, гоплокриоконы, токсоцеракконы, криоконы, хористоконы, турриконы и колхиконы. После стадии гладкой раковины (1—2 оборота) появляется скульптура, характеризующаяся появлением главных и промежуточных ребер. На некоторых ребрах, в основном на главных, развиты краевые, верхнебоковые и пупковые бугорки. На разных стадиях онтогенеза скульптура, большей частью, сильно меняется. Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

Стратиграфическое и географическое распространение. Готерив — апт. Средняя Азия, Поволжье, Кавказ, Западная Европа, Северная и Южная Америка, Гренландия, Африка, Мадагаскар, Австралия, Индия, Шпицберген, Япония, Северо-Восточная Азия.

Род **Acrioceras** Н у а т т, 1900

Типовой вид — *Ancyloceras tabarelli* А ст и е р, 1851, стр. 18, табл. VII, фиг. 9, баррем Швейцарии.

Диагноз. Раковина анцилоцератидная или аспиноцератидная, относительно средних и мелких размеров. Обороты плоской спирали несоприкасающиеся или едва соприкасающиеся. Скульптура состоит из главных (с одним — тремя рядами бугорков) и промежуточных ребер. Последние большей частью безбугорчатые. На крючке краевые и верхнебоковые бугорки сглажены, а от пупковых бугорков (которые иногда сохраняются и на этом отрезке) отходят по два или три ребра. В некоторых случаях бугорчатая стадия занимает очень маленький отрезок в онтогении.

З а м е ч а н и е. С. Саркар (1955) в роде *Acrioceras* различает четыре подрода: *A. (Acrioceras)* Н у а т т, 1900, *A. (Protacrioceras)* S a r k a r, 1955, *A. (Aspinoceras)* A n d e r s o n, 1938, *A. (Paraspinoceras)* В р е и с т р о ф ф е р, 1951. Данную классификационную схему некоторые исследователи (Thomel, 1964 и др.) принимают без изменения, тогда как некоторые (Wiedmann, 1962, Rawson, 1975, Immel, 1978 и др.)—принимают ее частично.

Отмеченные выше четыре подрода можно разделить на две группы: 1) скульптура состоит из главных, бугорчатых и промежуточных (в основном небугорчатых) ребер. В эту группу входят описанные С. Саркаром подроды *A. (Acrioceras) Nutt* и *A. (Protacrioceras) Sarkar*, 1955. Отличаются они между собой лишь формой развернутой части: *A. (Acrioceras)* характеризуется анцилоцератидным, а *A. (Protacrioceras)*—аспиноцератидным развертыванием. По нашему мнению, этот отличительный признак, как и в других родах анцилоцератид, и здесь не имеет таксономического значения выше видового ранга. Нами *A. (Protacrioceras) Sarkar*, 1955 рассматривается как младший синоним *Acrioceras (Acrioceras) Nutt*, 1900; 2) остальные две группы С. Саркара также отличаются друг от друга лишь формой развернутой части; оба характеризуются тонкими частыми безбугорчатыми ребрами на ранней стадии плоской спирали и на развернутой стадии. Мы и в этом случае не придаем родовое таксономическое значение данному признаку и объединяем эти две группы, рассматривая *Paraspinocegas Breistroffer*, 1951 как младший синоним *Aspinocegas Anderson*, 1938. Однако следует принять во внимание результаты исследований П. Ф. Росона (1973), что *Aspinocegas Anderson*, 1938 является младшим синонимом *Hoplacrioceras Sprath*, 1924.

В связи с систематикой рода *Acrioceras* интересно, отметить, что еще в 1957г. младшим синонимом рода *Acrioceras* был сочтен выделенный С. Саркаром (1954) род *Dissimilites* (Arkell et al., 1957). Однако впоследствии многими исследователями *Dissimilites* все же описывался как самостоятельный род. Ознакомившись с литературными источниками выяснилось, что как С. Саркаром, так и другими исследователями для *Dissimilites* дана крайне неполная диагностическая характеристика, а именно дано описание лишь верхней части стебля и крючка. Более ранняя стадия для *Dissimilites* из-за отсутствия материала не была известна. По нашим же данным выделение рода *Dissimilites* необосновано, так как некоторые представители рода *Acrioceras* также имеют характерную (по С. Саркару) для *Dissimilites* скульптуру на стебле и крючке (двухветвистые ребра исходящие от пупковых бугорков). В музее естественной истории г. Людвигсбурга (ФРГ) в коллекции Е. Кренкеля (1910) я ознакомился с одним экземпляром (№ 20007), определенным как «*Ancyloceras puzosianum* (d'Orb.)». Этот экземпляр представлен как плоскоспиральной так и развернутой частями (стебель, крючок) и его скульптура на верхней части стебля и на крючке как у *Dissimilites*. Однако скульптура на плоскоспиральных оборотах и на нижней части стебля, также как и общая форма раковины, у него акриоцератидная. Кроме того, аналогичный переход к отмеченному «диссимилитному типу» скульптуры наблюдается и на других видах рода *Acrioceras*. Следовательно, выделенный С. Саркаром, явно на фрагментарном материале, род *Dissimilites* следует рассматривать как млад-

ший синоним рода *Acrioceras* и его следует включить в подрод *A.* (*Acrioceras*) Hyatt.

Таким образом, в роде *Acrioceras* Hyatt, 1900 следует выделить два подрода: 1) *Acrioceras* (*Acrioceras*) Hyatt, 1900 (incl. *Protacrioceras* Sarkar, 1955 и *Dissimilites* Sarkar, 1954), с типовым видом *Ancyloceras tabarelli* Astier, 1851 и 2) *Acrioceras* (*Hoplocrioceras*) Spath, 1924 (= *Aspinoceras* Anderson, 1938, incl. *Paraspinoceras* Breistroffer, 1951), с типовым видом *Hamites phillipsi* Phillips, 1829.

На территории Юга СССР установлено наличие следующих видов: *A.* (*A.*) cf. *muckleae* Sarkar, 1955, «*A.* (*A.*)» *furcatum* (d'Orbigny, 1842), *A.* (*A.*) ex gr. *karsteni* Hohenegger (in Uhlig, 1883), *A.* (*A.*) *spathi* Sarkar, 1955, *A.* (*A.*) *dissimilis* d'Orbigny, 1842, *A.* (*A.*) *isocostatum* Kakabadze, sp. nov., *A.* (*Hoplocrioceras*) *pulcherrimum* d'Orbigny, 1842.

Стратиграфическое и географическое распространение. Готерив — нижний апт Западной Европы, Африки, Австралии, Кавказа, Крыма, Туркмении, Мангышлака (?), Калифорнии, Антарктиды.

Acrioceras (*Acrioceras*) *isocostatum*¹² Kakabadze, sp. nov.
Табл. VI, фиг. 2

Голотип — экземпляр № 173/90, ГИН АН СССР, Западная Грузия, уш. р. Рицеула, нижний баррем.

Материал. Один слегка деформированный экземпляр, у которого отломаны часть плоскоспирального оборота и крючок.

Диагноз. Раковина анцилоцератидная. Ребра тонкие, частые, трехбугорчатые, промежуточные ребра встречаются редко.

Описание. Раковина анцилоцератидная, со слабо выпуклыми несоприкасающимися оборотами на плоской спирали. Скульптура как на плоской спирали, так и на стебле представлена равными, частыми трехбугорчатыми ребрами. Бугорки очень мелкие. Промежуточные ребра на стебле редки, а на плоской спирали вовсе не замечаются. Они (на стебле) носят краевые бугорки.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П	Дл	В ₁	Ш ₁
173/90	24	9 (0,37)	5 (0,20)	12,2 (0,50)	65	16,1	9

Сравнение. Выделяется среди представителей рода наличием

¹² Название от лат. iso—равный, costatus—ребристый.

равных тонких трехбугорчатых ребер на плоскоспиральной и развернутой стадиях и редкостью более тонких промежуточных ребер.

Место нахождения. Западная Грузия, Рача, р. Рицеула, нижний баррем.

Род *Audouliceras* Thomel, 1964

Ancyloceras (*Audouliceras*): Thomel, 1964, стр. 55; *Audouliceras*: Димитрова, 1975, стр. 11.

Типовой вид—*Ancyloceras audouli* Astier, 1851, стр. 22, баррем—апт, Франция.

Диагноз. Раковина состоит из плоскоспиральной и развернутой частей. Плоскоспиральная часть представлена умеренно или быстро возрастающими несоприкасающимися оборотами. Затем оборот выпрямляется (стебель) и заканчивается крючком. Скульптура резко изменчива в онтогенезе. Начальные обороты плоскоспиральной части украшены тонкими частыми, совершенно сходными ребрами, на которых местами развиты краевые, верхнебоковые и пупковые бугорки. Они расположены одновременно на двух или трех последовательных ребрах, а в редких случаях --- и на одиночных ребрах. Между бугорками развиты также тонкие ребра, но без бугорков. Имеются вставные ребра, которые носят только краевые бугорки. На более взрослой стадии плоскоспиральной части бугорки в некоторых случаях исчезают, и скульптура представлена простыми одиночными и ветвистыми ребрами. Иногда бугорки присутствуют и на начальной части стебля и лишь впоследствии исчезают. До начала крючка имеется безбугорчатая скульптура, а затем появляются сильные ребра с крупными краевыми, верхнебоковыми и пупковыми бугорками. Между этими ребрами имеются безбугорчатые более тонкие ребра. На конечной части крючка бугорки обычно сглажены.

Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

Сравнение. Морфология оборотов и тип скульптуры на плоскоспиральной части описываемого рода проявляет сходство с таковой нижнебарремского рода *Joubertites* Sarkar, 1955, но отличается от него наличием развернутой стадии (стебель, крючок).

Общей формой раковины и исчезновением бугорчатой скульптуры в начале стебля описанный род приближается к *Australiceras* (*Proaustraliceras*), но отличается от него типом бугорчатой скульптуры на плоской спирали (см. описание скульптуры этих родов).

На Юге СССР встречены: *Audouliceras tzotnei* (Rouchadze, 1933), *A. tskaltsithelense* (Rouchadze, 1933), *A. collignoni* (Sarkar, 1955), *A. renauxianum caucasica* (Egoian, 1959), *A. georgicum* Kakabadze, 1977, *A. (?) colchidense* (Rouchadze, 1933), *A. renauxianum elegans* Kakabadze, subsp. nov.

З а м е ч а н и я: 1) в 1964 г. Ж. Томель в объеме рода *Ancyloceras* (*Ancyloceras*) d'Orb. и *Ancyloceras* (*Audouliceras*) Thomel. В этой же работе указаны их отличительные признаки и описаны несколько видов подрода *Ancyloceras* (*Audouliceras*). Заслуживают внимания филогенетические взгляды Ж. Томеля о том, что *Ancyloceras* (*Audouliceras*) происходит от нижнебарремской группы «*Joubertites*» *dubius* S a r k a r, а предков *Ancyloceras* (*Ancyloceras*) автор ищет среди группы *Crioceratites* (*Emericiceras*) *emerici* L e v.

Учитывая эти данные и то обстоятельство, что между этими группами имеется довольно резкое отличие Н. Димитрова (1975), по нашему мнению, вполне обоснованно рассматривает их как отдельные роды.

2) Род *Audouliceras*, как было отмечено, проявляет сходство с родом *Joubertites* S a r k a r. При выделении рода *Joubertites* С. Саркар (1955) дал описание 3 видов — *J. dubius*, *J. dubius tuberculata* и *J. collignoni*. Впоследствии Ж. Томель (Thomel, 1964), выделив подрод *Ancyloceras* (*Audouliceras*), отметил, что начальные обороты этого подрода сходны с таковыми рода *Joubertites*, однако, в отличие от него, представители *Ancyloceras* (*Audouliceras*) после плоскоспиральной стадии имеют стебель и крючок. Между этими группами аммонитов существует непосредственная филогенетическая связь. Интересны также высказывания Ж. Томеля о том, что объем рода *Joubertites* следует сократить, включив в него лишь группу *J. dubius*, так как у «*J. collignoni*» имеется развернутая часть. Ясно, что провести границу между этими родами, не имея хорошо сохранившихся экземпляров, очень трудно. Следовательно, становится понятным замечание Ж. Томеля о том, что род *Joubertites*, будучи представлен очень фрагментарным материалом, «недостаточно охарактеризован, чтобы быть утвержденным» (Thomel, 1964, стр. 55). Однако следует заметить, что в будущем, если удастся установить, что все виды, относимые С. Саркаром к роду *Joubertites*, имеют аналогичную развернутую стадию (стебель, крючок), *Joubertites* и *Audouliceras* окажутся синонимами, и тогда, согласно международным номенклатурным правилам, надо будет оставить более раннее наименование *Joubertites* S a r k a r, 1955.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний баррем—нижний апт Юго-Восточной Франции, Германии, Чехословакии, Румынии, Болгарии, Кавказа, Калифорнии, Мозамбика, Зулуленда.

*Audouliceras renauxianum elegans*¹³ Kakabadze, subsp. nov.

Табл. VII, фиг. 2; табл. VIII, фиг. 1;

Ancyloceras aff. *renauxi*: Rouchadzé. 1933, стр. 225, рис. 29, табл. XI, фиг. 1—3; табл. XII, фиг. 1, 2.

Ancyloceras renauxi: Эристави, 1955, стр. 114.

¹³ Название от лат. *elegans*—красивый.

Голотип — 114/90, хранится на кафедре палеонтологии ГПИ г. Тбилиси, окр. г. Кутаиси, нижний апт.

Материал. Известны только два экземпляра.

Диагноз. Бугорчатая скульптура (пупковые и верхнебоковые бугорки) на развернутой части появляется в верхней части стебля и исчезает на выпрямленной части крючка. Слабые краевые бугорки присутствуют на изогнутой части крючка.

Описание. Морфология самых первых оборотов плоской спирали этого подвида неизвестна. Более поздние обороты несоприкасающиеся. Стебель длинный и выпрямленный, а крючок круто загнут, и его конечная выпрямленная часть почти параллельна стеблю. Поперечное сечение оборотов плоской спирали эллипсоидальное (высота преобладает над шириной), затем постепенно принимает овальную форму, а на крючке сечение принимает широко овальную форму.

Скульптура на плоской спирали представлена тонкими, частыми одиночными, расположенными радиально, ребрами. В начальной части стебля ребристость грубая, однако помимо одиночных появляются и вставные ребра, которые начинаются в середине высоты оборота. На стебле ребра косо наклонены вперед.

В конце стебля скульптура резко меняется; появляются сильные ребра, в начале с пупковыми и верхнебоковыми бугорками. Последние более крупные. Краевые бугорки редки и присутствуют лишь на изогнутой части крючка и уступают по своему развитию остальным двум бугоркам. На выпрямленной части крючка все бугорки исчезают. Между сильными бугорчатыми ребрами в конце стебля и на первой половине изогнутой части крючка имеются 4, 3 и затем 2 более тонких ребра без бугорков, но на остальной части крючка они не развиты.

Перегородочная линия детально описана И. М. Рухадзе (1933, стр. 226, рис. 29, 30). Она характеризуется (на плоскоспиральной части) асимметричной первой боковой лопастью, глубина боковых ветвей которой примерно равна глубине наружной лопасти.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П	Дл	В ₁	Ш ₁
114/90 Голотип	90	31 (0,34)	21,5 (0,22)	26 (0,29)	295	66	54

С р а в н е н и е. Общей формой раковины и изменением скульптуры в онтогенезе описанный подвида приближается к голотипу номинального вида (d'Orbigny, 1942, стр. 499, табл. 123, фиг. 1—6), однако отличается от него гораздо меньшими размерами (почти в два раза), гораздо более широкой формой поперечного сечения оборота на изогнутой части крючка, чуть более ранним появлением и более ранним исчезновением бугор-

чатой скульптуры на отрезке жилой камеры и очень слабым развитием краевых бугорков на изогнутой части крючка.

От *Audouliceras gepauxianum caucasica* E g o i a n отличается меньшими размерами, формой выпрямленной части и характером скульптуры, начиная с верхней половины стебля: у описываемого подвида краевые бугорки развиты сравнительно слабо и исчезают сравнительно раньше.

Местонахождение. Окр. г. Кутанси, мергелистый известняк, нижний апт.

Распространение. Западная Грузия, нижний апт.

Род *Ancyloceras* d'Orbigny, 1842

Ancyloceras: d'Orbigny, 1842, стр. 447 (pars.); Haug, 1889, стр. 269 (pars.); Kilian, 1913, стр. 351 (pars.); Луппов, 1952, стр. 228 (pars.); Arkell et al., стр. L 211 (pars.); Друщиц, Эристави, 1958, стр. 104, Casey, 1960—61, стр. 19; Thomel, 1964, стр. 52; Димитрова, 1967, стр. 56 (pars.).

Типовой вид — *Ancyloceras matheronianum* d'Orbigny, Франция, нижний апт (по указанию E. Oga, 1889).

Диагноз. Раковина состоит из плоскоспиральной части, стебля и крючка. Обороты плоскоспиральной части несоприкасающиеся или едва соприкасающиеся. Скульптура на начальных оборотах плоской спирали представлена трехбугорчатыми главными ребрами. Между главными ребрами развиты одно или несколько более тонких промежуточных ребер без бугорков. На наружной стороне между краевыми бугорками ребра прерываются. На стебле скульптура усиливается, однако чередование главных и промежуточных ребер остается. На крючке промежуточные ребра постепенно исчезают, а главные трехбугорчатые ребра заметно усиливаются. Бугорки с полостью оставляют на внутреннем ядре округлую или коническую форму. Перегородочная линия анцилоцератидная; наружная лопасть двуветвистая, остальные лопасти — трехраздельные, а боковые седла двуветвистые. Вторая боковая лопасть, как правило, асимметрична и короче первой боковой и дорсальной лопастей. Первая боковая лопасть глубокая, ее средняя ветвь длиннее всех остальных.

Сравнение. Отличается от остальных родов данного семейства, в основном, наличием анцилоцератидной (чередование главных трехбугорчатых ребер и более тонких безбугорчатых промежуточных ребер) скульптуры на всем протяжении плоскоспиральной и выпрямленной частей.

На территории Юга СССР найдены лишь *A. aff. matheronianum* d'Orb. и *A. cf. toucasi* Kil. et Reb.

З а м е ч а н и я. А. Орбиньи (1840—1842), выделивший род *Ancyloceras*, объединил в нем развернутые аммониты, характеризующиеся как плоскоспиральной частью, так и стеблем и крючком. Однако впоследствии выяснилось, что для систематики развернутых аммонитов решающее значение имеют морфологические особенности начальной стадии, а не особенности формы развернутой части (стебель, крючок) раковины. Исследованиями Е. Ога ((Haug, 1889), Л. Спэта (Spath, 1924, 1930), Ф. Вайтхауза (Whitehouse, 1926), Р. Кейси (Casey, 1960—1961) и др. объем рода *Ancyloceras* значительно сузился. В настоящее время в этот род входят лишь виды группы *A. matheronianum*, для которых, как уже отмечалось, характерны несоприкасающиеся или едва соприкасающиеся обороты плоскоспиральной стадии и непрерывное чередование главных трехбугорчатых ребер и тонких промежуточных безбугорчатых ребер на плоскоспиральной и выпрямленной частях раковины.

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт Грузии, Северного Кавказа, Франции, Англии.

Как отмечает Р. Кейси (1961, стр. 21), некоторые авторы (Arkell et al., 1957, Clark, 1958) ошибочно указывают на барремский возраст типового вида — *Ancyloceras matheronianum*. Как указал Е. Ог (1889, стр. 216), этот экземпляр (голотип) был найден в аптских отложениях.

Род *Pseudocrioceras* Spath, 1924

Pseudocrioceras: Spath, 1924, стр. 78; Anderson, 1938, стр. 205; Друщиц, Эристави, 1958, стр. 104; Romann, 1938, стр. 353;

Crioceras (*Pseudocrioceras*): Jenne, 1949, стр. 623 (pars.).

Pedioceras: Arkell et al., 1957, стр. 208 (pars.).

Типовой вид — *Scaphites abichi* B a c e v i t s c h e t S i m o n o v i t s c h, 1873, Западная Грузия, нижний апт.

Д и а г н о з. Начальные обороты раковины образуют плоскую спираль, затем оборот выпрямляется и заканчивается крючком. Обороты плоской спирали вначале криоцератидные, а затем соприкасающиеся. Форма развернутой части, как у рода *Ancyloceras* d'Orb. Скульптура вначале представлена одиночными равными, довольно частыми ребрами без бугорков. Затем появляются низкие краевые бугорки, чуть позже — пупковые и верхнебоковые бугорки. Помимо одиночных трехбугорчатых ребер развиты промежуточные и, реже, двуветвистые ребра. Ветвление ребер происходит от пупковых бугорков. До последнего оборота плоской спирали доминируют главные трехбугорчатые ребра, а на последнем обороте с ними чередуются более тонкие промежуточные ребра без бугорков. Число промежуточных ребер между главными варьирует от 1 до 5—6. На вентральной стороне между бугорками ребра прерываются, а на дорсальной стороне все ребра утонены и переходят непрерывно. На стеб-

ле скульптура усиливается. Наиболее рельефными становятся краевые и боковые бугорки, а пупковые ослаблены и, начиная с середины стебля или даже раньше, в некоторых случаях вовсе исчезают.

Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

С р а в н е н и е. Формой развернутой части (стебель, крючок) и типом скульптуры на той же стадии развития род *Pseudocrioceras* проявляет сходство с родом *Ancyloceras* (s. str.), но отличается от него характером завивания оборотов и типом скульптуры на плоскоспиральной стадии; у рода *Ancyloceras* обороты плоской спирали криоцератидные, тогда как у описываемого рода последние обороты плоскоспиральной части соприкасающиеся. У рода *Pseudocrioceras*, примерно до предпоследнего оборота плоской спирали, развиты одиночные равные ребра, на которых последовательно появляются краевые, пупковые и верхнебоковые бугорки. Промежуточные ребра без бугорков между главными ребрами, столь характерные для плоскоспиральной стадии рода *Ancyloceras*, у *Pseudocrioceras* появляются лишь на последнем обороте спирали. У обоих родов, так же как у других родов этого семейства, форма перегородочной линии одного типа.

З а м е ч а н и е. Род *Pseudocrioceras* был выделен Л. Спэтом (Spath, 1924), который, не дав описание этого рода, указал лишь типовой вид *Scaphites abichi* В а с е в и т с х е т С и м о н о в и т с х, 1873. Впоследствии Ф. Андерсон (Anderson, 1938) по рисунку и описанию вида «*Crioceras*» *abichi* В а с е в и т с х е т С и м о н о в и т с х, приведенным в работе Д. Антула (Anthula, 1900, стр. 124, табл. 12, рис. 1), дал неполную характеристику этого рода. Краткий, неполный диагноз рода *Pseudocrioceras* находим и в работе Ф. Романна (Romann, 1938).

В 1945 г. И. Рою-Гомез (Rojo y Gomez) отметил, что *Crioceras* (*Pseudocrioceras*) и род *Pedioceras* G e r h a r d t, очевидно, синонимы и их следует рассматривать вместе под наименованием *Crioceras* (*Pseudocrioceras*). Специальную статью посвятил изучению этого вопроса К. Йенн (Jenne, 1949). К. Йенн, также не располагая богатым материалом, приходит к аналогичному с Рою-Гомезом заключению. Еще раньше характеристика рода *Pedioceras* дана в работе Е. Басс (Basse, 1948), которая не разделяет предложенное И. Рою-Гомезом мнение. В работах И. Пивто (Piveteau, 1952), В. Аркелла и др. (Arkell et al., 1957) эти роды представлены как синонимы под наименованием *Pedioceras*.

В «Основах палеонтологии» (Друщиц, Эристави, 1958) род *Pedioceras* вовсе не упоминается, и род *Pseudocrioceras* рассмотрен отдельно, как в работах Андерсона (1938), Ф. Романна (1938) и Е. Басс (1948).

Таким образом, существует два совершенно разных мнения по одному и тому же вопросу. Детально ознакомившись с работами И. Рою-Гомеза (1945) и К. Йенна (1949), а также всех вышеотмеченных авторов и изучив более ста экземпляров (кроме материала из нашей коллекции мы имели возможность ознакомиться с коллекциями И. М. Ру-

хадзе и М. С. Эристави) мы пришли к выводу, что нет никакого основания для рассмотрения рода *Pseudocrioceras* Spath как синонима рода *Pediosceras* Gerhardt.

Как известно, К. Герхардт (Gerhardt, 1897), выделяя род *Pediosceras*, дал характеристику трех видов (без выделения типового вида) этого нового рода — *P. ubaquense* (Kersten), 1858; *P. saquensensis* (Kersten), 1858) и *P. cundinamarcae* Gerhardt, 1897—из неокома Колумбии. Экземпляры первых двух видов, изображение которых дается и в работах И. Роио-Гомеза (1945) и Ф. Романна (1938), довольно хорошей сохранности, представлены слабо инволютными оборотами (с субквадратным поперечным сечением оборота), украшенными одиночными ребрами с краевыми и верхнебоковыми бугорками. Сифональная сторона плоская и между краевыми бугорками ребра ослаблены (сглажены). Пупковые бугорки отсутствуют. Что касается третьего вида К. Герхардта, то под названием *Pediosceras cundinamarcae* был описан один фрагмент (четверть оборота) плоскоспиральной части, на котором видны морфологические признаки, сходные с вышеотмеченным. Таким образом, по К. Герхардту, диагноз рода *Pediosceras* формулируется четко благодаря двум вышеотмеченным хорошо сохранившимся экземплярам. За типовой вид следует принять *Ammonites ubaquensis* Kersten, 1858 (баррем, Колумбия), так как согласно исследованиям К. Йенна (1949) все три выделенных вида следует объединить в один — *Pediosceras ubaquensis* (Kersten). Ни И. Роио-Гомез, ни К. Йенн не располагали хорошо сохранившимися (чем вышеотмеченные) экземплярами. И. Роио-Гомез отмечает, что образец, изображенный им в табл. LXXIII, рис. а, в, близко стоит к «группе *abichi*». Фактически же это фрагмент плоскоспиральной части зрелого аммонита и поэтому нельзя говорить, что начальные обороты этой формы имели признаки, характерные для рода *Pediosceras*. Нет также основания считать, что на более взрослой стадии роста эта форма характеризовалась типом развертывания как у «группы *abichi*». Аналогичная картина наблюдается и при рассмотрении данных К. Йенна (1949). Так же как у Роио-Гомеза, у К. Йенна имеется бедная коллекция (всего 5 экземпляров), в которой лишь у двух раковин (табл. 102, фиг. 2 и фиг. 4) плоскоспиральная часть удовлетворительной сохранности. Они характеризуются слабо объемлющими оборотами на ранней стадии, как у рода *Pediosceras* (не характерный признак для «группы *abichi*») и лишь позже исчезает инволютность (табл. 102, фиг. 2). На этих экземплярах отсутствуют столь характерные для данной стадии развития «группы *abichi*» пупковые бугорки. Перегородочная линия также различна от таковой «группы *abichi*»; как видно из приведенного К. Йенном рисунка (табл. 102, фиг. 8) в отличие от *Pseudocrioceras* (изображение перегородочных линий представителей «группы *abichi*» также дано в работах И. М. Рухадзе, 1933, 1938) перегородочная линия у *Pediosceras* на этой стадии характеризуется сравнительно низкими и более широкими

седлами и сравнительно широкой и более симметричной трехраздельной боковой лопастью. Что касается остальных трех экземпляров *К. Йенна* (табл. 102, фиг. 1, 5, 6), то они для решения данного вопроса ничего не дают. Экземпляры, изображенные на табл. 102, фиг. 5 и 6, представлены фрагментами (лишь 1/5 часть оборота плоскоспиральной стадии). Скульптура на них представлена главными ребрами с краевыми и верхнебоковыми бугорчатыми утолщениями, некоторые ребра имеют также пупковые утолщения. Между главными ребрами развиты 3—6 более тонких ребра без бугорков. Третий экземпляр *К. Йенна* (табл. 102, фиг. 1), который представляет собой фрагмент развернутой части аммонита, в отличие от первых двух фрагментов (фиг. 5, 6) орнаментирован более сильными трехбугорчатыми ребрами, чередующимися с 3—5 более тонкими ребрами без бугорков. Ясно, что для отнесения этих фрагментов к роду *Pediosceras* (т. е. к такому роду, у которого неизвестны поздние стадии онтогенеза) нет оснований. Более того, эти экземпляры с таким же успехом можно отнести и к «группе *abichi*» и роду *Ancyloceras*, так и к нижнебарремским родам *Crioceratites* или *Paracrioceratites* (как у И. Роно-Гомеза, так и у *К. Йенна* все экземпляры найдены в слоях с *Pulchellia* и *Nicklesia*). Однако такое решение, повторяю, было бы неправильным. Следовательно, допущение *К. Йенна*, что вышеотмеченные три фрагмента (Jeppe, 1949, табл. 102, фиг. 1, 5, 6) являются более «взрослой стадией» вида *Pediosceras ubaqueense* (K a r s t e n) не имеет основания. Ко всему сказанному следует также добавить, что указанные авторы не были знакомы с морфологическими особенностями представителей «группы *abichi*» и им было известно лишь изображение экземпляра, определенного Д. Антулой (*Anthula*, 1900, табл. XII, фиг. I) как *Crioceratites abichi* B a s e v i t s c h e t S i m o n o v i t s c h e. Этот экземпляр представлен стеблем и лишь последним оборотом плоскоспиральной части (более молодые обороты не сохранились). Описание более полного экземпляра «*Scaphites*» *abichi*, который мы и считаем голотипом, дается в работе Л. Ф. Бацевича и С. Е. Симоновича (1873), а изображение этого же экземпляра дано в более поздней работе (С. Е. Симонович, А. И. Сорокин, Л. Ф. Бацевич, 1874, табл. I, фиг. а, в). Приведем выдержку из описания: «Эмбриональный завиток, да и вся та часть, в которой завитки налегают один на другой, соприкасаясь, представляет аммонита, значительно сжатого с боков, с совершенно открытым пупком. По поверхности этой части раковины проходят простые, едва согнутые, довольно острые ребра, образующие на краях брюшной стороны по одному незначительному бугорку... На краях спинной стороны ребра образуют также бугорки, совершенно соответствующие по форме и положению таковым брюшной. По мере развития раковины, между описанными рядами бугорков появляется еще средний ряд, расположенный на боках, ближе к брюшной стороне раковины» (1873, стр. 29—30).

Как видим, нет никаких оснований считать роды *Pseudocrioceras* Spath и *Pedioceras* Gerhagdт синонимами. Метод, которым руководствовались И. Рою-Гомез и К. Йенн не пригоден для решения подобных спорных вопросов систематики, особенно это становится наглядным при изучении систематики гетероморфных аммонитов.

Интересен также вопрос систематического места рода *Pseudocrioceras* Spath. Л. Спэт (1924) и вслед за ним К. Райт (Wright, 1952), У. Аркелл и др. (Arkell et al., 1957), В. В. Друщиц и М. С. Эристави (1958) этот род относят к криоцератидам. Интересно, что В. В. Друщиц в более поздней работе не принимает предложение Л. Спэта (1924) и некоторые виды, принадлежащие к «группе» *abichi*, описывает как представителей рода *Ancyloceras*. Ф. Андерсон (Anderson, 1938) относит род *Pseudocrioceras* Spath к семейству *Hemihoplitidae*, а И. Рою-Гомез (1945) к семейству *Palaeohoplitidae*. Однако ни в одной из отмеченных работ нет обоснования или пояснения систематического положения данного рода. По нашим данным, отнесение рода *Pseudocrioceras* к криоцератитинам ничем не оправдано. Ни один из основных признаков, характеризующих подсемейство *Crioceratitinae* для рода *Pseudocrioceras* не характерен. Кроме того, общая форма раковины (наличие плоской спирали, стебля и крючка) и тип скульптуры, начиная с последнего оборота плоской спирали, у данного рода — анцилоцератидного типа. Здесь же следует вспомнить, что В. Кириан (1913) отмечал близость вида «*Scaphites*» *abichi* с *Ancyloceras matheponianum* d'Orb., а И. М. Рухадзе (1933, 1938) и М. С. Эристави (1955) все виды «группы *abichi*» описали как представителей рода *Ancyloceras* d'Orb.

На Юге СССР известны: *Pseudocrioceras abichi* (Bacevitsch et Simonovitsch, 1873), *P. phasiense* (Rouchadze, 1933), *P. waageni* (Anthula, 1900), *P. waageni sapitshkiense* (Rouchadze, 1933), *P. waagenoides* (Rouchadze, 1938), *P. sahorienne*. (Rouchadze, 1933), *P. kutatissienne* (Rouchadze, 1933), *P. coquandi imericae* (Rouchadze, 1933), *P. sparcicostatum* (Eristavi 1955), *P. anthulai* (Rouchadze, 1938), *P. steinmanni* (Bacevitsch et Simonovitsch, 1873), *P. dichotomum* (Rouchadze, 1933), *P. godoganense* (Rouchadze, 1933), *P. densecostatum* Kakabadze, sp. nov., *P. lobjanidzei* Kakabadze, sp. nov., *P. kornebaense* Kakabadze, sp. nov.

Стратиграфическое и географическое распространение. Верхний баррем — нижний апт Кавказа, Западной Европы, Марокко.

*Pseudocrioceras densecostatum*¹⁴ Kakabadze, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

Голотип—№ 55/90, ГИН АН СССР, Западная Грузия, окр. с. Знаква, нижний апт (слой с *Procheloniceras albrechti-austriacae*).

¹⁴ Название от лат. *densus*—густой, *costatus*—ребристый.

Материал. Три внутренних ядра довольно хорошей сохранности. Один из них (голотип) полный, представлен плоскоспиральной и развернутой стадиями.

Диагноз. Обороты плоской спирали украшены тонкими, густо расположенными ребрами, несущими слабо развитые пупковые, верхнебоковые и краевые бугорки.

Описание. Плоская спираль представлена соприкасающимися, быстро нарастающими оборотами. Стебель сравнительно короткий и слегка изогнутый. Крючок открытый; его задняя часть довольно длинная, так что устьева часть почти примыкает к плоскоспиральной. Поперечное сечение на оборотах плоской спирали эллипсоидальное (высота превышает ширину), затем, в конце плоской спирали оно принимает трапециевидальную форму. На стебле и на крючке сечение становится субпрямоугольным (ширина преобладает над высотой оборота).

Скульптура на плоской спирали представлена гонкими частыми прямыми одиночными ребрами. Количество ребер на половине оборота 40—42. Большинство ребер одиночные, с тремя парами мелких бугорков. Очень редки вставные ребра, которые начинаются близ пупкового перегиба и носят лишь верхнебоковые и краевые бугорки. На стебле скульптура усиливается и на верхней части стебля развиты сильные главные ребра с крупными верхнебоковыми и краевыми бугорками. Пупковые бугорки развиты сравнительно слабо.

Перегородочная линия не сохранилась.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П	Дл	В ₁	Ш ₁	В ₂	Ш ₂	Ш ₃
55/90 Голотип	141,5	58,2 (0,40)	50 (0,35)	57,5 (0,40)	245	70	80	70	—	192

Сравнение. Описанный вид по общей форме раковины и типу скульптуры больше всего приближается к *P. anthulai* (R o u c h a d z e), но отличается от него более тонкой и густой ребристостью и более слабо развитыми бугорками на плоскоспиральной части раковины.

Местонахождение. Западная Грузия, окр. с. Знаква — нижнеаптские мергелистые известняки (слой с *Procheloniceras albrechti*—*austriacae*).

*Pseudocrioceras lobjanidzei*¹⁵ Kakabadze, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1.

Голотип — № 78/90, ГИН АН ГССР, Западная Грузия, окр. с. Никорцмина, нижний апт (зона *Deshayesites weissii*—*Procheloniceras albrechti*—*austriacae*).

¹⁵ Название в честь геолога Г. П. Лобжанидзе.

Материал. Два внутренних ядра. Один из них (голотип) более полный, представлен плоскоспиральной частью (без начальных оборотов) и стеблем, а второй — стеблем и частью крючка.

Диагноз. Обороты плоской спирали, соприкасающиеся с эллипсоидальным (высота превышает ширину) поперечным сечением. Трехбугорчатые ребра сильные. Число промежуточных тонких ребер в конце плоскоспиральной части достигает 5 и затем на стебле постепенно уменьшается.

Описание. Раковины средних размеров. Плоскоспиральная часть представлена умеренно возрастающими соприкасающимися оборотами. Стебель недлинный, внутренняя его сторона плоская, а наружная — едва выпуклая. Форма поперечного сечения последних оборотов плоской спирали и стебля приближается к эллипсоидальной (высота превышает ширину).

Скульптура на последнем обороте плоской спирали представлена одиночными довольно сильными трехбугорчатыми ребрами, помимо которых с возрастом появляются более тонкие безбугорчатые ребра, число их между главными ребрами с возрастом увеличивается от 1 до 5. В конце плоскоспиральной части и на стебле главные ребра очень сильные и несут сильные пупковые, верхнебоковые и краевые бугорки. На плоской спирали пупковые бугорки крупнее остальных, а на стебле более сильны краевые бугорки. Промежуточные ребра в начале стебля многочисленны, а с возрастом их число постепенно уменьшается: в верхней части стебля развиты лишь по одному промежуточному ребру, а на изогнутой части крючка они постепенно исчезают. На внутренней стороне все ребра утонены и изогнуты вперед.

Перегорodочная линия не сохранилась.

Размеры, мм

№ экз	Д	В	Ш	П	Дл	В ₁	Ш ₁
78/90 Голотип	112,5	43 (0,38)	37 (0,32)	43 (0,38)	223	60	48

Сравнение. От наиболее близкого вида *P. godoganense* (R o u s h.) отличается формой поперечного сечения (для *P. godoganense* характерно субтрапецеидальное сечение, вытянутое в ширину на последних оборотах плоскоспиральной части) и ранним появлением промежуточных ребер. Примечательно также, что в отличие от описываемого вида *P. godoganense* характеризуется слабо извилистыми ребрами на последних оборотах плоской спирали.

Местонахождение. Оба экземпляра найдены в окр. с. Никорцминда, в нижнеаптских мергелистых известняках (зона *Deshayesites weissii-Procheloniceras albrechti-austriae*).

*Pseudocrioceras kornebaense*¹⁶ Kakabadze, sp. nov.

Табл. XVII, фиг. 1а, 1б

Crioceras Abichi: Anthula, 1900, стр. 124, табл. XII (XI), фиг. 1.

Голотип — экземпляр, изображенный в работе Д. Антула (см. синонимику), нижний апт, Кавказ (более точное местонахождение неизвестно).

Материал. В нашей коллекции имеется один довольно хорошей сохранности экземпляр (внутреннее ядро), представленный плоскоспиральной частью.

Диагноз. Обороты плоской спирали соприкасающиеся. Стебель слабо изогнутый и короткий. Вид характеризуется большим количеством промежуточных ребер.

Описание. Раковины крупных размеров. Плоскоспиральная часть представлена соприкасающимися быстро нарастающими оборотами. Стебель слабо изогнутый и сравнительно короткий. Поперечное сечение на последних оборотах плоской спирали субтрапецеидальное.

Скульптура на последнем обороте плоской спирали представлена одиночными ребрами с слабо развитыми пупковыми, верхнебоковыми и краевыми бугорками, но затем, помимо главных трехбугорчатых ребер появляются более тонкие безбугорчатые промежуточные ребра, которые на последнем обороте плоской спирали многочисленны. Такая же скульптура имеется и на стебле. Количество промежуточных ребер между главными обычно 3—4, но местами достигает шести. Бугорки на последнем обороте плоской спирали и на стебле довольно сильные, за исключением пупковых бугорков.

Перегородочная линия не сохранилась.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П
50/90	152	63,5	61,5	61
" "	130	(0,41) 54	(0,40) 50	(0,40) 50
		(0,40)	(0,38)	(0,38)

Сравнение. От более близкого *P. waageni sapitskiense* (R o u c h a d z e) отличается изогнутым и коротким стеблем и большим количеством промежуточных ребер как на последнем обороте плоской спирали, так и на стебле.

Замечание. Д. Антула (см. синонимику) под наименованием *Crioceras abichi* В а с., S i m. описал экземпляр, который, как выясняется, относится к описанному выше новому виду. От *P. abichi* отмеченный экзем-

¹⁶ Название от р. Корнеба (Западная Грузия).

пляр резко отличается коротким и согнутым стеблем, сравнительно большим числом безбугорчатых промежуточных ребер и очень слабыми пупковыми бугорками на стебле.

Местонахождение. Западная Грузия, окр. с. Гверки (ущ. р. Корнеба), глауконитовые мергели нижнего апта (уровень зоны *Deshayesites weissii*—*Procheloniceras albrechti-austriacae*).

Распространение. Нижний апт Кавказа.

Род *Trophaeum* Sowerby, 1837

Trophaeum: Sowerby, 1837, стр. 409; Hyatt, 1900, стр. 571; Whitehouse, 1926, стр. 213; Anderson, 1938, стр. 211; Луппов и др., 1949, стр. 250; Arkell et al., 1957, стр. L211; Друщиц, Эристави, 1958, стр. 105; Друщиц, 1960, стр. 293; Димитрова, 1967, стр. 63; Day, 1974, стр. 5; Casey, 1980, стр. 634.

Peltocrioceras: Spath, 1924, стр. 634.

Типовой вид—*Trophaeum bowerbanki* S o w e r b y , 1837, нижний апт (зона *T. bowerbanki*), Англия.

Диагноз. Раковины больших размеров. Обороты плоской спирали с возрастом становятся соприкасающимися. Некоторые представители на этой стадии заканчивают рост раковины, а у некоторых после плоскоспиральной следует развернутая стадия (стебель, крючок). В некоторых случаях после стадии плоской спирали последний оборот лишь незначительно отходит от спиральной части. Скульптура на плоской спирали представлена многочисленными тонкими (за исключением отрезка жилой камеры плоскоспиральных форм) ребрами. На ранних оборотах появляются трехбугорчатые ребра, но бугорки быстро исчезают. У некоторых представителей развиты только пупковые и верхнебоковые бугорки, а у некоторых бугорчатая стадия вовсе неизвестна. После исчезновения бугорков скульптура на плоскоспиральной части представлена многочисленными тонкими одиночными и промежуточными ребрами. Все ребра равные. На внутренней стороне все ребра утонены и изогнуты вперед. Жилая камера у плоскоспиральных представителей этого рода занимает $1/2$ — $2/3$ части последнего оборота, а у развернутых форм — весь крючок и большую часть стебля. У них начиная с верхней части стебля ребра заметно усиливаются и на крючке становятся гребневидными. Перегородочная линия характеризуется узкими и глубокими трехраздельными лопастями.

Сравнение. От рода *Australiceras* в основном отличается типом скульптуры на начальной и геронтической стадиях; для описываемого рода на начальной стадии, в отличие от *Australiceras*, не характерно чередование главных трехбугорчатых ребер с более тонкими ребрами без бугорков, а на геронтической стадии виды рода *Trophaeum* лишены бугорчатой стадии.

Состав. В роде *Trophaeum* выделено три подрода: 1. *Trophaeum* (*Trophaeum*) S o w e r b y , 1837, с типовым видом *Trophaeum bowerbanki* S o

werby, 1837. Представители данного подрода распространены в нижнеап-тских отложениях и объединяют развернутые псевдокриоконные формы этого рода, с тремя парами бугорков на ранней стадии. 2. *Trophaeum* (*Epitrophaeum*) *Kakabadze*, 1977, с типовым видом *Trophaeum subarcticum* *Casey*, 1961. Представители данного подрода появляются в среднем апте и объединяют все плоскоспиральные тропеумы с соприкасающимися оборотами. 3. *Trophaeum* (*Ancylotrophaeum*) *Casey*, 1980, с типовым видом *T. (Ancylotrophaeum) baylissi* *Casey*, 1980. Данный подрод по Р. Кейси отличается от остальных двух подродов наличием двух пар бугорков (боковых и умбиликальных) на ранних оборотах, гоппокриоконным завиванием и массивными широкими ребрами на крючке. Данный подрод пока известен только в верхнеаптской зоне *Chelonicerias martinioides* Англии.

