

И. В. КВАНТАЛИАНИ

РАННЕМЕЛОВЫЕ
АММОНИТИДЫ
КРЫМА И
КАВКАЗА И ИХ
БИОСТРАТИ-
ГРАФИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ



„МЕШИНЕРЕБА“

АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А. И. ДЖАНЕЛИДZE

Труды, новая серия, вып. 98

И. В. КВАНТАЛИАНИ

**РАННЕМЕЛОВЫЕ АММОНИТИДЫ
КРЫМА И КАВКАЗА И ИХ
БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ**



«МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ
1989

Монография является обобщающей сводкой по раннемеловым мономорфным аммонитам Крыма и Кавказа. Обработан, проанализирован и обобщен большой палеонтологический материал. Изучен полный морфогенез раковины – септальной линии, формы и скульптуры; особое внимание уделено внутреннему строению, исследованному под растровым электронным микроскопом. Установлены ранее неизвестные структурные элементы раковины и закономерное увеличение числа септ в филогенезе. Среди многочисленных признаков для систематики аммоноидей решающая роль отводится септальной линии, рассматриваемой в онтогенезе. Рассмотрена систематика и филогения – *Berriassellidae*, *Leumeriellidae*, *Venezuellidae*, *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae* и *Deehayesitidae*, стратиграфическое распространение которых лежит в основе расчленения нижнемеловых отложений. Установлено 16 новых видов, 5 родов – *Balkites*, *Taurioceras* (*Berriassellidae*), *Venezuella*, *Renziella* (*Venezuellidae*), *Chaschpseceras* (*Acanthohoplitidae*); 3 подсемейства – *Nesocosmocerotinae*, *Pomellicerotinae* (*Berriassellidae*), *Diadochoceratinae* (*Acanthohoplitidae*); 1 надсемейство – *Olcostephanocidea* и 1 подотряд – *Douvilleiceratina*. Рассмотрены вопросы биостратиграфии нижнего мела Крыма и Кавказа. Дана схема зонального расчленения нижнего мела этих регионов.

Книга рассчитана на широкий круг палеонтологов и геологов.

მონოგრაფია წარმოადგენს მუზეუმებზე ნაშრომს ყირიმისა და კავკასიის ადრეგარეული მონომორფული ამონიტიდების შესახებ. შესწავლილია ნიჟარის სუბტური ბაზების, ყირიმის და სუბპეტრის სრული მორფოგენეზები; განსაკუთრებული ყურადღება ეთმობა მის შიგა სტრუქტურებს, რომლებიც გამოყვანილია რასტრული ელექტრონიკის მიკროსკოპით. დადგენილია ნიჟარის დღემდე უცნობი სტრუქტურული ელემენტები, სუბტების რიგების კანონზომიერი ზრდა ფილოგენეზში. მრავალრიცხოვან ნიშან-თვისებათაგან ამონიტიდების სისტემატიკისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება სუბტური ბაზის ობტოგენეტურ განვითარებას. ახდებულადაა გამოქვეყნებული *Berriassellidae*, *Leumeriellidae*, *Venezuellidae*, *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae* და *Deehayesitidae* ლაზების სისტემატიკისა და ფილოგენიის საკითხები; განხილულია ხანებელი ლაზების წარმოშობა დადგენილია ბიოსტრატოგრაფიული მნიშვნელობა. დადგენილია ახალი ტაქსონები: 16 სახეობა; 5 გვარი – *Balkites*, *Taurioceras* (*Berriassellidae*), *Venezuella*, *Renziella* (*Venezuellidae*), *Chaschpseceras* (*Acanthohoplitidae*); 3 ქვეოჯარი – *Nesocosmocerotinae*, *Pomellicerotinae* (*Berriassellidae*), *Diadochoceratinae* (*Acanthohoplitidae*); 1 ჯგუფი – *Olcostephanocidea* და 1 ქვეოჯარი – *Douvilleiceratina*. განხილულია ყირიმისა და კავკასიის ქვედამელური ნაღებების ბიოსტრატოგრაფიის საკითხები, მოცემულია ამ ნაღებების ზონური დახატვის სქემა.