На территории Юга СССР известны: *T. (Trophaeum) bowerbanki* *Sowerby*, 1837, *T. (T.) hillsi* (*Sowerby*, 1836), *T. (T.) rossicum* *Casey*, 1961 и *T. (T.) longus* *Kakabadze*, sp. nov.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний и средний апт Англии, Германии, Болгарии, Кавказа, Крыма, Поволжья, Мангышлака, Туркмении, Шпицбергена, Восточной Гренландии, Канады, Калифорнии, Японии, штата Джорджия, Патагонии, Зулуленда, Мозамбика, Мадагаскара, Австралии, Антарктиды, Северо-Корякского нагорья.

*Trophaeum (Trophaeum) longus*¹⁷ *Kakabadze*, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1а, 1б

Голотип — № 93/90, ГИН АН СССР, окр. с. Цхетиджвари, н. апт (верхняя часть).

Материал. Один довольно хорошо сохранившийся экземпляр (голотип), представленный конечной частью плоской спирали и развернутой частью. Имеется также два фрагмента разной стадии роста.

Диагноз. Стебель длинный. До середины стебля скульптура представлена равными, тонкими одиночными ребрами, а с верхней части стебля развиты главные, сильные гребневидные ребра, между которыми имеются 2—3 тонких коротких ребра.

Описание. Раковина крупных размеров. Развернутая часть ацилоцератидного типа, характеризуется длинным стеблем, в средней части чуть изогнутым назад. Крючок широко открытой формы. Поперечное сечение оборота в конце плоскоспиральной части эллипсоидальное (высота преобладает над шириной). На первой половине стебля сечение также эллипсоидальное. С началом крючка сечение принимает вытянутую в ширину форму. Скульптура на последнем обороте плоской спирали и на первой половине стебля представлена равными сравнительно тонкими одиночными ребрами. Толщина ребер уступает

¹⁷ Название по длинному стеблю; от лат. *longus*—длинный.

межреберному пространству. На дорсальной стороне ребра утонены и изогнуты вперед, а вентральную сторону пересекают прямолинейно. С верхней части стебля ребра усиливаются, становятся гребневидными. Между ними развиты 2—3 коротких и сравнительно тонких ребра.

Перегородочная линия не сохранилась.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	Дл	В ₁	Ш ₁
93/90 Голотип	—	70	—	500	115	87

Сравнение. Выделяется среди представителей рода длинным, выпрямленным, чуть изогнутым назад в средней части стеблем и обилием коротких промежуточных ребер на развернутой части.

Местонахождение. Окр. с. Цхетиджвари, верхняя часть нижнего апта, глауконитовый песчанистый известняк.

Род *Australiceras* Whitehouse, 1926

Australiceras: Whitehouse, 1926, стр. 208 Anderson, 1938 (pars.), стр. 211; Arkell et al., 1957, стр. L211 (pars.); Casey, 1961, стр. 44; Day, 1974, стр. 8; Какабадзе, 1977, стр. 129.

Colombiaticeras: Royo y Gomez, стр. 469.

Типовой вид — *Crioceras jacki* Etheridge, 1880, апт, Восточная Австралия.

Диагноз. Начальные обороты раковины криоцератидно завернуты. Обороты низкие, ширина превышает высоту. У некоторых представителей на этой стадии заканчивается рост, а у остальных после плоскоспиральной стадии развита развернутая стадия, представленная анцилоцератидной или гоплокритоцератидной формами разворачивания.

Морфология самых первых оборотов плоскоспиральной части представителей этого рода неизвестна. Начиная примерно с третьего оборота скульптура представлена главными трехбугорчатыми ребрами, разделенными одним или несколькими более тонкими ребрами без бугорков. По новейшим исследованиям Р. Дей (Day, 1974), краевые бугорки крупнее, чем боковые и пупковые, и этот признак характерен для этого рода. На последующих оборотах бугорки постепенно сглаживаются, после чего скульптура представлена одиночными ребрами. В некоторых случаях развиты двуветвистые и вставные ребра. Все ребра обычно равны и не прерываются на наружной стороне. У некоторых плоскоспиральных форм на геронтической стадии опять появляется трехбугорчатая скульптура. У развернутых форм на стебле скульп-

птура постепенно усиливается: начиная с верхней части стебля появляются главные бугорчатые ребра, чередующиеся с более тонкими (одним или несколькими) ребрами без бугорков. На крючке скульптура упрощается, и развиты в основном главные ребра с тремя парами бугорков.

Перегородочная линия анцилоцератидного типа; характеризуется широкими седлами и глубокими трехраздельными лопастями.

С р а в н е н и е. Развернутые формы этого рода общей формой раковины и отсутствием бугорчатой скульптуры на последних оборотах плоской спирали и в начале стебля проявляют сходство с *Audouliceras Thomel*, однако резко отличаются от него типом скульптуры на начальных оборотах плоскоспиральной части; как отмечает Ж. Томель (Thomel, 1964) у *Audouliceras* на этой стадии скульптура состоит из тонких простых совершенно сходных ребер, на которых местами развиты краевые, верхнебоковые и пупковые бугорки. Они крупные, с широким основанием и охватывают несколько ребер.

З а м е ч а н и е. Ф. Вайтхауз (Whitehouse, 1926), выделив род *Australiceras*, включил в него лишь криоцератидные формы, но вместе с этим поднял вопрос о том, что, возможно, группу развернутых аммонитов «*Ancyloceras*» *gigas Sow* е r b у следует включить в этот род. Ф. Андерсон (Anderson, 1938), В. Аркелл и др. (Arkell et al., 1957) включают в род *Australiceras* только криоцератидные формы, а на поставленный вопрос о включении группы «*Ancyloceras*» *gigas Sow* в этот род они не дают пояснения. Р. Кейси (Casey, 1961) внес исправления, включив в этот род как анцилоцератидные, так и аспиноцератидные формы. Следовательно, в роде *Australiceras*, по Р. Кейси, объединены три группы видов: 1) *A. gigas Sow* е r b у — анцилоцератидные формы; 2) *A. tuberculatum Sinzow* — аспиноцератидные формы и 3) *A. Jacki Etheridge* — плоскоспиральные формы.

Изучение отмеченных групп показало, что в роде *Australiceras* следует выделить два подрода (Какабадзе, 1977): 1) *Australiceras* (*Australiceras*) (типовой вид — *Crioceras jacki Etheridge*, 1880), характеризующийся лишь плоскоспиральной стадией и всеми признаками, отмеченными выше при их (плоскоспиральной группы) диагностике; 2) *Australiceras* (*Proaustraliceras*) *Kakabadze*, 1977 (типовой вид — *Hamites gigas Sow* е r b у, 1828), имеющий плоскоспиральную и развернутую стадии, а также все признаки, отмеченные выше. Таким образом, в подрод *Australiceras* (*Proaustraliceras*) входят виды, имеющие как анцилоцератидную, так и аспиноцератидную форму развернутой части. По нашему мнению, лишь одному признаку, а именно различию в форме развертывания (анцилоцератидная и аспиноцератидная) не следует придавать особого систематического значения. Опыт, полученный нами при изучении развернутых аммонитов семейства *Heteroceratidae* (Какабадзе, 1971, 1975), показал, что подобные различия в форме развернутой части (например, в родах *Colchidites*, *Heteroceras* и др. встречаются анцилоцератидная и аспиноцератидная формы развертывания) являются призна-

ками, не имеющими значения выше видового ранга. Подрод *Australiceras* (*Proaustraliceras*), как показали исследования Р. Кейси (1961), является предком подрода *Australiceras* (*Australiceras*) и появляется с началом нижнего апта. А представители *Australiceras* (*Australiceras*) появляются позже — в среднем апте (гаргаз).

Стратиграфическое и географическое распространение. Апт Мангышлака, Кавказа, Туркмении, Поволжья, Болгарии, Франции, Англии, Северной Германии, Калифорнии, Колумбии, Индии, Марокко, Мадагаскара, Зулуленда, Мозамбика, Австралии, Патагонии, Антарктиды.

Подрод *Australiceras* (*Proaustraliceras*) К а к а б а д з е, 1977

Australiceras: Casey, 1960, стр. 44 (pars.); Day, 1974, стр. 8 (pars.).
(?) *Colombaticeras*: Royo y Gomez, 1945, стр. 469.

Australiceras (*Proaustraliceras*): Какабадзе, 1977, стр. 132.

Типовой вид — *Hamites gigas* S o w e r b y, 1828, Франция. нижний апт, зона *Deshayesites deshayesi*.

Д и а г н о з. Обороты плоскоспиральной части криоцератидно завернуты. Затем оборот выпрямляется и раковина принимает анцилоцератидную или аспиноцератидную форму. Морфология самых ранних оборотов плоской спирали неизвестна. Начиная примерно с третьего оборота скульптура представлена главными трехбугорчатыми ребрами, разделенными одним или несколькими более тонкими ребрами без бугорков. С возрастом бугорки исчезают и на последнем обороте плоской спирали скульптура представлена безбугорчатыми равными ребрами. Сходная скульптура имеется и в начале стебля. Затем ребра постепенно усиливаются; появляются сильные трехбугорчатые ребра, чередующиеся с более тонкими (одним или несколькими) ребрами без бугорков. На крючке в основном развиты одиночные сильные трехбугорчатые ребра. Перегородочная линия типично анцилоцератидная.

С р а в н е н и е. О сходстве и различии с *Tropaeum* (*Tropaeum*), Sowerby, 1837 говорится при описании рода *Tropaeum*.

На территории Юга СССР известны: *A. (P.) tuberculatum* (Sinzow, 1870), *A. (P.) tuberculatum graciloides* (Sinzow, 1870), *A. (P.) tsaltuboense* (Rouchadze, 1933), *A. (P.) fourrieri* (Rouchadze, 1933), *A. (P.) colchicum* К а к а б а д з е, 1977.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний апт Англии, Франции, Кавказа, Поволжья, Северо-Корякского нагорья?

Подрод *Australiceras* (*Australiceras*) W h i t e h o u s e, 1926

Australiceras: Whitehouse, 1926, стр. 208 (pars.), Anderson, 1938, стр.

211 (pars.), Arkell et al., 1957, стр. L 211 (pars.), Casey, 1960, стр. 44 (pars.), Day, 1974, стр. 8 (pars.).

Australiceras (*Australiceras*): K a k a b a d z e, 1977, стр. 132.

Типовой вид—*Crioceras jacki* E t h e r i d g e, In., апт, Восточная Австралия.

Диагноз. Раковина плоскоспиральная. Обороты низкие, на молодой стадии несоприкасающиеся, а на взрослой — соприкасающиеся. Морфология самых начальных оборотов неизвестна. Начиная примерно с третьего оборота скульптура представлена главными трехбугорчатыми ребрами, разделенными одним или несколькими более тонкими ребрами без бугорков. С возрастом бугорки постепенно исчезают, и затем скульптура представлена равными, в основном одиночными ребрами. Вставные и двуветвистые ребра редки. На геронтической стадии у некоторых представителей этого подрода опять появляются бугорки.

Перегородочная линия анцилоцератидного типа. Характеризуется сравнительно широкими седлами и глубокими трехраздельными лопастями.

Сравнение. Морфологией плоскоспиральной части приближается к роду *Trochaeus*, но отличается от него наличием трех пар бугорков на главных ребрах, которые чередуются с одним или несколькими более тонкими ребрами на начальных оборотах.

На территории Юга СССР встречены: *A. (A.) carinato-verricosum* (S i n z o w, 1905), *A. (A.) tenuicostatatum* K a k a b a d z e, 1977, *A. (A.) ramososeptatoides* (R o u c h a d z e, 1938), *A. (A.) ramososeptatoides maxima* (R o u c h a d z e, 1938).

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний и верхний апт Туркмении, Мангышлака, Поболжья, Северного Кавказа, Закавказья, Болгарии, Франции, Германии, Венгрии, Колумбии, Калифорнии, Мадагаскара, Зулунда, Мозамбика, Австралии, Патагонии, Антарктиды.

Род *Pseudoaustraliceras* K a k a b a d z e, gen. nov.

Типовой вид—*Crioceras ramososeptatum* A n t h u l a, 1900, Дагестан, с. Ашилта, гаргаз.

Диагноз. Раковина крупных размеров, с несоприкасающимися ранними и соприкасающимися поздними оборотами. Начальные обороты низкие и широкие. На взрослой стадии обороты становятся чуть более высокими, чем широкими. Скульптура вначале представлена одиночными безбугорчатыми равными ребрами. Затем появляются верхнебоковые бугорки. Гупковые и краевые бугорки появляются позже и в момент их формирования верхнебоковые бугорки довольно сильные. С развитием бугорков появляются и промежуточные более

тонкие ребра. В некоторых случаях развиты короткие тонкие передние ветви, исходящие от верхнебоковых бугорков и переходящие на вентральную сторону непрерывно. На дорсальной стороне ребра очень тонкие (струйчатые). Они в основном исходят от пупковых бугорков, некоторые же являются вставными и начинаются, примерно, у пупковой стенки. Все ребра на внутренней стороне одинаково тонкие и изогнуты вперед. С возрастом скульптура усиливается и бугорки становятся очень крупными. Верхнебоковые бугорки крупнее краевых и пупковых. Затем бугорки постепенно сглаживаются. Исчезновение бугорков происходит или приблизительно одновременно, или же верхнебоковые и краевые бугорки исчезают раньше пупковых. На постбугорчатой стадии скульптура представлена в основном одиночными ребрами. Реже имеются двуветвистые и вставные ребра. В конце геронтической стадии развиты лишь одиночные, безбугорчатые, относительно широко расставленные ребра. Перегородочная линия анцилоцератидного типа. На взрослой стадии она характеризуется узкими и сильно разветвленными окончаниями лопастей.

С р а в н е н и е. Общей формой раковины, типом ребристости на взрослой—постбугорчатой стадии, а также крупными размерами раковины новый род проявляет сходство с плоскоспиральными представителями рода *Australiceras Whitehouse* (подрод *A. (Australiceras)*), однако резко отличается типом скульптуры и формой поперечного сечения оборота на ранних стадиях онтогенеза (примерно до исчезновения бугорчатой скульптуры). В отличие от сравниваемого подрода у нового рода верхнебоковые бугорки появляются раньше и они крупнее пупковых и краевых. Кроме того, строгое ограничение числа (1, реже 2—3) тонких промежуточных ребер между главными трехбугорчатыми ребрами и наличие тонких пучкообразных дорсальных ребер, исходящих от пупковых бугорков, а также значительно более тонко расчлененная перегородочная линия с очень узкими и сильно разветвленными окончаниями (на взрослой стадии) лопастей довольно резко отличают его от *A. (Australiceras)*.

От родов *Ammonitoceras Dumas* и *Paracrioceras Spath* новый род четко отличается типом скульптуры на бугорчатой стадии и отмеченными выше особенностями перегородочной линии.

З а м е ч а н и е. Первое описание и изображение представителя выделенного нами рода *Pseudoaustraliceras* под наименованием *Crioceras australe* было дано В. Ваагеном (Waagen, 1873—1876) из аптских отложений Кутча (Kutch, Индия). Затем Д. Антула (Anthula, 1900) из аптских отложений Дагестана (с. Ашилта) описал *Crioceras ramososeptatum*, а еще позднее М. М. Василевским (1908) был выделен *Crioceras pavlowi*. Примечательно, что Ф. Вайтхауз (Whitehouse, 1926—1927), при выделении рода *Australiceras*, к этому роду кроме типичных австралийских представителей отнес также *Crioceras australe Waagen* (non Moog, 1873—76, стр. 246—47, табл. 60, фиг. а, в, с) и *C. ramososeptatum Anthula* (1900, стр. 127, табл.

14, фиг. 4). Впоследствии многие исследователи (Casey, 1961, стр. 45, Collignon, 1962, и др.), разделив это мнение, в род *Australiceras* включили также близкие к «С.» *ramososeptatum* Anth. виды: «С.» *pavlowi* Wass., 1908, «*Australiceras*» *hirtzi* Collignon, 1962, «А.» *ramboulai* Collignon, 1962. В противоположность этому некоторыми исследователями (Луппов, 1949, Друщиц, 1960, Димитрова, 1967 и др.) виды «С.» *ramososeptatum* и «С.» *pavlowi* отнесены к роду *Ammonitoceras* Dumas, 1876, а по М. Брей-стрюфферу (Breistroffer, 1936, стр. 156) группу «С.» *pavlowi* Wass. следует относить к роду *Paracrioceras* Spath, 1924. И. М. Рухадзе в своей ранней работе (Rouchadzé, 1933) виды «С.» *ramososeptatum* Anth. и «С.» *pavlowi* Wass. включил в род *Ancyloceras*, а в поздней работе (1938) — в род *Crioceras*, в котором выделил группу *Crioceras ramososeptatum* Anthula, в составе: *C. ramososeptatum* Anth., *C. pavlowi* Wass., *C. ramososeptatoides* Rouch. и *C. ramososeptatoides* v. *maxima* Rouch.

М. С. Эристави (1955, стр. 133) представителей данной группы относит к роду *Ancyloceras* d'Orbigny, дает наименование группе *Ancyloceras pavlowi* Wass. и кроме вида-индекса включает в него виды — *A. ramososeptatum* Anth. и *A. tsaltsithelense* Rouch.

Особо следует выделить мнение М. Колиньюна (1962, стр. 20), который, как было отмечено выше, виды, близкие к «С.» *ramososeptatum* включает в род *Australiceras*, однако при описании вида «А.» *hirtzi* Coll. отмечает, что виды *A. australe* Wag., *A. ramososeptatum* Anth. и *A. hirtzi* Coll. по своим морфологическим признакам являются четко обособленными от других аусгралицерасов. Р. Форстер (Förster, 1975), а вслед за ним и В. Кеннеди и Г. Клингер (Kennedy, Klinger, 1977) вид *pavlowi* относят к роду *Ammonitoceras*.

Таким образом, из приведенного краткого исторического обзора видно, что большинство вышеотмеченных авторов ясно видят обособленность группы видов «С.» *ramososeptatum*, однако при решении вопроса о систематическом положении среди них нет единого мнения. Данная группа отнесена к родам: *Ancyloceras*, *Crioceratites*, *Paracrioceras*, *Australiceras* или *Ammonitoceras*. Такое несоответствие взглядов, по нашему мнению, вызвано тем, что в большинстве случаев внимание уделялось сходству морфологических признаков на поздних, а не на ранних стадиях онтогенеза и не был проведен сравнительный анализ диагностических признаков перечисленных выше родов.

Диагностические признаки родов *Ancyloceras*, *Crioceratites*, *Paracrioceras*, *Ammonitoceras* и *Australiceras* довольно четко сформулированы (Casey, 1961, Day, 1974, Rawson, 1976, Какабадзе, 1977, Immel, 1978 и др., а также в настоящей работе). По своим морфологическим особенностям исследуемая группа больше всего приближается лишь к роду *Australiceras*, однако при сравнении ранней стадии их онтогенезов (см. сравнение) они настолько четко отличаются друг от друга, что включение данной группы в род *Aus-*

traliceris Whitehouse, так же как и в другие вышеупомянутые рода, было бы явно искусственным.

Изучение представителей рассматриваемой группы показало, что комплекс основных признаков (особенности появления бугорчатой скульптуры на ранней стадии онтогенеза; относительно низкие и широкие обороты, с субоктагональным сечением на бугорчатой стадии; наличие очень узких и сильно разветвленных окончаний лопастей пергородочной линии на взрослой стадии развития) не укладываются в диагнозы других известных родов, что и позволило нам рассматривать данную группу ангиоцератид как отдельный род.

Состав: *Pseudoaustraliceris ramososeptatum* (Anthula, 1900), *P. pavlowi* (Wassiliewski, 1908), *P. caucasicum* Kakabadze, sp. nov., *P. australe* (Waagen, 1873—76), *P. hirtzi* (Collignon, 1962), *P. ramboulai* (Collignon, 1962).

На территории Юга СССР найдены первые три вида.

Стратиграфическое и географическое распространение. Мангышлак, Копетдаг, Большой Балхан, Туаркыр, Закавказье (Грузия, Азербайджан, Армения), Северный Кавказ, Поволжье, Болгария, Венгрия, Швейцария, Германия, Мадагаскар, Индия. Средний и верхний апт.

*Pseudoaustraliceris caucasicum*¹⁸ Kakabadze, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 4

Голотип — экз. 415/90, ГИН АН СССР, Северный Кавказ, бас. р. Белая, Полковницкая балка, средний апт (зона *Parahoplites melchioris*—*Colombiceras tobleri*).

Материал. Один удовлетворительной сохранности экземпляр.

Диагноз. Обороты криоцератидные. Скульптура представлена главными, сильными трехбугорчатыми ребрами, между которыми на ранней стадии развиты по одному тонкому промежуточному ребру, а на поздней — два или три.

Описание. Обороты умеренно возрастающие, криоцератидные, на ранней стадии (примерно до $D=25$ мм) низкие и широкие, а затем высота постепенно преобладает над шириной. Верхнебоковые бугорки на ранней стадии намного сильнее пупковых и краевых. Последние с возрастом быстро усиливаются. От пупковых бугорков исходят 2—4 тонких ребра, непрерывно пересекающих внутреннюю сторону. Промежуточные ребра (в соотношении с главными 1:1 на ранней стадии) очень тонкие. На поздних оборотах их количество между главными 2, реже 3. На внутренней стороне все ребра одинаково тонкие и изогнуты вперед.

¹⁸ Название от Кавказа.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П
Голотип 425/90	54,5	20,4 (0,37)	—	25 (0,46)

С р а в н е н и е. От *P. pavlowi* W a s s. и *P. ramososeptatum* A n t h. новый вид в основном отличается большим количеством промежуточных ребер между главными ребрами.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Северный Кавказ, бас. р. Белая, Полковническая балка, средний апт (зона *Parahoplites melchioris*—*Colombiceras tobleri*).

Род *Ammonitoceras* D u m a s, 1876

Ammonitoceras: Dumas, 1876, стр. 405; Kilian, 1910, стр. 353; Arkell et al., 1957, стр. L 211; Casey, 1961, стр. 55.

Epancyloceras: Spath, 1930 emend. Casey, 1961, стр. 64.

Типовой вид — *Ammonitoceras ucetiae* D u m a s, 1876, нижний апт, Франция.

Д и а г н о з. Начальные обороты несоприкасающиеся, а затем с возрастом постепенно становятся соприкасающимися. В некоторых случаях на отрезке жилой камеры (у плоскоспиральных форм) оборот слегка развернут. У некоторых представителей после плоскоспиральной следует развернутая стадия (стебель, крючок). Поперечное сечение плоскоспиральных оборотов эллипсоидальное (вытянутое в ширину). Скульптура характеризуется наличием на первых оборотах одиночных трехбугорчатых ребер, однако краевые бугорки исчезают очень быстро и формируется двухбугорчатая скульптура. Помимо одиночных ребер появляются ветвистые ребра. Вначале ветвление происходит от боковых бугорков, а на более поздних оборотах иногда ветви исходят также от пупковых бугорков. На наружной стороне все ребра равные и непрерывно пересекают ее. На геронтической стадии иногда бугорки отсутствуют и скульптура представлена одиночными сильными ребрами. Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

С р а в н е н и е. Четко выделяется от других анцилоцератид наличием двухбугорчатой скульптуры на большей части онтогенеза.

З а м е ч а н и е. Как видно из синонимии мы объединяем *Ammonitoceras* D u m a s, 1876 и *Epancyloceras* S p a t h, 1930 emend. C a s e y, 1961. Эти две близкие группы характеризуются очень сходными морфологическими признаками (тип скульптуры, поперечное сечение оборотов и др.), отличаясь друг от друга лишь наличием у *Epancyloceras* и отсутствием у *Ammonitoceras* (s. str.) развернутой стадии. Этот признак нами рассматривается лишь как подродовой. Следовательно, род *Ammonitoceras* D u

mas, 1876 состоит из двух подродов: 1) *A. (Epancyloceras) Sprath*, 1930, emend. Casey, 1961, с типовым видом *Epancyloceras hithense Sprath*, 1930. Данный подрод распространен в нижнем апте. 2) *A. (Ammonitoceras) Dumas* 1876, с типовым видом *Ammonitoceras ucetiae Dumas*, 1876. Первые представители появляются в верхах нижнего апта, но в основном этот подрод встречается в среднеаптских отложениях.

На территории Юга СССР найдены: *A. (Ammonitoceras) transcaspium (Sinzow, 1907)* и *A. (Ammonitoceras) colchicum Kakabadze*, sp. nov. Кроме того, в нижнеаптских отложениях Западной Грузии нами были найдены два неопределимых до вида фрагмента, принадлежащих к *A. (Epancyloceras)*.

Стратиграфическое и географическое распространение. Нижний апт Юго-Восточной Франции, Южной Англии и Грузии; средний апт Южной Англии, Юго-Восточной Франции, Мангышлака, Туркмении, Северного Кавказа, Закавказья, Турции, Болгарии, Германии, Зулуденда, Мозамбика, Мексики.

*Ammonitoceras (Ammonitoceras) colchicum*¹⁹ Kakabadze
sp. nov.

Табл. XIII, фиг. I

Голотип — № 103/90, ГИН АН ГССР, Западная Грузия, с. Молити, средний апт.

Материал. Один довольно хорошо сохранившийся экземпляр, у которого начальные обороты не сохранились.

Диагноз. Низкие соприкасающиеся обороты, украшенные главными, двуветвистыми и промежуточными ребрами. От верхнебоковых бугорков ребра разветвляются на 2 или 3 ветви.

Описание. Обороты соприкасающиеся, низкие. Поперечное сечение эллипсоидальное, вытянутое в ширину. Пупок широкий, ступенчатый, с довольно высокими и круто наклоненными стенками.

Скульптура представлена чередованием прямых главных и промежуточных ребер. Главные ребра несут на боках две пары сильных бугорков. От верхнебоковых бугорков, которые более крупные, ребра разветвляются на ранних оборотах на 3 или 2 ветви, а на поздней стадии (примерно после $D=150$ мм), как правило, на две ветви. Промежуточные ребра на молодой стадии развития расположены по одному между главными, не разветвляются и лишены бугорков. На более поздней стадии (примерно после $D=110$ мм) между главными ребрами расположены по два промежуточных ребра. На наружной стороне все ребра равные и пересекают ее непрерывно. На дорсальной стороне ребра незначительно утонены и слабо изогнуты вперед.

Перегородочная линия не сохранилась.

¹⁹ От Колхиды—древнее название Западной Грузии.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П
103/90	198	68	75	94
Голотип		(0,34)	(0,39)	(0,48)
" "	111,6	43	—	57
		(0,38)		(0,50)

С р а в н е н и е. От *A. (Ammonitoceras) transcaspium* S i n z. отличается отсутствием вогнутости на дорсальной стороне и большим числом промежуточных ребер. Новый вид проявляет сходство также с *A. (Ammonitoceras) sowerby* C a s e y, но отличается от него, в основном, более низкими оборотами и более тонкой ребристостью.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Окр. с. Молити, средний апт, глауконитовый мергелистый песчаник.

Род *Caspianites* C a s e y, 1961

Crioceras (Ammonitoceras): Ренгартен, 1926, стр. 30.

Caspianites: Casey, 1961, стр. 56, 1980, стр. 646.

Ammonitoceras (*Caspianites*): Богданова, Какабадзе, стр. 125.

Типовой вид—*Crioceras* (*Ammonitoceras*) *wassiliewskyi* R e n n g a r t e n (= *Crioceras* *ridzewskyi* S i n z o w поп Karakasch, 1907, стр. 507, табл. VI, фиг. 13—18).

Д и а г н о з. Раковина плоскоспиральная, первый оборот объемлющий, второй — четвертый обороты явно криоцератидные, а последующие (до Д=200 мм) — соприкасающиеся. Жилая камера неизвестна. Поперечное сечение на начальных оборотах эллипсоидальное (вытянутое в ширину), затем — субпрямоугольное или субтрапецидальное. Скульптура появляется в начале третьего оборота и представлена главными одиночными ребрами, с тремя парами бугорков: пупковые, боковые и краевые (последние появляются несколько позже первых двух). В конце третьего или в начале четвертого оборота появляются промежуточные и двуветвистые ребра. В начале, на коротком отрезке, ветви исходят как от боковых, так и от пупковых бугорков, но позже ветвление ребер происходит только от пупковых бугорков. Примерно на пятом обороте ослабевают и исчезают боковые и краевые бугорки, а чуть позже — пупковые. С исчезновением бугорков все (и главные и промежуточные) ребра становятся одинаково тонкими и частыми, не прерываясь на паружной стороне.

Перегородочная линия анцилоцератидная, развивается по формуле: $VUU^1ID \rightarrow VUID$ (Богданова, Михайлова, 1975).

С р а в н е н и е. Отличается от *A. (Ammonitoceras)* отсутствием двубугорчатой (пупковые и краевые бугорки) скульптурой, более поздним исчезновением краевых бугорков, а также характером ветвления ребер: у *Cas-*

рпанитов ветвление ребер в основном происходит от пупковых бугорков и лишь на небольшом отрезке ранних оборотов ветви исходят от боковых бугорков. А для сравниваемого подрода характерны ветвящиеся от боковых бугорков ребра и лишь на позднем обороте ветви исходят от пупковых бугорков. Кроме того, у описываемого подрода скульптура поздних оборотов более тонкая.

Состав: *Caspianites wassiliewskyi* (R e n n g a r t e n, 1926), *C. cadoceiforme* (S i n z o w, 1905), *C. tuarkyriensis* K a k a b a d z e, sp. nov.

Стратиграфическое и географическое распространение. Средний апт (зона *Epicheloniceras subnodocostatum*) Мангышлака, Туаркыра и Большого Балхана.

*Caspianites tuarkyriensis*²⁰ Kakabadze, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3а, 3б, 3в; табл. XII, фиг. 1а, 1б, 1в.

Голотип—№ 109/190, ГИН АН СССР, Туркменская ССР, Туаркыр, возвышенность Текеджик, средний апт, зона *Epicheloniceras subnodocostatum*.

Материал. Два хорошо сохранившихся экземпляра, на которых сохранился и слой раковины.

Диагноз. Обороты соприкасающиеся, широкие. Скульптура на начальной стадии представлена трехбугорчатыми ребрами, притом краевые бугорки развиты очень слабо. Промежуточные ребра редки. С возрастом бугорчатость исчезает, притом позже всех исчезают пупковые бугорки.

Описание. Раковина крупная, с быстро возрастающими оборотами. Обороты соприкасающиеся и имеют уплощенные бока. Наружная сторона выпуклая, а внутренняя, начиная примерно с $D=20$ мм, постепенно становится вогнутой. Пупок широкий, ступенчатый и характеризуется высокими и крутыми стенками как на ранних, так и на поздних стадиях развития. Поперечное сечение оборота вначале округлое, затем последовательно становится эллипсоидальным и субтрапецидальным (ширина преобладает над высотой оборота).

После стадии гладкой раковины (после $D=7$ мм) появляются одиночные ребра, на которых с возрастом постепенно появляются верхнебоковые, пупковые и зачатки краевых бугорков. Последние быстро исчезают. Главные ребра иногда раздваиваются вначале от верхнебоковых бугорков, но на более поздней стадии — от пупковых бугорков. Промежуточные короткие ребра очень редки. Примерно при высоте оборота 15 мм ($D=40$ мм) верхнебоковые бугорки сглаживаются и затем исчезают. Ветвление ребер на этой стадии, как правило, происходит от пупковых бугорков, которые сильные и шиповидные. После $D=115-120$ мм исчезают и пупковые бугорки, и на остальной

²⁰ Название от Туаркыра (Туркмения).

части оборота скульптура представлена равными, одиночными, довольно широкими ребрами.

Перегородочная линия характеризуется довольно широкой и глубокой первой боковой лопастью. Умбиликальная лопасть расположена на боковой стороне у пупкового перегиба.

Размеры, мм

№ экз.	Д	В	Ш	П
109/90	180	71,5	76,5	70
Голотип		(0,39)	(0,42)	(0,34)
110/90	40,5	16,4	19,5	19
		(0,40)	(0,47)	(0,40)

С р а в н е н и е. Приближается к *Caspianites wassiliewskyi* (R e n n g.), но отличается от него более высокими и крутыми пупковыми стенками, более грубой скульптурой, отсутствием тонких промежуточных ребер на взрослой стадии и очень слабым развитием (зачатки) краевых бугорков.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Туаркыр, Текеджик, песчаник, средний апт, зона *Epicloniceras subnodosocostatum*.

Род *Luppovia* Bogdanova, Kakabadze, I. Michailova, 1978

Типовой вид—*Luppovia doshtshanensis* Bogdanova, Kakabadze, I. Michailova, 1978, Мангышлак, окр. кладб. Дошан, средний апт, зона *Epicloniceras subnodosocostatum*.

Д и а г н о з. Раковины маленьких размеров, состоят из плоскоспиральной и развернутой частей. Эмбриональная раковина нормально-свернутая; начало второго оборота выпрямлено, остальная часть второго оборота переходит в пологую дугу, начиная плоскоспиральное нормальное свертывание. Обороты становятся соприкасающимися и возрастают умеренно. Ширина поперечного сечения начальных оборотов несколько превышает высоту. С момента соприкосновения на дорсальной стороне оборотов образуется выемка, которая исчезает на последних оборотах. Стебель прямой или слегка согнутый. Форма крючка неизвестна. Поперечное сечение оборотов субтрапецеидальное, широкое.

После стадии гладкой раковины, примерно с конца третьего оборота, формируется скульптура, состоящая из единичных, редких, радиальных ребер, с тремя парами бугорков. Краевые бугорки более сильные и появляются несколько раньше остальных. В конце последнего оборота плоской спирали и на стебле, помимо одиночных ребер, иногда наблюдаются вставные и двуветвистые ребра. Ветви исходят

от пупковых или верхнебоковых бугорков. Перегородочная линия анцилоцератидного типа (см. рис. 5).

С р а в н е н и е. Наличием трех пар бугорков и формой раковины плоской спирали род *Luprovia* сходен с *Hemihoplites* (*Matheronites*) *Reppig.*, но отличается от него присутствием вогнутости дорсальной стороны на ранних оборотах и исчезновением ее на поздних, а также наличием развернутой стадии.

Изучение раковин нового рода позволяет сравнить начальные стадии развития с представителями рода *Caspianites* *Casey.*, которые значительно различаются на поздней стадии. Общим является выпрямление второго оборота после нормально свернутой эмбриональной стадии, но у нового рода это выпрямление более продолжительно и гораздо более выражено, чем у сравниваемого рода.

С о с т а в: *Luprovia doshtshanensis* *Bogd., Kakab., I, Mich., 1978.*, *L. adjiderensis* *Bogd., Kakab., I, Mich., 1978.*

С т р а т и г р а ф и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Средний апт, зона *Epicheloniceras subnodosocostatum* Мангышлака, Туаркыра, Большого Балхана и Западного Копетдага.

Род *Helicancylus* Gabb, 1869 emend. Anderson, 1938

Helicancylus: Gabb, 1869, стр. 140 (pars.); Casey, 1960, стр. 70 (pars.); Anderson, 1938, стр. 222; Wright, 1952, стр. 218; Arkell et al., 1957, стр. L212.

Т и п о в о й в и д—*Helicancylus gabbi* Anderson, 1938, Калифорния, близ Опо, точный стратиграфический уровень, как отмечает Ф. Андерсон, неизвестен—«апт, возможно, баррем».

Д и а г н о з. Раковина асимметричная, обороты (более широкие чем высокие) геликоидально завернуты и характеризуются широким пупком. Примечательно, что отклонение от плоскости симметрии незначительное, вследствие чего общая форма раковины дисковидная, а не конического облика. Обороты едва соприкасающиеся.

Скульптура представлена одиночными трехбугорчатыми ребрами приблизительно до диаметра 45—50 мм, затем в некоторых случаях появляются двуветвистые и промежуточные ребра; от главных сильных ребер у верхнебокового или пупкового бугорка исходят более тонкие передние ветви, которые аналогично промежуточным ребрам асимметрично изогнуты вперед. Между краевыми бугорками ребра сглажены, а тонкие промежуточные ребра так же, как и передние ветви, не имеют бугорков и непрерывно переходят на наружную сторону. Морфология более поздней стадии развития, как и детали перегородочной линии, неизвестны.

С р а в н е н и е. Приближается к начальной стадии развития рода *Kutatissites* *Kakabadze.* о сходстве и различии между ними подробно говорится при характеристике последнего.

З а м е ч а н и е. При выделении рода *Helicancylus*, У. Габб (Gabb, 1869) описал и дал изображение 3 фрагментов, один из которых был представлен геликоидальной формой, вследствие чего и дал наименование *Helicancylus*. Остальные два фрагмента были представлены обломками развернутой части раковины аммонита. Он же считал геликоидальную спираль его начальной стадией. Ф. Андерсон (1938), проводивший их ревизию, пришел к выводу, что нет никакого основания считать реконструктивные выводы У. Габба правдоподобными. Следовательно, он совершенно справедливо отнес вышеотмеченный геликоидальный экземпляр, определенный им как *Helicancylus gabbii* A n d e r s o n, к роду *Helicancylus* Gabb, а остальные фрагменты — к роду *Hemiticeras*. Впоследствии это мнение было принято К. Райтом (Wright, 1952) и другими исследователями. Однако, по мнению Р. Кейси (1960, стр. 76—77), выводы Ф. Андерсона неверны, так как, по Р. Кейси, Габб (1869) при выделении рода *Helicancylus* все вышеотмеченные экземпляры описал под наименованием *H. aequicostatus* и это наименование было взято из более старой работы того же автора (Gabb, 1864), где он описал фрагмент крючка под названием *Ptychoceras aequicostatus*. Исходя из этого, Р. Кейси делает вывод, что типовым видом рода *Helicancylus* является *Ptychoceras aequicostatum* G a b b, 1864 (= *Hemiticeras aequicostatum* A n d e r s o n). Следовательно, по мнению Р. Кейси, роды *Hemiticeras* и *Helicancylus* являются синонимами. Примечательно, что Р. Кейси ничего определенного не отмечает о таксономической принадлежности геликоидального образца, который, как показали исследования Ф. Андерсона, явно отличается от остальных экземпляров У. Габба. Мы не можем согласиться с мнением Р. Кейси, так как Ф. Андерсон, выделив новый вид *Helicancylus gabbii* и оставив в составе рода *Helicancylus* только этот вид, не нарушил нормы Международной зоологической номенклатуры. Однако наименование *Helicancylus* хорошо отражает морфологические особенности этого рода и применение этого названия к *Hemiticeras*, для которого не характерны геликоидальная стадия и анцилоцератидная скульптура, естественно, не целесообразно.

Состав: известны лишь *Helicancylus gabbii* A n d e r s o n (типовой вид) и выделенный нами *Helicancylus furcata* K a k a b a d z e, sp. nov.

Стратиграфическое и географическое распространение. Калифорния, апт(?) (возможно баррем); Западная Грузия, низы нижнего апта.

*Helicancylus furcata*²¹ Kakabadze, sp. nov.

Табл. X, фиг. 2а, 2б

Голотип—№ 25/90, ГИН АН СССР, Западная Грузия, окр. с. Ха-

²¹ Название от лат. *furcae*—виллообразный.

рагоули, нижний апт (зона *Deshayesites weissi*—*Procheloniceras albrecti*—*austriae*).

Материал. Одно хорошо сохранившееся внутреннее ядро, у которого не сохранились начальные обороты.

Диагноз. Низко геликоидально завернутая раковина с едва соприкасающимися оборотами. Скульптура представлена трехбугорчатыми главными и более тонкими промежуточными (одиночными и двуветвистыми) ребрами.

Описание. Обороты, едва соприкасаясь, завернуты геликоидально; однако завиток очень низкий (обороты незначительно отклонены от плоскости симметрии), вследствие чего раковина имеет дисковидную форму (сходен с завитком представителей гастропод рода *Euomphalus*). Обороты низкие и широкие. Поперечное сечение слабо асимметричное и приближается к широко эллипсоидальной форме.

Скульптура примерно до $d = 45$ мм представлена одиночными трехбугорчатыми ребрами. Вначале, до $d = 20$ мм ребра тонкие и густо расположены. Краевые и верхнебоковые бугорки на этом отрезке уже сформированы, а пупковые отсутствуют. Затем скульптура усиливается, одиночные трехбугорчатые ребра толстые и сравнительно широко расставлены. Примерно после $d = 45$ мм помимо одиночных, появляются более тонкие промежуточные ребра. В некоторых случаях от главных ребер у верхнебоковых или пупковых бугорков исходят более тонкие передние ветви, которые аналогично промежуточным ребрам безбугорчатые и непрерывно переходят на наружную сторону. Здесь главные ребра между крайними бугорками сглажены. На дорсальной стороне все ребра утонены и изогнуты вперед. Здесь же местами имеются короткие, тонкие вставные ребра второго порядка.

Перегородочная линия не сохранилась.

Размеры, мм

№ экз.	в	ш	д
25/90 Голотип	20	26	68

Сравнение. От *H. gabbi* *Anderson* отличается более тонкой и густой ребристостью в отрезке до $d = 20$ — 25 мм и наличием двуветвистых и промежуточных ребер на взрослой стадии.

Местонахождение. Окр.с. Харагоули, известняки, низы нижнего апта (зона *Deshayesites weissi*—*Procheloniceras albrecti*—*austriae*).

Род *Kutatissites* *Kakabadze*, 1970

Kutatissites: Какабадзе, 1970, стр. 734; Thieuloy, 1976, стр. 99.

Simionescites: Аврам, 1976, стр. 77.

Типовой вид—*Kutatissites bifurcatus* K a k a b a d z e, 1970, Западная Грузия, г. Кутаиси, нижний апт, зона *Procheloniceras albrechti-austriacae*.

Д и а г н о з. Начальные обороты образуют коническую спираль, а последующие окружают ее, располагаясь в одной плоскости. Затем оборот выпрямляется и форма развернутой части принимает анцилоцератидное очертание. Скульптура на геликсе представлена трехбугорчатыми одиночными асимметричными ребрами. На последнем обороте иногда появляются двуветвистые и вставные ребра. Плоскоспиральная часть характеризуется довольно сильной ребристостью. Главные ребра, несущие краевые, верхнебоковые и пупковые бугорки иногда чередуются с более тонкими ребрами без бугорков. Нередки двуветвистые и промежуточные ребра. С возрастом пупковые бугорки усиливаются, а краевые и верхнебоковые в некоторых случаях исчезают, вновь появляясь на последнем обороте плоской спирали. На развернутой части между бугорчатыми главными ребрами развиты более тонкие промежуточные ребра без бугорков. Перегородочная линия анцилоцератидного типа. На плоскоспиральной части характерной чертой является узость первого бокового седла по сравнению со вторым и наличие глубокой и широкой боковой лопасти.

С р а в н е н и е. Начальная часть раковины *Kutatissites* геликоидальным навиванием и типом скульптуры проявляет большое сходство с родом *Helicancylus*, однако в отличие от *Kutatissites* у *Helicancylus* на наружной стороне ребра не прерываются, пупок геликса широкий и обороты лишь незначительно отходят от плоскости симметрии, образуя дисковидную форму. Сравнить более поздние стадии этих двух родов невозможно, так как у *Helicancylus* плоскоспиральная и развернутая части, характерные для рода *Kutatissites*, неизвестны. Наличием трехбугорчатых ребер и формой поперечного сечения оборотов на плоскоспиральной части род *Kutatissites* приближается к роду *Pseudocrioceras*, но отличается от него геликоидальной стадией развития.

На территории Юга СССР найдены следующие представители данного рода: *K. bifurcatus* K a k a b a d z e, 1970, *K. reticostatus* (E r i s t a v i, 1955), *K. helicoceroides* (R o u c h a d z e, 1938), *K. rionensis* (R o u c h a d z e, 1933), *K. helicoides* (R o u c h a d z e, 1933), *K. helicoides robusta* (E r i s t a v i, 1955), *K. princeps* (A v r a m, 1976), *K. rachathaensis* K a k a b a d z e, 1977, *K. densecostatus* K a k a b a d z e, sp. nov., *K. chreithiensis* K a k a b a d z e, sp. nov.

Стратиграфическое и географическое распространение. Низы нижнего апта Западной Грузии, Румынии; верхний баррем Юго-Восточной Франции. Нижний апт (более точный уровень не удается установить) Дагестана и Чечено-Ингушетии.

Kutatissites densecostatus Kakabadze, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1а, 1б

Ancyloceras sp. ind.: Rouchadzé, 1933, стр. 215, табл. VII, фиг. 2

Голотип — № 299/965, ГИН АН ГССР, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, апт (по И. М. Рухадзе, 1933).

Материал. Имеется только голотип этого вида.

Диагноз. Обороты геликса и плоской спирали низкие. На плоской спирали вначале развиты двуветвистые ребра, ветвление которых происходит от пупковых бугорков.

Описание. От геликса сохранился лишь последний оборот, который постепенно переходит в плоскую спираль. Последний представлен полным оборотом. Поперечное сечение в конце последнего оборота геликса округлое, чуть широкое, чем высокое. С началом плоской спирали оно становится эллипсоидальным (вытянутое в ширину), но в конце первого оборота форма сечения принимает субквадратное очертание.

Скульптура в конце геликоидальной части представлена одиночными трехбугорчатыми ребрами. Более тонкие безбугорчатые ребра редки. В начале плоской спирали выделяются двуветвистые ребра, ветвление которых происходит у пупковых бугорков. Обе ветви равные и имеют верхнебоковые и краевые (более слабые, чем пупковые) бугорки. Между двуветвистыми ребрами развиты 1 или 2 промежуточных ребра, которые также носят краевые бугорки. С возрастом пупковые бугорки усиливаются. В одном случае из пупкового бугорка исходят одновременно три ветви. На наружной стороне между краевыми бугорками ребра сглажены. В конце первого оборота ветвистые ребра отсутствуют, а промежуточные по сравнению с главными тонкие и наружную сторону пересекают непрерывно.

Перегородочная линия видна на плоскоспиральной части голотипа. Первая боковая лопасть широкая и глубокая; ее средняя ветвь почти вдвое длиннее остальных двух ветвей. Первое боковое седло узкое, двуветвистое. Второе боковое седло также двуветвистое, но вдвое шире, чем первое боковое.

Размеры, мм

№ экз.	в	ш	д	Д	В	Ш	О
Голотип 299/965	12	—	—	126	56 (0,44)	58 (0,46)	45 (0,35)

Сравнение. Наличием двуветвистых ребер и сильных пупковых бугорков описанный вид проявляет сходство с *K. bifurcatus* K a k a b., но отличается от него низкими и более широкими оборотами, большим числом промежуточных ребер и более тонкой скульптурой на плоскоспиральной час-

ти. Общей формой раковины и формой поперечного сечения оборотов приближается к *K. princeps* (A v r a m), но отличается от него более тонкой и густой ребристостью и большим числом промежуточных тонких ребер.

Местонахождение. Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, апт (более точный уровень И. М. Рухадзе не указывает).

*Kutatissites chreithiensis*²² Kakabadze, sp. nov.

Табл. IX фиг. 1

Голотип — экз. № 5/90, ГИН АН ГССР, Западная Грузия, с. Хрейти, нижняя часть нижнего апта.

М а т е р и а л. Имеется только голотип, который представлен последним оборотом геликса, плоскоспиральными оборотами и развернутой частью (стебель, крючок). Следует отметить, что среди всех известных экземпляров рода *Kutatissites* лишь на этом экземпляре присутствует развернутая часть.

Д и а г н о з. Плоская спираль состоит из 1,5 несприкасающихся оборотов (ширина превышает высоту). Стебель длинный, выпрямленный. Крючок круто загнутый. Скульптура представлена сильными трехбугорчатыми и более тонкими промежуточными ребрами. В конце плоской спирали бугорки отсутствуют, а на стебле и на крючке бугорчатая скульптура вновь появляется.

О п и с а н и е. Геликс правозавитой, переходит в плоскую спираль при высоте, равной 14 мм. Плоская спираль состоит из 1,5 умеренно возрастающих несприкасающихся оборотов. Стебель длинный, выпрямленный, а крюк круто загнутый; его конечная часть длинная и почти параллельна стеблю. Поперечное сечение последнего оборота геликса асимметричное, приближается к округлой форме, а на плоской спирали вначале эллипсоидальное (вытянутое в ширину), но затем постепенно принимает овальную (ширина превышает высоту) форму. Овальное сечение остается и на стебле. Скульптура на последнем обороте геликса и в начале плоской спирали представлена довольно сильными асимметричными ребрами с сильными краевыми, верхнебоковыми и пупковыми бугорками. С этими ребрами чередуются более тонкие безбугорчатые промежуточные ребра. С возрастом бугорки сглаживаются, и в конце плоскоспиральной части скульптура представлена безбугорчатыми ребрами. На стебле и на крючке скульптура усиливается; здесь между сильными, трехбугорчатыми ребрами развиты 2—3 более тонких ребра без бугорков. Перегородочная линия не сохранилась.

²² Название от с. Хрейти (Западная Грузия).

Размеры, мм

№ экз	в	ш	Д	В	Ш	П	Дл	В ₁
Голотип № 5/90	12,3	12,5	128	51 (0,39)	60 (0,46)	55 (0,42)	290	69
" "			77	28 (0,36)	31 (0,40)	35 (0,45)		

Сравнение. От наиболее близкого вида *K. helicoides* (Rouch.) отличается более сильными бугорками и отсутствием двуветвистых ребер, а также более широкими и низкими оборотами плоскоспиральной части.

Местонахождение. Западная Грузия, с. Хрейти, ущ. р. Буджа, мергелистые известняки нижней части нижнего апта.

Род *Toxoceratoides* Spath, 1924.

Toxoceratoides: Spath, 1924, стр. 78; Друщиц, Эристави, 1958, стр. 105; Casey, 1961, стр. 77; Day, 1974, стр. 13.

Типовой вид—*Toxoceras royerianum* d'Orbigny, 1842, нижний апт Юго-Восточной Франции.

Диагноз. Раковина анцилоцератидная или лептоцератидная. Главные ребра несут краевые (сильные), верхнебоковые и пупковые (слабые) бугорки. Промежуточные ребра без бугорков. На крючке ребра ветвятся от пупковых бугорков. На задней части крючка бугорки сглажены или вовсе исчезают. Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

Сравнение. Приближается к роду *Topohamites* Spath. О различии между ними говорится при описании последнего.

Замечание. В работе В. Аркела, Б. Каммела и К. Райта (Arkell et al., 1957) род *Toxoceratoides* сочтен за возможный синоним рода *Hamiticeras* Anderson, 1938. Однако В. В. Друщиц и М. С. Эристави (1958) совершенно справедливо эту группу рассматривают в качестве самостоятельного рода. Род *Toxoceratoides* более детально был охарактеризован Р. Кейси (1961), который также приходит к аналогичному заключению. Интересно, что полные экземпляры представителей данного рода неизвестны и, следовательно, род изучен сравнительно слабо. Выделение Ф. Етайо-Серна (Etaio-Serna, 1977, стр. 20) в роде *Toxoceratoides* нового подрода *Colombiceratoides*, по нашему мнению, необосновано, так как описанные этим автором экземпляры характеризуются лишь установленными ранее для рода *Toxoceratoides* Spath признаками.

На Юге СССР встречены: *Toxoceratoides rochi* (Casey), *T. caucasicus* (Kasansky) и *T. royerianus* (d'Orbigny).

Стратиграфическое и географическое распространение. Готерив? — нижний апт Западной Европы, Крыма, Кавказа, Австралии, Африки, Антарктиды.

Род *Tonohamites* S p a t h, 1924

Tonohamites: Spath, 1924, стр. 85; Casey, 1961, стр. 84.

Типовой вид—*Tonohamites decurrens* S p a t h, нижний апт, Германия.

Диагноз. Раковина анцилоцератидная или лептоцератидная. Скульптура на стебле представлена главными и промежуточными ребрами. Главные ребра несут сильные краевые бугорки. Верхнебоковые бугорки очень слабо развиты, а пупковые — вовсе сглажены. На наружной стороне стебля между краевыми бугорками ребра прерываются. С началом изогнутой части крючка бугорчатость исчезает и ребра становятся толстыми, массивными. На наружной стороне они значительно утолщаются. На внутренней же стороне ребра сильно утонены и изогнуты вперед.

Перегородочная линия анцилоцератидного типа.

С р а в н е н и е. В отличие от рода *Toxoceratoides* S p a t h данный род характеризуется ранним исчезновением пупковых бугорков (на стебле), отсутствием двуветвистых ребер на крючке и наличием сильных одиночных безбугорчатых ребер, заметно усиливающихся на наружной стороне крючка.

З а м е ч а н и е. Род *Tonohamites* всесторонне был охарактеризован Р. Кейси (1961) и мы полностью придерживаемся мнения этого автора о диагностических признаках данной группы. Однако отметим, что род *Tonohamites* все же недостаточно изучен, так как полные экземпляры его представителей неизвестны.

На Юге СССР найдены лишь представители трех видов: *Tonohamites cf. limbatus* C a s e y, *T. picteti* O o s t e r и *T. decurrens* S p a t h.

Стратиграфическое и географическое распространение. Западная Европа (Франция, Англия, Германия), Малый Кавказ, Западная Грузия — нижний апт; Зулуленд, Мадагаскар — средний апт.

5. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АНЦИЛОЦЕРАТИД

Всестороннее изучение отдельных представителей гетероморфных аммонитов имеет значение не только с точки зрения палеобиологических исследований, но и для детальной стратиграфии, так как отдельные их группы быстро эволюционируют во времени и большинство из них распространено широко. Однако к настоящему времени стратиграфическое значение многих групп еще недостаточно выяснено. Исключение в этом отношении не составляют и анцилоцератиды.

Семейство Ancyloceratidae характеризуется довольно узким вертикальным (валанжин-апт) и широким горизонтальным (Северная и Южная Америка, Гренландия, Шпицберген, Западная Европа, Крым, Кавказ, Русская платформа, Средняя Азия, Турция, Северо-Восточная Азия, Индия, Япония, Африка, Мадагаскар, Австралия, Антарктида) распространением. Наибольшего расцвета анцилоцератиды достигли в готеривских, барремских и аптских морях средиземноморской палеозоогеографической области, но, к сожалению, во многих регионах именно этой области они изучены сравнительно слабо. Не составляет исключения и Юг СССР. Некоторые группы анцилоцератид этого региона с целью их применения для детальных стратиграфических построений ранними исследователями изучались недостаточно. В данной главе предпринята попытка восполнить этот пробел. Вполне естественно, что данные по распространению родов и видов еще будут уточнены в будущем, однако выяснение стратиграфического значения представителей анцилоцератид даже на современном уровне наших знаний нам кажется своевременным и целесообразным.

В настоящей главе дается стратиграфическая характеристика готеривско-аптских отложений тех регионов Юга СССР, где анцилоцератиды, также как и другие головоногие моллюски, нередки и предпринята попытка сопоставления зональных схем, а также обсуждается вопрос сопоставления готеривско-аптских отложений Юга СССР с некоторыми южными и северными регионами Европы и показано, что в решении ряда вопросов этой проблемы анцилоцератиды играют одну из главных ролей.

5.1. Некоторые вопросы биостратиграфии готеривско-аптских отложений Юга СССР. На территории Юга СССР анцилоцератиды распространены неравномерно: в Крыму установлено наличие почти исключительно представителей криоцератитин, приуроченных к готеривским и барремским отложениям. Большое количество родов и видов анцилоцератид встречено в Западной Грузии, на Северном Кавказе и в Дагестане, где они распространены начиная с готерива до апта включительно; это представители как Crioceratitinae, так и Ancyloceratitinae. Сравнительно в малом количестве представлены они на Малом Кавказе. В Закаспии (Мангышлак, Колетдаг, Большой и Малый Балханы, Тураркыр) анцилоцератиды известны лишь из верхнебарремских и аптских отложений, где они в родовом и видовом отношении представлены сравнительно бедно. Таким образом, для изучения отдельных групп анцилоцератид благоприятными являлись в одном случае разрезы Крыма и Кавказа (для криоцератитин), а в другом случае разрезы Кавказа и Закаспия (для анцилоцератин).

Интересующие нас готеривско-аптские отложения Юга СССР представлены весьма гетерогенными литофациями, что, в свою очередь, обуславливает неоднородность состава органических остатков в одновозрастных, но различных по литологическому составу отложе-

ниях. Ниже дается краткая биостратиграфическая (по аммонитам) характеристика готерива-апта тех регионов Юга СССР, в которых помимо других аммонитов встречаются и представители анцилоцератид.

Предварительно следует отметить, что при биостратиграфической характеристике отдельных ярусов помимо личных наблюдений автора использованы все основные публикации, среди которых следует выделить: для Крыма — работы В. В. Друщица, 1956, 1960, М. С. Эристави, 1957, 1960, Н. К. Горн, 1974; для Кавказа — В. П. Ренгартена, 1909—1956, 1961, М. С. Эристави, 1951—1964, Н. П. Луппова, 1952, 1956, В. В. Друщица, 1960—1966, В. В. Друщица и И. А. Михайловой, 1966, 1979, В. В. Друщица и Т. Н. Горбачик, 1979, В. Л. Егояна, 1958—1965, 1968, 1977, Т. А. Мордвилко, 1956, 1960—1962, 1979, А. Г. Халилова, 1959, 1965, Э. В. Котетишвили, 1970, 1979; для Закаспия — А. Е. Глазуновой, 1953, Н. П. Луппова, 1936—1965, С. З. Товбиной, 1963, 1979, Т. Н. Богдановой, 1971, 1978, а также сводная работа — «Унифицированные стратиграфические схемы юрских и меловых отложений Средней Азии. Меловая система. Нижний отдел (коллектив авторов)», 1969. Учтены также новые данные, которые были заслушаны на втором совещании МСК в 1978 г. в г. Цхалтубо, по мезозою Кавказа (меловая секция).

5.1.1 Готерив Готеривские отложения наиболее богаты аммонитами в Крыму и в западной части Кавказа. В восточном направлении роль аммонитов уменьшается (Северная Осетия, Чечено-Ингушети, Дагестан, Восточная Грузия и т. д.) и в готериве Закаспия сводится на нет.

В Крыму готерив фаунистически сравнительно хорошо охарактеризован в разрезе долины р. Кача (окр. с. Верхоречье), однако как в этом, так и в соседних разрезах Юго-Восточного Крыма не все аммонитовые зоны готерива и соответствующие им отложения удается выделить, так как характерные виды обеих верхнеготеривских зон встречаются вместе в переотложенном состоянии.

Разрез долины р. Кача изучался многими исследователями (Каракаш, 1907, Вебер, 1937, Чернова, 1951, Друщиц, 1956, 1960, 1962, Эристави, 1957, Горн, 1974); учитывая их данные и наши полевые наблюдения в готериве устанавливается следующая последовательность: нижний готерив представлен (15—20 м) чередованием песчаных глин и железистых оолитовых песчаников с прослоями конгломератов. Богатый нижнеготеривский комплекс аммонитов—*Acanthodiscus* cf. *vačeki* N. et Uhl., *Endemsceras amblygonium* N. et Uhl., *Leopoldia leopoldiana* Orb., *L. biassalensis* Kar., *Valanginites nucleus* Roem. и др.—имеется в конгломератовом слое (0,5 м), представляющем базальное основание трансгрессивного нижнего готерива, налегающем на породы таврической серии, и содержащем в переотложенном виде формы обеих нижнеготеривских зон. Выше конгломератового слоя имеется чередование песчаных глин и железистых оолито-

вых песчаников с прослоями конгломератов (15—20 м), из которых указывается *Leopoldia leopoldina* O r b., *Valanginites nucleus* R o e m. и др. Данный уровень относится к верхней зоне нижнего готерива (Друщиц, 1957, стр. 57). Представители анцилоцератид как в этом, так и в других разрезах нижнего готерива Крыма очень редки. Нами были определены экземпляры вида *Crioceratites nolani* L e v., найденные Н. Е. Лысенко совместно с *Endemoceras oxugonium* N. et U h l. в верхней части нижнего готерива окр. с. Зуя (Центральный Крым).

Верхний готерив представлен серыми песчаниками, местами переходящими в оолитовые песчанистые известняки (мощность пачки около 60 м). Из этих песчаников отмечены—*Pseudomelania jacardi* P i c t., *Endemoceras liebeyi* O r p., *Biasaloceras saucum* D r u z., *Oosterella cultrata* O r b., *Barremites desmocerooides* K a r., *Valdedorsella renevieri* K a r., *Crioceratites duvali* L e v., *Pseudothurmannia* (*Balearites*) *balearis* N o l., *P. (B.) tauricus* E i c h w., а также *Hibolites longior* S c h w e t z. и др. Стратиграфически выше, в песчанистых глинах с прослоями мергелей (около 2 м) В. В. Друщиц (1960) указывает *Moutoniceras annulare* O r b., *M. honnoratianum* O r b. и др. Нами из этого уровня найдены *Crioceratites duvali* L e v., *C. ex gr. duvali* L e v. Непосредственно выше данной пачки залегает желто-бурый оолитовый известняк (1 м), отделенный размытой волнистой поверхностью от нижней пачки песчанистых глин. В этом слое содержится очень многочисленная и разнообразная аммонитовая фауна, среди которых имеются типичные виды как верхней зоны верхнего готерива—*P. (P.) mortilleti* P i c t., *P. (P.) picteti* S a r k., *Craspedodiscus discofalcatus* L a h., *Biasaloceras subsequens* K a r., *Euphyloceras ponticuli* R o u s s.—так и переотложенные аммониты нижней зоны верхнего готерива, зоны *Speetoniceras inversum* (*S. inversum* M. P a v l., *S. subinversum* M. P a v l., *S. versicolor* T r d.). Здесь же встречаются *Crioceratites duvali* L e v., *C. nolani* K i l., которые в Юго-Восточной Франции распространены от верхней части нижнего готерива до зоны *Pseudothurmannia angulicostata* включительно (Thieuloy, Thomel, 1964). Отмеченные руководящие для верхних двух зон готерива виды встречаются совместно в переотложенном состоянии во многих разрезах Юго-Западного Крыма и поэтому невозможно судить о мощностях отложений, соответствующих этим зонам; мы можем лишь говорить о наличии этих зон в рассматриваемом регионе.

На Кавказе готерив сравнительно хорошо представлен аммонитами в центральной части Северного Кавказа и в северо-западном окончании Кавказа. В некоторых регионах Закавказья аммонитами богато охарактеризован лишь верхний готерив (Западная Грузия, Малый Кавказ), а в более восточных регионах (Чечено-Ингушети, Дагестан) аммониты в готериве очень редки или вовсе отсутствуют. Для отдельных регионов Кавказа разными авторами предложены различ-

ные наименования зон, однако почти все авторы как нижний, так и верхний готерив, делят на две зоны.

На Северном и Северо-Западном Кавказе нижний готерив делится на нижнюю зону—*Acanthodiscus radiatus* (кроме вида-индекса встречаются *Acanthodiscus stenosus* Uhl., *Leopoldia biasalensis* Kar., *Endemoceras bifalcatum* Koen., *E. planicosta* Koen., *L. amblygonium* N. et Uhl. и др.; (анцилоцератиды из этого уровня не известны) и верхнюю—*Crioceratites nolani* (по В. Л. Егоян, 1976), или *Leopoldia leopoldiana* (по В. В. Друщину, 1979) (кроме вида-индекса встречаются *Crioceratites munieri* Sark., *C. nolani biasalensis* Lupp., *C. sablieri* Ast., *C. kiliani* Sark., *Leopoldia leopoldiana* Orb., *L. biasalensis* Kar., *Spitidiscus incertus* Orb., *Aegocrioceras seeleyi* N. et Uhl.).

Верхняя зона хорошо устанавливается лишь на северо-западном окончании Кавказа (Егоян, 1976).

Верхний готерив на Северном Кавказе делится на нижнюю зону *Speetonicerias inversum* или *Speetonicerias subinversum*, комплекс которой кроме видов-индексов составляют *Speetonicerias auerbachii* Eichw., *S. coronatiformis* M. Pavl., *S. inostranzevi* Kar. и др. (среди анцилоцератид из этого уровня встречены *Crioceratites duvali* Lev., *C. nolani* Kil.) и верхнюю зону—*Pseudothurmannia mortilleti*—*Craspedodiscus discofalcatus*, характеризующуюся комплексом аммонитов: *P. (P.) mortilleti* Pict. et Log., *P. (P.) pseudomalbosii* Sar. et Schön d., *P. (P.) renevieri* Sar. et Schön d., *Craspedodiscus discofalcatus* Lah., *C. caucasicus* Renng., *Sibirskites kowalewskii* M. Pavl., *S. umbonatus* Lah., *S. decheni* (Roem.) Lah., а также *Crioceratites duvali* Lev.

В Закавказье в пределах Грузии сравнительно богаты аммонитами квазиplatformенные отложения готерива (Западная Абхазия, полоса Рачинско-Лечхумской синклинали). По М. С. Эристави (1952, 1964) в нижнем готериве Юго-Западной Абхазии на основе единичных руководящих аммонитов установлены: 1) зона *Leopoldia bargamensis dubisiensis* и *Lyticoceras amblygonium* (кроме видов-индексов найдены *Leopoldia bargamensis* Kil., *Olcostephanus jeannoti* Orb.) и 2) зона *Crioceratites nolani* и *C. duvali* (кроме видов-индексов указать *Speetonicerias auerbachii* Eichw.). В верхнем готериве Западной Грузии, по М. С. Эристави (1964), выделяется одна зона *Pseudothurmannia angulicostata*. Позднее Э. В. Котетишвили (1978) ниже зоны *Pseudothurmannia angulicostata* в верхнем готериве Грузии выделила слои с *Speetonicerias subinversum*. Выделение данного уровня основывалось на находке геологом Б. В. Годзишвили в флишевых отложениях, в нижней части пасанаурской свиты (Восточная Грузия) одного экземпляра *Speetonicerias cf. subinversum* M. Pavl. (определение Э. В. Котетишвили). Ознакомление с этим экземпляром показало, что он неполный и на относительно ранних оборотах не удается проследить характерную для данного вида трехветвистость ребер. Принимая во внимание это обстоятельство

и то, что в слое с *S. cf. subinversum*, а также в ниже- и вышеследующих отложениях нет руководящих ископаемых, становится ясно, что выделение слоя с *Speetoniceras subinversum*, как стратиграфической единицы в общей зональной схеме нижнего мела Грузии требует дополнительной аргументации.

Новые стратиграфические и палеонтологические данные, полученные нами (Какабадзе, 1980) на основе исследования готеривских отложений в Рачинско-Лечхумской синклинали (разрезы рр. Риони, Рицеула и др.) и в Северо-Западной Абхазии (разрезы рр. Арква, Пшица), позволили установить в Грузии нижнюю зону верхнего готерива *Speetoniceras inversum*-*Speetoniceras auerbachii* и изменить виды-индексы смежных с этой зоной стратиграфических единиц. Для полного представления о стратиграфической последовательности верхнеготеривских отложений приводим описание разреза, составленного нами на обоих склонах р. Риони (теснина Хидикари). В данном разрезе наличие верхней зоны верхнего готерива фаунистически хорошо обосновано прежними исследователями (Джанелидзе, 1940, Эристави, 1952, 1964, И. П. Гамкрелидзе, 1966 и др.). В теснине Хидикари над сланцеватыми серыми известняками, мощностью 12 м, условно относимыми к верхнему валанжину, залегают:

K_1 ht_1 1. Средне- и местами тонкослоистые серые известняки со стяжениями кремня (элементы залегания: ЮЗ 190, $<60^\circ$)... 20 м.

2. Сходные породы с *Crioceratites polani* $K_1 l.$, *C. sp.* .. 15 м.

$K_1 ht_2$ 3. Среднеслоистые белые известняки. Найден *Speetoniceras versicolor astarta* $G_1 a s.$ 2 м.

4. Среднеслоистые серые известняки со стяжениями кремня. Найден *Crioceratites duvali* $L e v.$ 8 м.

5. Слой плотного серого известняка, в котором нами совместно с И. В. Кванталиани и Н. Н. Квахадзе были найдены *Speetoniceras auerbachii* $E i c h w.$, и *S. sp.* (вид *S. auerbachii* $E i c h w.$ из окрестностей с. Квацхути отмечался И. М. Рухадзе, однако без стратиграфической привязки). Из этого слоя нами дополнительно были найдены *Speetoniceras inversum* $M. P a v l.$, *Partshiceras katshienense* ($D r u z.$), *C. duvali* $L e v.$, *Biasaloceras saucium* $D r ú z.$, *Euphyllloceras sp.*, *Subsaynella sp.*, а также брахиоподы (*Symphythyris neocomiensis* ($O r b.$), фрагменты мшанок и зуб акулы 0,35 м.

6. Среднеслоистые белесовато-серые известняки, местами со стяжениями кремня. Встречены *Biasaloceras saucium* $D r ú z.$, *C. sp.* 3 м.

7. Чередование светло-серых плотных известняков и более мягких серых и светло-серых мергелистых известняков. В нижней части встречены *Pseudothurmannia* (*Pseudothurmannia*) *mortilleti* $P i c t. et L o g.$, и брахиоподы... 9 м.

8. Светло-серые толсто- и среднеслоистые с раковистым изломом известняки со стяжениями кремня. Найдены *P. (P.) genevieri* $S a g.$

et Schönd., P. (Balearites) balearis (Nol.), Acrioceras (Hoplocrioceras) pulcherrimum Orb., C. sp. 4,5 м.

9. Сходные породы с P. (P.) mortilleti Pict. et Log. 10 м.

10. Мергелистые известняки с P. (P.) mortilleti Pict. et Log. 5 м.

Выше следуют среднеслоистые плотные известняки с характерной для нижней зоны нижнего баррема аммонитами—*Holcodiscus uhligi* Karg., *H. gastaldi* Orb., *H. caillaudi* Orb. (Эристави, 1952, 1964).

Слой 1 условно относится к нижней части нижнего готерива. Слой 2 по находению *C. polani* Kil. и по стратиграфическому положению относится к верхней части нижнего готерива. Слои 3—6 на основе спитоничерасовой фауны соответствуют нижней части верхнего готерива. Слои 7—10 по содержащимся видам соответствуют верхней зоне верхнего готерива.

Западнее описанного разреза, в ущ. р. Рицеула ниже слоев с P. (P.) mortilleti Pict. et Log., P. (P.) picteti Sark., Acrioceras (Hoplocrioceras) pulcherrimum Orb. и *Craspedodiscus ex gr. speetonensis angusta* Glas. (соответствующих верхней зоне верхнего готерива) залегают толсто- и среднеслоистые известняки со стяжениями кремня. В них найдены *Speetonicerases cf. auerbachi* Eichw. и S. sp.

Верхняя зона верхнего готерива на основе нахождения P. (P.) mortilleti Pict. et Log., P. (P.) picteti Sark. установлена также в полосе развития переходных к флишевой фации в Северо-Западной Абхазии (Какабадзе, 1978), стратиграфически ниже которой в ущ. р. Арква нами найден *Speetonicerases ex gr. elegantum* Glas., а в ущ. р. Шица—*S. auerbachi* Eichw.

Таким образом, на территории Грузии в ряде разрезов непосредственно под фаунистически хорошо охарактеризованными отложениями псевдотурманниевой зоны верхнего готерива и выше нижнеготеривских слоев с *Crioceratites polani* выделяются отложения (мощностью до 13 м) с характерным для нижней зоны верхнего готерива аммонитовым комплексом—*Speetonicerases inversum* M. Pavl., *S. versicolor astarta* Glas., *S. ex gr. elegantum* Glas., *S. auerbachi* Eichw., *Partschiceras katschiense* (Drúz.), *Biasaloceras sauculum* Drúz., *Crioceratites duvali* Lev., *Euphyloceras* sp., *Subsaynella* sp. Первые три вида являются руководящими для нижней зоны верхнего готерива, зоны *Speetonicerases inversum* Северного Кавказа и зоны *Speetonicerases versicolor* Поволжья. Вид *S. auerbachi* Eichw. в основном характерен для нижней зоны верхнего готерива Северного Кавказа, хотя он, по В. Л. Егояну (1977), на Северо-Западном Кавказе поднимается и в верхнюю зону. Приведенный фактический материал позволяет выделить в нижней части верхнего готерива Грузии биостратиграфическую зону, именуемую нами как *Speetonicerases inversum*—*S. auerbachi* (Какабадзе, 1980).

Подстилающие данную зону слои нижнего готерива бедны аммонитами; известны лишь единичные находки *C. polani* Kil. и *C. duvali* Lev.

Эти слои, по нашему мнению, следует именовать *Crioceratites polani*, так как указанный из этого уровня вид *C. duvali* не только в Юго-Восточной Франции, но и в самой Грузии (в ряде разрезов в Раче и Западной Абхазии) довольно часто встречается из более высоких горизонтов верхнего готерива.

Верхняя же зона верхнего готерива Грузии сравнительно богата голвоногими (виды родов *Pseudothurmannia*, *Acrioceras*, *Crioceratites*, *Parthsiceras*, *Hibolites*, *Duvalia* и др.). В нашей коллекции из этого уровня особенно многочисленны виды рода *Pseudothurmannia* *S p a t h*, однако среди них вид *P. (P.) angulicostata*, признанный предшествующими исследователями видом-индексом, отсутствует. Ознакомление с музейными коллекциями и с литературными источниками показало, что на Кавказе и в Крыму под наименованием *P. angulicostata* определялись формы, которые на самом деле принадлежат к другим видам. Для данной зоны нами выбран новый вид-индекс *Pseudothurmannia mortilleti* (Какабадзе, 1980). Этот вид широко распространен в верхней части верхнего готерива Грузии и является характерным также для верхней зоны верхнего готерива многих регионов Западной Европы.

Исследуя вопрос стратиграфического распространения представителей анцилоцератид на Кавказе и в Крыму прежде всего бросается в глаза тот факт, что ранний готерив по сравнению с поздним готеривом бедно охарактеризован в родовом отношении. Первое появление криоцератитов отмечается в конце раннего готерива, притом представлены они типичными трехбугорчатыми видами, среди которых более широко распространен *Crioceratites polani* *K i l.* В некоторых регионах Юга СССР (Грузия, юго-западная часть Северного Кавказа) данный вид хотя и представлен немногочисленными экземплярами, но является характерным видом для верхней части нижнего готерива. Однако в Крыму, как было отмечено выше, данный вид встречен в верхнем готериве. На Северном Кавказе, в разрезе р. Ардон *C. polani* *K i l.* встречен выше слоев с *Speetoniceras versicolor* *T r a u t s c h.* вместе с «*Craspedodiscus*» *acherbachi* *E i s c h w.* (Друщиц, 1966, стр. 119). В связи с этим примечательно, что в Юго-Восточной Франции (Thieuloy, Thomel, 1964) вид *C. polani* *K i l.* в разрезах хотя и появляется раньше, чем *C. duvali* *L e v.*, но использовать эти виды как виды-индексы для верхней зоны нижнего готерива не рекомендуется, так как оба вида поднимаются до зоны *Pseudothurmannia angulicostata*.

Из сказанного следует, что в общей зональной схеме Юга СССР для верхней зоны нижнего готерива вид *Crioceratites polani* не может фигурировать как вид-индекс (Друщиц, 1977). Гораздо правильнее именовать верхнюю зону нижнего готерива Юга СССР как зону *Leopoldia leopoldiana-Crioceratites sablieri*. Вид *Crioceratites sablieri* на северном и северо-западном окончаниях Кавказа так же, как в Воконтской впадине, характеризует именно верхний уровень нижнего готерива. Из других анцилоцератид с этого уровня следует отметить *C. polani biasalensis* *L u p r.*, *C. munieri* *S a r.*, *C. duvali* *L e v.*

Нижняя зона верхнего готерива Юга СССР *Speetoniceras inversum*-*Subsavnella sayni* (Друщиц, 1977) богата аммонитами лишь на Северном Кавказе, а также в Грузии. В этой зоне характерны следующие представители анцилоцератид: *Crioceratites duvali* L e v., *Pseudothurmannia* (*Balearites*) *balearis* N o l., *P. (B.) tauricus* L e v.

Богато охарактеризована анцилоцератидами верхняя зона верхнего готерива, именуемая нами *Pseudothurmannia mortilleti*-*Craspedodiscus discofalcatus*; она довольно хорошо прослеживается во многих разрезах Северного Кавказа и Закавказья. В этой зоне преобладают тонкоробристые формы анцилоцератид: *Pseudothurmannia* (*P.*) *mortilleti* P i c t. et L o r., *P. (P.) picteti* S a r k., *P. (Balearites) balearis* N o l. Встречаются также *Crioceratites duvali* L e v., *C. honoratii* L e v. и *Acrioceras* (*Hoplocrioceras*) *pulcherrimum* O r b. Большинство отмеченных видов не переходит в нижний баррем, являясь (вместе с некоторыми видами рода *Craspedodiscus*) надежным критерием при сопоставлении готеривских отложений отдельных регионов Юга СССР и при проведении границы между готеривом и барремом. Как выяснилось, *Pseudothurmannia* (*P.*) *angulicostata* O r b., отмеченный как вид-индекс, на Юге СССР отсутствует. Основной причиной такого несоответствия, по нашему мнению, являлось то, что голотип данного вида потерян, а его рисунок (Orbigny, 1840, табл. 46, фиг. 3—4), по мнению некоторых авторов, является фантазией художника (Lereuge, Thomel, 1974 и др.); особенно это касается морфологии ранних оборотов. Здесь же следует отметить, что не все исследователи соглашались с этим мнением (Immel, 1978 и др.); по данным Г. Иммеля (1978) данный вид А. Орбиньи действительно существует, хотя до сегодняшнего дня его экземпляры очень редки. Фактом же является то, что многими исследователями под наименованием *P. angulicostata* O r b. были описаны формы, которые довольно сильно от-

Таблица 1

Зональное деление готерива Юга СССР

Ярус	Подъярус	З о н а	Характерные виды анцилоцератид
Г о т е р и в	верхний	<i>Pseudothurmannia mortilleti</i> - <i>Craspedodiscus discofalcatus</i>	<i>Pseudothurmannia</i> (<i>P.</i>) <i>mortilleti</i> , <i>P. (P.) picteti</i> , <i>P. (Balearites) balearis</i> , <i>Crioceratites duvali</i> , <i>C. honoratii</i> , <i>Acrioceras</i> (<i>Hoplocrioceras</i>) <i>pulcherrimum</i>
		<i>Speetoniceras inversum</i> - <i>Subsavnella sayni</i>	<i>Crioceratites duvali</i> , <i>C. nolani</i> , <i>Pseudothurmannia</i> (<i>Balearites</i>) <i>balearis</i> , <i>P. (B.) tauricus</i>
	нижний	<i>Leopoldia leopoldiana</i> - <i>Crioceratites sablieri</i>	<i>Crioceratites nolani</i> , <i>C. nolani biasalensis</i> , <i>C. munieri</i> , <i>C. sablieri</i>
		<i>Acanthodiscus radiatus</i> - <i>Endemoceras ambligonium</i>	

личаются и друг от друга, и от упомянутого рисунка, приведенного в работе А. Орбиньи. Из сказанного очевидно, что зону верхнего готерива Юга СССР, именуемую рядом с *Craspedodiscus discofalcatus* (Друщиц, 1979) как *Pseudothurmannia angulicostata*, следует переименовать. Мы предлагаем новый вид-индекс *Pseudothurmannia mortilleti*. Он довольно часто встречается как в Крыму, так и на Кавказе в верхней части верхнего готерива, являясь руководящим не только для этих регионов, но и для некоторых регионов Западной Европы, в том числе и для Воконтской впадины (Moulade, Thieuloy, 1967, стр. 229).

5.1.2. Баррем. Барремские отложения хорошо охарактеризованы аммонитами во многих регионах Юга СССР, однако в отличие от готеривских отложений корреляция отдельных регионов сравнительно затруднена.

В Крыму аммонитами наиболее богаты отложения нижнего баррема (Юго-Западный и Центральный Крым). Для нижнего баррема одним из лучших является разрез окрестностей с. Карагач, где по нашим наблюдениям, нижний баррем начинается базальной пачкой (конгломераты, конгломерат-брекчии, аргиллиты, песчаники) мощностью 0,4 — 0,5 м, выше которой залегают:

- $K_1 b_1$ 1. Слоистые песчаники и глины, содержащие в большом количестве развернутые аммониты — *Crioceratites tenuicostatus* Thomel, *Auritina aurita* E g., *Anahamulina picteti* Eich w. 2—2,5 м.
2. Серые, чуть более плотные глины с прослоями песчаных глин, с мелкими углистыми включениями. Найдены *Crioceratites emerici* Lev., *C. thiollierei* Ast., *C. otto-haasi* (Sark.), *Anahamulina picteti* Eich w., *A. subcylindrica* Orb., *Partschiceras infundibulum* Orb. 10—15 м.
- $K_1 b_2$ 3. На неровной поверхности пачки 2 с базальным основанием (конгломерат-брекчиевые известняки 0,35—0,40 м) залегают светло-коричневые глины, в которых найдены *Mesohibolites renngarteni* Kri m h., *M. semicanaliculatus* Bl., *M. eichwaldi* Sront. (опр. В. М. Нероденко) 2 м.

Слой 1 относится к нижнему баррему; *Crioceratites tenuicostatus* Thomel во Франции встречается в низах нижнего баррема (Thomel, 1964). Виды *Auritina aurita* E g. и *Anahamulina picteti* Eich w. характерны для нижнего баррема Юга СССР. Видовой комплекс слоя 2 также нижнебарремский, характерен для зоны *Crioceratites emerici*. Слой 3 по белемнитам датируется верхним барремом.

От описанного разреза фациально несколько отличается разрез баррема в окр. с. Верхоречье (ущ. р. Кача), где на неровной поверхности слоя желто-бурого известняка верхнего готерива залегают:

- $K_1 b_2$ 1. Красно-бурые, местами серые, комковатые и брекчиевые известняки, с типичными для нижнего баррема формами *Holcodiscus sailaudi* Orb., *H. gastaldi* Orb., *Spitidiscus andrussowi* Kar., *S. fallaciosus* Coq., *S. seunesi* Kil. и др. Встречаются также общие

для нижнего и верхнего баррема виды *Barremites difficilis* O r b., *B. psilotatus* U h l., *Protetragonites crebrisulcatus* U h l. и др. 1,5—2 м.

$K_1 b_2$ 2. Темно-серые и буровато-серые глины. В нижней части (15—20 м) встречаются позднебарремские головоногие: *Silesites seranonis* U h l., *S. trajani* T i e t z e, *Heteroceras* sp., *Barremites fallaciosus* K i l., *B. subdifficilis* (K a r.), *Costidiscus recticostatus* U h l., *Hibolites jaculum* P h i l l., *Mesohibolites minareticus* K r i m h. и др.

Слой 1 содержит типичные аммониты нижнего баррема (отмеченные виды родов *Holcodiscus* и *Spitidiscus*). Примечательно, что готеривские элементы, обильно встреченные в нижележащем слое, здесь не имеются. Слой 2 по содержащимся ископаемым датируется верхним барремом. Выделение же зон в данном разрезе, как и в большинстве разрезов Юго-Восточного Крыма, не представляется возможным.

На Северном и Северо-Западном Кавказе установлено (Луппов, 1952, Друщиц, 1962, 1966, Егоян, 1977) наличие нижнебарремской зоны *Holcodiscus caillaudi*—*Crioceratites emericii*. Кроме видов-индексов встречаются *Holcodiscus perezianus* O r b., *Spitidiscus fallaciosus* C o q., *Silesites vulpes* C o q., *Barremites vocontium* S a u n., *Auritina aurita* E g., *Anahamulina* aff. *quenstedti* U h l. и др. Попадают также анцилоцератиды — *Acrioceras* (*Hoplocrioceras*) *dilatatum* O r b., *A.* (*Hoplocrioceras*) *fissicostatum* (R o e m.).

Верхний баррем в центральной части Северного Кавказа на зоны не расчленяется, так как на границе между барремом и аптом во многих разрезах имеется размыв, и комплекс верхнебарремской ископаемой фауны с этого уровня (*Hemihoplites* (*Matheronites*) *ridzewskyi* (K a r.), *H.* (*H.*) *feraudianus* (O r b.), *H.* (*H.*) *soulieri* M a t h., *Heteroceras astierianum* O r b., *Argvethites Iashensis* R o u c h., *Imerites michailovae* K a k a b., *Colchidites ellipticus* R o u c h., *C. trifurcatus* K a k a b., *Silesites seranonis* O r b., и др.) находится в переотложенном виде; в ряде разрезов вместе с переотложенным комплексом верхнего баррема встречаются и нижеаптские элементы.

На Северо-Западном Кавказе, по данным В. Л. Егояна (1977), в верхнем барреме выделяется только одна зона *Silesites seranonis* с комплексом аммонитов: *Silesites seranonis* U h l., *Barremites strettostoma* U h l., *Heteroceras astierianum* O r b., *Holcodiscus nodosus* K a r., *Heinzia ouachensis* C o q., *H. provincialis* O r b., *Macroscaphites yvani* P u z., *Anahamulina silesiana* U h l., *Hamulina astieriana* O r b., *Costidiscus resticostatus* O r b., *Pseudocrioceras* ex gr. *orbignianus* (M a t h.), *Hemihoplites* (*H.*) *feraudianus* O r b., *H.* (*H.*) *soulieri* (M a t h.).

Выше этих слоев выделяются слои с *Colchidites*. Если в других регионах Юга СССР верхнебарремский возраст зоны *Colchidites securiformis* не вызывает сомнений (Луппов, Сиротина, Товбина, 1960, Друщиц, 1962,

1963, Товбина, 1963, Котетишвили, 1970, Какабадзе, 1971 и др.), то в этом регионе, по мнению В. Л. Егояна (1965, 1977), слои с *Colchidites* следует отнести к низам нижеаптской зоны *Deshayesites weissi*, хотя, как он сам же отмечает (1977), в данном регионе колхидиты встречаются редко и еще не удается точно ограничить занимаемую ими часть разреза. Это не исключает того, что подошва колхидитовых слоев может располагаться ниже границы баррема-апта. Ясно одно: из-за недостаточности материала в отмеченном регионе решить вопрос о возрасте зоны *Colchidites securiformis* не представляется возможным.

Возрасту колхидитовых слоев, как известно, было посвящено множество работ и начиная с 60-х годов почти все исследователи сходятся на том, что зона *Colchidites securiformis* относится к верхнему баррему. Данный вопрос специально обсуждался и нами (Какабадзе, 1971), поэтому здесь лишь коротко отметим, что как в Западной Грузии, так и на Малом Кавказе (опорным здесь следует считать разрез с. Агарек) и в Закаспии (разрезы Копетдага и др.), где отложения, соответствующие уровню зоны *Colchidites securiformis*, хорошо охарактеризованы представителями колхидитов, сопутствующий комплекс ископаемой фауны заведомо верхнебарремский и не содержит заведомо аптских элементов. В этой связи интересно отметить, что согласно новым исследованиям в Южной Африке (Klinger, 1967) и в Юго-Восточной Франции (Arnaud-Vanneau A., Arnaud H., Thieuloy J. P., 1976) уровни, соответствующие зоне *Colchidites securiformis*, на основе комплекса аммонитов также датируются верхним барремом.

Для установления границы баррема-апта новые исследования были проведены нами на Северо-Восточном Кавказе (Дагестан), где было установлено, что в верхнем барреме в ряде разрезов фаунистически четко выделяются слои с *Nemihoplites* (*Matheronites*) *ridzewskiyi* (колхидиты не встечены), которые ни в одном разрезе отмеченных регионов не содержат элементов аптского яруса. Выше этих слоев следуют нижеаптские отложения с *Pseudocrioceras waageni* (A n t h.), *Deshayesites weissi* N e u m. et U h l., *Procheloniceras* sp. (Какабадзе и др., 1978).

В Закавказье за опорные следует принять разрезы Грузии, где в нижнем барреме установлено наличие двух зон: 1) нижней—*Holcodiscus caillaudi* (Э р и с т а в и, 1951)²³ (кроме вида-индекса встречаются *Holcodiscus perezi* O r b., *H. falax* S o q., *H. gastaldi* O r b., *H. uhligi* K a r., *Spitidiscus fallacios* S o q., *S. vandenheckei* O r b., *Astieridiscus morleti* K i l., *Paracrioceras rondishiense* K a k a b., *Acrioceras* (*Acrioceras*) *muckleae* S a r k. и др); 2) верхней—*Heinzia matura*-*Subpulchellia plana* (Котетишви-

²³ Именован в Грузии зону *Holcodiscus caillaudi* и вторым видом-индексом *Crioceras emeric* (Котетишвили, 1970, 1979), по нашим данным не представляется возможным; как выясняется, ни один из тех единичных экземпляров, которые были описаны прежними исследователями как *C. emeric*, не принадлежит к данному виду.