წიგნი განკუთვნილია პალეობიოლოგთა და გეოლოგთა ვარდნი წრისათვის.

Редактор д-р геол.-мин.наук, проф. Т.А. Ломинадзе

Рецензенты: д-р геол.-мин.наук, проф. Н.Г. Химшиашвили

д-р геол.-мин.наук М.В. Какабадзе

К 1804040000
M 607 (06) - 89 I7 - 89

© Издательство "Мецниერება" 1989

ISBN 5-520-00269-X

В В Е Д Е Н И Е

Детальные биостратиграфические и палеонтологические исследования нижнемеловых отложений Крыма и Кавказа, используя современные методы изучения, в настоящее время приобретает особо важное теоретическое и практическое значение.

В основе расчленения нижнемеловых отложений лежит глобальное распространение стенохронных представителей надсемейств *Olcosterphanoidea*, *Noplitoidea*, *Douvilleiceratoidea* и *Deshayesitoidea*. Наши научно-исследовательские работы были направлены в сторону уточнения и детализации существующей унифицированной биостратиграфической схемы нижнего мела. Вместе с тем большое внимание было уделено глубокому исследованию аммонитов. Несмотря на хорошую изученность внутреннего строения раковин и изменения септальной линии, формы и скульптуры в онтогенезе некоторых нижнемеловых аммонитид, значительная их часть еще остается не исследованной, поэтому недостаточно полно изучены вопросы их систематики и филогении. По-разному оценивается таксономическое значение внутренних и внешних морфологических признаков раковины аммонитид.

Настоящее исследование ставит перед собой такие задачи, как изучение морфогенеза внутренних и внешних признаков раковины аммонитид, установление таксономического значения отдельных признаков для систематики; изучение скелетных образований раковин под электронными микроскопами (СЭМ и РЭМ); интерпретацию септограмм головоногих; разработку филогенетической систематики некоторых представителей надсемейств *Olcosterphanoidea*, *Noplitoidea* и *Douvilleiceratoidea* и установление филогенетических взаимосвязей; ревизию и описание семейственных категорий; изучение наиболее важных разрезов нижнего мела Крыма и Кавказа; составление схемы биостратиграфического расчленения и ее корреляцию с соответствующими схемами некоторых регионов Западной Европы и Азии.

Материалом для данного исследования послужили личные послойные сборы фауны во время полевых работ на различных площадях Крыма и Кавказа. В работе также были использованы переданные в наше распоряжение аммониты из коллекций некоторых исследователей. В общей сложности располагаемая нами коллекция насчитывает около двух тысяч экземпляров аммонитов.

Большая часть описанных экземпляров хранится в Палеонтологическом музее им. Г. Д. Харатишвили при кафедре геологии и палеонтологии Грузинского политехнического института им. В. И. Ленина (ГПИ) под коллекционными №№ 4, 8 и 12. Другая часть - в музее ГИН АН СССР под №№ 105 и 107; в музее ЦНИГР в г. Ленинграде под № 11949 и в г. Москве, в МГУ, на кафедре палеонтологии - № 230.

Основные положения монографии докладывались и обсуждались на конференциях и других форумах республиканского, союзного и международного значения. Геолого-палеонтологические исследования велись в тесном научном сотрудничестве с геологами кафедры палеонтологии МГУ, проф., докт. геол.-мин. наук В. В. Друшницем и докт. геол.-мин. наук И. А. Михайловой, научным сотрудником М. В. Кнорзиной; кандидатами геол.-мин. наук: Т. Н. Богдановой (ВСЕГЕИ), Т. И. Добровольской и докт. геол.-мин. наук Н. И. Лисенко (Крым), проф., докт. геол.-мин. наук Г. Д. Харатишвили, докт. геол.-минер. наук Т. А. Доминдзе, канд. геол.-мин. наук: А. В. Квернадзе, М. З. Шарикадзе, старш. препод. Г. И. Магалашвили (кафедра геологии и палеонтологии