ли, 1979) (кроме видов-индексов встечаются *Pulchellia galeata* В и с h., *P. multcostata* R i a d., *Heinzia ouachensis* С о q., *H. cf. Iorioli* N i c k., *H. (Carstenia) cf. lindigi* K a r s t., *Subpulchellia brevicostata* K o t e t., *Paracrioceras dolloi* (S a r k.), *C. otto-haasi* (S a r k.), *P. cf. elegans* (K o e n e n).

В верхнем барреме Грузии были установлены две зоны: 1) зона *Imerites giraudi* (в этой зоне встречаются *Imerites favrei* R o u c h., *I. sparcicostatus* R o u c h., *Eristavia varnensis* N i k., *E. tvishiensis* K a k a b., *Costidiscus recticostatus* O r b., *Barremites difficilis* O r b., *Audouliceras collignoni* S a r k., *A. tzotnei* R o u c h., *Hemihoplites (Hemihoplites) khwamliensis* R o u c h., *H. (H.) soulieri* M a t h. и др.); 2) зона *Colchidites securiformis* (кроме вида-индекса встречаются *Heteroceras vermiforme* R o u c h., *H. eristavii* K a k a b., *H. astieri* O r b., *Argvethites lashensis* R o u c h., *A. minor* R o u c h., *Colchidites colchicus* D j a n., *C. shaoriensis* D j a n., *C. tenuicostatus* K a k a b., *Paraimerites planus* R o u c h., *P. densecostatus* R e n n g., *Eristavia dichotoma* E r i s t., *Macroscaphites yvani* P u z., *Costidiscus recticostatus* O r b., *Barremites strettostoma* U h l., *B. subdifficilis* K a r., *Protetragonites crebrisulcatus* U h l., *Audouliceras tzotnei* (R o u c h.), *Eulytoceras rossii* P a r., *Euphyloceras thetys* O r b. и др.). К этим двум верхнебарремским зонам, по Э. В. Котетишвили 1979, прибавляется зона *Matheronites khwamliensis*, расположенная ниже зоны *Imerites giraudi*. На основе наших полевых наблюдений и анализа литературных данных (Котетишвили, 1970, Какабадзе, 1971, 1972, Шарикадзе, 1975 и др.) мы пришли к выводу, что данный уровень не может называться зоной *Matheronites khwamliensis*, так как вид *Hemihoplites (Matheronites) khwamliensis* Rouch. встречается и в последующих двух—имеритовых и колхидитовых—слоях. В Западной Грузии в разрезе р. Габоурасгеле, ниже слоев с типичным комплексом зоны *Imerites giraudi* залегают слои с *Hemihoplites* (в старом понимании *Matheronites*)—*H. (H.) khwamliensis* (R o u c h.), *H. (H.) soulieri* (M a t h.) и др. Однако вид *H. (H.) khwamliensis* в этом же разрезе встречен и выше вместе с типичными аммонитами зоны *Imerites giraudi* (Котетишвили, 1970). В других разрезах (сс. Лаше, Рондиши и др.) этот вид встречен и в зоне *Colchidites securiformis*. Примечательно также, что в некоторых разрезах Западной Грузии (сс. Гелавери, Рондиши, Гореша), в которых отмечалось наличие зоны *M. khwamliensis*, непосредственно выше за этими слоями согласно следуют слои с типичным комплексом зоны *Colchidites securiformis*. Следовательно, слои с *Hemihoplites* в этих разрезах частично соответствуют уровню зоны *Imerites giraudi*. В этой связи примечательно также то, что в разрезах сс. Бетлеви, Гумбри, Хашупсе, р. Цкалцитела, где зона *Imerites giraudi* охарактеризована типичным для данного уровня комплексом гетероцератид, в подстилающих породах слои с *Hemihoplites* не выделяются. Рассматриваемый уровень (т. е. слои, подстилающие зону *Imerites giraudi*) на территории Грузии в разрезах охарактеризован немногочисленной, но довольно разно-

образной фауной головоногих моллюсков: *Hemihoplites* (*Hemihoplites*) *soulieri* (M a t h.)—разрезы сс. Лаше, Корнеба, рр. Габоурасгеле, Ингури; Н. (Н.) *kwamliensis* R o u c h.—разрезы сс. Лаше, Корнеба, Мсхлити, рр. Габоурасгеле, Арква; Н.(Н.) *feraudianus* (O r b.)—разрез р. Арква²⁴; *Audouliceras collignoni* (S a r k.)—разрез с. Бетлеви; *Eulytoceras phestum* (M a t h.)—разрез с. Твиши; *E. thetys* (O r b.)—разрез с. Гореша; *Protetragnonites crebrisulcatus* (U h l.)—разрез с. Гореша, рр. Габоурасгеле, Цкалцитела; *Paracrioceras barremense* (K i l.)—разрезы сс. Гелавери, Знаква; *P. depckmanni* (K o e n.) —разрез с. Знаква; *P. stadlaenderi* (M ü l l e r)—разрез р. Рицеула; «*Acanthodiscus*» *amadei* U h l.—разрезы р. Габоурасгеле, сс. Гореша; Корнеба; *Costidiscus* cf. *striatisulcatus* O r b.—разрез р. Габоурасгеле; *C. microcostatus* S i m., B a c., S o g.—разрезы сс. Рондиши, Гореша; *Barremites strettostoma* M a t h.—разрез с. Гореша; *Heteroceras* sp.—разрез р. Цкалцитела; *Mesohibolites elegans* S c h w.—разрез р. Габоурасгеле; *M. longus* S c h w.—разрезы р. Габоурасгеле, с. Корнеба; *Hibolites inguriensis* R o u c h.—разрез с. Корнеба.

Среди перечисленных верхнебарремских головоногих моллюсков, по нашему мнению, самыми значительными являются виды *Hemihoplites* (Н.) *soulieri* (M a t h.) и *Paracrioceras barremense* (K i l.), которые имеют весьма широкое географическое и узкое стратиграфическое распространение. Вид Н. (Н.) *soulieri* (M a t h.), как в стратотипе, так и на Северо-Западном Кавказе и в Грузии, характеризует нижнюю часть верхнего баррема, а вид *P. barremense* (K i l.), как это показали специальные исследования. Ж. П. Телуа (1979), на территории Франции характерен именно для самой нижней части верхнебарремского яруса.

Ясно, что охарактеризованный стратиграфический уровень не может называться зоной *Hemihoplites kwamliensis*. Данный вид местный, за пределами Грузии неизвестен, и, как было показано, в ряде разрезов встречается на уровнях двух вышеследующих зон *Imerites giraudi* и *Colchidites securiformis*. Таким образом, данный уровень, причисляемый нами раньше (Какабадзе, 1971) к зоне *Imerites giraudi*, выделяется здесь как зона *Paracrioceras barremense*—*Hemihoplites soulieri*.

В Закаспии нижний баррем руководящими аммонитами не охарактеризован. Верхний баррем сравнительно богат аммонитами в Туаркыре, на Большом и Малом Балханах и особенно в Копетдаге. На основе богатого комплекса аммонитов здесь установлена (Луппов, Сиротина, Товбина, 1960, Товбина, 1963, Богданова, 1971, 1978) следующая последовательность: 1) нижний, имеритовый горизонт (*Imerites giraudi multicostata* T o v b., *I. giraudi angulicostata* T o v b., *I. cf. sparcicostatus* R o u c h., *Eristavia* sp., *Argvethites balchanicus* K a k a b., *A. aff. lasc'hensis* R o u c h., *Heteroceras* sp.); 2) средний, колхидитовый горизонт (*Colchidites ratshensis* R o u c h.,

²⁴ Точный стратиграфический уровень данного вида в этом разрезе не установлен.

C. ratshensis kopetdaghensis T o v b.) и 3) зона *Turkmeniceras turkmenicum* (кроме вида-индекса встречаются *T. turkmenicum longicostata* T o v b., *T. multicoatum* T o v b., *T. geokderense* T o v b., *T. rarecostatum* B o g d., *T. tumidum* B o g d.). Найдены также анцилоцератида — *Hemihoplites* (*Hemihoplites*) *turkmenicus* L u p p., Н. (Н.) *brevicostatus* B o g d., Н. (*Matheronites*) *ridzewski* K a r.

Из краткого биостратиграфического обзора барремских отложений сравнительно богатых аммонитами регионов Юга СССР очевидно, что некоторые представители анцилоцератид для баррема имеют большое стратиграфическое значение. В нижней зоне *Holcodiscus caillaudi*—*Crioceratites emerici* нижнего баррема среди анцилоцератид характерны *C. emerici* L e v., *C. thiollierei* (A s t.), *Acrioceras* (*Acrioceras*) *nucleae* S a r k., *A.* (*Hoplacrioceras*) *dilatatum* (O r b.), *A.* (Н.) *pulcherrimum* (O r b.). Из перечисленных видов *C. emerici* L e v. широко распространен в Крыму и на Северном Кавказе, принимая значение вида-индекса для нижней зоны нижнего баррема.

В Западной Грузии в выделенной в верхней части нижнего баррема зоне *Subpulchellia plana*—*Heinzia matura* кроме пульхеллиид встречаются и анцилоцератида: *Paracrioceras dolloi* (S a r k.), *P. rondischense* K a k a b., *P. cf. elegans* (K o e n.). *C. otto-haasi* (S a r k.), Примечательно, что в общей зональной схеме Юга СССР данную зону невозможно выделить, так как за пределами Грузии она не установлена.

В верхнем барреме Юга СССР анцилоцератида сравнительно малочисленны в родовом и видовом отношении, однако для решения некоторых спорных вопросов биостратиграфии отдельных регионов и, следовательно, при их корреляции, анцилоцератида также играют одну из главных ролей. Ниже дается попытка, используя виды анцилоцератид (вместе с другими аммонитами), дать пояснения по некоторым биостратиграфическим вопросам верхнего баррема Юга СССР. Начнем с вопроса о проведении границы между барремом и аптом.

Этот вопрос связан с надколхидитовой зоной *Turkmeniceras turkmenicum*, которая была выделена в верхах верхнего баррема Закаспия (Товбина, 1963, Богданова, 1971, 1978). Некоторые исследователи (Михайлова, 1970 и др.) данную зону относят к нижнему апту, основываясь в основном на том, что род *Turkmeniceras* является предком рода *Deshayesites*, представляя собой наиболее древний член семейства *Deshayesitidae*, и апт следует начинать с первым появлением дегезитид. По нашему мнению, это малонадежный аргумент для решения столь спорного вопроса. При исследовании подобных вопросов, т. е. при проведении границ между ярусами главное значение должны иметь данные по стратиграфическому распространению не семейств, а родов или более низких таксономических единиц. К тому же род *Turkmeniceras* не истинный пред-

ставитель дегезитид, являясь переходным звеном от *Colchidites* к *Deshayesites* или от *Hemihoplites* к *Deshayesites*²⁵.

Исходя из вышеотмеченного, мы считаем, что для решения вопроса стратиграфической принадлежности зоны *Turkmeniceras turkmenicum* значение имеет анализ всего аммонитового комплекса данной зоны. Кроме туркменицерасов в этой зоне значительны находки (Богданова, 1978 и др.) представителей рода *Hemihoplites*: *H. (H.) turkmenicum* (L u p r.), *H. (H.) brevicostatus* (B o g d.) и *H. (Matheronites) ridzewskyi* (K a r.), а также *Barremites*(?) sp. Вид *H. (H.) turkmenicum* (L u p r.) местный, однако, как видно из детального описания Н. П. Луппова (1936, стр. 122,

Таблица 2

Зональное деление баррема Юга СССР

Ярус	Подъярус	Зона ²⁶	Характерные виды аммонитов
Б а р р е м	верхний	<i>Turkmeniceras turkmenicum</i> - <i>Matheronites ridzewskyi</i>	<i>Hemihoplites (H.) turkmenicus</i> , <i>H. (H.) brevicostatus</i> , <i>H. (Matheronites) ridzewskyi</i> <i>H. (M.) trispinosus</i> , <i>H. (M.) brevispinus</i> , « <i>Acrioceras</i> » <i>furcatum</i> , « <i>Parancyloceras</i> » <i>bidentatum</i>
		<i>Colchidites securiformis</i>	<i>H. (H.) khwamliensis</i> , « <i>Acrioceras</i> » <i>furcatum</i>
<i>Imerites giraudi</i>		<i>H. (H.) khwamliensis</i> , <i>Pseudocrioceras</i> ex gr. <i>orbignianum</i> , <i>Audouliceras</i> sp.	
<i>Hemihoplites soulieri</i> - ? <i>Silesites seranonis</i>		<i>H. (H.) soulieri</i> , <i>H. (H.) khwamliensis</i> , <i>H. (H.) feraudianus</i> , <i>Audouliceras colignoni</i> , <i>Paracrioceras barremense</i> , <i>P. deackmanni</i> , <i>P. stadtländeri</i>	
	нижний	<i>Holcodiscus caillaudi</i> - <i>Crioceratites emerici</i>	<i>Paracrioceras dolloi</i> , <i>P. elegans</i> , <i>P. rondishienense</i> , <i>Crioceratites emerici</i> , <i>C. otto-haasi</i> , <i>C. thiollierei</i> , <i>C. tenuicostatum</i> , <i>Acrioceras (A.) mukleae</i> , <i>A. (A.) isocostatum</i> , <i>A. (Hoplocrioceras) dilatatum</i> , <i>A. (H.) fissicostatum</i>

²⁵ Высказанная С. З. Товбиной (1965) идея о происхождении рода *Turkmeniceras* от рода *Colchidites* все еще является спорной (Какабадзе, 1971); имеются и другие данные (Casey, 1964, Wiedmann, 1966), указывающие на предполагаемую связь *Turkmeniceras* и *Hemihoplites*.

²⁶ В работе в основном принята зональная схема баррема и апта Юга СССР, предложенная В. В. Друщицем (199). Отличие заключается в том, что нами выше зоны *Colchidites securiformis* в верхнем барреме выделена зона *Turkmeniceras turkmenicum*-*Matheronites ridzewskyi*. В схеме В. В. Друщица для Юга СССР выделена зона *Turkmeniceras turkmenicum* и она отнесена к аптскому, а не барремскому ярусу. Изменено наименование и нижней зоны верхнего баррема: добавлен новый вид-индекс *Hemihoplites soulieri*, а прежний вид-индекс *Silesites seranonis* нами принимается условно, так как на территории Юга СССР из-за недостаточности фактического материала не представляется возможным установить стратиграфический диапазон и взаимоотношение данного вида с другими руководящими ископаемыми барремского яруса.

табл. X, фиг. 1—3), этот вид очень близок к позднебарремскому руководящему виду *H. (H.) feraudianus* (O r b.). Большое значение имеет нахождение вида *H. (Matheronites) ridzewskyi* (K a r.) (Богданова, 1971, 1978), широко распространенного в верхнем барреме Северного Кавказа. Вместе с тем подрод *Hemihoplites* (*Hemihoplites*) в Юго-Восточной Франции, Болгарии, Румынии и в других регионах Западной Европы (как и на Кавказе) выше баррема не поднимается, являясь надежным руководящим верхнебарремским подродом. Таким образом, исходя из приведенных фактических данных и учитывая, что типичные аптские виды появляются стратиграфически выше зоны *Turkmericeras turkmenicum*, данная зона должна быть оставлена в барреме.

По-прежнему одним из актуальных остается вопрос о корреляции нижнемеловых отложений регионов Юга СССР и в частности корреляции верхнебарремских и нижнеаптских подразделений Туркмении, Северного Кавказа и Закавказья.

Для исследования данного вопроса, по нашему мнению, большое значение имеет установление истинной стратиграфической последовательности соответствующего интервала на территории Грузии, Дагестана и Туркмении. Среди северокавказских разрезов зона *Matheronites ridzewskyi*, в кровле которой проводится граница между барремом и аптом, лучше всего представлена в Дагестане и, следовательно, именно этот регион должен играть решающую роль при корреляции. Зону *Matheronites ridzewskyi* все предшествующие исследователи вслед за В. П. Ренгартеном (1951) и М. С. Эристави (1960) считали аналогом зоны *Colchidites securiformis* Грузии. Однако для подобного заключения нет веских данных. Во-первых не только вид *Hemihoplites (Matheronites) ridzewskyi* (K a r.), но и ни один из представителей подрода *Hemihoplites (Matheronites)* в Грузии вообще не известен, а представители рода *Colchidites*, как и другие *Heteroceratidae*, в Дагестане для зоны *Matheronites ridzewskyi* не характерны. Вместе с *H. (M.) ridzewskyi* (K a r.) и *H. (M.) trispinosus* (K o e n.) встречается лишь множество экземпляров «*Acriceras*» *furcatum* O r b. Как показал анализ литературных данных (Ренгартен, 1926, 1931, Друщиц, 1960, Друщиц, Михайлова, 1966 и др.), а также наши полевые наблюдения, в более западных от Дагестана регионах Северного Кавказа зона *Matheronites ridzewskyi* нигде не представлена полно: на границе между барремом-аптом обнаруживается слой с переотложенной ископаемой фауной верхнего баррема и нижнего апта. Выясняется, что именно из этого переотложенного уровня отмечались совместные находки *Colchidites*, *Imerites*, *Matheronites*, а также *Turkmericeras* и др. На северо-западном же окончании Кавказа (данные В. Л. Егояна) из-за отсутствия во многих разрезах достаточного фактического материала не удается однородно решить вопрос стратиграфической приуроченности матеронитовых и колхидитовых слоев. Однако опорным разрезом здесь, по нашему мнению, следует считать разрез р. Пшеха, где как по нашим исследованиям, так и

по В. Л. Егояну (1976), четко устанавливаются слои с колхидитами (*Sarasini Rouch.*, *S. cf. ratschensis Rouch.*, *Barremites ex gr. strettostoma Uhl.*, *Mesohibolites beskidensis Uhl.*), а стратиграфически выше—матеронитовые слои с *H. (Matheronites) ridzewskyi Karg.*, *H. (H.) aff. soulieri Math.*, «*Ancyloceras*» sp. Стратиграфически еще выше появляются первые *Deshayesites sp. sp.*, *Audouliceras renauxianum pschечense Eg.* и др.

Возвращаясь к рассмотрению стратиграфического положения зоны *Matheronites ridzewskyi* в Дагестане, отметим, что отсутствие в этих слоях колхидитов не случайно: соответствующий колхидитовым слоям уровень должен находиться ниже слоев зоны *Matheronites ridzewskyi*. В разрезе с. Цудахар в глинистых песчаниках, подстилающих слои зоны *Matheronites ridzewskyi*, нами были найдены *Paraimerites cf. densecostatus (Renng.)* и *Imerites cf. sparcicostatus Rouch.* Эта находка имеет большое значение, так как по всему Дагестану подстилающие зону *Matheronites ridzewskyi* слои, как правило, не содержат аммонитов, определенных до вида, и именно поэтому ниже матеронитовых слоев зоны не выделялись. Вид *I. sparcicostatus Rouch.* в Грузии появляется в зоне *Imerites giraudi* и переходит в зону *Colchidites securiformis*. Что касается вида *P. densecostatus (Renng.)* то он, как и все остальные виды рода *Paraimerites*, появляется лишь в зоне *Colchidites securiformis* (Какабадзе, 1976, 1971). Следовательно, подстилающие зону *Matheronites ridzewskyi* слои, по нашим данным, должны сопоставляться с зоной *Colchidites securiformis* Грузии и с горизонтом *Colchidites ratschensis* в Туркмении. Собственно же зона *Matheronites ridzewskyi* Дагестана, как это предполагала Т. Н. Богданова (1971), сопоставляется с туркменской зоной *Turkmeniceras turkmenicum*, который четко выделяется выше слоев с колхидитами (горизонт *Colchidites ratschensis*) и в которой кроме представителей рода *Turkmeniceras*, встречаются представители *Nemiohlites*, в том числе и *H. (M.) ridzewskyi Karg.* В Грузии этому интервалу, по-видимому, соответствуют надколхидитовые слои, не охарактеризованные руководящими аммонитами; в тех разрезах, где мощности верхнебарремских отложений сравнительно большие—сс. Бетлеви (Котетишвили, 1970), Схвава, Хашупсе и др. (Какабадзе, 1971)—выше колхидитовых слоев (до появления типичных нижнеаптских аммонитов) выделяются слои (не охарактеризованные руководящими ископаемыми), которые все еще относятся к верхнему баррему, и, по всей вероятности, именно этому интервалу и соответствуют отложения зоны *Turkmeniceras turkmenicum* Закаспия.

5.1.3. Апт. На территории Юга СССР богатые аммонитами аптские отложения имеются в первую очередь на Северном Кавказе, в Закавказье и в Закаспии. Нижний апт аммонитами наиболее детально расчленяется в Туркмении, а средний и верхний апт — одинаково хорошо во всех отмеченных выше регионах.

В Закаспии между зонами *Turkmeniceras turkmenicum* и *Deshayesites weissi*, по Т. Н. Богдановой (1971, 1978), выделяется зона *Deshayesites turkurgicus*, которая также, как вышеследующие нижеаптские зоны— *Deshayesites weissi*, *Deshayesites deshayesi* и *Dufrenoya furcata*,— в основном охарактеризована видами дегезитид. Анцилоцератида в этих зонах встречаются редко; в зонах *Deshayesites weissi* отмечаются единичные находки *Toxoceratoides* sp., а в зонах *Deshayesites deshayesi* и *Dufrenoya furcata* найден *Toxoceratoides royerianus* Orb. (Богданова, 1971). Что касается представителей *Tropaeum* (*Tropaeum*), то они встречаются на Мангышлаке, однако в «аптской плите» во вторичном залегании вместе с другими нижеаптскими аммонитами.

Таблица 3
Сопоставление верхнего баррема Грузии, Дагестана и Туркмении

Регион	Грузия	Дагестан	Туркмения
Подъярус			
Верхний баррем	Руководящими видами не охарактеризована	Зона <i>Matheronites ridzewskyi</i>	Зона <i>Turkmeniceras turkmenicum</i>
	Зона <i>Colchidites securiformis</i>	Слон с <i>Paraimerites cf. densecostatus</i>	Горизонт <i>Colchidites ratsheniss</i>
	Зона <i>Imerites giraudi</i>	Аммониты не найдены	Горизонт <i>Imerites giraudi multicostrata</i>
	Зона <i>Paracrioceras bargemense-Hemihoplites soulieri</i>	Аммониты не найдены	Аммониты не найдены

Граница между нижним и средним аптом фаунистически хорошо устанавливается в Туркмении: средний апт начинается по появлению представителей рода *Colombiceras* и *Epicheloniceras*, а также анцилоцератид *Ammonitoceras* (*Ammonitoceras*), *Caspianites*, *Australiceras* (*Australiceras*), *Luprovia* и *Pseudoaustraliceras*. Нижняя зона *Epicheloniceras subnodosocostatum* Закаспия кроме вида-индекса характеризуется следующими видами: *Epicheloniceras tschernyschewi* Sinz., *E. buxtorfi* Jacob., *E. intermedium* Kas., *E. pusillum* Kas., *Colombiceras caucasica* Lupp., *C. crassicostratum* Orb., *C. subpeltoceroide* Sinz., *C. tobleri* Jacob. et Tobl., *C. subtobleri* Kas., *Aconoceras nisum* Orb., *Sanmartinoceras aptianum* Sar., *Tetragonites depressum* Ras., *Salfeldiella guettardi* Ras., *Jauberticeras latericaratum* Anth. и др. В большом количестве встречены анцилоцератида: *Tropaeum* (*Epitropaeum*) *subsibirscense* (Sinz.), *Australiceras* (*Australiceras*) sp., *Ammonitoceras* (*Ammonitoceras*) *transcaspium* Sinz., *Caspianites wassiliewskyi* Renn g., *C. turkiriensis* Kakab., *Pseudoaustraliceras pavlowi* (Wass.), *P. ramosocostatum*

(Anth.), *Luppovia dostshanensis* B o g d., K a k a b., I. M i c h., L. adji-
derensis B o g d., K a k a b., I. M i c h.

Верхняя зона среднего апта *Parahoplites melchioris* в рассмотренном регионе сравнительно бедна аммонитами; кроме вида-индекса в первую очередь следует отметить *Parahoplites grandis* S i n z., *P. multicostatus* S i n z., *Colombiceras tobleri* J a c. et T o b l. и др. В этой зоне из анцилоцератид встречен лишь *Pseudoaustraliceras pavlowi* (W a s s.), а в клансейских зонах—*Acanthohoplites prodromus*, *Acanthohoplites polani* и *Huracanthoplites jacobii*—представители анцилоцератид вовсе не известны.

На Кавказе аптский ярус значительно богат анцилоцератидами. Нижний апт как на Северном Кавказе, так и в Закавказье в ряде разрезов довольно четко делится на три биостратиграфические единицы.

В большинстве разрезов центральной части Северного Кавказа отложения нижнего апта отделяются от подстилающих пород неровной границей и в основании образуется базальный горизонт с желваками фосфоритов, гальками кварца (Друщиц, Михайлова, 1966). Для проведения же биостратиграфической границы с барремом более удобными представляются нам разрезы Центрального Дагестана, где аптские отложения согласно залегают на верхнем барреме, к тому же здесь мощности отложений небольшие и помимо нормальносвернутых аммонитов были встречены и анцилоцератиды.

Для полного представления о стратиграфической последовательности верхнебарремско-нижнеаптских отложений Центрального Дагестана приводим описание разреза, составленного (Какабадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1979) на склоне безымянной балки юго-западнее с. Нижнее Чугли, с некоторыми дополнениями из соседних разрезов (с. Леваша, Хаджалмахи, Акуша, Мекеги, Цудахар):

1. Чередование песчаников (0,3—0,5м) и сравнительно мягких глинистых песчаников с *H. (Matheronites) ridzewskyi* K a r., *H. (M.) trispinosus* (K o e n.), *H. (M.) brevispinus* (K o e n.) и множество брахиопод и двустворчатых 5 м.
2. Глинистые песчаники 1 м.
3. Песчаник с *Procheloniceras* sp. ind. и *Pseudocrioceras waageni* (A n t h.) 0, 10—0,15м.
4. Чередование песчаников и глинистых песчаников 20 м.
5. Плотные песчаные известняки, завершающиеся плотным слоем ракушняка мощностью 0,20 м, с обилием *Deshayesites dechyi* P a r p., *D. consobrinoides* S i n z., *D. aff. consobrinoides* S i n z., *D. babaschensis* B o g d., *D. terminalis* B o g d. и др. 0,5 м.
6. Глинистые песчаники 2,5 м.
7. Брекчия-конгломератовый слой с множеством разновозрастных ископаемых, большая часть которых несет следы окатанности—*Deshayesites deshayesi* L e y m., *D. sp. ind.*, *Dufrenoya* sp., *Epiche-
loniceras martini orientalis* J a c., и др. 0,3 м.

8. Глины, глинистые алевролиты и следующие выше толстослойные песчаники с конкрециями, содержащие многочисленную ископаемую фауну: *Epicheloniceras tschernyschewi* Sinz., *E. pussillum* Kasap., *Zuercherella zuercheri* Jac. и др. ~60 м.

Возраст слоя 1 фаунистически определяется поздним барремом. Слой 2 условно датируется ранним аптом. Слой 3 по содержащимся аммонитам соответствует нижеаптской зоне *Deshayesites weissii* — *Procheloniceras albrechti-austriacae*. Возможно, нижняя часть слоев 4 относится к этой зоне, а вышележащая часть — к зоне *Deshayesites dechyi*—*D. deshayesi*. Слои 5,6 относятся к зоне *Deshayesites dechyi*—*D. deshayesi*. Слой 7 («сгруженный горизонт») представляет базальное основание вышележащих слоев 8, датируемых нами средним аптом. В соседних разрезах окрестностей сс. Леваша, Хаджалмахи, Цудахар, Мекеги и Акуша, в которых наблюдается та же последовательность слоев, в брекчия-конгломератом слое (соответствует слою 7 описанного разреза) дополнительно были обнаружены: *Epicheloniceras martini orientalis* Jac., *Cheloniceras seminodosum* Sinz., *Ch. cornuelianum* Orb., *Costidiscus* sp., *Colombiceras subtobleri* Kas., *Pseudohaploceras* ex gr. *matheroni* Orb., *Euphyloceras* sp. (ex gr. *aptiensis* Sayn), *Deshayesites dechyi* Parp., *D. babaschensis* Bogd., *D. consobrinoides* Sinz., *D. lavaschensis* Kas., *Dufrenoya subfurcata* Kas., *D. furcata* Sow. и множество двустворчатых, белемнитов, брахиопод и гастропод. Из этого же слоя В. П. Ренгартемом (1961) в разрезах окрестностей сс. Леваша и Хаджалмахи были найдены многочисленные ископаемые. Здесь приводим список лишь тех аммонитов, которые нами не были встречены: *Epicheloniceras* ex gr. *tschernyschewi* Sinz., *Latidorsella akuschaensis* Anth., «*Ancyloceras*» *caucasicum* Kas., «*Acrioceras*» *furcatum* Orb. Анализ ископаемой фауны показывает, что этот слой содержит разновозрастную ископаемую фауну нижнего и среднего апта, а именно часть зоны *Deshayesites dechyi*—*D. deshayesi* (*D. dechyi* Parp., *D. consobrinoides* Sinz. и др.), целиком зону *Dufrenoya furcata* (*D. cf. furcata* Sow., *D. subfurcata* Kas.) и нижнюю часть зоны *Epicheloniceras subnodosocostatum*—*Colombiceras crassicosatum* (*Epicheloniceras martini orientalis* Jac., *E. ex gr. tschernyschewi* Sinz., *Colombiceras subtobleri* Kas.²⁷). В разрезах окрестностей сс. Леваша, Хаджалмахи, Цудахар, а также Акуша непосредственно над «сгруженным горизонтом» в глинистых алевролитах нами было обнаружено множество обломков *Colombiceras cf. caucasicum* Lurp., *C. ex gr. crassicosatum* Orb., *C. sp. ind.*, *Epicheloniceras* sp. ind. Следовательно, слой 8 относится к нижней зоне *Epicheloniceras subnodosocostatum*—*Colombiceras crassicosatum* среднего апта.

²⁷ Несмотря на то, что «сгруженный горизонт» помимо раннеаптских содержит типично среднеаптские аммониты, все же предшествующие исследователи почему-то относили его к нижнему апту.

Мощность нижней части апта (включая «сгруженный горизонт») в окрестностях сс. Леваши и Хаджалмахи, по В. П. Ренгартену (1961), 2—4 м, по нашим же данным от кровли верхнего баррема с *N. (Matheronites) ridzewskyi* К а г. до «сгруженного горизонта» включительно не менее 18—25 м.

Приведенные стратиграфо-палеонтологические данные позволили предложить отличающуюся от прежних биостратиграфическую схему нижнего апта Центрального Дагестана. Верхняя часть зоны *Deshayesites dechyi-Deshayesites deshayesi* и следующая за ней зона *Dufrenoyia furcata* в упомянутых разрезах отсутствуют из-за размыва, а их ископаемая фауна находится во вторичном залегании в брекчия-конгломератовом слое («сгруженный горизонт»), являвшемся базальным основанием среднего апта (гаргаза). В этом регионе средний апт со стратиграфическим несогласием залегает на отложениях средней зоны нижнего апта—зоны *Deshayesites dechyi-D. deshayesi*. Интересно, что в западной части Дагестана (разрезы окр. с. Данду, г. Ботлиха, с. Тлярата и др.) в брекчия-конгломератовом базальном слое среднего апта, помимо отмеченных выше типичных ниже- и среднеаптских видов попадает большое количество экземпляров верхнебарремских видов *Hemihoplites (Matheronites) ridzewskyi* (К а г.) и *N. (M.) trisponosus* (К о е н.). Следовательно, устанавливается, что размыв пород, подстилающих средний апт, в западной части Дагестана затрагивал и верхнебарремскую зону *Matheronites ridzewskyi*.

В центральной и западной частях Северного Кавказа зоны *Deshayesites weissii* и *D. deshayesi* представлены полно, а следующая за ней зона *Dufrenoyia furcata-Dufrenoyia subfurcata*, установленная В. П. Ренгартеном (1951), хорошо представлена аммонитами в центральной части Северного Кавказа (разрезы рр. Белая речка, Малый Зеленчук и др.). Кроме видов-индексов на этом уровне отмечаются *Pseudosaynella bicurvata* М и с h, *Epicheloniceras martini orientalis* Ј а с., *Aconeceras nisum* О г б. и др.

Средний апт почти во всех регионах Северного Кавказа богат аммонитами и довольно четко делится на две зоны. В нижней зоне *Epicheloniceras subnodosocostatum-Colombiceras crassicoatum* кроме видов-индексов встречаются *Epicheloniceras martini caucasica* А n t h., *E. tschernyschewi* S i n z., *E. pusillum* S i n z., *Colombiceras caucasica* L u p p., *C. subtolteri* К а с., *Tetragonites heterosulcatus* А n t h., *Ptychoceras puzosianum* О г б., а также анцилоцератиды—*Australiceras (Australiceras) carinato-verricosum* (S i n z.), *Tropaeum (Epitropaeum) rossicum* С а с е у, *Pseudoaustraliceras pavlowi* (W a s s.), *P. ramososeptatum* (А n t h.), *Tomohamites* sp. и др. Верхняя зона *Parahoplites melchioris-Colombiceras tobleri* кроме видов-индексов характеризуется формами *Parahoplites sjogreni* А n t h., *P. transitans* S i n z., *P. campichei* P i c t. et R e n.,

P. multicastratus S i n z., *P. schmidti* J a c. e t T o b l., *Acanthohoplites aschiltaensis* A n t h. и др. Представители анцилоцератид на этом уровне очень редки. Нами в басс. р. Белая (у устья Полковницкой балки) найден *Pseudoaustralicerias caucasica* K a k a b.

В клансейских отложениях Северного Кавказа анцилоцератиды не известны. Для нижней зоны *Acanthohoplites polani* характерны (кроме вида-индекса) *Acanthohoplites bigoureti* S e u n., *A. abichi* A n t h., *A. bergeroni* S e u n., *A. bigoti* S e u n. и др. Верхняя же зона *Huracanthoplites J a c o b i* содержит *H. jacobi* C o l l., *H. nolaniformis* G l a s., *H. compressus* K a s., *H. tscharloekensis* G l a s. и др.

В Закавказье апт с характерной аммонитовой фауной хорошо представлен в Грузии и на Малом Кавказе. Опорным регионом безусловно является Западная Грузия, где аптские отложения согласно залегают на верхнебарремских породах и содержат в нижней части заведомо раннеаптские виды (зона *Procheloniceras albrechti-austriae*—*Dashayesites weissi*); кроме видов-индексов встречаются *Deshayesites consobrinus* O r b., *Megatyloceras coronatum* R o u c h., *Pseudohaploceras matheroni* O r b., *Ptychoceras meyrati* O o s t., а также множество видов анцилоцератид—*Pseudocrioceras waageni* (O r b.), *P. sahariensis* (R o u c h.), *P. abichi* (A n t h.), *Kutatitites bifurcatus* K a k a b., *K. helicoides* (R o u c h.), *K. reticostatus* (E r i s t.), *K. rionensis* (R o u c h.), *Audouliceras tzotnei* (R o u c h.), *Australicerias (Proaustralicerias) fournieri* (R o u c h.) и др.

Вторая снизу зона *Deshayesites deshayesi* характеризуется видами *D. deshayesi* L e y m., *D. dechyi* P a p p., *D. lavaschensis* K a s., *Cheloniceras cornuelianum* O r b., *Ch. cornuelianum pigmaea* N i k s c h., *Ch. seminodosum* S i n z., *Aconoceras trautscholdi* S i n z., *Macroscaphites yvani* P u z., а также анцилоцератидами *A. (Acriceras) dissimilis* O r b., *Pseudocrioceras orbignyianum* (M a t h.), *P. dichotomum* (R o u c h.). Что касается верхней зоны нижнего апта *Dufrenoyia furcata*, которая четко установлена в ряде разрезов Северного Кавказа и Закаспия, в Закавказье наиболее хорошо представлена в окрестностях Дзирульского массива. Кроме вида-индекса на этом уровне встречены *Dufrenoyia subfurcata* K a s., *D. aff. furcata* S o w., *D. formosa* C a s e y, *Deshayesites bogdanovae* S c h a r i k., *Cheloniceras crassum* S p a t h (Шарикадзе, 1975), а также анцилоцератиды—*Tropaeum (Tropaeum) longus* K a k a b., *Ammonitoceras (Lythnacylus) sp.*, *A. (Acriceras) dissimilis* O r b., *Toxoceratoides rochi* C a s e y.

Средне- и верхнеаптские отложения (гаргаз, клансей) в Закавказье аммонитами хорошо охарактеризованы в Грузии, а также на Малом Кавказе (Армения, Азербайджан) хотя разрезы Грузии более богаты аммонитами, в том числе и анцилоцератидами. Несмотря на это, выделить некоторые зоны во многих местах не удается из-за неполноты разрезов: отмечаются следы размывов и отсутствует нижняя часть среднего апта, а в некоторых случаях и весь средний апт (Девдариани, Какабадзе и др., 1975). Однако в ряде разрезов имеется непрерывная последовательность

между нижним и средним аптом, что позволяет обосновать выделенные М. С. Эристави две среднеаптские зоны. Граница с нижним аптом проводится по появлению родов *Epicheloniceras*, *Colombiceras*, *Ammonitoceras* (*Ammonitoceras*), *Australiceras* (*Australiceras*), *Hamiticeras* и др. Для нижней зоны *Epicheloniceras subnodosocostatum* характерен следующий аммонитовый комплекс: *E. subnodosocostatum* S i n z., *E. tschernyshevi* S i n z., *E. martini orientalis* J a c., *Colombiceras caucasica* L u p r., *Tetragonites duvalianus* O r b., *Hamiticeras aliensis* L o b j., а также анцилоцератиды — *Ammonitoceras (A.) transcaspium* (S i n z.), *A. (A.) colchicum* K a k a b., *Australiceras (A.) tenuicostatum* K a k a b., *Pseudoaustraliceras pavlov* (W a s s.), *P. ramososeptatum* (A r t h.), *Topohamites picteti* O o s t.

На Малом Кавказе в Горисско-Кафанской зоне В. П. Ренгартен (1959) на уровне нижней зоны гаргаза указывает *Colombiceras subtbleri* K a s., *C. discoidalis* S i n z., *Epicheloniceras martini* O r b., *Uhligella* cf. *melchioris* T i e t z e, а также *Topohamites decurrens* R o e m. *Ammonitoceras (A.) aff. transcaspium* S i n z.

Верхняя зона гаргаза *Colombiceras tobleri* в Закавказье аммонитами охарактеризована сравнительно бедно: в Грузии отмечаются находки *Colombiceras tobleri* J a c. et T o b l., *C. subtbleri* K a s., *C. subpeltoce-roides* S i n z., на Малом Кавказе — *C. tobleri* J a c. et T o b l., *Phyllo-ceras pseudoernesti* C a l l., *Puzosia* sp., а также *Australiceras (A.) carinato-verricosum* S i n z.

Клансейские отложения Закавказья не содержат анцилоцератид,, и вообще развернутые аммониты в них редки. Нижняя граница клансея, проводится по появлению родов *Acanthohoplites*, *Nodosohoplites*, *Diadochoceras*, *Eodouvilleiceras*. Для нижней зоны *Acanthohoplites polanii* характерны виды *A. polanii* S e u n., *A. aschiltaensis* A n t h., *A. bigoureti* S e u n., *Protacanthoplites abichi* A n t h., *Nodosohoplites multispinatus* A n t h., *Epicheloniceras clansayense* J a c., *Diadochoceras nodosocostatum* O r b., *Eodouvilleiceras planum* R o u c h.

Комплекс верхней зоны клансея (*Hypacanthoplites jacobi*) сравнительно беден: *H. jacobi* C o l l., *H. anthulai* K a s., *H. polaniformis* G l a s., *H. sarasini* C o l., *H. tcharlokensis* G l a s. и др.

Краткий биостратиграфический анализ аптского яруса некоторых регионов Юга СССР, богато охарактеризованных аммонитами, показывает, что в отмеченном зональном расчленении помимо некоторых других родов и видов, отдельные группы видов анцилоцератид также играют одну из главных ролей; а именно, анцилоцератиды приобретают значение при проведении границы между ярусами баррема и апта, между нижним и средним аптом, а также при обосновании отдельных зон в нижнем и среднем апте. Что же касается верхнего апта (клансей), то в нем анцилоцератиды отсутствуют.

Зональное деление апта Юга СССР

Ярус	Подъярус	Зона	Характерные виды анцилоцератид		
А п т	верхний	Нурacanthoplites jacobii	Анцилоцератиды не найдены		
		Acanthohoplites nolani и Diadochoceras nodosocostatum	Анцилоцератиды не найдены		
	средний	Parahoplites melchioris и Colombiceras tobleri	Pseudoaustraliceras caucasica	Pseudoaustraliceras pavlowi, Ammonitoceras (A.) transcaspium, Tropaeum (E.) rossicum, Torohamites decurrens, Australiceras (A.) carinato-verricosum	
		Epicheloniceras subnodosocostatum и Colombiceras crassicosostatum	Caspianites wassiliewskyi, C. tuarkirienensis, Luppovia dostshanensis, Pseudoaustraliceras ramososeptatum, Tonohamites picteti		
	нижний	Dufrenoyia furcata и Dufrenoyia subfurcata	Tropaeum (T.) longus, T. (T.) hillsi, Toxoceratoides rochi, Acrioceras (A.) dissimilis		
		Deshayesites dechyi и Deshayesites deshayesi	Acrioceras (A.) dissimilis	Pseudocrioceras abichi, P. dichotomum, P. orbignianum, Audouliceras tzotnei, A. colchidense, Australiceras (P.) fournierei	
		Deshayesites weissii и Procheloniceras albrechti-austriacae	Pseudocrioceras waageni, P. waagenoides, P. anthulai, P. dichotomoides, Kutatissites bifurcatus, K. helicerooides, K. princeps, Acrioceras (A.) spathi, «A.» furcatum		

5.2. К сопоставлению готеривско-аптских отложений Юга СССР с некоторыми южными и северными регионами Европы. Одной из основных задач работы является исследование вопроса распространения анцилоцератид во времени и пространстве с целью выявления таких видов, которые способствовали бы решению спорных вопросов корреляции готеривско-аптских зональных подразделений регионов Тетического и Бореального поясов. В связи с этим был проведен сравнительный стратиграфический анализ готеривско-аптских аммонитовых комплексов Юга СССР, некоторых западных тетических регионов Средиземноморской области (Юго-Восточная Франция, Испания, Румыния, Болгария и др.) и бореальных регионов Европейской области (Англия, Северная Германия, Поволжье). Выяснилось, что готеривско-аптские аммонитовые комплексы (в том числе и анцилоцератиды) Юга СССР в основном средиземноморского типа, однако присутствие в них заведомо бореальных элементов также нередко. Следовательно, для сопоставления северных и южных регионов Европы

данные по территории Юга СССР заслуживают самого пристального внимания.

Вопросу сопоставления подразделений нижнего мела Юга СССР с западными регионами Средиземноморской области, с одной стороны, и с Бореальными регионами (Европейская область) — с другой, посвящено несколько работ, среди которых в первую очередь следует отметить исследования Н. П. Луппова, 1952, 1956, В. В. Друщица. 1962, 1966 и М. С. Эристави, 1960, 1962. Однако ряд вопросов, в том числе и некоторые вопросы сопоставления готерива-апта, как увидим дальше, нуждаются в доработке.

В отдельных регионах Средиземноморской области, как известно, имеются местные стратиграфические подразделения нижнемеловых отложений; в некоторых из них выделено больше зон, чем в стратотипическом регионе, а в некоторых наоборот, меньше, что и создает большие сложности при их сопоставлении. Однако анализ руководящих комплексов ископаемой фауны отдельных стратиграфических подразделений сравнимых регионов дает возможность в некоторых случаях успешно решить основные вопросы их корреляции.

Для проведения таких работ в первую очередь большое значение имеют объемы стратотипов, хотя в тех случаях, когда имеется неполнота стратотипов или же их слабая изученность, создаются большие препятствия. История изучения и, следовательно, расчленения стратотипов разных этажей наглядно показывает, что в зависимости от того, насколько богатая коллекция была собрана в данном разрезе последующими исследователями, изменялась и стратиграфическая схема. К тому же, если с течением времени данная схема все более и более детально расчленялась, то затем в некоторых случаях наступал обратный процесс, т. е. с накоплением еще более богатого материала выяснялось, что тот или иной вид (или виды), на котором (или на которых) основывалось выделение дробной стратиграфической единицы (зона, подзона), имеет более широкое стратиграфическое распространение и, следовательно, данная схема вновь нуждалась в изменении. Сходная картина наблюдается и в других, отдаленных от стратотипа регионах. Из сказанного следует, что при подобной корреляции данные стратотипического региона нужно принимать с большой осторожностью. В таких случаях, как принято большинством исследователей, границы между ярусами (и подъярусами) должны быть проведены на основе более или менее отчетливом изменении комплекса ископаемой фауны, принимая во внимание этапность в их развитии.