П.И. им. В.И. Ленина); докт. геол.-мин. наук: Р.А. Гамбашидзе, М.В. Какабадзе, Ф.В. Котетилишвили и канд. геол.-мин. наук Т.Д. Назаршвили (ГИН АН СССР); канд. геол.-мин. наук: Д.Ю. Папава ("Грузнефть"), Е.И. Дедвардани и Н.Н. Квакадзе (Геологическое производственное управление Грузии).

Автор настоящей работы пользуется советами и консультациями академиков АН СССР Л.Ш. Давиташвили, А.Л. Чагарели, проф., докт. геол.-мин. наук В.В. Друшца, докт. геол.-мин. наук И.А. Михайловой, проф., докт. геол.-мин. наук Г.Д. Харатишвили, докт. геол.-мин. наук Т.А. Ломинадзе, канд. геол. мин. наук М.З. Шарикадзе и считает своим приятным долгом всем названным исследователям выразить глубокую благодарность.

Фотоснимки фауны были выполнены сотрудником кафедры палеонтологии Ленинградского государственного университета Б.С. Погребовым и сотрудником Палеонтологического института в Москве В.Т. Антоновой. Фотографирование образцов на электронных микроскопах (СЭМ и РЭМ) произведены в МГУ А.С. Алешинской и П.А. Румянцевой, а в Республиканском центре электронной микроскопии в г. Тбилиси - зав. центром, докт. наук Э.Р. Кутелая и канд. наук О.Г. Харашвили; под микроскопом МББ-1-1969 - сотрудником кафедры палеонтологии МГУ - А.Б. Марковым.

Несколько экземпляров под коллекционным № 107 были сфотографированы в Словакии, в г. Братислава (ЧССР) в Геологическом институте им. Д. Штутра - доктором Ф. Цано, при содействии директора института тов. М. Славкай и зав. сектором региональной геологии доктором И. Вовар.

Пользуясь случаем названным лицам выражаю искреннюю признательность.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

М а т е р и а л

На протяжении двадцати лет работы автора на Кавказе и в Крыму собрана богатая коллекция головоногих, насчитывающая более 2000 экземпляров. Сохранность материала самая различная. Значительная часть аммонитов была использована для определения геологического возраста горных пород; изготовлено более 500 аншлифов и большое число экземпляров развернуто до протоконха. На электронном (СЭМ и РЭМ) и в световом микроскопах всего было сфотографировано, отпечатано и проанализировано более 1200 положений.

Помимо собственного материала были использованы также любезно предоставленные нам образцы аммонитов из нижнего мела различных регионов Юга СССР А.С. Сахаровым, Н.И. Лысенко, Т.Н. Богдановой, М.В. Какабадзе и М.З. Шарикадзе. В качестве ср а в н и т е л ь н о г о материала была использована коллекция Т.А. Ломинадзе, имеющая прекрасную сохранность раковин аммонитов из верхнеюрских отложений Рязанской области и Приполярного Урала, а также коллекция Т.А. Богдановой и В.Б. Сапожникова из альбских отложений Закаспия. В целом весь этот материал позволил проследить изменение признаков раковин аммонитид в течение длительного геологического времени - от поздней яры до альба включительно.

Особенности изменения числа септ и межсептальных расстояний в медиальной плоскости у головоногих моллюсков с учетом фактора времени в литературе еще не освещались. С этой целью были изучены аншлифы представителей почти

40 с левыми родам 18 семейств. Составлено более 150 кривых межсептальных расстояний. Для определения степени изменчивости изучены более 70 септограмм 20 родов 10 семейств.

С целью изучения муральных гребней в растровом электронном микроскопе исследованию подверглись раковины 30 аммонитов, принадлежащих различным семействам.