На таблицах 5, 6, 7 нами предпринята попытка сопоставления биостратиграфических подразделений готерива, баррема и апта Юга СССР с таковыми стратотипических регионов и с некоторыми другими регионами Европы. Эти данные в основном опираются на биостратиграфический анализ характерных комплексов аммонитов, среди которых,

как выясняется, отдельные виды анцилоцератид в некоторых случаях приобретают большое значение.

Готерив. Стратотип готерива, впервые описанный Е. Реневиэ (Renevier, 1873), находится в Швейцарии (Невшатель, с. Готерив), однако там аммонитовая фауна встречается очень редко: поэтому опорным регионом для стандартной шкалы является Юго-Восточная Франция, где на основе детальных стратиграфических и палеонтологических исследований В. Килиан (Kilian, 1907—1913) создал зональную схему готерива. Готеривский ярус, по В. Килиану, начинается зоной *Hoplites (Acanthodiscus) radiatus* и *Leopoldia castellanensis*. Эта идея была принята большинством исследователей и нашла свое отражение в современных схемах (Moullade, Thieuloy, 1967, Thieuloy, 1973). По В. Килиану, выше зоны *radiatus-castellanensis* выделяется еще одна зона с большим количеством представителей *Crioceratites duvali*. Схема В. Килиана для нижнего готерива хотя претерпела небольшие изменения в работах некоторых современных французских исследователей, однако, как выясняется, эти изменения в ряде случаев не совсем обоснованны; для наглядности коротко коснемся некоторых моментов истории биостратиграфического расчленения рассматриваемого подъяруса. Самую нижнюю готеривскую зону *A. radiatus—L. castellanensis*, выделенную В. Килианом, на Лионском коллоквиуме (Debelmas, Thieuloy, 1965) предложили разделить на две самостоятельные зоны: нижнюю *Lytioceratites sp. (s. l)* и верхнюю—*A. radiatus*, однако позже М. Мулад и Ж. П. Телуа (1967) отрицали такое дробное деление, выделяя лишь одну зону—*A. radiatus* и *L. castellanensis*. Позднее В. Котильон (Cotillon, 1971) рассматриваемую зону именует как *Acanthodiscus radiatus* и разделяет на 2 подзоны: нижнюю *Leopoldia castellanensis* и верхнюю *Spitidiscus cf. rotula*. Такое дробное подразделение, как показали исследования Ж. П. Телуа (1973), не имеют веского основания.

Зона *Acanthodiscus radiatus* хорошо прослеживается в восточном направлении и, как уже говорилось, хорошо устанавливается также в некоторых регионах Юга СССР, где она также не поддается более дробному расчленению.

Выше зоны *A. radiatus* в нижнем готериве М. Мулад и Ж. П. Телуа (Moullade, Thieuloy, 1967, Thieuloy, 1973) в отличие от В. Килиана выделяют три зоны: 1) *Crioceratites loryi*, 2) *Olcostephanus jeannoti* и 3) *Neocomites nodosoplicatus*. Примечательно, что отмеченное дробное деление также вызывает сомнение; новые наблюдения Г. Иммеля (1979) показывают, что в разрезе La Chance I (Юго-Восточная Франция) вид *Crioceratites loryi* (зональный вид по Ж. П. Телуа) хотя и появляется непосредственно за зоной *Acanthodiscus radiatus*, однако поднимается и выше, встречаясь с *Olcostephanus jeannoti*. Кроме того, формы, описанные В. Котильоном (1971) под наименованием *S. (C.) duvali* из Прованса, как указал Г. Иммель (1978, 1979), являются типичными представителями *S. (C.) loryi*, а по В. Котильону эти формы встречаются вплоть до основания

зоны *Pseudothurmannia angulicostata*. Все эти факты ставят под сомнение отмеченное выше дробное деление нижнего готерива.

Более дробное деление, чем на две зоны, нижнего готерива ни в одном регионе Юга СССР, как было показано, также не представляется возможным.

Верхний готерив в Юго-Восточной Франции начинается с появлением первых представителей *Subsainella sayni*. В. Килиан (1910) разделил верхний готерив на две зоны: нижнюю *Desmoceras sayni* и верхнюю *Hoplites (Neocomites?) angulicostatus*²⁸. Такое деление было принято на Лионском коллоквиуме (Debelmas, Thieuloy, 1965). Однако вскоре М. Мулад, а затем и Ж. П. Телуа (Moullade, 1966, Moullade, Thieuloy, 1967, Thieuloy, 1973) расчленили верхний готерив на три зоны: *Subsainella sayni*; *Plesiospitidiscus ligatus* и *Pseudothurmannia angulicostata*.

Подобную детализацию в других регионах Средиземноморской области проследить невозможно (Испания, Майорка, Юг СССР и др.).

При сопоставлении зональных схем верхнего готерива Юга СССР и Юго-Восточной Франции становится очевидным, что зона *Subsainella sayni* соответствует зоне *Speetonoceras inversum* — *Subsainella sayni*. Что касается верхней зоны *Pseudothurmannia angulicostata*, (по В. Килиану, 1910), то она, благодаря наличию других видов подрода *P. (Pseudothurmannia)*, хорошо прослеживается во многих регионах (Юг СССР, Болгария, Франция, Майорка, Испания и др.) Средиземноморской области (Эристави, 1962). Для этой зоны характерны, в основном, анцилоцератиды.

Именно с этой зоной был в основном связан вопрос о проведении границы между готеривом и барремом. Этой проблеме посвящено множество работ и их детальный анализ дан В. В. Друщицем (1966). Здесь лишь отметим, что, по В. Килиану (1910), граница готерива-баррема проводилась по кровле зоны *angulicostata*, а по Е. Огу (Ogu, 1911)—по подошве зоны *sayni*. С. В. Мюллер и Г. Г. Шенк (Müller, Schenk, 1943) в отличие от прежних схем, границу между готеривом и барремом провели в основании зоны *P. angulicostata*. До 60-х годов данный вопрос все еще оставался дискуссионным, однако затем почти всеми исследователями граница была проведена по кровле зоны *P. angulicostata*.

На Юге СССР данная зона, как было отмечено, богата аммонитами, среди которых значительную роль играют представители следующих анцилоцератид—*P. (Pseudothurmannia)*, *P. (Balearites)*, *Crioceratites*, *Acrioceras* (*Hopllocioceras*). Из них *P. (Pseudothurmannia) mortilleti* является видом-индексом данной зоны на Юге СССР.

Анализ литературных источников показал, что вид *P. (P.) mortilleti* (*P i c t. et L o r.*) за пределами территории Юга СССР имеет явно более широкое горизонтальное распространение, чем *P. (P.) angulicostata* (Сrb.)

²⁸ Эти виды, соответственно, относятся к родам *Subsainella* и *Pseudothurmannia*.

и во многих регионах Средиземноморской области представлен гораздо большим количеством экземпляров (Wiedmann, 1962, Lapeyre, Thomel, 1974, Immel, 1978, 1979). Кроме того, его диагностические признаки установлены четко, чего нельзя сказать о *P. (P.) angulicostata* (Orb.). Отмеченные факты в данном конкретном случае должны иметь большое значение и дают нам право предложить именовать верхнюю зону верхнего готерива Средиземноморской области как *Pseudothurmannia mortilleti-P. angulicostata*.

Сложным является вопрос сопоставления подразделений готерива (а также баррема) регионов Тетической и Бореальной областей. С этой целью, как выясняется, большое значение приобретают данные по территории Юга СССР. В первую очередь, это Крым и Кавказ. Обнаружение сходных видов при сравнении комплексов фауны готерива-баррема данной полосы с таковыми типичных средиземноморских регионов (Грузия, Юго-Восточная Франция и др.) и классических Бореальных регионов (Северная Германия, Северо-Восточная Англия, Поволжье) указывает на то, что именно данная полоса (Крым-Кавказ) должна явиться исходной для исследования вопросов корреляции подразделений готерива (а также баррема) юга и севера Европы.

Первая попытка сопоставления нижнемеловых отложений Поволжья, Северо-Восточной Англии и регионов Средиземноморской области была сделана А. П. Павловым (Pavlov, 1894). Однако из-за отсутствия в то время детальных стратиграфических подразделений результаты А. П. Павлова сегодня имеют в основном историческое значение. В начале двадцатого века появились новые данные по палеонтологии и стратиграфии нижнемеловых отложений для некоторых регионов Европы и, следовательно, появилась возможность их сопоставления. В. Килиан (1907—1913), используя данные А. Кёнена (1901, 1902, 1908), Е. Штолля (Stolley, 1908) и др., провел корреляцию нижнемеловых отложений Южной и Центральной Европы с отложениями нижнего мела Северной Германии, Северо-Восточной Англии и Поволжья. Исследования В. Килиана имели большое значение и в этой области. Так, нижняя зона нижнего готерива Юго-Восточной Франции — *Hoplites (A.) radiatus* и *L. castellanensis* сопоставляется с бореальной зоной *Hoplites poricus* и *H. radiatus*, а верхняя зона — *S. duvali* — с зоной *Crioceras carpicornu*. Аналог зоны *Desmoceras sauni* В. Килианом не установлен, а верхнеготеривская зона *Hoplites (Neocomites) angulicostatus* была сопоставлена с зоной *Crioceras strombecki* — *Simbirskites phillipsi* Поволжья (симбирскитовые слои). Нижнебарремская зона *S. emerici* и *Pulchellia compressissima* сопоставлена с тремя зонами — 1) *Crioceras garocinctum*, 2) *Crioceras fissicostatum*-*Ancyloceras crassum* и 3) *Crioceras elegans*, установленными А. Кёненом (1902) в Северной Германии, а верхнебарремская зона *Heteroceras astierianum* и *Macroscaphites yvani* параллелизуется с тремя североευропейскими зонами: *Crioceras denckmanni*-*Ancyloceras castellatum*-*Crioceras andreae*,

Ancyloceras innexum-*Crioceras pingue* и *Ancyloceras trispinosum*-*Desmoceras hoyeri*.

Если в Северной Германии и Северо-Восточной Англии, благодаря работам А. Кёнена (1901, 1902, 1908), Е. Штолля (1908, 1925) и Л. Спэта (1924), уже в первой четверти нашего столетия были созданы детальные зональные схемы нижнего мела, то в Поволжье детальные биостратиграфические исследования были проведены сравнительно позже. Е. В. Миляновский (1940) симбирскитовые слои Поволжья отнес к готериву и выделил два горизонта: нижний с *Speetonicerias versicolor*, *S. inversum* и верхний с *Simbirskites umbonatus*, *S. decheni*, *S. elatus*, *Craspedodiscus discofalcatus*, *C. phillipsi*, *C. speetonensis*, *C. progredicus*. К баррему была отнесена залегающая выше белемнитовая толща. Эта точка зрения разделялась многими исследователями (Кабанов, 1959, Глазунова, 1959, 1963, 1973 и др.). По данным Е. С. Черновой (1951), симбирскитовые слои делятся на две зоны и каждая из них состоит из трех подзон. К тому же нижняя зона *Speetonicerias s. str. versicolor* и *S. s. str. subinversum* отнесена к верхнему готериву (нижний готерив по Е. С. Черновой отсутствует), а верхняя зона *Speetonicerias (Craspedodiscus) discofalcatus* и *Simbirskites decheni* помещена в нижний баррем. Верхний баррем же представлен белемнитовой толщей. В этой же работе предпринята попытка сопоставления готеривско-барремских отложений Поволжья и Северо-Восточной Англии (по схеме Л. Спэта, 1924).

По Н. П. Луппову (1952) на Северо-Западном Кавказе в готериве выделяются два горизонта: нижний с *Acanthodiscus cf. stenonotus* и верхний с *Crioceratites duvali* и *Simbirskites (Specetonicerias) inostranzewi*. Стратиграфически выше выделен горизонт с *Simbirskites ex gr. decheni* и *Pseudothurmannia*, который был помещен в нижний баррем. Рассматривая зону *Pseudothurmannia angulicostata* Средиземноморской области в нижнем барреме, а зону *Simbirskites decheni* Русской платформы—в верхнем готериве, Н. П. Луппов естественно не мог решить вопрос параллелизации верхнеготеривских и нижнебарремских подразделений Средиземноморского и Бореального регионов, однако сам же отмечает, что в горизонте с *Simbirskites ex gr. decheni* и *Pseudothurmannia* появляются элементы зоны *Pseudothurmannia angulicostata* Юго-Восточной Франции и зоны *Simbirskites decheni* Русской платформы или верхней части слоев с *Simbirskites* Англии и Северной Германии (верхи готеривского яруса по Л. Спэту и А. Кёнену).

В. В. Друщиц (1962, 1966), критически рассмотрев данные Е. С. Черновой (1951), симбирскитовые слои целиком отнес к готериву²⁹ и дал схе-

²⁹ В ранней работе И. Г. Сазоновой (1958) зоны *Simbirskites decheni* и *Craspedodiscus discofalcatus* также, как и в работе Е. С. Черновой (1951), помещены в барреме, однако в поздней работе (Сазонова, Сазонов, 1967) обе симбирскитовые зоны помещены в верхний готерив.

му сопоставления готерива-баррема Северного Кавказа и Крыма с таковым Юго-Восточной Франции, а также Поволжья и Англии. По данным этого автора симбирскитовые слои разделены на три биостратиграфические единицы: нижнюю с *Speetoniceras versicolor*, *S. subinversum*, сопоставляемую с верхней зоной нижнего готерива *S. duvali* Юго-Восточной Франции (в схеме В. Килиана, 1907—1913) и верхней зоной нижнего готерива—*Crioceratites duvali-Speetoniceras versicolor* Крыма и Северного Кавказа; среднюю с *Speetoniceras speetonensis*, соответствующую нижней зоне верхнего готерива *Desmoceras sauni* (в схеме В. Килиана, 1907—1913) Юго-Восточной Франции и нижней зоне верхнего готерива *Craspedodiscus phillipsi-Lamellaptychus angulicostatus* Крыма и Северного Кавказа; верхнюю с *Simbirskites umbonatus*, *S. decheni*, *Craspedodiscus discofalcatus*, *C. phillipsi*, сопоставляемую с верхнеготеривской зоной *Pseudothurmannia angulicostata* Юго-Восточной Франции и *Pseudothurmannia angulicostata* и *Simbirskites decheni* Крыма и Северного Кавказа. Стратиграфически вышеследующая белемнитовая толща с *Oxuteuthis jasykowi* сопоставлена с двумя барремскими зонами Юго-Восточной Франции и Кавказа.

В последнее десятилетие, в связи с накоплением нового материала и, следовательно, созданием обновленных биостратиграфических схем в регионах как Тетиса, так и Бореала, вновь встал вопрос сопоставления нижнемеловых подразделений при помощи аммонитов южных и северных регионов Европы (Casey, Rawson, 1973, Thieuloy, 1973, Immel, 1979 и др.). Данные этих авторов будут обсуждаться при конкретном рассмотрении отдельных вопросов корреляции.

Нижнеготеривская зона Юга СССР—*Acanthodiscus radiatus-Endemoceras ambignonium*—довольно четко сопоставляется с зоной *Acanthodiscus radiatus* Юго-Восточной Франции. Однако вид *Endemoceras ambignonium* является видом-индексом нижней зоны нижнего готерива Северной Германии (Kemper, 1976) и сопоставление отмеченных зон вполне допустимо. По мнению Ж. П. Телуа (1973) вышеследующая зона *Endemoceras poricum* в схеме Е. Кемпера сопоставляется с верхней частью зоны *Acanthodiscus radiatus*: такому выводу послужило нахождение Ж. П. Телуа в глауконитовых слоях зоны *radiatus* в окрестности с. Шабриера (Chabrières) Юго-Восточной Франции одного аммонита, принадлежащего к группе *Endemoceras poricum* - *E. epode*. По новым данным Ж. П. Телуа (1977) и нижняя часть бореальной зоны *Endemoceras regale* соответствует зоне *Olcostephanus jeannoti* Юго-Восточной Франции. При сопоставлении же нижнеготеривских подразделений Юго-Восточной Франции и Северо-Восточной Англии примечательно нахождение Ж. П. Телуа (1973) на уровне зоны *radiatus* Юго-Восточной Франции (Англе) *Distoloceras aff. goemeri* (N. e t U h l.); эта находка, как отмечает этот автор, дает возможность параллелизовать зону *radiatus* со слоями глин Спитона D2D

(зона *amblygonium*) и D1 (конденсированный горизонт *amblygonium*—*poricum* по Росону, 1971 б).

В верхней зоне нижнего готерива *Leopoldia leopoldiana*-*Crioceratites sablieri* Юга СССР типичные бореальные руководящие виды неизвестны, однако все же можно предполагать, что ей соответствуют зоны *Endemoceratites poricum* и *E. regale* Северной Германии (схема Е. Кемпера, 1976) и зона *E. regale* Северо-Восточной Англии (схема П. Росона, 1971). Как на Юге СССР, так и в Северной Германии и Северо-Восточной Англии, выше отмеченных зон установлена нижняя зона верхнего готерива *Speetoniceras inversum*—*Subsainella sayni* (Юг СССР) или *S. (Sp.) inversum* (ФРГ, Англия). Данному уровню верхней части нижнего готерива (т. е. зоне *L. leopoldiana*—*C. sablieri* Юга СССР) в Юго-Восточной Франции соответствует интервал между нижнеготеривской зоной *Acanthodiscus radiatus* и нижней зоной верхнего готерива *Subsainella sayni*: это зона *Crioceratites duvali* по В. Килиану (1910) и Е. Огу (1911), а по Ж. П. Телуа (1973)—зоны *Crioceratites loryi*, *Olcostephanus jeannoti* и *Neocomites nodosoplicatus*.

Исследуя значение анцилоцератид для корреляции, нижнеготеривских отложений регионов юга и севера Европы, выясняется, что они непригодны, так как если в полосе Средиземноморской области первые их представители появляются с раннего готерива, то в типичных бореальных регионах (Северная Германия, Северо-Восточная Англия) они появляются лишь в верхнем готериве. В Поволжье же нижняя часть готерива вообще отсутствует, а в позднем готериве анцилоцератиды не встречены.

Для сопоставления верхнеготеривских подразделений Тетических и Бореальных регионов большое значение придавалось отмеченному Ж. П. Телуа (1973) из зоны *Subsainella sayni* Юго-Восточной Франции виду *Sibirskites (Milanowskia) gr. speetonensis-concinus*; благодаря этому, как отмечает Ж. П. Телуа, появляется возможность для сопоставления зоны *S. sayni* с бореальной зоной *speetonensis*. Примечательно также замечание Г. Иммеля (1979) о важности нахождения Л. Спэтом (1924) в Северо-Восточной Англии, в горизонте С5 (соответствует верхней части зоны *speetonensis*) вида *Subsainella sayni* Раф. К сожалению из-за отсутствия достоверных данных Г. Иммедем вопрос о сопоставлении других зон готерива регионов Западной Европы не рассматривается.

В отличие от западных регионов Европы в некоторых регионах Юга СССР (Кавказ, Крым) имеется довольно разнообразная ископаемая фауна, которая и способствует успешному решению вопроса корреляции верхнеготеривских (а также барремских) отложений некоторых регионов Тетического и Бореального поясов.

Нижняя зона верхнего готерива Юга СССР, зона *Speetoniceras inversum*-*Subsainella sayni*, как уже отмечалось, в Юго-Восточной Франции соответствует зоне верхнего готерива — *S. sayni* (в схеме Кили-

ана, 1910). Стратиграфически выше в обоих регионах залегают слои, содержащие типичные виды верхней зоны готерива—*Pseudothurmannia mortilleti*. Касаясь вопроса сопоставления рассмотренных уровней верхнего готерива отмеченных регионов с таковыми бореальных регионов в первую очередь следует отметить, что с началом позднего готерива усилился процесс миграции некоторых видов аммонитов в основном из бореального бассейна в средиземноморский. Это в первую очередь представители *Speetoniceras* и *Craspedodiscus*; наличие в верхнем готериве Юга СССР характерных для Северной Германии, Северо-Восточной Англии и Поволжья видов *Speetoniceras inversum*, *S. subinversum*, *Craspedodiscus discofalcatus* и других симбирскитид безусловно способствует решению вопроса отмеченной корреляции. Эти данные, вместе с отмеченным выше фактом о миграции на север средиземноморского вида *Subsajnella sajni* (Spath, 1924) позволяют заключить следующее: нижняя зона верхнего готерива Юга СССР, зона *Speetoniceras inversum*-*Subsajnella sajni*, по всей вероятности соответствует двум нижним верхнеготеривским зонам Северной Германии (зоны *S. (Sp.) inversum* и *S. (M.) staffi*), Северо-Восточной Англии (зоны *S. inversum* и *M. speetonensis*) и двум нижним зонам верхнего готерива (зоны *Speetoniceras versicolor*-*S. subinversum* и *Speetoniceras speetonensis*) (в схеме В. В. Друщица, 1966) или зоне *Speetoniceras versicolor* (в схеме А. С. Глазуновой, 1963, 1973) Поволжья.

Верхняя зона верхнего готерива *Pseudothurmannia mortilleti*-*Craspedodiscus discofalcatus* Юга СССР содержит как тетисские (*Pseudothurmannia (P.) mortilleti*, *P. (P.) pseudomalbosi*, *P. (P.) picteti*, *P. (P.) renevieri*, *Grioceratites duvali* и др.), так и типичные бореальные формы (*Craspedodiscus discofalcatus*, *Simbirskites kowalewskyi*, *S. umbonatus*, *S. decheni* и др.). Вид *Craspedodiscus discofalcatus* и в схеме Северной Германии является видом-индексом самой верхней зоны готерива (Kemper, 1976). В Поволжье данный вид вместе с *Cr. decheni* также является видом - индексом самой верхней зоны готерива, для которой характерен также *M. kowalewskyi* М. Р а в л. Отмеченные данные позволяют сопоставить зону *Pseudothurmannia mortilleti* - *Craspedodiscus discofalcatus* Юга СССР с зоной *Craspedodiscus discofalcatus* — *Speetoniceras decheni* Поволжья и с двумя зонами — *S. (Cr.) gottschei* и *S. (Cr.) discofalcatus* Северной Германии (см. табл. 5). Последние две зоны в свою очередь, как показано на схеме Г. Иммеля (1979), должны соответствовать трем верхнеготеривским зонам Англии (зоны *Cr. gottschei*, *S. marginatus*, *Cr. variabilis*).

Б а р р е м. Для рассмотрения вопроса о сопоставлении барремских отложений Юга СССР с таковыми некоторых регионов Западной Европы прежде всего необходимо коротко коснуться некоторых основных моментов из истории изучения барремского яруса в целом.

Сопоставление готеривских подразделений (Юг СССР, Ю.-В. Франция, Поволжье, С.-З. Германия, Англия)

Ярус	Подъярус	Юго-Восточная Франция		Юг СССР (Какабадзе, 1980)	Поволжье		Северо-Западная Германия (Kemper, 1976)	Англия (Rawson, 1971, Rawson et al, 1978)
		(Kilian 1910)	(Theuloy, 1973)		(Друщиц, 1966)	(Глазунова, 1973)		
Готерив	Верхний	Hop. (?) Angulicostata	P. angulicostata	P. mortilleti- Gr. discofalcatus	Cr. discofalcatus - Sp. decheni	Sp. decheni	S. (Cr.) discofalcatus	Cr. variabilis
			Pl. ligatus				S. (Cr.) gottschei	S. marginatus
Готерив	Верхний	D. sayni	Sub. sayni	Sp. inversum - Sub. sayni	Sp. speetonensis	Sp. versicolor	S. (M.) staffi	M. speetonensis
							S. (Sp.) inversum	M. concinnus
Готерив	Нижний	C. duvali	N. nodosoplicatus	L. Leopoldiana - C sablieri			E. regale	E. regale
			Ol. jeannoti				E. noricum	E. noricum
Готерив	Нижний	Hop. (A.) radiatus	C. loryi	A. radiatus - E. ambignonium			E. ambignonium	E. ambignonium
			A. radiatus					

Буквенные сокращения: A.—Acanthodiscus, C.—Crioceratites (Crioceras), Cr.—Craspedodiscus, D.—Desmoceras, E.—Eudemoceras, Hop.—Hoplitites, M.—Milanowskia, N.—Neocomites, Ol.—Olcostephanus, P.—Pseudothurmannia, Pl.—Plesicypitidiscus, S.—Sarriskites, Sp.—Speetonceras, Sub.—Subsaynella, L.—Leopoldia.

На Лионском коллоквиуме Р. Бюснардо (1965а) представил более детальную, чем имела к тому времени, стратиграфическую схему стратотипа баррема. В нижнем барреме выделена одна зона—*Nicklesia pulchella*, которая делится на две подзоны: 1) *Holcodiscus kiliani* и 2) *Pulchellia compressissima*. В верхнем барреме выделена также одна зона—*Silesites seranonis*, которая разделена на 3 подзоны: 1) *Hemihoplites feraudi*, 2) *Heteroceras astieri* и 3) *Leptoceras puzosianum*. Позже М. Мулад (Moullade, 1966) предложил более упрощенную схему: в нижнем барреме отмечена зона *Emericiceras emerici* и в верхней ее части под вопросительным знаком фигурирует уровень слоев с *Moutoniceras moutoni*. Верхний баррем, по М. Муладу, также состоит из одной зоны (выделенные Р. Бюснардо подзоны отрицаются) *Silesites seranonis* и внутри этой зоны выделен уровень слоев с *Heteroceras* sp. pl. В отличие же от прежних схем, по И. Вермелену (Vermeulen, 1974), нижний баррем состоит из четырех зон: 1) *Psilotissotia favrei*, 2) *Pulchellia (Nicklesia) pulchella*, 3) *Pulchellia (N.) didayi* и 4) *P. (N.) caicedi*. В верхнем барреме фигурирует одна зона *P. (N.) provincialis*. Ясно, что схема И. Вермелена, основанная лишь на стратиграфическом распространении пулхеллиид, в данном конкретном случае (т. е. для корреляции отдаленных друг от друга регионов) не может быть использована.

При сравнении комплексов ископаемой фауны аммонитов барремских отложений Юга СССР и стратотипического региона выясняется, что в обоих регионах из готерива в баррем не переходят представители родов *Pseudothurmannia*, *Plesiospidiscus*, *Subsainella*. Для раннего баррема характерен расцвет представителей родов *Holcodiscus*, *Pulchellia*, *Barremites*, *Hamulina*, *Silesites*, появляются новые виды родов *Spitidiscus*, *Crioceratites*, *Acrioceras*, *Euphyloceras*, *Partshiceras* и др. Наличие в обеих зонах таких руководящих видов, как *Holcodiscus caillaudi* Or b., *H. gastaldi* Or b., *Spitidiscus seunesi* K i l., *S. fallacios* C o q., *Crioceratites emerici* L e v., *Silesites vulpes* C o q. и др., позволяет заключить, что зоне *Holcodiscus caillaudi*—*Crioceratites emerici* Юга СССР соответствует зона *Crioceratites emerici*—*Pulchellia compressissima* в схеме В. Килиана (1910) или же обе подзоны (*Holcodiscus kiliani* и *Pulchellia compressissima*) нижнебарремской зоны *Nicklesia pulchella* в схеме Р. Бюснардо (1965) или же зона *Emericiceras emerici* по М. Муладу (1966). И в других регионах Средиземноморской провинции (Испания, Болгария, Северная Африка и др.) нижнебарремский комплекс также довольно богат общими видами и хорошо коррелируется с нижним барремом как стратотипического региона, так и Юга СССР.

Верхний баррем на Юге СССР характеризуется обилием и разнообразием аммонитовой фауны, среди которой характерны *Hemihoplites*, *Heteroceras*, *Argvethites*, *Imerites*, *Eristavia*, *Colchidites*, *Paraimerites*, некоторые представители *Paracrioceras*, *Silesites*, *Macroscaphites*, *Costi-*

discus, а также род *Turkmeniceras*. Встречаются также единичные виды *Audouliceras*, *Pseudocrioceras*. Из нижнего в верхний баррем, кроме отмеченных *Paracrioceras* и *Silesites*, переходят роды *Barremites*, *Acrioceras*, отмечаются и представители *Holcodiscus*, *Heinzia*, и др. Характерной чертой верхнего баррема является расцвет семейства *Heteroceratidae*.

В отличие от стратотипа верхний баррем на Юге СССР подразделяется более дробно и при корреляции мы пришли к выводу, что подзоне *Hemihoplites feraudi* (по Р. Бюснардо, 1965), по-видимому, соответствуют слои зоны *Hemihoplites soulieri*—?*Silesites seranonis*. Уровню подзоны *Heteroceras astieri* (в схеме Р. Бюснардо, 1965) соответствуют две последующие зоны—*Imerites giraudi* и *Colchidites securiformis*. Самая верхняя зона баррема Юга СССР, зона *Turkmeniceras turkmenicum*—*Matheronites rdzewskiyi* сопоставляется с подзоной *Leptoceras puzosianum* (в схеме Р. Бюснардо, 1965) или же соответствует зоне *Costidiscus recticostatus*, выделенной В. Килианом (1910) в самых верхах баррема Юго-Восточной Франции. Данный стратиграфический уровень, расположенный над зоной *Heteroceras astierianum* в обобщающей стандартной схеме С. В. Мюллером и Г. Г. Шенком (Müller, Schenck, 1943) был выделен как самая верхняя зона верхнего баррема под наименованием *Costidiscus recticostatum*.

В отличие от Юга СССР и стратотипического региона в других регионах Средиземноморской области (Болгария, Майорка, Северная Италия, Испания, Северная Африка и др.) в верхнем барреме дробное деление не представляется возможным.

Сложным является вопрос сопоставления барремских отложений регионов Тетического и Бореального поясов. В последнее десятилетие этот вопрос вновь привлек внимание исследователей (Rawson, 1973, Thieuloy 1973, Immel, 1979 и др.).

Сопоставление осложнено тем, что в зональных схемах нет ни одной общей одноименной зоны, вследствие чего корреляция установленных подъярусов и зон чрезвычайно затруднена. Однако при более детальном сравнительном анализе комплексов барремской аммонитовой фауны в первую очередь Юга СССР появляются некоторые возможности для успешного исследования данного вопроса.

Если при сопоставлении готеривских подразделений регионов юга и севера Европы представители анцилоцератид менее пригодны, чем представители *Speetoniceras*, *Simbirskites*, *Craspedodiscus* и др., то в барреме, по нашим данным, анцилоцератиды приобретают одну из главных ролей.

Г. Иммель (1979), изучив тетических и бореальных представителей *Crioceratitinae* в Западной Европе, попытался провести корреляцию готеривско-барремских отложений юга и севера. Он пришел к заключению, что если из верхнего готерива можно указать несколько имеющих значение для корреляций форм, то с началом баррема возможности еще более

ухудшаются. Лучшая возможность для северо-южной корреляции баррема при помощи аммонитов, по Г. Иммелю (1979), должна иметься в Марокко, где Е. Рош (Roch, 1930) указал на совместное нахождение тетических и бореальных гетероморфов. Из-за отсутствия детальных стратиграфических данных в работе Е. Роша (1930) Г. Иммель не дает стратиграфического анализа этих форм и, следовательно, вопрос сопоставления барремских подразделений бореальных и тетических регионов им фактически не рассматривается. В связи с этим следует сказать, что к сожалению в работах Г. Иммеля (1978, 1979) данные исследований по территории Юга СССР (Каракаш, 1907, Ренгартен, 1909, 1951, 1961, Эристави, 1951—1962, Луппов, 1936, 1952, 1956, 1965, Друщиц, 1956—1966, 1977, Егоян, 1965, 1968, 1977 и др.) не использованы и вообще ни одна работа, касающаяся вопросов палеонтологии и стратиграфии территории Юга СССР им не цитируется, что безусловно является досадным упущением. Этим следует, по всей вероятности, объяснить отмеченное выше замечание о возможности проведения корреляции барремских отложений регионов Тетического и Бореального поясов лишь посредством изучения аммонитовой фауны в барремских отложениях Марокко.

В главе о стратиграфической характеристике готерива-апта отдельных регионов Юга СССР на основе существующих литературных данных и наших полевых исследований был дан биостратиграфический анализ отдельных ярусов и были указаны характерные для зонального подразделения виды. Для баррема это, в первую очередь, представители родов *Holcodiscus*, *Spitidiscus*, *Pulchellia*, *Heinzia*, *Silesites*, а также гетероморфы—*Crioceratites*, *Paracrioceras*, *Hemihoplites*, *Heteroceras*, *Imerites*, *Colchidites* и др. Если при корреляции барремских отложений регионов Средиземноморской области многие виды этих родов приобретают большое значение, то при корреляции барремских отложений Юга СССР с бореальными регионами количество таких видов значительно меньше; к тому же, как выясняется, это в основном, представители семейства *Ancyloceratidae*. Попытаемся теперь сопоставить подразделения баррема Юга СССР и Северной Германии³⁰.

На Северо-Западном Кавказе, вместе с типичным комплексом нижнебарремской зоны *Holcodiscus caillaudi*, В. Л. Егоян (1977) указывает *Hoplacrioceras fissicostatum* (Roe m.), а в верхах нижнего баррема Грузии, в зоне *Subpulchellia plana*—*Heinzia matura* нами найден *Paracrioceras* cf. *elegans* (Koen.). Эти находки имеют большое значение для корреляции, так как отмеченные виды в сходной стратиграфической последовательности появляются в барреме Северной Германии. В частности, *A. (H.) fissicostatum* (Roe m.) является видом-индексом для третьей снизу зоны ниж-

³⁰ В Поволжье и в Северо-Восточной Англии барремские отложения неполны или бедно охарактеризованы аммонитами и дробное биостратиграфическое деление по аммонитам не представляется возможным.

него баррема в схеме А. Кенена (1908), а в новой схеме Е. Кемпера (1976), где в отличие от схемы А. Кенена баррем делится не на два, а на три подъяруса, данная зона венчает нижний баррем. Второй найденный на Кавказе вид *Paracrioceras elegans* (К о е п.) также является зональным видом для верхней зоны нижнего баррема в схеме А. Кенена (1902, 1908) и для нижней зоны среднего баррема в схеме Е. Кемпера (1976). Отмеченные данные позволяют заключить, что нижнебарремской зоне *Holcodiscus sailaudi*—*Crioceratites emerici* Юга СССР соответствуют выделенные А. Кененом зоны *C. strombecki*, *C. garocinctum*, *C. fissicostatum* и *C. elegans*, а в схеме Е. Кемпера (1976)—зоны «Н.» *garocinctum*, «Н.» *fissicostatum* и *P. elegans* (см. табл. 6).

В позднем барреме процесс миграции видов из бореальных бассейнов на юг продолжается, вследствие чего в верхнебарремских отложениях Юга СССР нередко обнаруживаются типичные для бореальных регионов формы.

В Западной Грузии, в нижней части верхнего баррема (зона *Paracrioceras barremense*—*Hemihoplites soulieri*), нами были найдены *Paracrioceras denckmanni* и *P. stadlaenderi*. В Северной Германии выше зоны *P. elegans* выделена зона, видом-индексом которой является *P. denckmanni*. Данная зона в схеме А. Кенена (1908) помещена в верхний, а в схеме Е. Кемпера (1976) в средний баррем. Кроме территории Грузии вид *P. denckmanni* на Юге СССР отмечался В. В. Друщицем (1966) из верхнего баррема Северного Кавказа, а из более южных регионов, за пределами Юга СССР—в барремских отложениях (более точный уровень неизвестен) Марокко (Roch, 1930). Второй, отмеченный нами вид—*Paracrioceras stadlaenderi* в Северной Германии также характеризует уровень зоны *denckmanni*. Приведенные данные позволяют параллелизовать нижнюю часть верхнего баррема (уровень зоны *Hemihoplites soulieri*—*Silesites seranonis*) Юга СССР с зоной *Paracrioceras denckmanni* Северной Германии.

Среди характерных для верхней части верхнего баррема Северной Германии видов, представители «*Hemicrioceras*» *rude* (К о е п.), *Paracyloceras bidentatum* (К о е л.), *Hemihoplites* (*Matheronites*) *trispinosus* (К о е п.) и *H. (M.) brevispinus* (К о е п.) отмечаются и на Северном Кавказе. Первый вид отмечается Н. П. Лупповым (1952) и В. В. Друщицем (1966), а второй—В. Л. Егояном (1977) из верхнебарремских отложений Северного и Северо-Западного Кавказа; их более точный стратиграфический уровень неизвестен. Что касается *H. (M.) brevispinus* (К о е п.) и *H. (M.) trispinosus* (К о е п.), то экземпляры данных видов были найдены нами в Дагестане, в зоне *Matheronites ridzewskyi*. В связи с этим следует заметить, что ознакомившись с коллекцией А. Кенена (1902), я убедился в правильности высказанного Е. Кемпером (1973) мнения о том, что выделенные А. Кененом виды *Ancyloceras trispinosum* К о е п. и *A.*

Сопоставление барремских подразделений (Юг СССР, Ю.-В. Франция, С.-З. Германия)

Ярус	Поль-ярус	Юго-Восточная Франция		Юг СССР (Какабадзе, 1980)	Северо-Западная Германия			
		(Kilian, 1910)	(Busnardo, 1965)		(Koenen, 1908)	(Kemper, 1976)		
Баррем	верхний	Cost. recticostatus	S. seranonis	L. puzosianum	T. turkmenicum — Math. ridzewskyi	C. aegoceras—C. bidentatum	верхний	Par. bidentatum— Par. scalare
					C. rude	Sim. stolleyi		
		Colch. securiformis		C. sparcicosta	«C.» sparcicosta			
	нижний	C. emerici — Pulch. compressissima	N. pulchella	Het. astieri	I. giraudi	C. pingue	средний	«A.» innexum — Sim. pingue
				Hem. feraudi	Hem. soulieri - ?S. seranonis	C. denckmanni		P. denckmanni
				Holc. kiliani	Holc. caillaudi — C. emerici	C. elegans		P. elegans
нижний	C. emerici — Pulch. compressissima	N. pulchella	Holc. kiliani	Holc. caillaudi — C. emerici	C. fissicostatum	нижний	«H.» fissicostatum	
					C. rarocinctum		«H.» rarocinctum	
					C. strombecki			

Буквенные сокращения: A.—Ancyloceras, C.—Crioceratites (Crioceras), Cost.—Costidiscus, Colch.—Colchidites, H.—Hoplocrioceras, Het.—Heteroceras, Hem.—Hemihoplites, Holc.—Holcodiscus, I.—Imerites, L.—Leptoceras, M.—Macroscephalites, P.—Paracrioceras, Par.—Paracyloceras, Pulch.—Pulchellia, S.—Lesites, Sim.—Simancyloceras, T.—Turkmeniceras, Math.—Matheronites, N.—Nicklesia.

brevispina Коен принадлежит к матеронитам. Примечательно, что вид *H. (M.) trispinosus* в Северной Германии был встречен на уровне зоны *C. rude* А. Кенена (1908). В связи с этим следует отметить, что А. Кенен в 1901 году в верхах баррема выделил зону под наименованием *Ancyloceras trispinosum*—*Desmoceras hoyeri* и лишь позже выделил в верхнем барреме три зоны: *C. sparcicosta*, *C. rude* и *C. aegoceras*—*C. bidentatum*³¹.

Учитывая отмеченные выше данные нами предпринята попытка сопоставления биостратиграфических схем барремских отложений Юга СССР с таковой стратотипического региона и Северной Германии (см. табл. 6).

Апт. Если по комплексу аммонитов голерива-баррема Юг СССР более сходен с юго-западными регионами Европы (Средиземноморская область), нежели с бореальными (Европейская область), то начиная с апта такое явное отличие в комплексах ископаемой фауны не наблюдается. Обнаруживается большое количество общих для этих регионов руководящих видов. Это в основном мономорфные аммониты (*Deshayesites*, *Dufrenoyia*, *Cheloniceras*, *Epicheloniceras*, *Parahoplites*, *Acanthohoplites*, *Hyracanthoplites* и др.), хотя некоторые анцилоцератиды также приобретают большое значение (*Tropaeum*, *Ammonitoceras*, *Tonohamites* и др.). Однако для дальнейшей корреляции в основном пригодны представители отмеченных выше мономорфных родов.

В Юго-Восточной Франции, по данным С. Фабр-Такси, М. Мулада, Г. Томеля (*Fabre-Taxy, Moullade, Thomel, 1965*) и И. Фландрина (*Flandrin, 1965*), нижний апт начинается с появлением *Parahoplites weissi*, *P. consobrinus* и *Procheloniceras albrechti-austriae*. Выделение В. Килианом в самых низах апта зоны под наименованием *Parahoplites weissi* они считают не обоснованным, так как отмеченные виды, в том числе и *P. weissi*, хотя и встречаются выше верхнебарремских слоев, в пачке мощностью 15—20 м, на самом деле они поднимаются и выше, встречаясь на уровне зоны *Deshayesites deshayesi* и даже до гаргазских слоев. Следовательно, эти виды хотя и дают возможность проведения границы между барремом и аптом, вместе с тем не являются зональными и поэтому название *P. weissi* для самой нижней зоны нижнего апта не пригодно. К сожалению авторы для данного уровня зонального вида не указали.

На Юге СССР, в зоне *Deshayesites weissi*—*Procheloniceras albrechti-austriae* среди анцилоцератид в большом количестве встречаются виды родов *Pseudocrioceras* *S p a t h*, *Audouliceras* *T h o m e l*, *Australiceras* (*Proaustraliceras*) *K a k a b.*, *Kutatissites* *K a k a b.* и др. Однако для кор-

³¹ Переименование Е. Кемпером (1973) сверху второй зоны верхнего баррема (зона *C. rude*) в зону *Simancyloceras stolley*, по нашему мнению, неприемлемо, так как род *Simancyloceras* *K e m p e r*, 1973 выделен явно на фрагментарном материале и его выделение не отвечает требованиям Международной Зоологической номенклатуры.

реляции как северных, так и южных регионов Европы они малопригодны. В этом отношении основную роль играют мономорфные аммониты. На Юге СССР больше всех богата аммонитами нижняя часть нижнего апта Закаспия (Туркмения), где ниже зоны *Deshayesites weissii* выделена местная зона *Deshayesites tuarkyricus* (Богданова, 1971): эта зона по комплексу ископаемых не находит себе аналогов ни в остальных регионах Юга СССР, ни на юге Западной Европы (за пределами территории СССР). По-видимому, данная зона соответствует зоне *Prodeshayesites fissicostatus* Англии (Богданова, 1971). В общей зональной схеме Юга СССР, как уже было показано, нижняя зона нижнего апта выделяется под наименованием *Deshayesites weissii—Procheloniceras albrechti-austriacae*, которой в Закаспии соответствуют две нижнеаптские местные зоны: *Deshayesites tuarkyricus* и *Deshayesites weissii*. В Северной Германии этой зоне соответствует зона *Prodeshayesites tenuicostatus* в схеме Е. Кемпера (1973), а в Англии—две нижнеаптские зоны: *Prodeshayesites fissicostatus* и *Deshayesites forbesi*.

Средняя зона нижнего апта *Deshayesites dechyii—Deschayesites deshayesi* Юга СССР, как это было показано М. С. Эристави, 1962, и др., хорошо прослеживается как во многих регионах Средиземноморской области (Испания, Франция, Болгария и др.), так и в расположенных севернее регионах Европы (Северная Германия, Англия, Русская платформа), и в этой корреляции главную роль играют представители рода *Deshayesites*. Анцилоцератиды же играют незначительную роль.

Верхняя зона нижнего апта Юга СССР—*Dufrenoyia furcata—Dufrenoyia subfurcata*—не находит себе аналогов во многих регионах Юго-Западной Европы, однако в более северных регионах Западной Европы (Англия, Северная Германия) четко установлена нижнеаптская зона *Dufrenoyia furcata—Tropaeum bowerbanki* (Северная Германия) или зона *Tropaeum bowerbanki* (Англия). Среди анцилоцератид при сопоставлении этой зоны Юга СССР с таковой других регионов Европы, основными видами являются *Tropaeum (T.) hillsi* S o w. и *Toxoceratoides rochi* C a s e y. Представители последнего вида как в Грузии, так и во Франции (Roch, 1927) встречены совместно с *Dufrenoyia furcata*. Данный вид был также отмечен из нижнего апта Северной Германии А. Кененом (1902), однако более точный уровень его нахождения по сей день не известен.