Методы исследований

При изучении полного морфогенеза раковины аммонитов первоначально подбирался соответствующий материал и тщательно препарировался. Обработанные образцы фотографировались в различных положениях.

После фотографирования часть аммонитов в соответствии с существующей методикой подвергалась постепенному разворачиванию (Михайлова, 1982, 1983). Крупные фрагменты хранились в небольших коробках. По мере уменьшения диаметра раковины, во избежание потери отдельных мелких фрагментов, дальнейшая обработка производилась в камере Франке, которая закрывалась прозрачной лентой. Эта лента с помощью хорошо отточенной иглы прокалывалась и уже после этого под биноклем производилось последующее разворачивание вплоть до протоконха. К развернутому образцу аммонита прилагалась схема последовательности оборотов для постоянного хранения (рис.1). Мелкие фрагменты аммонитов

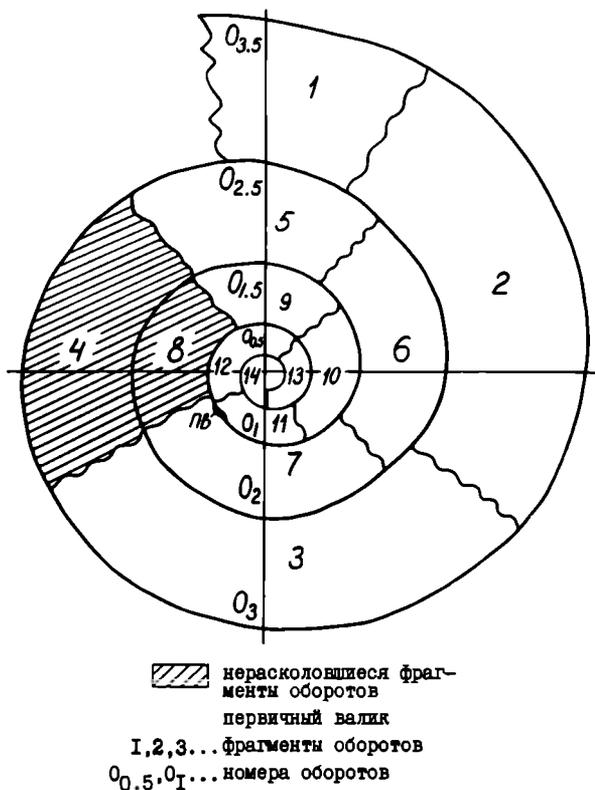


Рис.1. Схема расположения оборотов и привязка к ним фрагментов

помещались в камеры Фрайке, наклеенные попарно и закрывались прозрачной лентой. Всевозможные записи производились рядом с камерой с обязательным указанием принадлежности фрагментов к оборотам. Способ хранения в парных камерах более экономичен – они занимают ровно в два раза меньше места, а прозрачная лента позволяет экономить время – отдельные фрагменты скульптуры и септальной линии можно наблюдать непосредственно через ленту. В случае плохой сохранности образца и отсутствия возможности препарирования пупка, применялся второй способ (Михайлова, 1976б, 1982). Однако, по нашему мнению, этот способ не всегда надежен, так как в конечном счете протоконов и первые обороты могут быть перекристаллизованными или вовсе отсутствовать и вся трудоемкая работа будет проведена впустую. Во избежание подобных случаев, мы прибегали к предварительной контрольной оценке возможности разворачивания оборотов или изготовления ашишфов в медиальной плоскости. С этой целью не-отпрепарированный экземпляр предварительно разламывали молотком, по возможности, на две части с таким расчетом, чтобы линия разлома проходила через центр раковины, вскрывая протоконов, а затем эти фрагменты надежно склеивались. После этого, не теряя последовательности оборотов, приступали к разворачиванию вторым способом или к шлифованию. Качество шлифованной поверхности и видимость элементов внутреннего строения при этом практически не снижались.