Среднеаптские отложения наиболее дробно расчленены в Южной Англии (Casey, 1960), где аналогично другим регионам Европы гаргаз делится на две зоны, однако эти зоны разделены на подзоны, что в других регионах Западной Европы, а также на Юге СССР не представляется возможным. Общеизвестна роль мономорфных аммонитов (*Epicheloniceras*, *Colombiceras*, *Parahoplites* и др.) в расчленении и корреляции гаргазских отложений; именно в большинстве регионов (как южных, так и северных регионов Европы) зональными являются одни и те же виды упомянутых выше родов (см. табл. 7).

Таблица 7

Сопоставление аптских подразделений (Юг СССР, Ю.-В. Франция, Англия, С.-З. Германия, Поволжье)

Ярус	Подъярус	Ю.-В. Франция (Moullade, 1965)	Юг СССР (Друщиц, 1979)	Англия (Casey, 1961)	Северо-Западная Германия (Kemper, 1971, 1973)	Поволжье (Глазунова, 1973)	
А п т	клансей	Diad. nodosocostatum	H. jacobi	H. jacobi	H. jacobi	H. jacobi	
			A. nolani-Diad. nodosohoplites		H. nolani		
	гаргаз	Ch. subnodosocostatum	Parah. melchioris - C. tobleri	Parah. nutfieldensis	Parah. nutfieldensis-Parah. melchioris	E. tschernyschewi	
			E. subnodosocostatum-C. crassicoatum		Ch. martinioides		E. laticostatum
	бедуль	Ac. nisum	D. deshayesi	Dufr. furcata - Dufr. subfurcata	Tr. bowerbanki	Dufr. furcata - Tr. bowerbanki	D. deshayesi
				D. dechyi-D. deshayesi	D. deshayesi	D. deshayesi	
D. weissii-Pr. albrechtiaustriacae				D. forbesi	D. (P.) tenuicostatus		
				D. fissicostatus			
Баррем	верхний	S. seionis (подзона L. puzosianum)	T. turkmenicum		Par. bidentatum - Par. scalare	Ox. jasykowi	

Буквенные сокращения: А.—Acanthoplires, Ac.—Aconoceras, С.—Colombiceras, Ch.—Chelonicerac, D.—Deshayesites, Diad.—Diadochoceras, Dufr.—Dufrenoyac, E.—Epicheloniceras, H.—Hypacanthoplires, L.—Leploceras, Ox.—Oxytheuthis, P.—Prodeshayesites, Parah.—Parahoplites, Par.—Parancyloceras, Pr.—Procheloniceras, S.—Silesites, T.—Turkmeniceras, Tr.—Tropaeum.

Для корреляции в первую очередь имеют значение парагоптитиды (*Colombiceras*) и трехбугорчатые хелоницератиды (*Epicheloniceras*). Довольно широкое распространение нескольких видов отмеченных родов обуславливает успешное сопоставление среднеаптских отложений отдаленных друг от друга регионов Юга СССР и южных и северных регионов Западной Европы (Эристави, 1962, Друщиц, 1966, Какабадзе, Богданова, Михайлова, 1978, и др.). Среди анцилоцератид для корреляции пригодны лишь незначительное число видов: *Ammonitoceras* (*A.*) *transcaspium* *S i r z.*, встреченный в зоне *Epicheloniceras subnodosocostatum-Colombiceras crassicoatum* Юга СССР (Кавказа, Закаспия), а также в Северной Германии, в зоне *Cheloniceras* (*Epicheloniceras*) *laticostatum*. Широко распространен вид *Tropaeum* (*E.*) *rossicum* *C a s e y*, который встречен в нижней части среднего апта как на Юге СССР (зона *Epicheloniceras subnodosocostatum-Colombiceras crassicoatum*), так и в Англии (зона *Cheloniceras martinioides*, в схеме Р. Кейси, 1960). Широким распространением характеризуется в регионах Средиземноморской области (Закаспий, Северный Кавказ, Закавказье, Болгария, Венгрия, Швейцария) вид *Pseudoaustraliceras pavlowi* (*W a s s.*), руководящий для нижней зоны среднего апта.

Верхний апт (клансей) руководящими видами анцилоцератид не охарактеризован. Зоны клансея *Acanthohoplites polani* и *Huracanthoplites jacobii* во многих регионах Юга СССР и Западной Европы хорошо установлены и их корреляция проводится легко, в основном, благодаря представителям родов *Acanthohoplites* и *Huracanthoplites* (табл. 7).

ЛИТЕРАТУРА

- Агеев В. Б. Стратиграфия среднеюрских отложений Северо-Восточного Азербайджана и Южного Дагестана. Азербешр, 1966.
- Акопян В. Т. Стратиграфия юрских и меловых отложений Юго-Восточного Зангезура. Ереван, изд-во АН АрмССР, 1962.
- Атабекян А. А., Михайлова И. А. Особенности развития турриллитид на примере *Nuoturrilites glavesianus* Orb. ДАН СССР, 1976, т. 231, № 5.
- Атлас литолого-палеогеографических карт СССР, т. III, Триасовый, юрский и меловой периоды (ред. В. П. Верещагин и А. Б. Ронов), 1968.
- Атлас мезозойской фауны и споропыльцевых комплексов Нижнего Поволжья и сопредельных областей. Вып. II, Головоногие моллюски. Изд-во Саратовск. университета, 1969.
- Бацевич Л. Ф., Симонович С. Е. Геологическое описание части Кутаисского уезда, Кутаисской губернии, известной под именем Окриба. Мат. для геологии Кавказа, 1873.
- Белюсов В. В., Трошихин Б. М. Краткий геологический очерк района рек Пшехи и Белой в Северо-Западном Кавказе — Зап. Всерос. мин. об-ва, 2 сер., 1937.
- Богданова Т. Н. Новые барремские аммониты Туркмении. — Палеонт. журн., 1971, 3.
- Богданова Т. Н. Нижний апт и пограничные с ним слои Западной и Южной Туркмении (стратиграфия, аммониты). Автореф. дисс., 1971.
- Богданова Т. Н. О расчленении нижнего апта Туркмении. — Ежегодник ВПО, т. XXI, 1978.
- Богданова Т. Н., Какабадзе М. В. К систематике рода *Ammonitoceras* Dumas, 1976. — Сообщ. АН ГССР, 1976, 82, № 1.
- Богданова Т. Н., Михайлова И. А. Об онтогенезе *Ammonitoceras vassiliewskyi* Reppg. — ДАН СССР, 1975, т. 225, № 1.
- Богданова Т. Н., Яхнин Э. Я. К стратиграфии аптских отложений Большого Балхана и Куба-Дага. Изв. АН Туркм. ССР, сер. ф.-т. и г. наук, 1967, № 3.
- Борисяк А. А. Курс палеонтологии беспозвоночных, ч. 1, 1905.
- Бресковски Ст. Биостратиграфия на баррема Южно от с. Брестак Варненско. Тр. Върху геол. на България, сер. Палеонтология, кн. 8, 1966.
- Василевский М. М. Слои с *Douvilleiceras* из окрестностей гор. Саратова. Тр. Геол. музея им. П. Великого, 1908, т. 11, вып. 2.
- Вебер Г. Ф. От Ялты через д. Кокоз до Бахчисарая. Южная экскурсия Крымской АССР. Междунар. геол. конгресс, XVII сессии, 1937.
- Верба Ю. Л., Прозоровский В. А. Готервские и барремские отложения Малого Балхана. Вестн. ЛГУ, 1972, № 6.

- Гамбашидзе Р. А., Ахвледиани Д. Г., Котетишвили Э. В., Какабадзе М. В. Меловые отложения Грузии и вопросы их корреляции с синхронными отложениями смежных регионов Кавказа. Тезисы докл., посвящ. 50-летию Геол. ин-та им. А. И. Джанелидзе АН ГССР, 1976.
- Гамкредидзе И. П. Строение северного крыла Рачинско-Лечхумской синклинали. Тр. Геол. ин-та АН ГССР, нов. сер., 1966, вып. 7. Изд-во МГУ, 1962.
- Герасимов П. А., Мигачева Е. Е., Найдин Д. П., Стерлин Б. П. Юрские и меловые отложения Русской платформы. Очерки региональной геологии СССР, вып. 5, Изд-во МГУ, 1962.
- Глазунова А. Е. Аммониты апта и альба Копет-Дага, Малого и Большого Балханов и Мангышлака, Тр. ВСЕГЕИ, 1953.
- Глазунова А. Е. О границе готерива и баррема в Ульяновском Поволжье. Инф. сб. ВСЕГЕИ, № 11. Геол. европ. территории СССР, Л., 1959.
- Глазунова А. Е. Новые данные по стратиграфии нижнемеловых отложений Поволжья. Мат. годичной сессии Ученого совета по результатам работ 1958 г. Тр. ВСЕГЕИ, 1960.
- Глазунова А. Е. Расчленение нижнемеловых отложений Поволжья. Мат. по геол. европ. территории СССР. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 1963, т. 91.
- Глазунова А. Е. Палеонтологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Поволжья. Нижний мел. М., «Недра», 1973.
- Горн Н. К. Стратиграфия и история формирования нижнемеловых глин Юго-Западного Крыма — Вопросы стратиграфии, вып. 1. Изд-во ЛГУ, 1974.
- Давиташвили Л. Ш. Курс палеонтологии. М.—Л., 1949.
- Девдарiani Е. И., Какабадзе М. В., Квахадзе Н. Н., Котетишвили Э. В. О наличии перерывов в барремских и аптских отложениях юго-западного обрамления Окрибы. Сообщ. АН ГССР, 1975, 79, № 2.
- Джанелидзе А. И. Геологические наблюдения в Окрибе и смежных частях Рачи и Лечхума. Изд-во Груз. филиала АН СССР, 1940.
- Джанелидзе А. И. К вопросу о механизме образования септ в раковине *Ammonoidea*. — Сообщ. АН ГССР, 1946, т. VII, № 9—10.
- Димитрова Н. Фосилите на България, IV, Долна Креда, София, 1967.
- Димитрова Н. Хетероморфни аммонити от долната креда в България (таксономия, филогения и стратиграфска стойност). Автореф. дис., София, 1975.
- Динер К. Основы биостратиграфии. Гос. научн.-техн. горно-геолого-нефтяное издательство, Новосибирск, 1925.
- Друщиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. Изд-во МГУ, 1956.
- Друщиц В. В. Нижнемеловые отложения Крыма. В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М., Гостоптехиздат, 1960.
- Друщиц В. В. Головоногие моллюски. В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М., Гостоптехиздат, 1960.
- Друщиц В. В. О ярусном делении нижнего мела. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 1962, № 1.
- Друщиц В. В. О стратиграфическом положении колхидитовых слоев (зоны *Colchidites securiformis*). ДАН СССР, 1963, т. 152, № 6.
- Друщиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. Изд-во МГУ, 1974.
- Друщиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей. Палеонт. журн. № 1, 1976.
- Друщиц В. В., Горбачик Т. Н. Зональное расчленение нижнего мела Юга СССР по аммонитам и фораминиферам. Изв. АН СССР, сер. геол., 1979, № 12.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Планктонная стадия в жизни аммонитов. Тез. докл. XIX сесс. Всес. пал. о-ва, 1973.

- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. О некоторых особенностях морфогенеза филоцератид и литоцератид (Ammonoidea). Палеонт. журн., 1974, № 1.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. Палеонт. журн., 1977, № 2.
- Друщиц В. В., Меннер В. В. О некоторых современных проблемах палеонтологии. Вестн. Моск. ун-та, сер. геол., 1977, № 5.
- Друщиц В. В., Михайлова И. А. О границе между аптом и альбом. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 1963, № 6.
- Друщиц В. В., Михайлова И. А. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. Изд-во МГУ, 1966.
- Друщиц В. В., Михайлова И. А. О систематике раннемеловых аммонитов. Палеонт. журн., 1974, № 4.
- Друщиц В. В., Михайлова И. А. Аптский ярус и его зональное деление. Изв. АН СССР, сер. геол., 1979, № 4.
- Друщиц В. В., Смирнова Т. Н. Биogeография раннего мела. Итоги науки и техники. Серия. Стратиграфия, палеонтология. 1979, т. 9.
- Друщиц В. В., Хиами Н. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов. Бюлл. МОИП, отд. геол., 1969, № 2.
- Друщиц В. В., Эристави М. С. Надсемейство Ancylocerataceae. В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, II, М., 1958.
- Друщиц В. В., Янин Б. Т. Новое расчленение нижнемеловых отложений на р. Белбек (Крым). Научн. докл. Высшей школы, сер. геол.-геогр., 1958, № 1.
- Друщиц В. В., Янин Б. Т. Нижнемеловые отложения Центрального Крыма. Вест. Моск. ун-та, сер. геол.-геогр., 1959, № 1.
- Егоян В. Л. *Ancyloceras gepauxianus d'Orb. var. caucasica var. nov.* из нижнемеловых «брахиоподовых» песчаников долины р. Пшехи (Северо-Западный Кавказ). Из-во вузов. Геол. и разведка, 1959, 2.
- Егоян В. Л. Очерк стратиграфии нижнего мела Северо-Западного Кавказа. Тр. ВНИИ, 1964 а, вып. 12.
- Егоян В. Л. Мел. В кн.: Геология Армянской ССР, II, Стратиграфия, Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1964 б.
- Егоян В. Л. О первой находке колхидитов на Северо-Западном Кавказе. Тр. ВНИГРИ, 1965, вып. XLIV.
- Егоян В. Л. Меловая система, нижний отдел. Северо-Западный Кавказ. — В кн.: Геология СССР, т. IX, Северный Кавказ, ч. I, 1968.
- Егоян В. Л. Ярусная шкала нижнего мела и нижнемеловые отложения западной части Северного Кавказа. Автореферат. дисс. Л., 1977.
- Захаров Ю. Д. Формирование цекума и просифона у аммоноидей. — Палеонт. журн., 1972, № 2.
- Иванов А. Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. — Уч. зап. Яросл. пед. ин-та, вып. 87, Геол. и палеонт., 1971.
- Иванов А. Н. К вопросу о планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. Тез. докл. XIX сесс. Всес. палеонт. о-ва, 1973.
- Кабанов К. А. Признаки опреснения готеривского моря Ульяновского Поволжья. ДАН СССР, 1959, т. 124, № 4.
- Казанский П. А. Описание коллекции головоногих из меловых отложений Дагестана. Изв. Томского технологич. ин-та, 1914, т. 32, № 4.
- Какабадзе М. В. К вопросу о распространении колхидитов (на груз. яз.). Тезисы докл. XI научной конференции ТГУ, 1965.

- Какабадзе М. В. К вопросу об экологии представителей рода *Colch.dites Djanelidze*. Изв. Геол. об-ва Грузии, 1967, т. V, вып. 1.
- Какабадзе М. В. Новый род *Kutatissites* gen. nov. из нижнемеловых отложений Западной Грузии. Сообщ. АН ГССР, 58, № 3, 1970.
- Какабадзе М. В. К вопросу о филогении семейства *Heteroceratidae*. — Сообщ. АН ГССР, 1971 а, 64, № 1.
- Какабадзе М. В. Колхидиты и их стратиграфическое значение. Тр. Геол. ин-та АН ГССР, нов. сер., 1971 б, вып. 26.
- Какабадзе М. В. Нижний мел. — В кн.: Вопросы геологии северо-западной части Абхазии. Тбилиси, 1972.
- Какабадзе М. В. Нижнемеловые гетероцератины Грузии и смежных регионов. — В сб.: Вопр. палеонт и стратигр. мезозоя Грузии. сб. 2. Тр. Геол. ин-та АН ГССР, нов. сер., 1975, вып. 47.
- Какабадзе М. В. Новые данные о стратиграфии нижнемеловых отложений бассейна р. Бзыби. — В кн.: Проблемы геологии Грузии. Тр. Геол. ин-та АН ГССР, нов. сер.: 1978, вып. 59.
- Какабадзе М. В. К биостратиграфии верхнеготеривских отложений Грузии. — Сообщ. АН ГССР, 1980, 100, № 3.
- Какабадзе М. В., Квернадзе А. В. Стратиграфическое расчленение барремско-аптских отложений в бассейне р. Хашупсе (Западная Абхазия). — Сообщ. АН ГССР, 1970, 57, № 2.
- Какабадзе М. В., Кванталиани И. В., Шарикадзе М. З. К стратиграфии нижнего апта и смежных отложений Центрального Дагестана. — Сообщ. АН ГССР, 1978, 92, № 1.
- Какабадзе М. В., Богданова Т. Н., Михайлова И. А. К стратиграфии среднего апта Юга СССР и некоторые гетероморфные аммониты. Бюлл. МОИП, отд. геологии, 1978, т. 53(6).
- Каракаш Н. И. Меловые отложения северного склона Главного Кавказского хребта и их фауна. СПб., 1897.
- Каракаш Н. И. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна. Тр. С-Петербургского об-ва естеств., 1907, т. XXXII, вып. 5.
- Кванталиани И. В. К вопросу о наличии зоны *Acanthohoplites prodromus* в отложениях апта Сурамского района. Тр. ГПИ, 1971, № 1 (141).
- Кванталиани И. В. Аптские аммониты Абхазии. Тбилиси, Изд-во ГПИ, 1971.
- Кванталиани И. В., Квахадзе Н. Н. О взаимоотношении нижне- и верхнемеловых отложений северного крыла Рачинской синклинали. Сообщ. АН ГССР, 1971, 61, № 3.
- Квахадзе Н. Н. Раннемеловые брахиоподы бассейна среднего течения р. Риони (Западная Грузия) и их стратиграфическое значение. Автореф. дисс., Тбилиси. 1972.
- Книппер А. Л. Океаническая кора в структуре Альпийской складчатой области. — Тр. ГИН АН СССР, 1975, вып. 267.
- Конюхов И. А., Трохова А. А. Долмиты нижнемеловых отложений Западной Грузии и условия их образования. — Изв. вузов, геол. и разведка, 1962, № 9.
- Котетишвили Э. В. Стратиграфия меловых отложений Шкмерской синклинали (на груз. яз., резюме русск.). Изд-во АН ГССР, 1958.
- Котетишвили Э. В. Новые данные о стратиграфии нижнемеловых отложений периферии Дзирульского массива. — Изв. АН ГССР, 1961, т. XXVII, № 4 (на груз. яз., резюме русск.).

- Котетшвили Э. В. Стратиграфия и фауна колхидитового и смежных горизонтов Грузии. — Тр. Геол. ин-та АН СССР, нов. сер., 1970, вып. 25.
- Котетшвили Э. В. К биостратиграфии верхнебарремских отложений Грузии. — Сообщ. АН СССР, 1979, 93, № 2.
- Лагузен И. Об окаменелостях сибирской глины. — Зап. Всес. минералог. об-ва, 11 серия, ч. IX, 1874.
- Лобжанидзе Г. П. Геология восточной периферии Дзирульского массива между Сурамским и Крестовым перевалами (дис., на груз. яз.), 1965.
- Лобжанидзе Г. П. Стратиграфия мезозойских отложений восточной периферии Дзирульского массива. — Тр. Геол. ин-та АН СССР, нов. сер., 1972, вып. 36.
- Ломинадзе Т. А. Келловейские макроцефалиты Грузии и Северного Кавказа. Тбилиси, «Мецниереба», 1967.
- Луппов Н. П. Об аммонитах из барремских отложений Восточно-Карабугазского района (Северо-Западная Туркмения). — Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей, 1936, т. 65, вып. 1.
- Луппов Н. П. Некоторые вопросы стратиграфической корреляции нижнемеловых отложений Северо-Западного Кавказа. Мат. ВСЕГЕИ, палеонт. и стратигр., сб. 5, Л., Госгеолиздат, 1948.
- Луппов Н. П. Нижнемеловые отложения Северо-Западного Кавказа и их фауна. — Тр. ВНИГРИ, нов. сер., 1952, вып. 65.
- Луппов Н. П. Некоторые вопросы стратиграфии нижнемеловых отложений южных районов СССР. — Тр. Всес. совещ. по разработке унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л., 1956.
- Луппов Н. П. Нижнемеловые отложения Туркмении. — В сб.: Вопросы геологии Туркмении, Ашхабад, 1965.
- Луппов Н. П., Бодылевский В. И., Глазунова А. Е. Отряд *Ammonoidea*. Аммониты. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. X, 1949.
- Луппов Н. П., Калугин П. И. Нижний мел. Геология СССР, Туркменская ССР, т. 12, 1957.
- Луппов Н. П., Сиротина Е. А., Товбина С. З. К стратиграфии апта и альба Копет-Дага. — В кн.: Геология и нефтегазоносность западной части Средней Азии, т. 42, 1960.
- Максимова С. В., Осипова А. Н. Опыт палеоэкологического исследования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала. Тр. ПИН АН СССР, т. XXX, 1950.
- Мандов Г. Хотеривский этаж в Западных Болканидах и Нетовата Амонитна фауна. Годшин. на Софийск. университет, геолого-географска фак., 1976, т. 67.
- Милановский Е. В. О возрасте симбирских слоев и белемнитовой толщи Поволжья. Бюлл. МОИП, отд. геол., 1940, т. 18, № 1.
- Михайлова И. А. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* (к границе баррема и апта). — Изв. АН СССР, сер. геол., 6, 1970.
- Михайлова И. А. О систематическом положении рода *Ptychoceras Orbigny*. — ДАН СССР, 1974, т. 214, № 1.
- Михайлова И. А. Типы просутуры и примасутуры меловых аммонитов. Палеонт. журн., 1978, № 1.
- Михайлова И. А. Эволюция аптских аммоноидей. — Палеонт. журн., 1979, № 3.
- Мордвилко Т. А. Унифицированная схема стратиграфии нижнемеловых отложений Северного Кавказа и Предкавказья. Тр. Всес. совещ. по разработке унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л., 1956.

- Мордвилко Т. А. Разрез нижнего мела в окрестностях г. Кисловодска. XVII Междунар. геол. конгресс в СССР. Экскурсия по Кавказу, Ростов—Тбилиси, 1937.
- Мордвилко Т. А. К стратиграфии нижнемеловых отложений в Кисловодском районе на Северном Кавказе. Зап. Всерос. минер. о-ва, сер. 2, ч. 68, 1939, вып. 1.
- Мордвилко Т. А. Нижнемеловые отложения Северного Кавказа и Предкавказья, ч. 1, М.—Л., Изд. АН СССР, 1960.
- Мордвилко Т. А. Нижнемеловые отложения юго-восточных районов Северного Кавказа и Предкавказья, ч. 2, М.—Л., Изд. АН СССР, 1962.
- Мордвилко Т. А. Раннемеловые гетеродонтные двустворчатые моллюски Юга СССР. М., «Наука», 1979.
- Николов Т. Стратиграфия на долната Креда в част от Североизточна България. Бълг. Акад. на Науките, Изв. на Геолог. ин-т, сер.: Стратиграфия и литология. кн. XVIII, 1969.
- Похилайнен В. П. Некоторые малоизвестные на Северо-Востоке Азии аммониты раннего мела. НИИ, вып. 22, 1975.
- Пославская Г. Г. К вопросу о нижнемеловых отложениях северной части Доно-Медведицких дислокаций. Уч. зап. СГУ, т. XXVII, 1951.
- Реймент Р. А. Факторы, определяющие распространение раковин головоногих моллюсков в геологическом прошлом. — Палеонт. журн., 1961, № 4.
- Ренгартен В. П. О фауне меловых и титонских отложений Юго-Восточного Дагестана. Изв. Геол. ком-та, 1909, т. 28, № 9.
- Ренгартен В. П. Фауна меловых отложений Ассинско-Камбилеевского района. Тр. Геол. ком-та, нов. сер., 1926, вып. 147.
- Ренгартен В. П. Горная Ингушетия. Геологические исследования в долинах рек Ассы и Камбилеевки на Северном Кавказе. — Тр. глав. геол. разв. упр., 1931, вып. 63.
- Ренгартен В. П. Стратиграфия мезозойских и кайнозойских отложений Кабардинской АССР. СОПС, АН СССР, 1946.
- Ренгартен В. П. Палеонтологическое обоснование стратиграфии нижнего мела Большого Кавказа. — В сб.: Памяти акад. А. Д. Архангельского. М., 1951.
- Ренгартен В. П. Стратиграфия меловых отложений Малого Кавказа. Региональная стратиграфия СССР, т. 6, 1959.
- Ренгартен В. П. Опорные разрезы нижнемеловых отложений Дагестана. М.—Л., Изд. АН СССР, 1961.
- Руженцев В. Е. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. Изв. АН СССР, сер. биол., 1946, № 6.
- Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. LXXXIII, 1960.
- Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea, Аммоноидей, общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие, 1, М., 1962.
- Руженцев В. Е., Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 50, 1954.
- Рухадзе И. М. Некоторые новые и малоизвестные аптские цефалоподы Грузии. Вестн. Груз. геол. ин-та, 1938 а, т. III, ч. 2.
- Рухадзе И. М. Аптские аммониты Северного Кавказа. — Тр. Геол. ин-та Грузии. 1938 б, т. III, вып. 3.
- Сазонова И. Г. Нижнемеловые отложения центральных областей Русской платформы. — Тр. ВНИГНИ, 1958.
- Сазонова И. Г. Унифицированная схема стратиграфии нижнемеловых отложений Русской платформы (проект). Тр. Всес. совещ. по уточнению унифици.

- схемы стратиграфии мезоз. отлож. Русск. платформы, т. 3. Тр. ВНИГНИ, вып. XXIX. Гостоптехиздат, Л., 1961.
- Сазонова И. Г., Сазонов Н. Т. Палеогеография русской платформы в юрское и раннемеловое время. Тр. ВНИГНИ, вып. LXII, Л., «Недра», 1967.
- Сакс В. Н., Месежников М. С., Шульгина Н. И. О связи юрских и меловых морских бассейнов на Севере и Юге Евразии. МГК, XXII сессия. Докл. советск. геологов, 1964.
- Симонович С. Е., Сорокин А. И., Бацевич Л. Ф. Геологическое описание частей Кутаисского, Лечхумского и Зугдидского уездов Кутаисской губернии. Мат. для геол. Кавказа, сер. 1, кн. 5, 1875.
- Синцов И. Ф. Об юрских и меловых отложениях Саратовской губернии. Мат. для геологии России, т. IV, 1872.
- Синцов И. Ф. О некоторых развернутых формах аммоноид из верхнего неокома России. Мат. для геологии России, т. XXII, вып. 2, 1905.
- Синцов И. Ф. Заметки о двух видах нижнемеловых окаменелостей. Зап. Импер. мин. об-ва, ч. 50, С-Пб, 1914.
- Сихарулидзе Г. Я. Условия обитания раннемеловых кораллов Грузинской глыбы и некоторые палеогеографические выводы. — В кн.: Пробл. геол. Грузии, Тр. Геол. ин-та АН ГССР, нов. сер., 1978, вып. 59.
- Терехова Г. П. О некоторых развернутых нижнемеловых аммонитах Северо-Востока СССР. — В сб.: Мат. по геол. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР, вып. 20. 1972.
- Товбина С. З. О верхнебарремских аммонитах Туркмении. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 1963, т. 109, вып. 14.
- Товбина С. З. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*. Палеонт. журн., 1965, № 3.
- Трохова А. А. О литологии карбонатных отложений нижнего мела Западной Грузии. Тр. Кавказск. экспед. ВЛГГ и МГУ, 1962, т. 3.
- Унифицированные стратиграфические схемы юрских и меловых отложений Средней Азии. Меловая система, нижний отдел. Мат. к Среднеазиатскому стратиграфическому совещанию 1970 г., ВНИГНИ, ВСЕГЕИ, М., 1969.
- Халилов А. Г. Нижнемеловые отложения азербайджанской части Малого Кавказа. Баку, изд-во АН АзССР, 1959.
- Халилов А. Г. Стратиграфия нижнемеловых отложений юго-восточного окончания Большого Кавказа. Баку, изд-во АН АзССР, 1965.
- Халилов А. Г. Стратиграфия Азербайджана (справочник). Баку, «ЭЛМ», 1978.
- Цанков В. Моллюски отъ горната Креда въ Северна България. Списание на Българского Геологическо Дружество, 1932, год. IV, кн. 1.
- Чернов А. А. Артинский ярус. Бюлл. МОИП, 1906, № 3, 4.
- Чернов А. А. Основные черты в эволюции аммонитов. — Бюлл. МОИП, нов. сер., 1922, т. 31.
- Чернова Е. С. О возрасте и расчленении симбирских слоев и белемнитовой толщи Поволжья. Бюлл. МОИП, отд. геол. 1951, т. 26, вып. 6.
- Шарикадзе М. З. О взаимоотношении барремских и аптских отложений в Молитской синклинали. — Тр. ГПИ, 1974, № 4 (168).
- Шарикадзе М. З. Стратиграфия и аммониты нижнего мела южной периферии Дзирульского массива. Автореф. дисс., Тбилиси, 1975.
- Шатиришвили Т. М., Имандадзе З. А. Литолого-микрофаунистическая характеристика меловых отложений Колхидской низменности. Мат. по геол. и нефтегаз. Грузии. — Тр. ВНИГНИ, 1959, вып. XV.
- Эристави М. С. Новые данные по стратиграфии средней части меловых отложений окрестностей Кутаиси. — Сообщ. Груз. фил. АН СССР, 1940, т. 1, № 4.

- Эристави М. С. Нижнемеловые зоны Грузии. Институт геол. и минер. АН ГССР. сб. трудов (на груз. яз., рез. рус.), 1951.
- Эристави М. С. Грузинская глыба в нижнемеловое время. — Тр. геол. ин-та АН ГССР, сер. геол., 1952, т. VI(XI).
- Эристави М. С. Нижнемеловая фауна Грузии. Институт геол. и минер. АН ГССР. Монографии, 1955, № 6.
- Эристави М. С. Сопоставление нижнемеловых отложений Грузии и соседних областей. — Тр. геол. ин-та АН ГССР, сер. геол., 1957, т. X(XV).
- Эристави М. С. Сопоставление нижнемеловых отложений Грузии и Крыма. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Эристави М. С. Изменения нижнемеловой фауны Грузии в связи с геологической историей. — Изв. Геол. об-ва Грузии, 1959, т. 1, вып. 1.
- Эристави М. С. Нижний мел Кавказа и Крыма. Геол. ин-т АН ГССР, Монографии, 1960, № 10.
- Эристави М. С. Подразделение нижнего мела Альпийской зоны. Геол. ин-т АН ГССР, Монографии, 1962, № 11.
- Эристави М. С. Нижний мел Сочинского района. — Тр. Геол. ин-та АН ГССР, сер. геол., 1963, т. XIII (XVIII).
- Эристави М. С. Нижний мел. — В кн.: Геология СССР, т. X, Грузинская ССР, ч. 1, Геологическое описание. М., «Недра», 1964.
- Эристави М. С., Егоян В. Л. Нижнемеловая фауна Кафанского района Армянской ССР. Изд-во АрмССР, 1959.
- Эристави М. С., Халилов А. Г. Подразделение нижнего мела Кавказа. Ежегодник Венгерского Геол. ин-та, т. XLIX, вып. 3, Мат. конференции по мезозою, Будапешт, 1961.
- Ясаманов Н. А. Условия осадконакопления в меловом периоде на территории Западного Закавказья. Изв. вузов. Геол. и разведка, 1969, № 4.
- Ясаманов Н. А. Новые данные о температурных условиях нижнемелового бассейна Западного Закавказья. Изв. АН ГССР, сер. геол., 1973, № 7.
- Adams A. Sh. A. Plate Tectonics and the Evolution of the Alpine System: Discussion. Geol. Soc. America Bull., v. 86, 1975.
- Ander son F. M. Lower Cretaceous deposits in California and Oregon. Spec. Papers Geol. Soc. of America, 1938, 16.
- Anth u l a D. I. Über die kreidefossilien des Kaukasus. Beiträge Paläont. u. Geol. Ost. — Ung. und Orient. Bd. XII, H. 2—3, 1900.
- Arkel l W. J. Jurassic Geology of the World. London, Oliver and Boyd, LTD., 1956.
- Arkel l W. J. Introduction to Mesozoic Ammonoidea. In: Treatise on Invertebrate Palaeontology; part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea (directed and edited by R. C. Moore, Lawrence) Kansas, 1957.
- Arnaud-Vanneau A., Arnaud H., Thieuloy J. P. Bases nouvelles pour la Stratigraphie des calcaiens urgoniens du Vercors (Massifs subalpins septentrionaux, France). Newsl. Stratigr. Berlin—Stuttgart, 1976, 5(2 3).
- Astier I. E. Catalogue des Ancyloceras appartenant à l'étage néocomien. Ann. Sc. Phys. et Nat. Agr., Ind. Lyon, 2e-ser., 1851.
- Avram E. Nouvelles Ammonites Heteromorphes Béduliennes du Couloir de la Dimboviciorara. Inst. Geol. et Geoph., Mém., v. XXIV. 1976.
- Avram E. Les fossiles du fliisch Eocréacé et des calcaires Tithoniques des Hautes vallées de la Dofana et du Tirlung (Carpatés Orientales). Inst. Geol et Geoph. Mém., v. XXIV, 1976 a.
- Avram E. La succession des dépôts Tithoniques superieurs et Crétacés inférieurs de la région de Svinița(Banat). Dări de Seamă ale sedimentelor, v. LXII, 4, Stratigrafié, 1976b.
- Bayle E., Coquand H. Mémoire sur les fossiles secondaires recueillis dans le Chili. Mém. Soc. Géol. France, Géol., 1851, 2e sér., t. IV.

- B a s s e E. Quelques Ammonites nouvelles du Crétacé de Colombie (Am. Sud). Bull. Soc. Geol. France, 5e sér., t. XVIII, 8—9, 1948.
- B a s s e E. Problèmes d'adaptation et de Phylogénèse. Traité de Paléontologie, 1952, t. II.
- B e r g q u e s t H. R., C o b b a n W. A. Treatise of Marine Ecology and Paleocology. Molluscs of the Cretaceous. Mem. Geol. Soc. America, 1957, 67.
- B e r r y E. W. Cephalopod Adaptations — the Record and its interpretation. Quart. Rev. Biol., v. III, 1, 1928.
- B e u r l e n K. Die ammonitischen Noberformen Überlegungen zur frage des Entwicklungsmechanismus der Ammonitenschale. Z. Deutsch. Geol. Ges., 1957, 108, 2.
- B i r k e l a n d C. Pacific Northwest Sea, 1969, 2, 4.
- B r a n c o W. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Palaeontographica, Bd. 26, Th. 1, Bd. 27, Th. 2. 1879—1880.
- B r e i s t r o f f e r M. Sur quelque Cephalopodes du Crétacé de Colombie. C. R. Somm. Seun. de le Soc. Géol. de France, t. IX. 1936.
- B r e s k o v s k i S. Particularités asynchrones dans l'évolution de la faune Barrémien inférieur en Bulgarie. Compt. Rend. Acad. Bulgare de Sciences, 1973, t. 26, 2.
- B r e s k o v k i S. Les zones et sous-zones ammonitiques dans l'étage Barrémien en Bulgarie du Nord — Est. Geologica Balcanica, 5, 2, Sofia, 1975.
- B u s n a r d o R. Rapport sur l'étage Barrémien. Mém. Bur. Rech. Geol. et Min., 34. Colloque sur le Crétacé inférieur (Jyon, Septembre, 1963), 1965 a.
- B u s n a r d o R. Le stratotype du Barrémien. Lithologie et macrofaune. Mém. Bur. Rech. Géol. et Min., 34. Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, Septembre, 1963), 1965 b.
- C a s e y R. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. Palaeontographical Soc., part I—II, 1960—1961, Part. IX, 1980.
- C a s e y R., R a w s o n P. F. A review of the Boreal Lower Cretaceous. The Boreal Lower Cretaceous. Geol. Journ. Special issue, 5, Liverpool, 1973.
- C l a r k D. L. Anisoceras and Ancyloceras from the Texas Cretaceous. Journ. of Pal., 1958, v. 32, 6.
- C o l l i g n o n M. Atlas des fossiles caracteristiques de Madagascar (Ammonites). Fasc. IX (Aptien). Malg. Serv. Geol. Tananarive, 1962.
- C o t i l l o n P. Le Crétacé inférieur de l'Arc, subalpin de Castellane entre l'Asse et le Va. Stratigraphie et sédimentologie. Mém. Bur. Rech. Géol. Min., 68, 1—313, 1971.
- C r i c k G. C. On Ammonitoceras tovilense from the Lower Greensand of Kent. Proc. Malac. Soc., 1916, v. XII.
- C u a p a A. C. Etude biostratigraphique des ammonites du centre et de l'est du Mexique. Mém. Soc. Géol. France (Nouv. sér.), 1963, t. XLII, fasc. 4, mém. 99.
- D a m e s W. Über Cephalopoden aus dem Gaultquader des Hoppelberges bei Langenstein unweit Halberstadt. Z. dt. Geol. Ges., 32, 1880.
- D a y R. W. A mixed Roma-Tambo Fauna from the Tambo Area. Queensland Gov. Clun. Journ., 1967, v. 68.
- D a y R. W. Lithancylus australis sp. nov., a new ammonite from the Aptian of Queensland. Journ. Geol. Soc. Australia, 1967. v. 14, pt. 1.
- D a y R. W. Aptian Ammonites from the Eromanga and Surat basins, Queensland Brisbane. Publ. 360, Pal. papers, 34, 1974.
- D e n t o n E. J., G i l p i n - B r o w n J. B. On the Buoyancy of the pearly Nautilus. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 46, 1966.
- D e b e l m a s J., T h i e u l o y J. P. Rapports: la série néocomienne. Etage Hauterivien. Mém. Bur. Rech. Géol. Min., 34, 1965.
- D e s o r E. Sur l'étage inférieur du groupe néocomien. Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat., 3, 1835.
- D i e n e r C. Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. N. J. Abh., 2, 1912.
- D i e n e r C. Ammonoidea Neocretacea. Fossilium catalogus, 1915.

- Die t l G., I m m e l H., W i e d m a n n J. Vergleichende Untersuchungen an heteromorphen Ammoniten. N. Jahrb. Geol. Pal. Abh. Bd. 157, 1978.
- D r u s h t c h i t z V. V., G o r b a t s c h i k T. N. Zonengliederung der Unteren Kreide der Südlichen UDSSR nach Ammoniten und Foraminiferen. Aspekte der Kreide Europas. IUGS Series A, Nr. 6, Stuttgart, 1979.
- D i m i t r o w a N. Phylogénese des Ammonites Heteromorphes du Crétacé inférieur. Българ. Акад. на Науките. Изв. на геол. институт, сер. палеонтология, кн. XIX, 1970.
- D j a n e l i d z e A. I. Les Spiticeras du sud-est de la France. Mém. pour servir à l'expl. de la carte géol. détaillé de la France, 1922.
- D u m a s E. Statistique géologique, mineralogique, metallurgique et paleontologique du département du Gard (Paris), 1876.
- E r b e n H. K. Über den Prosipho, die Prosutur und Ontogenie der Ammonoidea. Paläont. Z., 36, 1/2, 1962.
- E r b e n H. K. Über den Ursprung der Ammonoidea. Biol. Rev., 41, 1966.
- E t a y o - S e r n a F. Posición de las Faunas en los depósitos Cretácicos Colombianos y su valor en la subdivisión cronológica de los mismos. Boletín de geología, 16—17, 1964.
- E t a y o - S e r n a F. El sistema Cretáceo en la región de villa de Leiva y zonas próximas. Univ. Nac. Colombia, fac. de ciencias Depart. Geol. Soc. Colombia na. Wo. 5, Bogotá-Colombia, 1968 a.
- E t a y o - S e r n a F. Apuntes acerca de algunas amonites interesantes del Hauteriviario y del Barremiano de la Región de la villa de Leiva (Boyaca, Colombia, S. A.) Bull. Geol., 24. 1968 b.
- E t a y o - S e r n a F. Zonation of the Cretaceous of Central Colombia by Ammonites. Publ. Geol. Esp. Ingeominas, 2, Bogotá - Colombia, 1979.
- E t h e r i d g e R. I. On a collection of fossils from the Bowen River Coalfield. Proc. R. Rhys. Soc. Edinb., 5, 1880.
- E t h e r i d g e R. I. Lower Cretaceous fossils from the courses of the Barcoo, Ward and Nive Rivers, South central Queensland. Part 2, Cephalopoda. Rec. Aust. Mus., 7, 1909.
- F a b r e - T a x y S., M o u l l a d e M., T h o m e l G. Le Bédoulien dans sa région type, la Bédoule-Cassis (Bouches-du-Rhone). Mém. Bur. Rech. Géol. et Min., 34. Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, Septembre, 1963), 1965.
- F a v r e F. Die Ammoniten der Unteren kreide Patagoniens. N. Jahrb. Min. Geol. u. Paleont. Beil. Bd. XXXII, 6, 1908.
- F l a n d r i n J. Paléontologie. In: Charles, Florent et Flandrin, J. Contribution à l'étude des terrains Crétacés de l'Anatolie du Nord (Asie mineure). Trav. Lab. Geol. Fac. Sc. Univ. Grenoble, 16, 1932.
- F l a n d r i n J. Rapport sur l'étage Aptien. Mém. Bur. Rech. Géol. et Min., 34. Colloque sur le Crétacé Inferieur (Lyon, Septembre, 1963), 1965.
- F ö r s t e r R. Die Geologische entwicklung von Süd-Mosambique seit der Unterkreide und die Ammoniten-Fauna von Unterkreide und Cenoman. Geol. Jb., 12, 1975.
- F r e b o l d H. Geologie von Spitzbergen, der Bäreninsel, des König Karl und Franz Josef Land. In Krenkel, E. Geologie der Erde. Berlin, 1936.
- F r e c h F. Loses und geschlossenes Gehäuse der tetrabranchiata Cephalopoden. Centralbl. Min. Geol., Bd 16, 1915.
- F ü l ö p D. Sc. The Mesozoic Basement Horst Blocks of Tata. Geol. Hungarica, ser. Geol., 1976, t. 16.
- G a b b W. M. Cretaceous fossils. Geol. Surv. California Pal., v. i, 1864.
- G a b b W. M. Cretaceous fossils. Geol. Surv. California Pal., v. ii, 1869.
- G a i d a K. H., K e m p e r E., S i m m e r l e W. Das Oberapt von Sarstedt und seine Tuffe. Geol. Jb., A45, 1978.
- G e c z y B. Az ammonites felék elhalásáróe és leógyázódaról. Földt. Közlöny, 89, 3, 1959.

- G e r h a r d t K. Beitrag zur der Kreideform in Colombia. N. J. f. Min. Beil. Bd XI, 1898
- G i o v i e Al. T. Y. Algunos Cefalopodos del Hauterivense de Neuquen. Revista de la Asoc. Geol. Argentina, t. v. 2, 1950.
- G o r d o n W. A. Marine life and Ocean Surface Currents in the Cretaceous. J. Geol., 81, 1973.
- H a u g E. Beitrag zur Kenntniss der Oberneocomien Ammoniten Fauna der Puezalpe bei Corvara (Südtirol). Beitr. Pal. Geol. Osterr. Ungarns Oriens, Bd VII, H. 3, 1889.
- H a u g E. Période Crétacé — In: Haug E., Traité de Géologie, II. Les Périodes Géologiques, Paris, 1911.
- H e p t o n s t a l l W. B. Buoyancy control in ammonites. Lethaea, 3, 1970.
- H e t t e r A. Die Kordillere von Bogota. Ergebnisse von Reisen und Studien. Petermans Mitteilungen, 104, Gotha, 1892.
- H i l l D., P l a y f o r d G., W o o d s J. T. Cretaceous fossils of Queensland. Qd. Palaeontogr. Soc., 1968.
- H o w a r t h M. K. The Yorkshire type Ammonites and Nautiloids of young and Bild, Phillips, and Martin Simpson. Palaeontology, v. 5, part 1, 1962.
- H o w c h i n W., W h i t e h o u s e F. W. A new and very large crioceratid ammonoid from the Cretaceous of Central Australia. Rec. Austr. Mus., 3, 1928.
- H y a t t A. Cephalopoda: in Zittel K. A. Textbook of Palaeontology, 1st English ed., transl. Eastman C. R., 1900.
- J a c o b C., T o b l e r A. Etude stratigraphique et paléontologique du Gault de la Vallée de la Engelberger-Aa. Mém. Soc. Pal. Suisse, 1906, v. XXXIII.
- J e l e t z k y J. A. Illustrations of Canadian Fossils. Lower Cretaceous Marine Index Fossils of the Sedimentary Basins of Western and Arctic Canada. Geol. Surv. Can. 64, 11, Ottawa, 1964.
- J e l e t z k y J. A. Marine Cretaceous Biotic Provinces and Paleogeography of Western and Arctic Canada: illustrated by a detailed study of Ammonites. Geol. Surv. Canada, paper 70—72, 1971.
- J e n n e K. A. Pedioceras, a synonym of Crioceras (Pseudocrioceras). Journ. of Palaeont., 1949, v. 23, 6.
- I m m e l H. Die Crioceratiten (Ancyloceratina, Ammonoidea) des Mediterranen und Borealen Hauterive-Barreme (Unterkreide). Palaeontographica, A, Band 163, Stuttgart, 1978.
- I m m e l H. Die Ammonitengliederung des Mediterranen und Borealen Hauterive und Barreme unter besonderer Berücksichtigung heteromorpher Ammoniten der gattung Crioceratites Léveillé. Newsl. Stratigr., 7(3), Berlin-Stuttgart, 1979.
- K a k a b a d z e M. V. On mode of life, Environment and Facial Conditions of Ancyloceratidae. Inter. Symp. «Deutsche Kreide», thesis, Münster, 1978.
- K a k a b a d z e M. V. On the Systematic and Stratigraphical Significance of the genera Pseudocrioceras Spath, Audouliceras Thomel and Kutatissites Kakabadze. Ann. Mus. Hist. Naturelle de Nice, t. IV, (1976), 1978.
- K a k a b a d z e M. V. Facies and Environments of Georgian Ancyloceratids (Lower Cretaceous, USSR). Aspekte der Kreide Europas. IUGS. Series A, Nr. 6, Stuttgart, 1979.
- K a r s t e n H. Géologie de l'Ancienne Colombie Bolivarienne Venezuela. Nouvelle Grenade et Ecuador. Berlin, 1858.
- K e m p e r E. Zur Gliederung und Abgrenzung des Norddeutschen Aptium mit Ammoniten. Geol. Jahrb., 89, 1971.
- K e m p e r E. Die Unterkreide im Untergrund der Gehrdenr Berge und in der Deister-Mulde. Ber. Naturhist. Ges. 117, 1973.
- K e m p e r E. Geologischer Führer durch die Grufschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete mit einem Abriss der emsländischen Unterkreide. Das Bentheimer Land, 64, 1976.
- K e n n e d y W. J., K l i n g e r H. C. Hiatus concretions and hardground horizons in the Cretaceous of Zululand, South Africa. Palaeontology, 15, 1972.

- Kennedy W. J., Klinger H. C. Cretaceous faunas from Zululand and Natal, South Africa. Introduction, Stratigraphy. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.), 25, 1975.
- Kilian W. Über Aptien in Südafrika. Centralblatt für Miner., Geol. und Pal., 1902.
- Kilian W. Unterkreide (Paleocretacicum). Lethaea Geognostica, t. II, Mesozoicum, Bd 3 (Kreide), Abt. I, Lief. 1—3, 1907—1913.
- Kilian W. Sur le genre Ammonitoceras. Bull. Geol. Soc. France, ser. iv, v. X, 1910.
- Kilian W., Reboul P. La faune de l'Aptien inférieur des environs de Montélimar. Mém. pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France, 1915.
- Klinger H. C. Cretaceous Heteromorph Ammonites from Zululand. Geol. Surv. South Africa, Mem. 69, 1976.
- Klinger H. C., Kennedy W. J. Cretaceous Faunas from Zululand, South Africa and Southern Mozambique. The Aptian Ancyloceratidae (Ammonoidea). The Annals of the South African Mus., v. 73, part 9, Cape Town, 1977.
- Koenen A. V. Ueber disgliederung der Norddeutschen Unteren Kreide. Aus den Nachr. der Gessel. der Wissensch. zu Göttingen. Mathematisch-physikalische Klasse. Heft 2 1901.
- Koenen A. V. Die ammonitiden des Norddeutschen Neocom. Abh. k. Preuss. Landessanst., t. N. F. 24, 1902.
- Koenen A. V. Bemerkungen zur gliederung der Unteren Kreide. Centralblatt Min. Geol. Pal. Jg., Stuttgart, 1908
- Kovacs L. Die charakteristischen rüge der Lebensweise der Ammoniten mit ninsichtanf die Faziesbestimmung. Banyamern es föld merömern Korok Közl. Műsz-egyét Korok Sopron, 19, 1956.
- Krömelbein K. Historische Geologie. In: Brinkmann Abriß der Geologie. Bd 2, Stuttgart (Enke), 1977.
- Kulicki C. Structure and mode of origin of the ammonite proseptum. Acta Palaeontologica Polonica 1975 v. 20 4.
- Kulicki C. The Ammonite Shell: its structure, development and Biological significance. Palaeontologia Polonica, 39, 1979.
- Kullman J., Wiedmann J. Significance of Sutures in Phylogeny of Ammonoidea. The Univ. of Kansas Publ., Paper 47, 1970.
- Krenkel E. Die Aptfossilien des Delagoabai. N. Jahrb. f. Min., Geol., Paleont., Bd I, 1910.
- Lapeyre J. F., Thomel G. Considération sur la valeur et la situation stratigraphique precise de la zone á Angulicostata (Néocomien). C. R. Acad. Sc. Paris, 1974, t. 278.
- Leanza A. F. Ammonites nuevos o procos conocidos del Aptiano, Albiano y Cenomani-ano de los Andes Australes con Notas Acerca de su posicion estratigrafica. Rev. Asoc. Geol. Argentina, 25, 2, 1970.
- Lehmann U. Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammoniten. Paläont Z., 49, 3, 1975.
- Léveillé Ch. Descriptions de quelques nouvelles coquilles fossiles du département des Basses-Alpes. Mém. Soc. Géol. France, 2, Paris, 1837.
- Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites. Palaeontologia Polonica, 12, 1962.
- Manolov J. R. New ammonites from the Barremian of North Bulgaria. Palaeontology, 5, 1962.
- Marr J. W. S. Royal Soc. London Philos. Trans., ser. B, 246, 1963.
- Matheron Ph.. Recherches paleontologiques dans le Midi de la France. Marseille, 1878—1880.
- Meeke F. B. A report of the Invertebrate Cretaceous and Tertiary fossils of the Upper Missouri Country. U. S. Geol. Surv. Terr., 9, Washington, 1876.
- Middlemiss F. A., Moullade M., Busnardo R., Enay R., Hégarat G., Porthault B., Thieuloy J. P. Summer Field Meetingin

- the South of France between Lyon and Avignon. Proc. of the Geol. Ass., 1970, v. 81, p. 2.
- M o u l l a d e M. Etude stratigraphique et micropaléontologique du Crétacé inférieur de la «fosse vocontienne». Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 15, 1966.
- M o u l l a d e M., T h i e u l o y J. P. Nouvelle contribution à l'étude Biostratigraphique de l'Hauterivien Vocontien. Caractérisation et extension de la zone à radiatus. C. R. Soc. Géol. France, fasc. 2, 1967 a.
- M o u l l a d e M., T h i e u l o y J. P. Les zones d'Ammonites du Valanginien supérieur et de l'Hauterivien Vocontien. C. R. Soc. Géol. France, Facs. 6, 1967 b.
- M ü l l e r S. W., S c h e n c k H. G. Standard of Cretaceous system. Bull. Am. Ass. Petrol. Geologists 27, Tulsa (Oklahoma), 1943.
- M u r p h y M. A. Palaeontology and Stratigraphy of the Lower Chickabally Mudstone (Barremian-Aptian) in the Ono Quadrangle, Northern California. Univ. of California Publ. in Geol. Sc., v. 113, 1975.
- M u t v e i H. On the microscopic shell structure in Some Jurassic ammonoids. N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl., 29, 1967.
- M u t v e i H. The mode of life in Ammonoids. Paläont. Z., 49, 3, 1975.
- N a k a i J. Cretaceous stratigraphy of Katsuragawa Valley of Tokushima Prefecture, Shikoku. J. Geol. Soc. Japan 74, 1968.
- N e u m a y r M. Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. Deutsch. Geol. Ges., Bd 27 1875. =
- N e u m a y r M., U h l i g V. Ueber Ammonitiden aus dem Hilshinbungen Nord-Deutschlands Paleontographica, Bd 27, 1881.
- N o w e l l N. D. Phyletic size increase—an important trend illustrated by fossil invertebrates. Evolution, 3, 1949.
- N i k o l o v T. Etages, sous-étages et zones d'Ammonites du Crétacé inférieur en Bulgarie du Nord. Mém. Bur. Rech. Geol. et Min., 34. Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, Septembre, 1963), 1965.
- N i k o l o v T. G., B r e s k o v s k i S. V. On a new ammonite species—*Tropaeum rasgradensis* sp. n. (Ammonoidea) from the Bulgaria. Compte Rendus de l'Acad. Bulgare des Sciences, t. 31, 7, 1978
- N o l a n H. Sur les Crioceras du groupe du Crioceras duvali. Bull. Soc. G. F., 3, XXII, 1894.
- O b a t a I., O g a w a V. Ammonites Biostratigraphy of the Cretaceous Arida Formation, Wakayama Prefecture (in Japanese with English abstract). Bull. Nat. Sci. Mus., ser. C (Geol), 2 (2), 1976.
- O b a t a I., H a g i w a r a S., K a m i k o R. Geological age of the Cretaceous Choshi group. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo (C), 1, 1975.
- O r b i g n y A. d'. Paleontologie Française, Terrains Crétacé, t. 1, Paris, 1840—1842.
- P a t r u l i u s D., A v r a m E. Stratigraphie et corrélation des terrains Néocomiens et Barrémo-Bédouliens du couloir de Dimbovicioara (Carpates Orientales). Dari de Seamă ale sedintelor, v. LXII, 4, Stratigrafie, 1976.
- P a v l o v A. P. Sur le Neocomien du type Boreal. Procès. verbaux des séances du VI Congrès Géol. Inst. Zürich., 1894.
- P e l i n S., T h i e u l o y J. P. Découverte de Barrémien supérieur à Imerites et Colchidites dans la Chaîne Pontique (Province de Gümüşane, Turquie S pentrionale). C. R. Acad. Sc. Paris, t. 281, sér. D—977, 1975
- P e r g a m e n t M. A. Stratigraphy and Correlation of Mid-Cretaceous of the USSR Pacific Regions. Pal. Soc. Jap., Spec. Pap., 21, 1977
- P f a f f E. Über form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. 4. Jahresber. Niedersächs. Geol. Vereins Hannover, 1911.

- Pia J. Über die ethologische bedeutung einiger Hauptzüge in der Cephalopoden-Natur. Mus. Wien. Annalen, Bd 36, 1923.
- Pictet F. J. Mélanges paléontologiques. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat., Genève, t. XVII, 4 me partie, 1863—1868.
- Piveteau I. Traité de Paléontologie, t. II, Paris, 1952.
- Popenoe W. P., Imlay R. W., Murphy M. A. Correlation of the Cretaceous formations of the Pacific Coast (United States and North-Western Mexico). Bull. Geol. Soc. Am., 71, 1960.
- Rawson P. F. The Hauterivian (Lower Cretaceous) biostratigraphy of the Speeton Clay of Yorkshire, England. Newsl. Stratigr. 1, Leiden, 1971 a.
- Rawson P. F. Lower Cretaceous Ammonites from north-east England: the Hauterivian genus Simbirskites. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 20, London, 1971 b.
- Rawson P. F. Lower Cretaceous (Ryazanian-Barremian) marine connections and Cephalopod migrations between the Tethyan and Boreal Realms. In: R. Casey and P. F. Rawson, eds, q. v., 1973.
- Rawson P. F. The Interpretation of the Lower Cretaceous Heteromorph Ammonite Genera Paracrioceras and Hoplocrioceras Spath, 1924. Palaeontology, v. 18, 1975 a.
- Rawson P. F. Lower Cretaceous Ammonites from North-East England: the Hauterivian Heteromorph Aegocrioceras. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. 26, 1975 b.
- Rawson P. F. Early Cretaceous Ammonite Biostratigraphy and Biogeography (in press, 1979).
- Rawson P. F., Curry D., Dillely F. C., Hancock J. K., Kennedy W. J., Neale J. W., Wood C. J., Wossam B. C. A Correlation of the Cretaceous Rocks in the British Isles. Geol. Soc. Spec. Rep., 9, Cretaceous, London-Edinburgh-Belfast, 1978.
- Renévier E. Tableau des terrains sédimentaires représentant les époques de la phase organique. Bull. Soc. Vand. Sci. Nat., t. 12, Lausanne, 1873.
- Rieber V. H. Eine Ammonitenfauna aus der Oberen Maiolica der Breggia-Schlucht (Tessin/Schweiz). Ecl. Geol. Helv., v. 70/3, 1977.
- Roch E. Etude stratigraphique et paléontologique de l'Aptien inférieur de la Béaule. Mém. Soc. Géol. France, nouv. ser., t. IV, 8, 1927.
- Roch E. Etudes géologiques dans la région méridionale du Maroc occidental. Paris, 1930.
- Rouchadzé I. M. Les Ammonites aptiennes de la Géorgie Occidentale. Bull. de l'Inst. Géol. de Géorgie, 1933, v. 1. fasc. 3.
- Río y Gomez Y. Fósiles del Barremiense Colombiano. Compil. Estud. Geol. Ofis. Colombia, 1945 t. VI.
- Roman F. Les Ammonites Jurassiques et Crétacées, 2. Essai de genera. Masson et Cie éditeurs, 1938.
- Sarasin Ch., Schondelmayer Ch. Etude monographique des Ammonites du Crétacé inférieur de Châtel-Saint-Denis. Mém. Soc. Pal. Suisse, t. 28, 1901.
- Sarasin Ch., Schondelmayer Ch. Etude monographique des Ammonites du Crétacé inférieur de Châtel-Saint-Denis (2e partie.), Soc. Mém. Pal. Suisse, t. 29, 1902.
- Sarkar S. S. Sur un genre nouveau d'Ammonites déroulés. C. R. somm., S. G. F., 1954 a.
- Sarkar S. S. Some new genera of uncoiled Ammonites from Lower Cretaceous. Science and Culture, v. 19, 1954 b.
- Sarkar S. S. Revision des ammonites déroulés du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. Mém. Soc. Géol. de France, nouv. ser., t. XXXIV, fasc. 1—3, 1955.
- Sarkar S. S. Sur Binelliceras genre nouveau d'Heteromorpha et sur la validité du genre Emericiceras Sarkar, 1954. Palaeont. t. 51, 3—4, 1977.

- Schindewolf O. H. Zur Terminologie der Lobenlinie. *Paläontol. Z.*, Bd 9, 1928.
- Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonitenlobenlinie. *Abh. Preuss. Geol. Landesanst.*: Bd 115, 1929.
- Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lieferung 1—7, *Abh. Akad. Wissensch. U. Liter., Mainz*, S, 1961—1968.
- Scott G. Palaeontological factors controlling the distribution and mode of life of Cretaceous Ammonoids in the Texas area. *Journ. of Pal.*, v. 14, 1940.
- Seilacher A. Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten—Septums. *Paläont. Z.*, 49, 3, 1975.
- Silva H. D. Ammonites du Crétacé inférieur du Maputo (Catuane, Mozambique). *Serv. Ind. Geol. Moc., ser. Geol. Min.*, 29, 1962.
- Sinzow I. Untersuchung einiger Ammonitiden aus dem Unteren Gault Mangyschlags und des Kaukasus. *Зап. Русск. минер. об-ва*, 1907, т. 45.
- Sinzow I. Beiträge zur Kenntniss des Südrussischen Aptien und Albien. *Зап. Слб. минер. об-ва*, 2 сер., 1909, ч. 47, вып. 1.
- Sinzow I. Beiträge zur Kenntniss der unteren Kreideablagerungen des Nord-Kaukasus.—*Тр. Геол. музея им. Петра Великого, АН*, 1913, т. VII, вып. 3.
- Smith J. P. The larval coil of *Baculites*. *Amer. Nat.*, v. 35, 409, 1901.
- Sornay J. Sur des Ammonites du Barrémien et de L'Aptien d'Ibiza (Baléares). *Ann. Sci. l'Univers. Besancon* 3, serie-Geologie, fasc. 5, 1968.
- Sowerby J. (continued by C. Sowerby). The mineral Conchology of Great Britain, v. i—vi (London), 1812—1829.
- Sowerby J. Descriptive Notes respecting the shells figured in Plates XI to XXIII, in Fitton: observation on some of the strata between the Chalk and Oxford Oolite in the South- West of England. *Trans. Geol. Soc. of London*, ser. 2, v. IV, 1836.
- Sowerby J. On the genus *Crioceratites* and on *Scaphites gigas*. *Trans. Geol. Soc. ser. 2*, v. V, 1837.
- Spath L. F. Notes on Ammonites. *Geol. Mag.*, LVI, 1919.
- Spath L. F. On the Ammonites of the Speeton clay and the subdivisions of the Neocomian. *Geol. Mag.*, v. LXI, 1924.
- Spath L. F. On some Ammonites from Lower Greensand. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, sér. 10, v. 29, 1930.
- Spath L. F. On the Aptian Ammonoidea of Kachh. Appendix to revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Cutch), part 5. *Mem. Geol. Surv. Pal. India*, H. s. 9, 1931.
- Spath L. F. Preliminary notes on the Cretaceous ammonite faunas of East Greenland. *Med. Greenland* 132, 1946.
- Stolley E. Die Gliederung der Norddeutschen Unteren Kreide, I. Allgemeines und Unter-Neokom, II. Mittelneokom (Hauterivien), III. Oberneokom (Barremien.) *Centralblatt Min. Geol. Pal. Jg.*, Stuttgart, 1908.
- Stolley E. Die leitenden Belemniten des Norddeutschen Neokoms. 17. *Jber. Niedersächs. Geol. Ver.*, Hannover, 1925 a.
- Stolley E. Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der Norddeutschen Unteren Kreide, 2. Die Oxyteuthidae des Norddeutschen Neokoms. *Geol. Pal. Abh. N. F.* 14, Jena, 1925 b.
- Tenison Woods J. E. On some Mesozoic fossils from the Palmer River. *Queensland, J. Proc. R. Soc. N. S. W.* 16, 1883.
- Thieuloy J. P. Un Céphalopode remarquable de l'Hauterivien Basal de la Drôme: *Himantoceras* nov. gen. *Bull. Soc. Géol. France*, 7e serie, 1964, t. VI.
- Thieuloy J. P. *Leptoceras Berriasiens* du massif de la Grande-Chartreuse. *Trav. Lab. Géol. Grenoble*, 42, 1966.

- Thieuloy J. P. Biostratigraphie des Lentilles à Peregrinelles (Brachiopodes) de l'Hauterivien de Rottier (Drome, France). *Géobios*, v. 5, fasc. 1, 1972.
- Thieuloy J. P. The occurrence and distribution of Boreal Ammonites from the Neocomian of Southeast France (Tethyan Province). In: Casey R. and Rowson P. F. (eds.), *The Boreal Lower Cretaceous*, Liverpool, 1973.
- Thieuloy J. P. Le genre géorgien Kutatissites (Ammonoidea) dans le Sud-Est Français. *Géologie Alp.*, 52, 1976.
- Thieuloy J. P. Les ammonites Boréales des Formations Néocomiennes du Sud-Est Français (Province Subméditerranéenne). *Géobios*, 10, fasc. 3, Lyon, 1979.
- Thieuloy J. P., Matheronites limentinus n. sp. (Ammonoidea) espèce-type d'un horizon-repère Barremien Supérieur du vercor méridional (Massif Subalpin Français). *Géobios*, Mémoire special Nr 3, Lyon, 1979.
- Thieuloy J. P., Thomel G. Sur l'utilisation éventuelle des ammonites dérulés dans la chronologie du Crétacé inférieur. *Trav. Labor. Géol. Fac. Sc. Univers. Grenoble*, 1964, t. 40,
- Thomel G. Contribution à la connaissance des Céphalopodes Crétacés du Sud-Est de la France. Note sur les Ammonites deroulées du Crétacé inférieur vocontien. *Mém. Soc. Geol. France*, nouv. sér., 43, Nr 101, Paris, 1964.
- Trueman A. E. The ammonoid siphuncle. *Geol. Mag.*, 1920.
- Trueman A. E. The ammonite body-chamber, with special reference to buoyancy and mode of life of the living ammonites. *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1941, v. 96, pt. 4, 1.
- Uhlig V. Die Cephalopoden fauna der Wersdorferschichten. *Denksch. K. Ak. Wiss. Wien*, Bd 46, 1883.
- Uhlig V. Ueber neocom Fossilien von Gardenzaz in Südtirol nebst einen Anhang über das Neocom von Ischl. *Jahrb. Geol. Reinschanst. Wien*, Bd 37, 1887.
- Vašiček Z. Über eine von V. Uhlig (1883) beschriebene Unterkreide—Ammoniten. *Sbornik Geol. Paleont., rada P. Sv.* 15, 1973.
- Vermeulen J. Sur une biostratigraphie homophylétique basée sur la famille des Pulchelliidae. *C. R. Acad. Sci., ser. D*, Paris, 1974.
- Waagen W. The Jurassic fauna of Kutch. I, Cephalopoda. *Pal. India*, ser. IX, v. i. 1873—1876.
- Wachendorf H. Zur Unterkreide-Stratigraphie von Sud-Mosambique mit Beiträgen von Franz Bettebstaedts und Gundolf Ernst. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 129, 1967.
- Whitehouse F. W. The Cretaceous ammonoidea of Eastern Australia. *Mem. Queensland Mus.*, 1926—1927 v. VIII, pt. III.
- Westermann G. E. G. Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids. *Royal Ontario Museum, Life Sci. Contr.*, 78, Toronto, 1971
- Westermann G. E. G. Model for origin, function and fabrication of fluted Cephalopod septa. *Paläont. Z.*, 49, 3, Stuttgart, 1975 a.
- Westermann G. E. G. Architecture and buoyancy of simple Cephalopod phragmicones and remarks on Ammonites. *Paläont. Z.*, 49, 3, Stuttgart, 1975 b.
- Westermann G. E. G. Form and function of orthoconic cephalopod shells with concave septa. *Paleobiology*, 1977, v. 3.
- Wiedmann J. Ammonites du Crétacé inférieur de Majorque (Baléares). 1, Partie: Lytoceratina et Aptychi. *Bol. de la Soc. Hist. Nat. de Baleares*, t. VIII, fasc. 1—4, 1962.
- Wiedmann J. Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten (Notizen zur Systematik der Kreideammoniten, IV). *Paläont. Z.*, 37, 1/2, 1963.
- Wiedmann J. Sur la possibilité d'une subdivision et des corrélations du Crétacé inférieur Ibérique. *Mém. Bur. Rech. Geol. Min.* 34, 1965.
- Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen (1 teil), *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 125, 1966 a.
- Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen (2 teil), *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 125, 1966 b.

- Wiedmann J. Evolución y clasificación de los amonites del Cretácico. Bol. de Geol. 24, Bucaramanga-Colombia, S. ct, 1968.
- Wiedmann J. The Heteromorphs and Ammonoid Extinction. Biol. Rev., 1969, v. 44,
- Wiedmann J. Ancyloceratina (Ammonoidea) at the Jurassic-Cretaceous Boundary In: Hallam, A. (Hrsg): Atlas of Palaeobiogeography; Amsterdam-London-New-York, 1973 a.
- Wiedmann J. Upper Triassic Heteromorph Ammonites. In: Hallam, A. (Hrsg.): Atlas of Palaeobiogeography; Amsterdam-London-New York, 1973 b.
- Wiedmann J., Dieni J. Die Kreide Sardiniens und ihre Cephalopoden. Pal. Italica, v. LXIV (n. ser., v. XXXIV), Pisa, 1968.
- Wilson T. J. Continental Drift. Sci. Amer., 868, 1963.
- Wilckens O. Paleontologische und geologische Ergebnisse der Reise von Kohl-Larsen (1928—29) nach Süd Georgien. Abh. Senckemdb. Naturforsch. Ges., 474, 1947.
- Wright C. W. A Classification of the Cretaceous Ammonites. J. Paleont., v. 26, 2, 1952
- Wright C. W. Mesozoic Ammonoidea. In: Moore, R.C. ed. Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part L, Mollusca 4, Geol. Society of America, 1957.
- Zeiss A. Fossile Cephalopoden mit weichteilen. Nat. und Mus., 1968. Bd 98, 10.
- Ziegler B. Ammoniten als Faziesfossilien. Paläont. Z., 37, 1/2, 1963.
- Ziegler B. Ammoniten—Ökologie am Beispiel des Oberjura. Geol. Rundschau., 56, Stuttgart, 1967.
-

ОБЪЯСНЕНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ТАБЛИЦАМ

Таблица I

- Фиг. 1. *Crioceratites soghayi* S a r k a r. Экз. 217/90, Западная Грузия, ущ. р. Рицеула, верхний готерив (зона *Pseudothurmannia mortilleti*), х 1.
- Фиг. 2. *Crioceratites majoricensis majoricensis* (Nolan). Экз. 301/90, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив. х 1.
- Фиг. 3. *Pseudothurmannia* (*Balearites*) *tauricus* (K a r). Экз. 363/90, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив, х 1/2.
- Фиг. 4а, 4б. *Crioceratites honnorati* L e v. Экз. 209/90, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив. х 1.
- Фиг. 5. *Crioceratites matsumotoi* (S a r k a r). Экз. 222/90, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив. х 1.
- Фиг. 6а, 6б. *Crioceratites quenstedti* (O o s t.). Экз. 227/90, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив. х 1.
- Фиг. 7. *Pseudothurmannia* (*Pseudothurmannia*) *mortilleti* (P i c t. e t L o r.). Экз. 347/90, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив. х 1.
- Фиг. 8. Тот же вид. Экз. 336/90, Западная Грузия, ущ. р. Риони (теснина Хидикари), верхний готерив (зона *Pseudothurmannia mortilleti*). х 1.

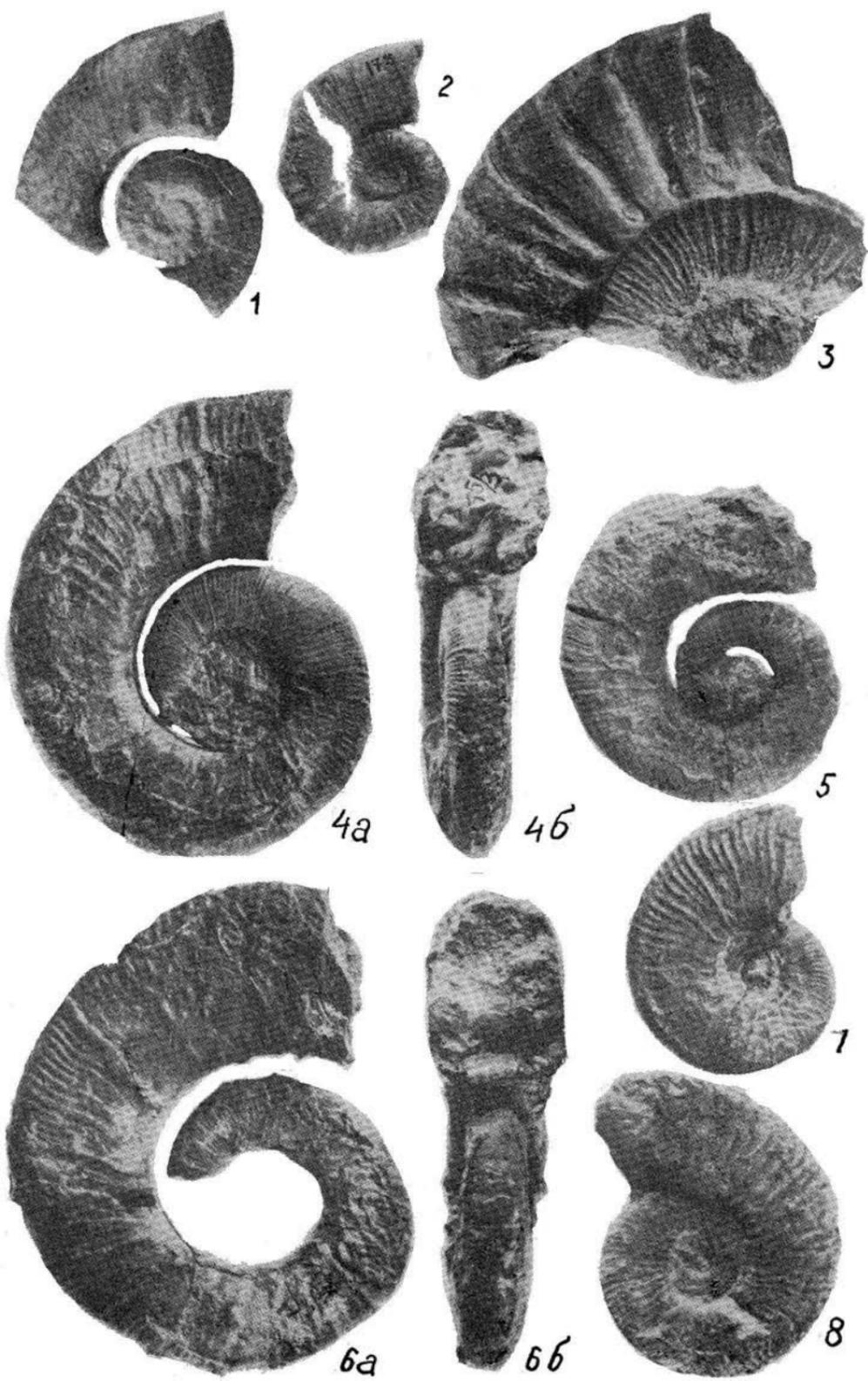


Таблица II

- Фиг. 1. *Parascioceras denckmanni* (M ü l l e r) Экз. 249/90, Западная Грузия, окр. с. Знаква, низы верхнего баррема. х 1.
- Фиг. 2а, 2б. *Nemihoplites* (*Matheronites*) *gidzewskyi* (К а г.).
Экз. 500/90, Дагестан, с. Нижние Чугли, верхний баррем (зона *Matheronites gidzewskyi*). х 1.
- Фиг. 3а, 3б. *Nemihoplites* (*Matheronites*) *trispinosus* (К о е п.). Экз. 526/90, Дагестан, с. Цудахар, верхний баррем (зона *Matheronites gidzewskyi*). х 1.
- Фиг. 4. Тот же вид. Экз. 530/90, Дагестан, окр. г. Ботлиха, слой с переотложенными аммонитами позднего баррема-раннего апта. х 1.
- Фиг. 5. Тот же вид. Экз. № 529/90, оттуда же. х 1.
- Фиг. 6а, 6 б. *Nemihoplites* (*Matheronites*) *brevispinus* (К о е п е н).
Экз. 537/90, Дагестан, с. Нижние Чугли, верхний баррем (зона *Matheronites gidzewskyi*). х 1.

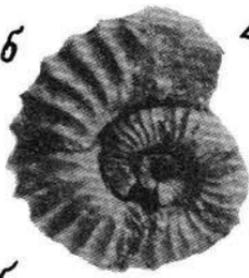
Таблица II



2a



2b



4



5



3a



3b



6a



6b

Таблица III

- Фиг. 1 *Pseudocrioceras densecostatum* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип, Западная Грузия, с. Знаква, нижний апт (зона *Deshayesites weissi*—*Procheloniceras albrechti-austriacae*). х 2/3.
- Фиг. 2. *Pseudothurmannia* (P) *isocostata* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив. х 1.
- Фиг. 3. *Paracrioceras gondishiense* K a k a b a d z e, sp. nov. Экз. 242/90, Западная Грузия, ущ. р. Рицеула, верхи нижнего баррема. х 1.
- Фиг. 4. *Paracrioceras dolloi* (S a r k a r). Экз. 237/90, Западная Грузия, ущ. р. Рицеула, верхи нижнего баррема. х 1.



1

2

3

4

Таблица IV

Фиг. 1. *Pseudocrioceras waageni sapitschkiensis* (R o u c h a d z e).

Экз. 65/90, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, нижний апт. х 2/3.

Фиг. 2 а, 2 б. *Pseudocrioceras orbignianum* (M a t h.). Экз. 37/90, Западная Грузия, с. Нико-
рцминда, низы нижнего апта (зона *Deshayesites weissii* — *Procheloniceras albrechti-*
austriacae). х 1.

Фиг. 3. *Lurrovia dostshanensis* B o g d a n o v a, K a k a b a d z e, I. M i c h a i l o v a.
Голотип, Мангышлак, кладбище Доцан, средний апт (зона *Epicheloniceras subpodo-*
socostatum). х 1.

Фиг. 4а, 4 б; 5а, 5б. *Acriceras (Acriceras) spathi* S a r k. Экз. 171/90, 172/90, Западная
Грузия, с. Корнеба, нижний апт (зона *Deshayesites weissii*—*Procheloniceras albrechti-*
austriacae). х 1.

Таблица IV

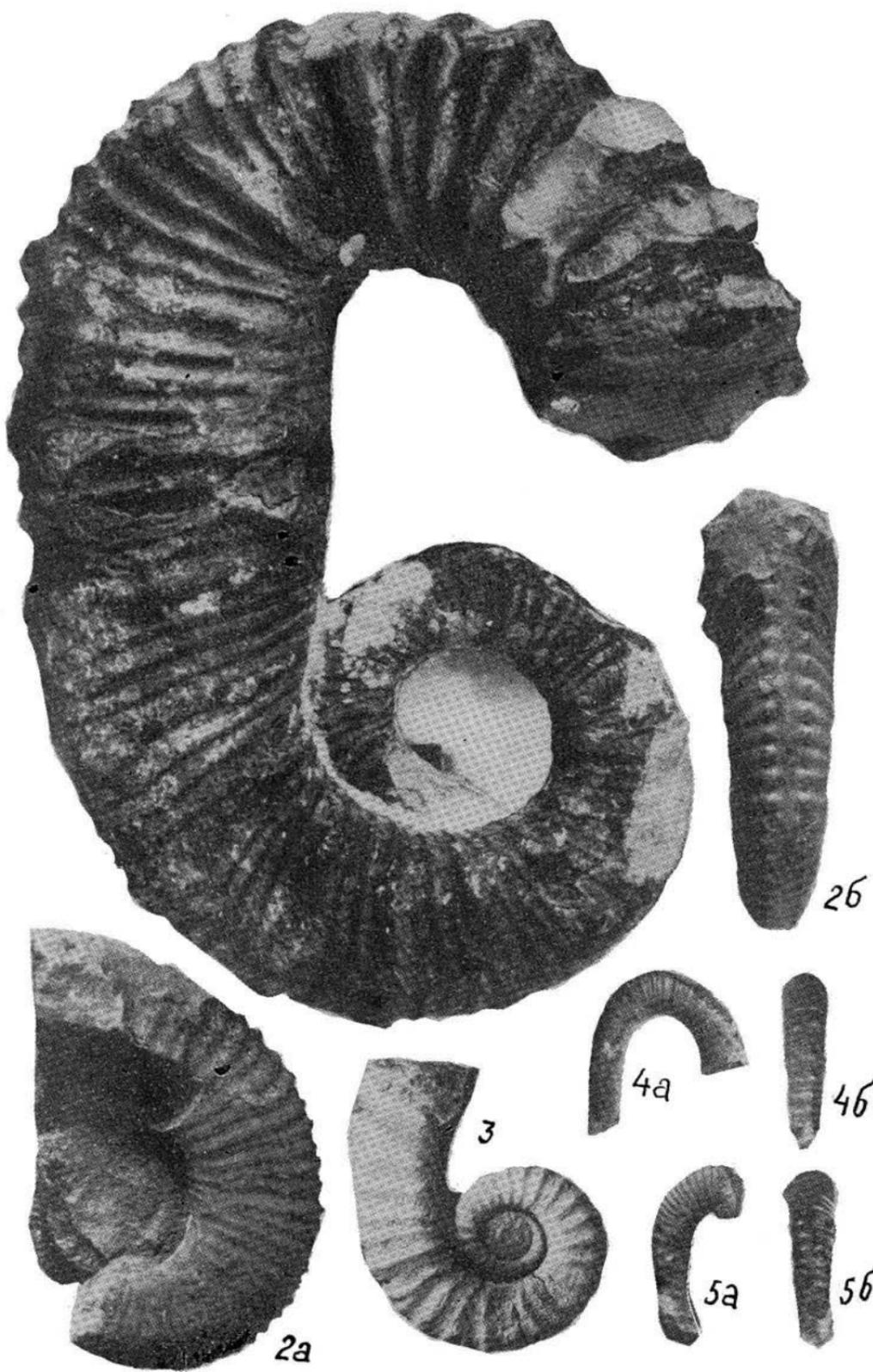
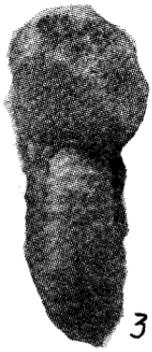
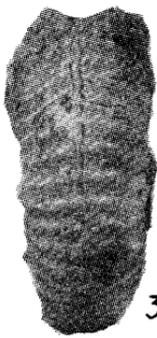


Таблица V

- Фиг. 1 *Pseudocriceras lobjanidzei* К а к а в а д з е , sp. nov. Голотип, Западная Грузия, с. Никорцминда, нижний апт (зона *Deshayesites weissii* — *Procheloniceras albrechtiaustriacae*). x 3/4.
- Фиг. 2а, 2б. *Hemihoplites* (*Hemihoplites*) *khvamtliensis* R o u c h . Экз. 582/90, Западная Грузия, с. Гореша, ущ. р. Габоурасгеле, верхний баррем (зона *Colchidites securiformis*). x 1.
- Фиг. 3а, 3б, 3в. *Caspianites tuarkuriensis* К а к а в а д з е , sp. nov. Экз. 110/90, Туаркыр, возвыш. Текеджук, средний апт (зона *Ericheloniceras subnodosocostatum*). x 1.



36



38



2a



1



3a



2b

Таблица VI

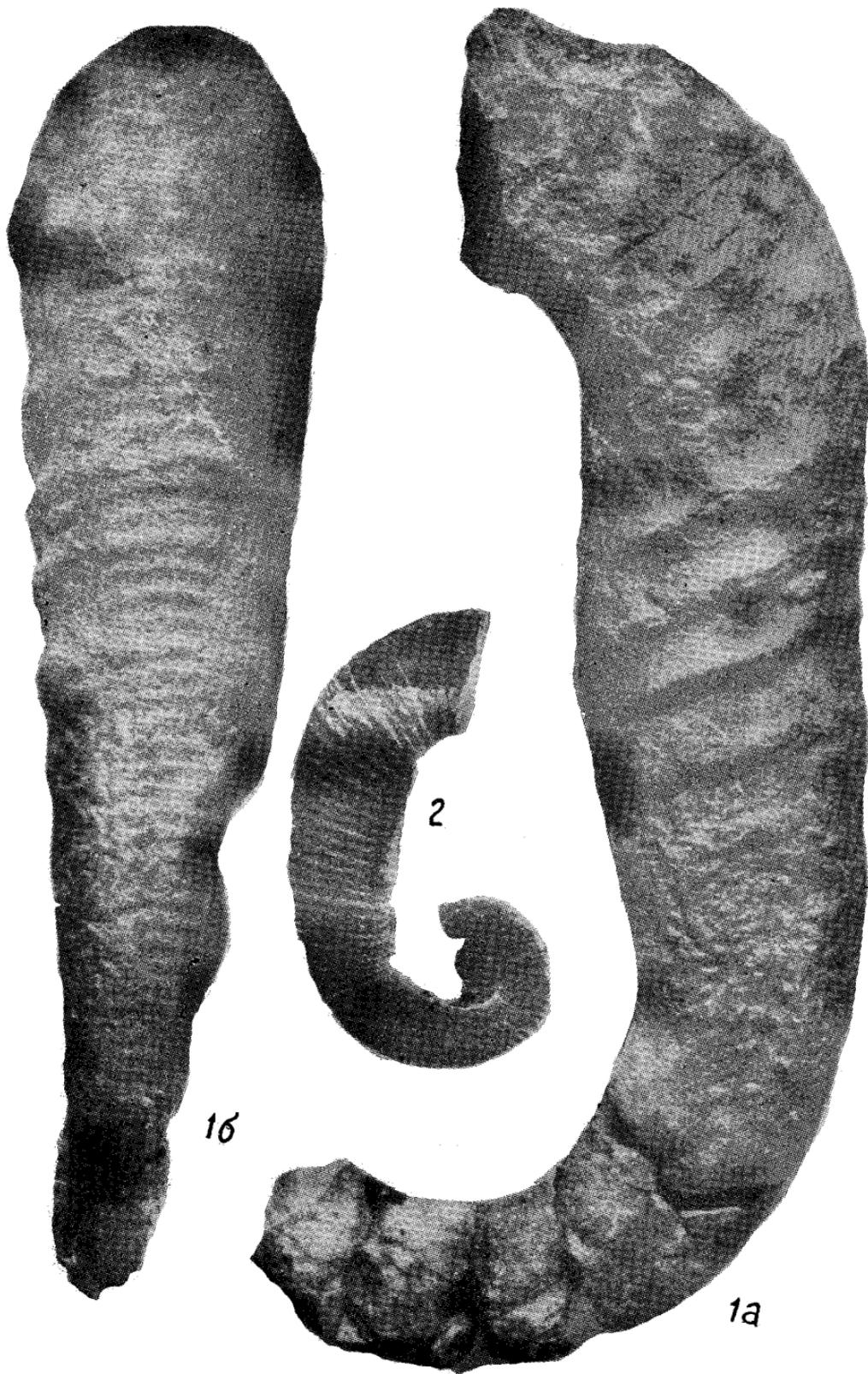
Фиг. 1а, 1б. *Tgoraeum* (*Tgoraeum*) *longus* К а к а в а д з е, sp. nov. Голотип, Грузия, с.

Цхетиджвари, верхняя часть, нижнего апта. x 1/2.

Фиг. 2. *Asgioceras* (*Asgioceras*) *isocostatum* К а к а в а д з е, sp. nov. Голотип, Западная

Грузия, р. Рицеула, низы нижнего баррема. x 1.

Таблица VI



1b

2

1a

Таблица VII

- Фиг. 1. *Audouliceras gepauxianum elegans* K a k a b a d z e, subsp. nov. Голотип, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, нижний апт. х 3/4.
- Фиг. 2. *Audouliceras tskaltsithelense* (R o u c h a d z e). Экз. 116/90, Западная Грузия, с. Твиши, низы нижнего апта. х 1.
- Фиг. 3 а, 3 б. *Audouliceras tzotnei* (R o u c h a d z e). Экз. 118/90, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, нижний апт (зона *Deshayesi tes weissii* — *Procheloniceras albrechti-austriacae*). х 1.
- Фиг. 4а, 4б, 4в. *Pseudoaustralicerias pavlowi* (W a s s) Экз. 409/90, Северный Кавказ, басс. р. Кубань, средний апт (зона *Epicheloniceras subnodosocostatum* — *Colombicerias crassicosostatum*). х 1.
- Фиг. 5а, 5б. *Ammonitoceras (Ammonitoceras) transcaspium* S i n z. Экз. 104/90, Западная Грузия, с. Лаше, средний апт (зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*). х 1.