В процессе разворачивания оборотов последовательно замерялись диаметр раковины, высота и ширина оборотов, диаметр пупка и др. (рис.2а). Описывалась скульптура; с помощью рисовального аппарата РА-1, установленного на бинокуляре МБС-1 зарисовывалась септальная линия, структуры внутренних оборотов и т.д. в отогенезе.

Зарисованные фрагменты монтировались, а затем полученные рисунки тщательно корректировались путем непосредственного сравнения с оригиналами и фотографировались на пленку. С помощью фотоувеличителя на чертежную бумагу стандартного формата (60 x 80 см) в соответствии с композицией в карандаше монтировались изображения, а затем тушь доводилась до окончательного варианта. Таким образом чертеж был готов для демонстрационных целей. После этого производилось фотографирование чертежа и печатание фотоснимков с нужным увеличением для использования их в тексте.

Внутреннее строение значительной части раковин изучалось в ашишфах в медиальной плоскости. Шлифование начиналось с грубозернистого порошка № 8. Крупные экземпляры, с целью ускорения работы, шлифовались на шлифовальном диске до определенного уровня, а затем на стекле; мелкие – прямо на стекле. После грубой обработки последовательно использовались более мелкозернистые порошки – № 6, М-40. Окончательная полировка производилась с помощью взвеси двуоксида хрома на сушке до получения зеркальной поверхности и отчетливой видимости всех элементов. Весь процесс шлифования контролировался под бинокуляром. Все замеры образцов (рис.3) производились с помощью измерительной линейки и сводились в соответствующие таблицы. В конце каждого оборота измерялась толщина септ в ее средней части и толщина раковины (в большинстве случаев для 4-х оборотов). Размеры в миллиметрах и кратность увеличений снимков в РЭМе высчитывались с помощью специально составленных расчетных табл. I4 и I5.

Внутренняя структура раковины представителей родов *Cheloniceræ* и *Ericheloniceræ* изучалась с помощью СЭМ JSM-20 в МГУ; а всех остальных – в Республиканском центре электронной микроскопии в г.Тбилиси с помощью РЭМ Nanolab-7 фирмы Opton (ФРГ) 1979 года выпуска. Несколько экземпляров пред-

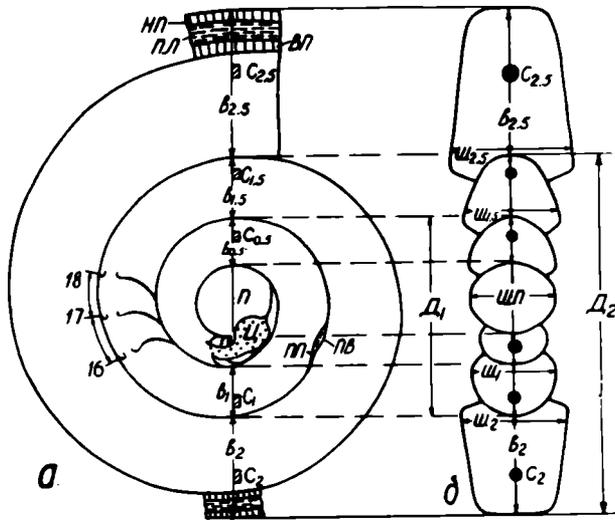


Рис. 2. Схема измерения основных структур раковины (а, б) и элементы септальной линии (в).

Сечения: а - медиальное, б - поперечное.

Обозначения: b_1, b_0, \dots - внутренняя высота соответствующего оборота; Π_1 - внутренний призматический слой; D_1, D_0, \dots - диаметр соответствующего оборота раковины; π_1 - наружный призматический слой; π_2 - периферический валок; π_3 - пластинчатый (перламутровый) слой; π_4 - периферический пережим; C_1, C_0, \dots - диаметры сифона соответствующих оборотов; σ - щель; Π_1, Π_2, \dots - ширина соответствующего оборота; Π_1 - ширина протоконка; 16, 17, 18... - порядковые номера септ. Септальная линия (в): v - ventральная лопасть, L - латеральная лопасть, U - умбиликальная лопасть, I - интерлатеральная (дорзолатеральная) лопасть, D - дорзальная лопасть.