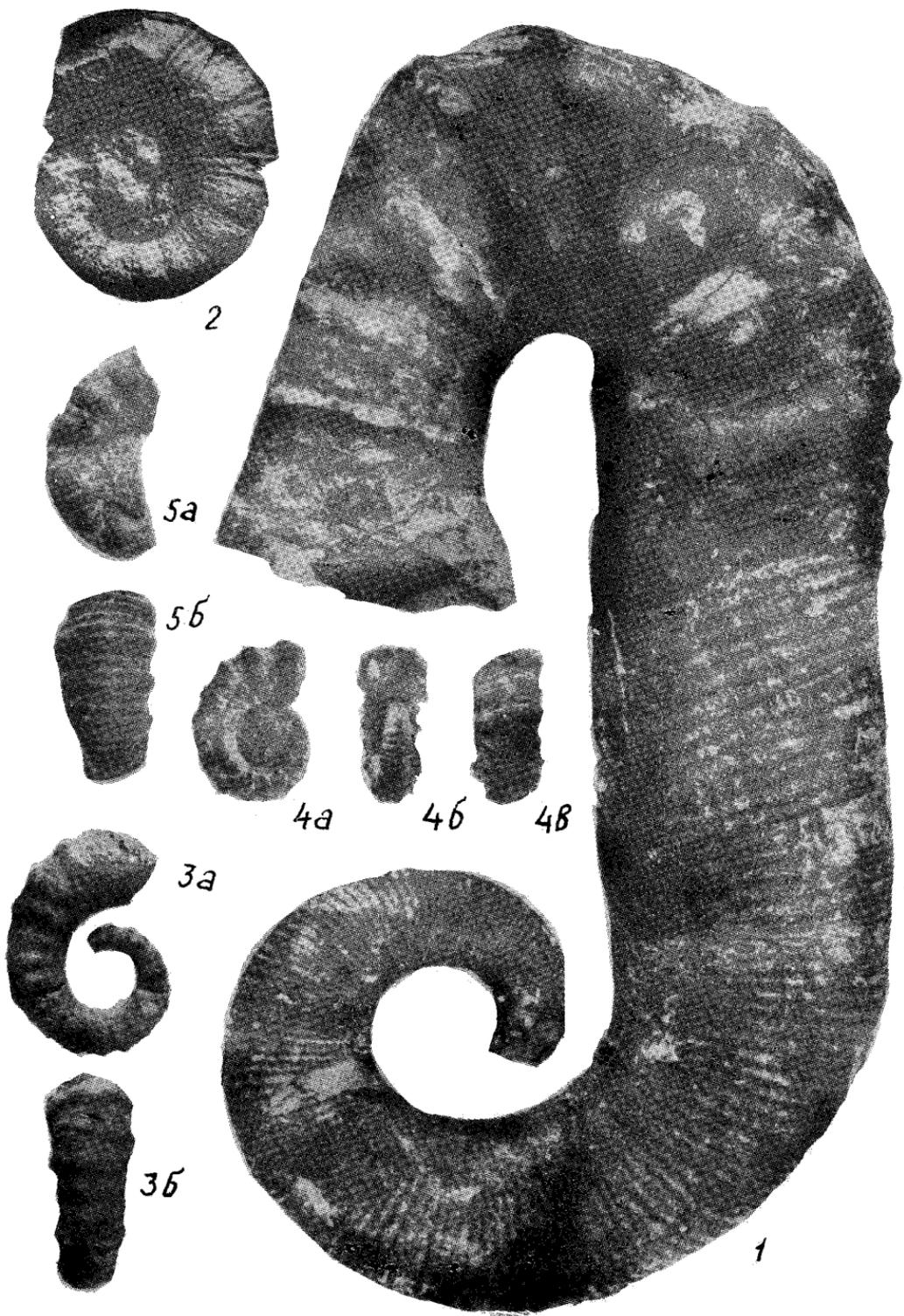


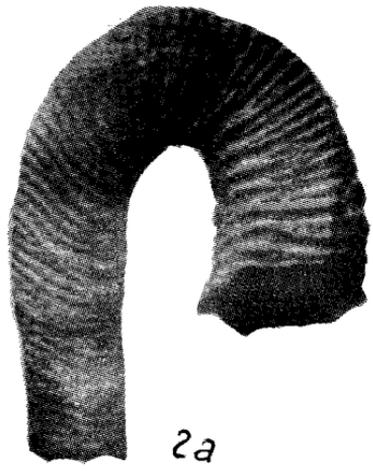
Таблица VIII

- Фиг. 1. *Audouliceras gepaxianum elegans* K a k a b a d z e , subsp. nov. Голотип, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, нижний апт. х 3/4.
- Фиг. 2а, 2б. *Ascioceras (Ascioceras) mukleae* S a g k a g . Экз. 154/90, Западная Абхазия, с. Гантиади, нижний баррем. х 1.
- Фиг. 3а, 3б. *Ascioceras (Ascioceras) ex gr. karsteni* (H o h .). Экз. 170/90, Армения, Кафанский р-н, с. Арцваник, нижний баррем. х 1.
- Фиг. 4а, 4б, 4в. *Pseudoaustralicerias pavlowi* (W a s s .). Экз. 410/90, Дагестан, с. Акуша, средний апт (зона *Epicheloniceras subnodosocostatum-Colombicerias crassicostratum*). х 1.

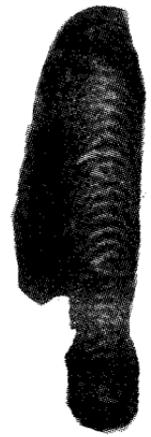
Таблица VIII



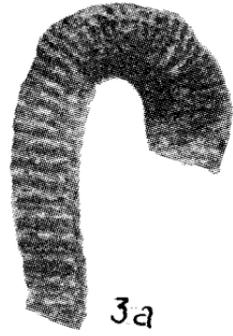
1



2a



2b



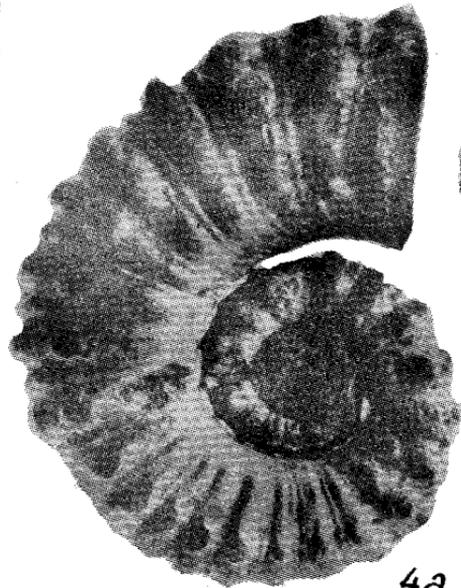
3a



3b



4b



4a



4b

Таблица IX

Фиг. 1. *Kutatisites chreithiensis* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип, Западная Грузия,
с. Хрейти, низы нижнего апта. х 1.



Таблица X

Фиг. 1а, 1б. *Kutatisites densescostatus* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип, Западная Грузия,
окр. г. Кутанси, нижний апт. х 1.

Фиг. 2а, 2б. *Helicapsylus fuscata* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип, Западная Грузия,
с. Харагоули, низы нижнего апта. х 1.

Таблица X

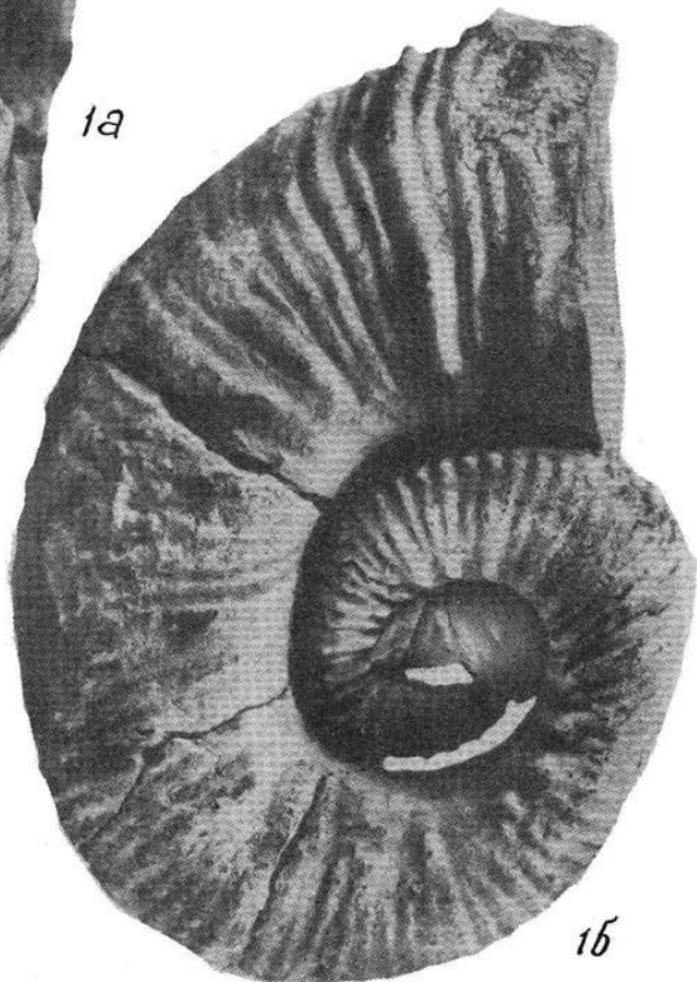
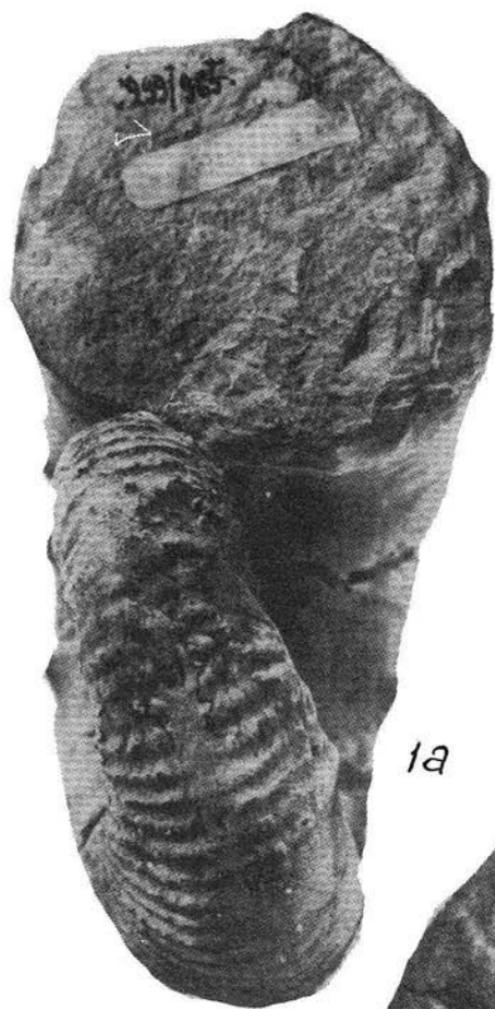


Таблица XI

- Фиг. 1. *Australiceras* (*Proaustraliceras*) *fournieri* (R o u s s e.). Голотип; Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, нижний апт. х 3/4.
- Фиг. 2а, 2б. *Kutatissites* cf. *bifurcatus* K a k a b a d z e. Экз. 18/90, Дагестан, с. Рахата, нижний апт. х 1.
- Фиг. 3а, 3б, 3в. *Kutatissites* *rachathaensis* K a k a b a d z e. Голотип, Дагестан, с. Рахата, нижний апт. х 1.
- Фиг. 4а, 4б, 4в. *Tophamites* aff. *decurrens* S p r a t h. Экз. 147/90, Западная Грузия, с. Лаше, средний апт (зона *Colombiceras toblegi*). х 1.

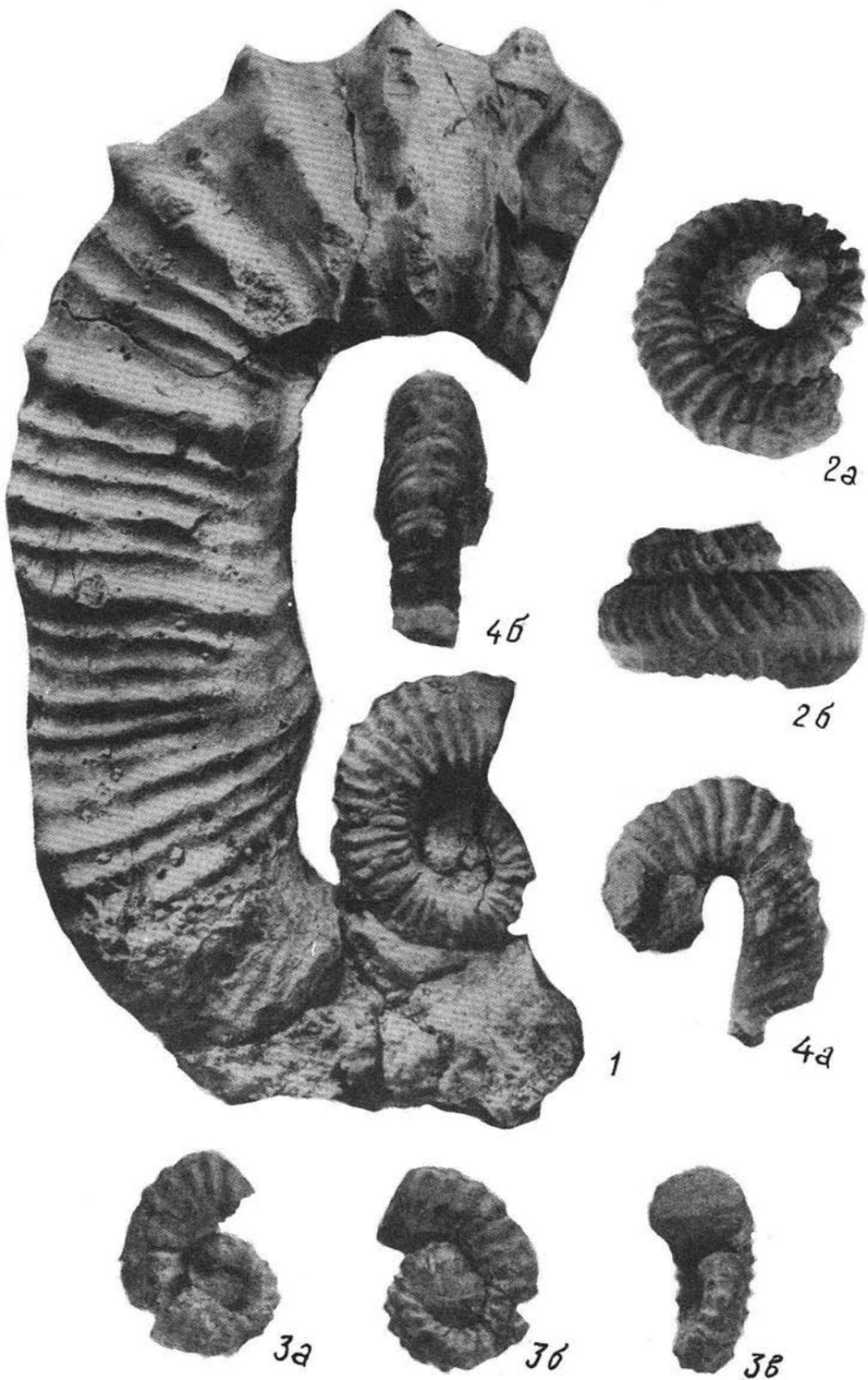


Таблица XII

Фиг. 1а, 1б, 1в. *Caspiantes tuarkiensis* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип, Туаркыр, возвыш. Текеджик, средний апт (зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*). x 3/4.

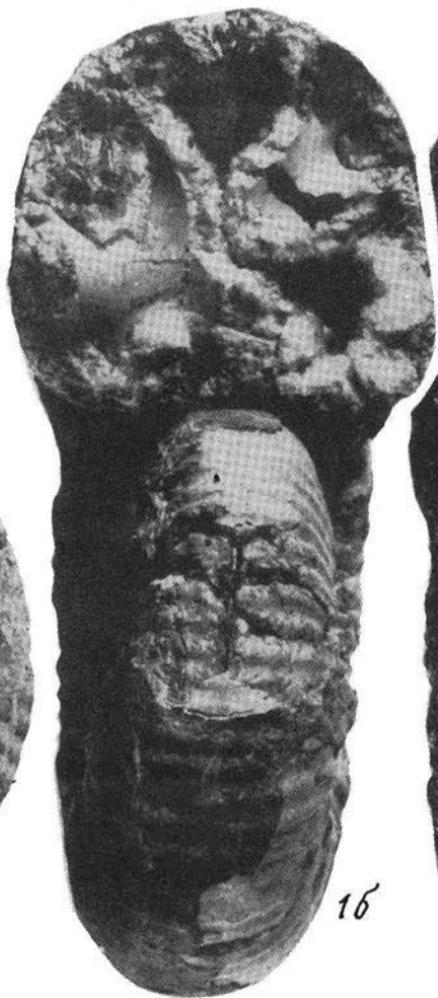
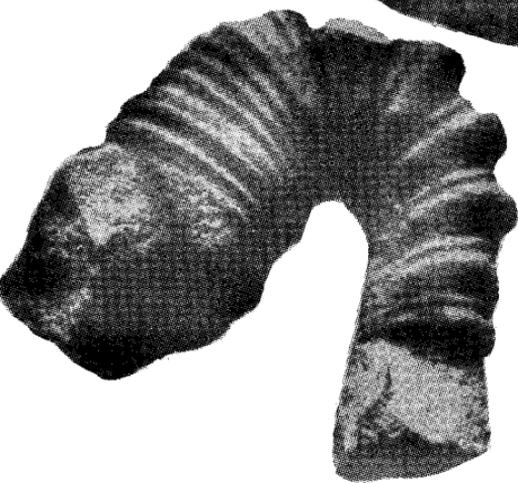


Таблица XIII

- Фиг. 1. *Ammonitoceras* (*Ammonitoceras*) *colchicum* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип,
Западная Грузия, с. Молити, средний апт. х 3/4.
- Фиг. 2а, 2б. *Toxosegatoïdes* cf. *goshi* S a s e y. Экз. 144/90, Восточная Грузия, с. Абано,
ущ. р. Лопанисцкали, верхняя часть нижнего апта. х 1.



1



2a



2b

Таблица XIV

Фиг. 1а, 1б. *Kutatissites helicosegoides* (R o u c h a d z e). Голотип, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, нижний апт. х 1.

Фиг. 2. Тот же вид. Экз. 16/90, Западная Грузия, с. Знаква, нижний апт (зона *Deshayesites weissi-Procheloniceras albrechti-austriae*). х 1.

Фиг. 3а, 3б. *Kutatissites bifurcatus* К а к а в а д з е. Голотип, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, нижний апт (зона *Deshayesites weissi-Procheloniceras albrechti-austriae*). х 1.

Таблица XIV

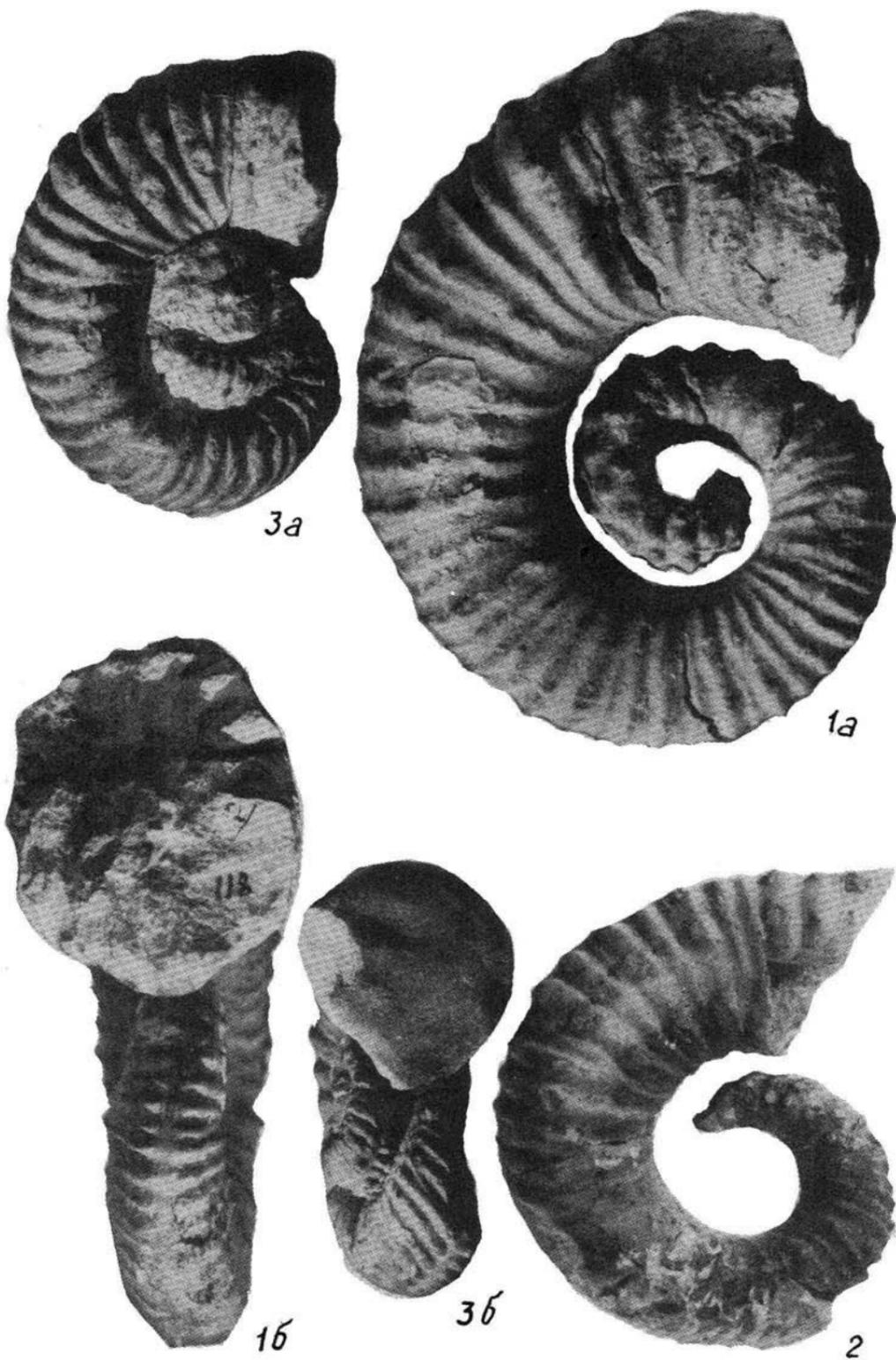
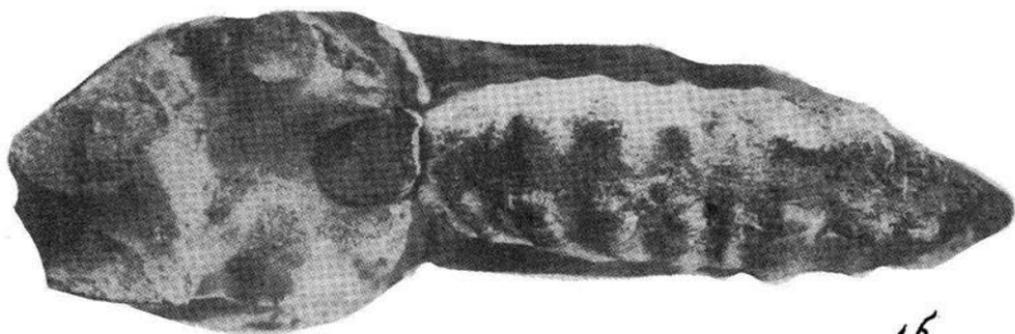


Таблица XV

Фиг. 1а, 1б. *Paracrioceras bargetense* (К і І.). Экз. 232/90, Западная Грузия, с. Дзедзилети,
нижняя часть верхнего баррема. х 1.



1a



1b

Таблица XVI

- Фиг. 1. *Pseudocrioceras waageni* (Anthula). Экз. 62/90, Дагестан, с. Цудахар, нижний апт (зона *Deshayesites weissii* - *Procheloniceras albrechti-austriacae*). х 3/4.
- Фиг. 2а, 2б. *Pseudoaustralicerias gamososeptatum* (Anth.). Экз. 400/90, Большой Балхан, пос. Огланлы, средний апт (зона *Ericheloniceras subnodosocostatum*). х 1.
- Фиг. 3а, 3б. Тот же вид. Экз. 401/90, Большой Балхан, Боджаклы, средний апт (зона *Ericheloniceras subnodosocostatum*). х. 1.

Фиг. 4. *Pseudoaustroliceras caucasica* K a k a b a d z e, sp. nov. Голотип, Северный Кавказ, Полковницкая балка (басс. р. Белая), средний апт (зона *Parahoplites melchioris-Colombiceras toblegi*). x 1.

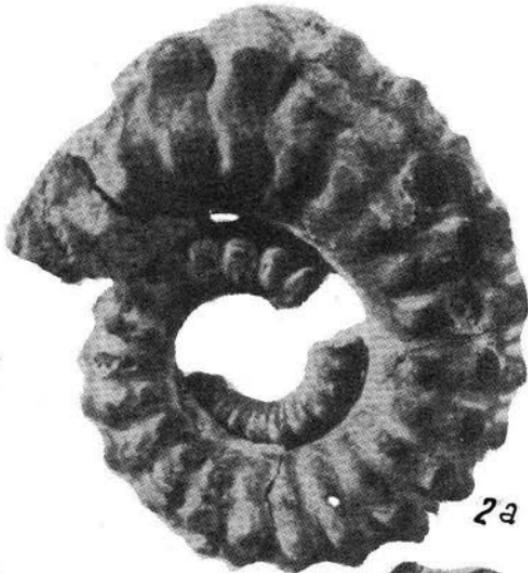
Таблица XVI



26



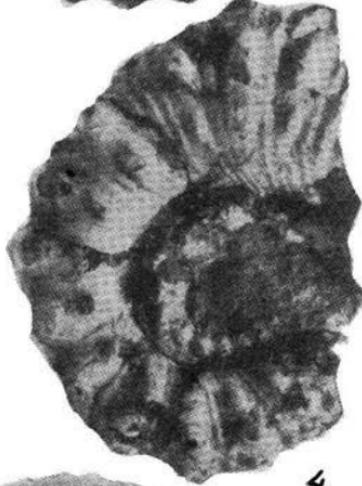
36



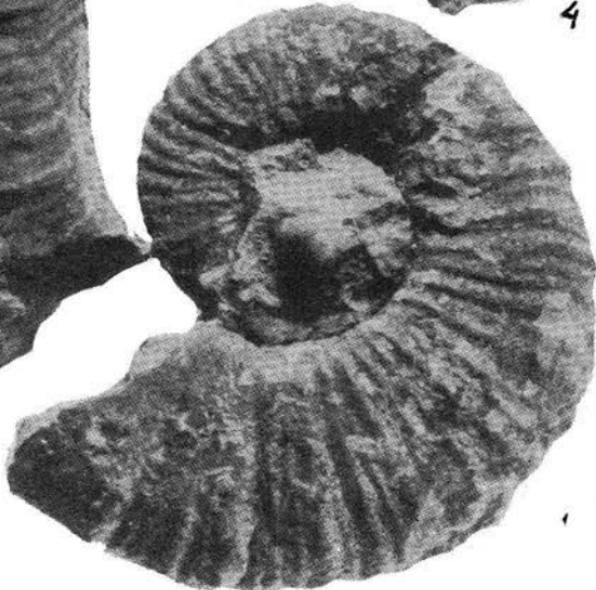
2a



3a



4



3

Таблица XVII

Фиг. 1а, 1б. *Pseudocricoceras kognebaense* K a k a b a d z e, sp. nov. Экз. 50/90, Западная Грузия, с. Годогани, нижний апт (зона *Deshayesites weissi-Procheloniceras albrechti-austriacae*). х 1.

Фиг. 2а, 2б. *Pseudoaustralicerias pavlowi* (W a s s.). Экз. 408/90. Северный Кавказ, басс. р. Кубани, восточнее г. Дзегута, средний апт (зона *Ericheloniceras subnodosocostatum*), х 1.

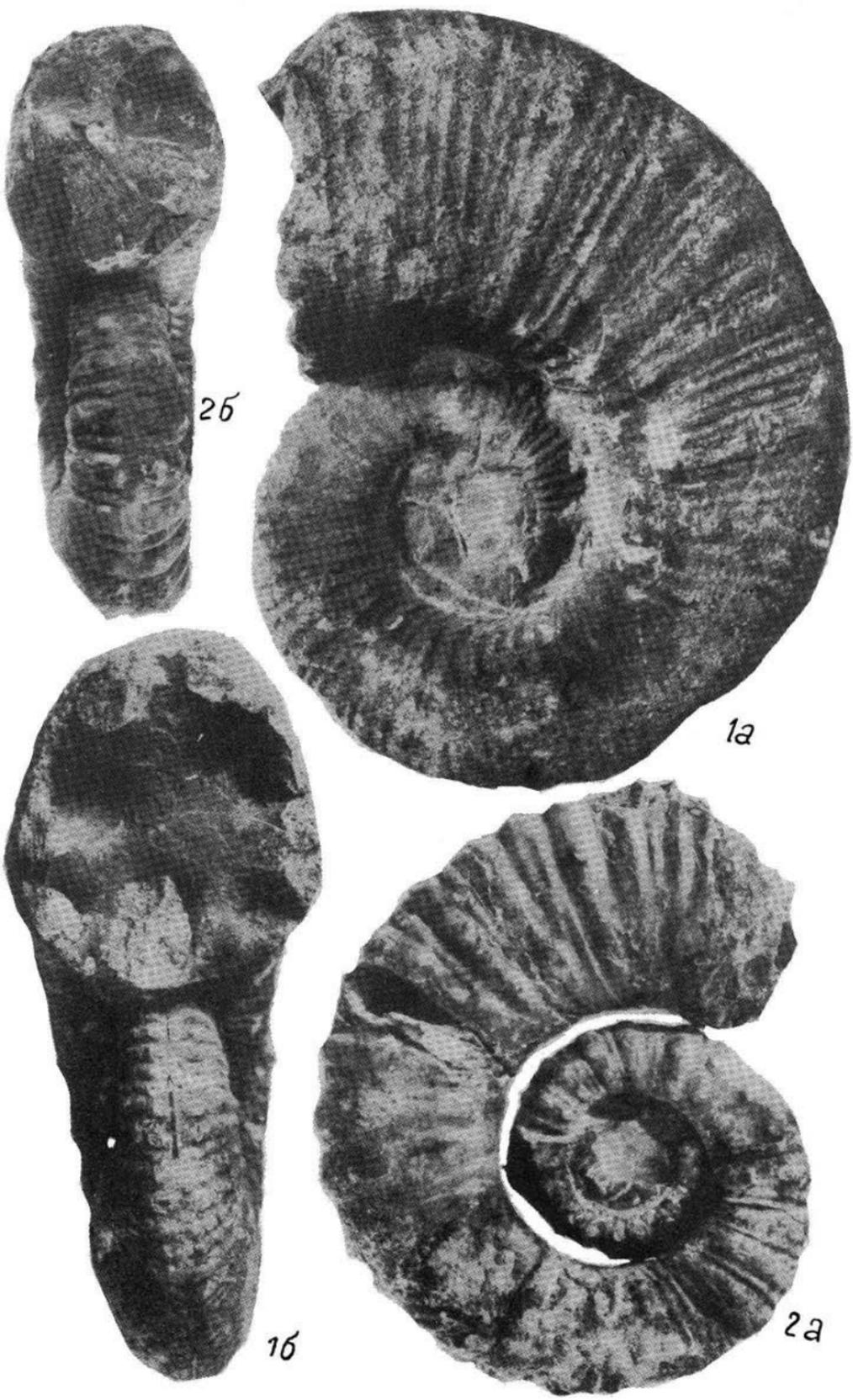


Таблица XVIII

- Фиг. 1.** *Pseudoscioceras anthulai* (R o u c h a d z e). Экз. 26/90, Западная Грузия, с. Лаше, нижний апт (зона *Deshayesi tes weissi-Procheloniceras albrechti-austriacae*). х 2/3.
- Фиг. 2.** *Scioceratites cf. otto-haasi* (S a r k a r). Экз. 297/90, Крым, Карагач, нижний баррем х 1.
- Фиг. 3а, 3б.** *Pseudoscioceras orbignianum* (M a t h e r o n). Экз. 40/90, Западная Грузия, с. Никорцминда, низы нижнего апта. х 1.

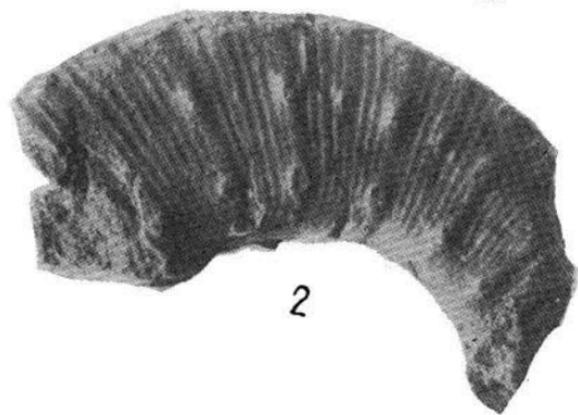


Таблица XIX

- Фиг. 1. *Strioceratites duvali* Leveillé. Экз. № 6 № 614/90, Крым, с. Верхоречье, верхний готерив. х 2/3.
- Фиг.* 2. *Ascioceras* (*Parascioceras*) *pulcherrimum* (d'Orbigny). Экз. № 176/90, Западная Грузия, р. Рицеула, верхний готерив (зона *Pseudothurmannia mortilleti*). х 1.
- Фиг. 3, 4, *Pseudothurmannia* (*Balearites*) *balearis* (Nolap). Экз. № 359/90, 360/90, Западная Грузия, Рача, ущ. р. Риони (теснина Хидикари), верхний готерив (зона *Pseudothurmannia mortilleti*). х 1.
- Фиг. 5. Тот же вид. Экз. № 358/90, Западная Грузия, Рача, ущ. р. Рицеула, верхний готерив (зона *Pseudothurmannia mortilleti*). х 1.



Таблица XX

- Фиг. 1. *Crioceratites tenuicostatus* Thomel. Экз. № 270/90, Крым, с. Карагач. нижний баррем х1. 
- Фиг. 2. *Hemihoplites* (*Matheronites*) *gidzewskyi* (Kagakash). Экз. № 502/90, Северный Кавказ, южнее г. Нальчика. ущ. р. Белая речка, слои с переотложенными аммонитами позднего баррема и раннего апта. х1.
- Фиг. 3а, 3б. Тот же вид. Экз. № 501/90, Дагестан, с. Цудахар, верхний баррем (зона *Matheronites gidzewskyi*). х1.
- Фиг. 4. *Hemihoplites* (*Matheronites*) *trispinosus* (Koepen). Экз. № 527/90, Дагестан, с. Рахата, верхний баррем.



Таблица ХХІ

Фиг. 1. *Crioceratites emerici* (Leveillé). Экз. № 263/90, Крым, с. Карагач, нижний бадем (зона *Crioceratites emerici*). х 1/2.

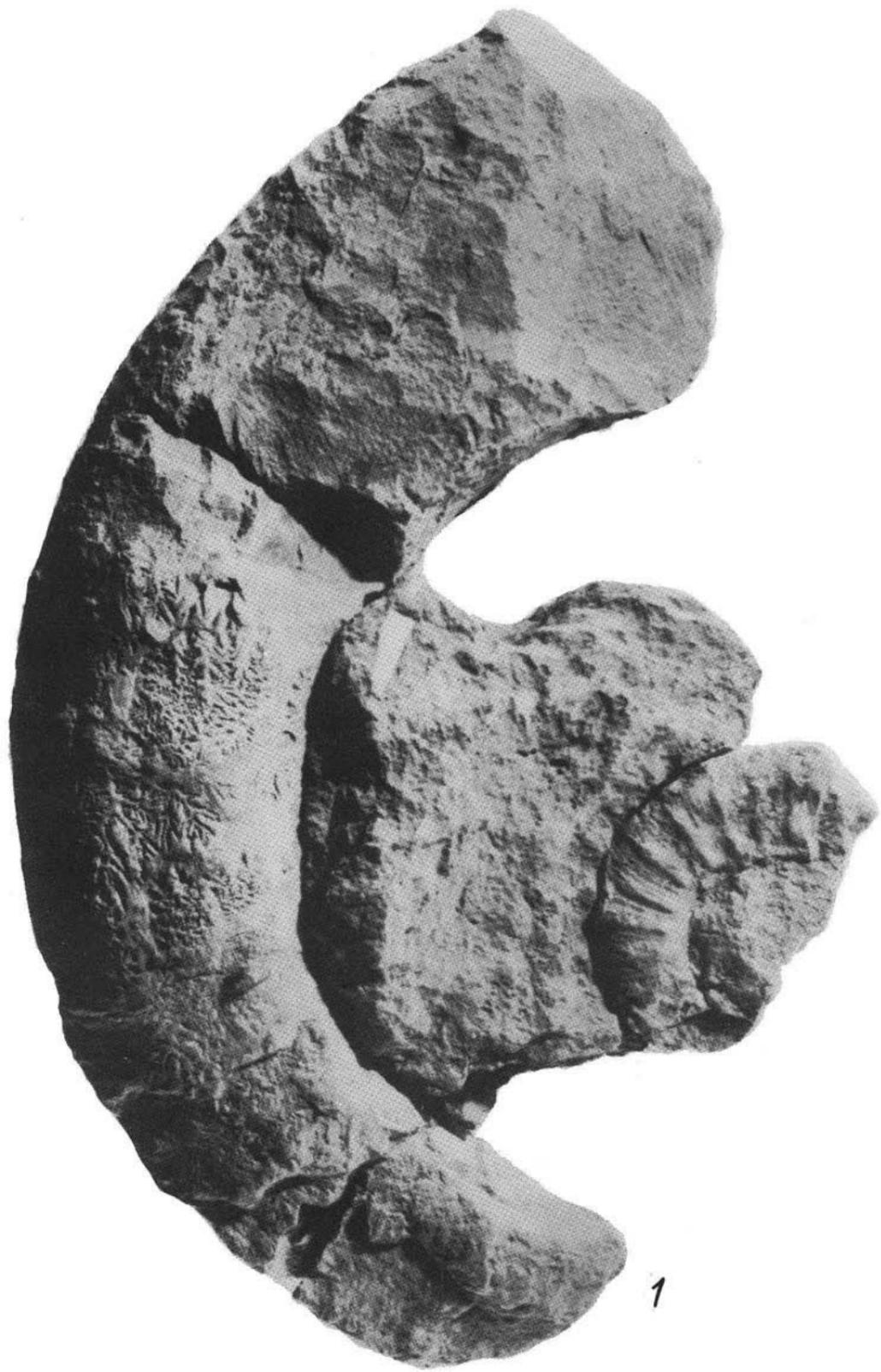


Таблица ХХІІ

Фиг. 1а, 1б. *Pseudocriceras steinmanni* (V a s., S i m.). Экз. № 66/90, Западная Грузия, с. Годогани, нижний апт (зона *Deshayesites weissi-Procheloniceras albrechti-austriacae*).
х 1.

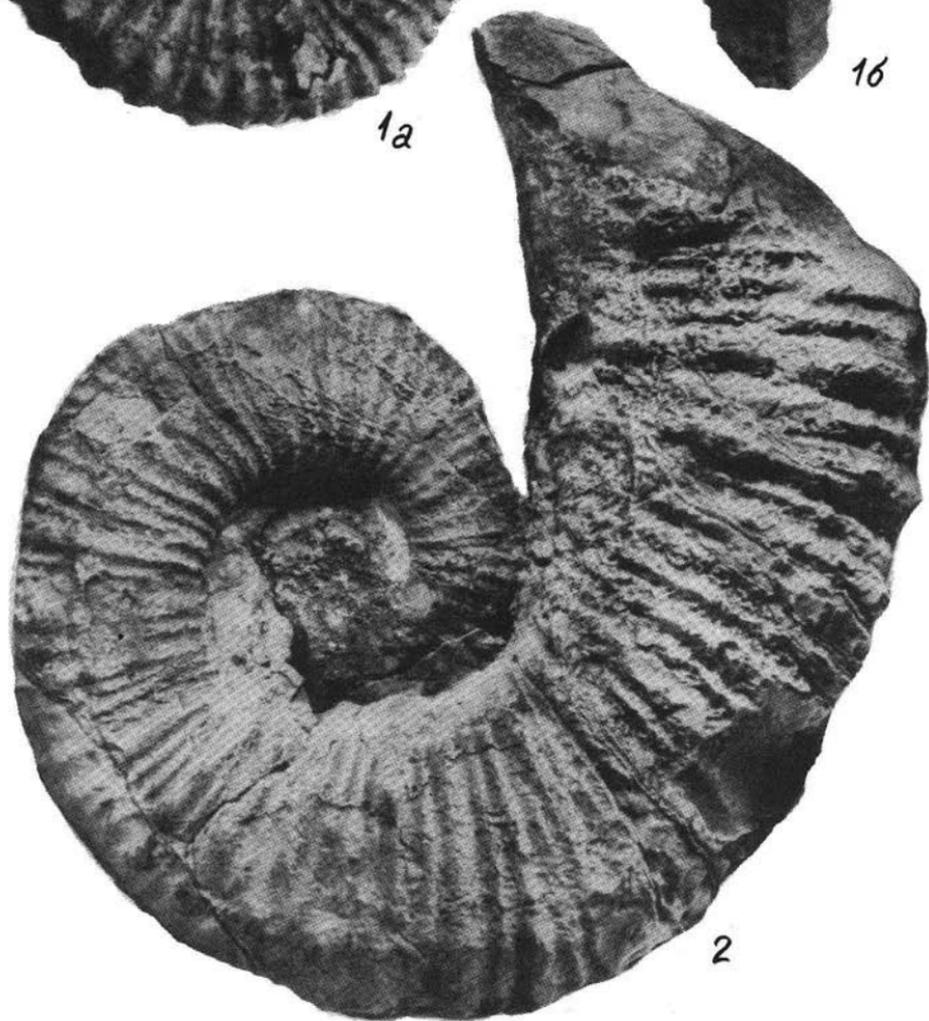
Фиг. 2. *Pseudocriceras waagenoides* (R o u s h a d z e). Экз. № 56/90, Западная Грузия, окр. г. Гагра, нижний апт. х 2/3.



1a



16



2

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
1. ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	7
2. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ	9
2.1. Образ жизни	10
2.1.1. Эмбриональная стадия	11
2.1.2. Постэмбриональная стадия и принципы морфологической классификации мезозойских Heteromorpha	12
2.1.3. Функциональное значение некоторых морфологических признаков раковины	20
2.2. Среда обитания	34
2.3. Прохорез	49
2.4. Тафономия	60
3. СИСТЕМАТИКА	64
3.1. История изучения	64
3.2. Морфологические основы систематики	69
3.3. Таксономический ранг и классификация	72
4. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ	83
4.1. Семейство Ancyloceratidae Meek, 1876	83
4.2. Подсемейство Crioceratitinae Wright, 1952	84
4.3. Подсемейство Ancyloceratinae Meek, 1876	94
5. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АНЦИЛОЦЕРАТИД	130
5.1. Некоторые вопросы биостратиграфии готеривско-аптских отложений Юга СССР	131
5.1.1. Готерив	132
5.1.2. Баррем	139
5.1.3. Апт	147
5.2. К сопоставлению готеривско-аптских отложений Юга СССР с некоторыми южными и северными регионами Европы	154
THE ANCYLOCERATIDS OF THE SOUTH OF THE USSR AND THEIR STRATIGRAPHICAL SIGNIFICANCE. Summary	173
ЛИТЕРАТУРА	176
ОБЪЯСНЕНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ТАБЛИЦАМ*	193
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ	197

Михаил Владимирович Какабадзе

АНЦИЛОЦЕРАТИДЫ ЮГА СССР И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Рецензенты: докт. геол.-мин. наук Р. А. Гамбашидзе
канд. геол.-мин. наук Д. Г. Ахвледиани

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского
совета Академии наук Грузинской ССР

*

ИБ 809

Редактор издательства Т. П. Бокучава
Техредактор Э. Б. Бокериа
Художник В. С. Хмаладзе
Корректор Д. И. Местиашвили

Сдано в набор 23.I.81; Подписано к печати 30.XII.1981; Формат
бумаги 70×108¹/₁₆; Бумага № 2; Печатных л. 19.3; Уч.-издат. л. 15.1;

УЭ 01247;

Тираж 1000;

Заказ 218;

Цена 2 руб.

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
14	1 снизу	переходной	переходный
22	21 сверху	гофрированные перегородки	гофрированных перегородок
23	7 снизу	целью	цель
32	4 снизу	математических вычислений	математические вычисления
37	24 сверху	отложениям	отложениях
42	8 снизу	свидетельствует	свидетельствуют
47	9 снизу	окр. г. Кутаиси	в окр. г. Кутаиси
69	10 снизу	камера	раковин.
145	27 сверху	<i>C. tenuicostatum</i>	<i>C. tenuicostatus</i>
161	11 снизу	Р: с.	Раг.
178	22 сверху	Белбек	Бельбек