ставителей родов *Leumeriella* и *Porlites* были изучены в СЭМе типа Jeol Jm-840 (Япония) 1984 г. выпуска в г.Братиславе в Геологическом институте им. Д.Штура (Словакия, ЧССР).

Образцы, предназначенные для наблюдений в электронных микроскопах, предварительно обрабатывались согласно существующей методике (Друшиц, Догулаева, 1981). Непосредственно перед изучением пришлифованная и отполированная

При построении графиков для раковин планоспирально свернутых головоногих, в прямоугольной системе координат на ось ординат в миллиметрах наносились расстояния между септами, которые замерялись на вентральной стороне вдоль сифона в плоскости симметрии, а на ось абсцисс — порядковый номер септ в масштабе: 1 мм на оси ординат соответствует 0,02 мм расстояния между септами; септы на ось абсцисс откладывались через каждые 2 мм для аммонитов (Друшиц, Догужаева, 1981), а для наутилоидей — через 4 мм. Над кривой линией ставился порядковый номер оборота и количество септ на обороте. В конце линии буквой Ф указывалась финальная или последняя септа и ее порядковый номер (буквосочетанием Обл. — если обороты неполные, т.е. фрагмента обломка). Дополнительно были введены индексы о геологическом возрасте экземпляра. Составлялись также совмещенные графики для 2–3 родов отдельно взятого семейства. Сравнение числа септ производилось поэтапно, последовательно — оборот за оборотом или по сумме септ для определенного количества оборотов. Для проверки степени изменчивости кривых межсептальных расстояний для родов были изучены пределы вариаций, иллюстрируемые кривыми для экстремальных значений (см. рис. 40г, 41в, г, 42в, г, 43б, в, 44б).

В систематической части работы с учетом литературных и собственных данных приводятся описания преимущественно новых или малоизвестных, а также (в отдельных случаях) известных таксонов, в диагностику которых внесены изменения.

Для биостратиграфического расчленения в Крыму и на Кавказе были изучены разрезы нижнемеловых отложений, наиболее полно охарактеризованные фауной, особенно головоногими. Как правило, эти исследования завершались составлением схем расчленения отложений. В работе приведены схемы, принятые автором, в соответствии с которыми даются описания разрезов нижнего мела. Исторические данные о биостратиграфическом расчленении и корреляции отложений нижнего мела Крыма и Кавказа и некоторых других регионов приведены в виде таблиц в конце книги (табл. 8–13).

Наблюдения как в полевых, так и в камеральных условиях сопровождались зарисовками схем и фотографированием различных объектов исследований.

Т е р м и н о л о г и я

В работе использованы термины, разработанные как советскими, так и зарубежными исследователями. Ниже в алфавитном порядке даются несколько новых или малоизвестных терминов.

М о р щ и н и с т ы й с л о й (*Stratum rugosum*) — слой, напоминающий дактилоскопический отпечаток, имеющийся у наружнораковинных головоногих моллюсков, помимо трех известковых слоев. В вентральной стенке фрагмента и в жилой камере он занимает положение между перламутровым и внутренним призматическим слоями, а в дорсальной, при двуслойном строении — между наружной поверхностью раковины предыдущего оборота и внутренним призматическим. При жизни поверхность мягкого тела животного соприкасалась с этим слоем.

М у р а л ь н ы й г р е б е ь — тонкая кольцевая полоса (обод) из карбоната кальция, прикрепляющаяся к стенке раковины с внутренней стороны на месте будущей септы. На радиографических снимках наутилуса они видны в виде тонких, со временем прогрессивно утолщающихся линий.

П р о м е ж у т о ч н ы й м у р а л ь н ы й г р е б е ь — гребень, образованный с внутренней стороны раковины в межсептальной промежутке, по всей вероятности, в результате кратковременных остановок тела животного

при очередном подтягивании внутри жилой камеры. Термин предложен нами (Кванталгани, 1983в).

Распорки - нитевидные ленточки, поддерживающие фиксатор, отходящие от него и прикрепляющиеся к внутренней стенке протоковка с вентральной стороны. Термин предложен нами (Кванталгани, 1984в).

Септограмма (от лат. *Septum* - перегородка, ограда и от греч. ...*gramma* - линия, запись) - кривая, отображающая межсептальные расстояния и число септ. Термин предложен нами (Кванталгани, 1982, 1984а).

Стенохроны (от греч. *Stenos* - узкий, *Chronos* - время) - организмы и растения быстро эволюционирующие (в узкий, небольшой отрезок геологического времени). Синоним: таксидические формы.

Термины, не нуждающиеся в дополнительной характеристике, в работе поясняются рис. 2 и 3.

При описании септальной линии (рис.2б) в онтогенезе употребляется индексация и терминология, используемая рядом советских исследователей (Руженцев, 1960, 1962; Друщиз, 1956а и др.).

В процессе работы, однако, нередко возникали трудности, связанные с использованием того или иного термина, тем более, что существует многочисленные синонимы. Разноречивые вопросы терминологии элементов септальной линии неоднократно затрагивались в многочисленных работах (Давиташвили, 1949; Руженцев, 1949, 1960, 1962, 1964; Шиманский, Хуравлева, Безносова, 1959; Попов, 1959; Шевырев, 1962; Лущов, 1977; Михайлова, 1983; Schindewolf, 1928, 1929, 1961, 1966; Kullmann, Wiedmann, 1970 и др.). Ниже коснемся одного из наиболее спорных терминов "перегородочная линия" и употребляемых кляксов L и U, а также строчных букв - v и d.

Помимо терминов "перегородочная линия" и "лопастная линия", имеются еще и другие синонимы, как например, "сутурная линия", "сутура" и т.д. Из них наиболее употребительные первые два. Ряд исследователей рекомендует термин "лопастная линия" (Руженцев, 1960; Шевырев, 1960 и др.). И.А.Михайлова (1983) для аммоноидей предлагает термин "лопастная линия", а для наутилоидных форм - "перегородочная линия". По нашему мнению, термин "лопастная линия" не совсем удачен, хотя бы потому, что у края перегородки, или, что то же самое, у края септы, изображаемой в виде линии, имеются как лопасти, так и седла. Ограничить же термин только наутилоидными формами, очевидно, не следует - это внесет определенную путаницу. Наиболее правильным кажется употребление термина "перегородочная линия", предложенного ранее (Давиташвили, 1949; Лущов, 1977 и др.) и пригодного не только для аммоноидей, но и для всех наружнораковинных головоногих моллюсков. Что же касается термина "септальная линия", появившегося недавно (Друщиз, Кванталгани, Кюрина, Шарикадзе, 1982), то он не должен вызывать особой тревоги, так как представляет собой лишь латинизированный вариант термина "перегородочная линия". Полагаем, что употребляя термин "септальная линия" всегда, как и при употреблении "перегородочная линия", будет подразумеваться только очертание края перегородки (септы) наружнораковинных головоногих моллюсков. По-прежнему употребляем прочно укоренившиеся в литературе термины "просутура", "просепта" (первая линия или первая септа) и "примасутура", "примасепта" (вторая линия или вторая септа).

В большинстве случаев для новых лопастей при их индексации используются цифровые обозначения, которые указывают не только на место, но и на последовательность (время) появления новых элементов. В последнее время для характеристики расчлененности лопастей стали употреблять, предложенные Р.Ведекиндом (Wedekind, 1916а,б), прописные латинские буквы v и d. Указанная

индексация была использована в основном для обозначения элементов, возникших в области умощления в пределах интерлатеральной (дорзолатеральной) лопасти I - Iv, Id, Ivv, Ivdd и т.д. (Михайлова, 1972, 1973, 1983 и др.). При такой индексации конечно видно в какой части закладывается новая лопасть, но из-за громоздкости формулы довольно трудно воспринимается, а главное то, что при таком обозначении почти невозможно произвести сравнение с теми сходными линиями аммоноидей, индексы которых обозначаются цифрами. Помимо этого теряется весьма важная информация о времени закладки новых элементов и об образовании симметрично или асимметрично расположенных лопастей, что может иметь большое значение при установлении отдельных таксономических категорий. В связи с этим считаем целесообразным при индексации вместо прописных букв употреблять цифровые обозначения.

Следующее замечание касается термина "фиксатор". Этим термином обозначается структурный элемент, расположенный в протоконхе. Начиная с Е.Мунье-Шальма (Munier-Chalmas, 1873) он описывался многими исследователями (Grandjean, 1910; Шульга-Нестеренко, 1926; Bohmer, 1936; Богословская, 1959; Erben, 1964; Друшиц, 1956а и др.). По представлению некоторых из них (Munier-Chalmas, 1873; Шульга-Нестеренко, 1926) связка, существующая в виде ленты или нити между протоконхом и пекумом, должна была играть роль сифона в эмбриональной камере; она получила название "просифон" (Munier-Chalmas, 1873). С этой точкой зрения не соглашались В.В.Друшиц (1956а) и М.Ф.Богословская (1959). Они считали, что просифон служил только для прикрепления, фиксации тела эмбриона к раковине в определенном положении и возникал в виде связки между мантией и внутренней стенкой протоконха после освобождения последнего. Поэтому вместо термина "просифон" В.В.Друшицем (1976) был предложен новый термин "фиксатор", отражающий функциональное значение рассматриваемой структуры как прикрепительного органа. В дальнейшем этот термин все чаще стал употребляться советскими исследователями (Друшиц, Логужаева, Ломинадзе, 1977; Друшиц, Кванталиани и др., 1981, 1982; Ломинадзе, 1982; Друшиц и др., 1983 и др.). Однако И.А.Михайлова (1983) отдает предпочтение термину "просифон", так как, по ее мнению, "фиксатор" является его младшим синонимом. По нашему же мнению, допустимо употреблять оба термина.

ГЛАВА II. МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТИД

Подробные сведения или отдельные моменты истории изученности аммонитид, в частности структур внутреннего строения раковины, можно найти почти в каждой работе, упоминаемой далее.

Историю изученности внутреннего строения раковины аммонитид условно можно разделить на три основных этапа.

На первом этапе, длившемся с середины прошлого века до 60-х годов 20-го столетия, изучались отдельные структуры раковины и разрабатывалась соответствующая терминология (Buch, 1832; Hyatt, 1872, 1894, 1897; Munier-Chalmas, 1873; Branco, 1879, 1880; Smith, 1897, 1901; Noetting, 1906; Шульга-Нестеренко, 1926; Bohmer, 1936; Miller, Unklebeey, 1943; Руженцев, Шиманский, 1954; Друшиц, 1956; Шиманский, Журавлева, 1961; Богословская, 1959 и др.). Это был период накопления фактического материала. Публикации указанных авторов содержат описание внутреннего строения раковин, преимущественно палеозойских и триасовых аммонитов с различной степенью

детальности. Юрские и меловые аммониты с достаточной полнотой никем не изучались.

В т о р о й э т а п исследований охватывает период с конца 60-х годов и характеризуется широким применением электронных микроскопов (СЭМ, РЭМ), благодаря чему уровень изученности внутреннего строения раковин аммонитов значительно повысился. К этому этапу относятся работы многочисленных исследователей (Mutvei, 1964, 1969, 1972; Birkelund, 1967; Birkelund, Hansen, 1968, 1974; Erben, Flajz, Siehl, 1968, 1969; Друщиц в соавторстве с многочисленными исследователями, 1969-1983; Барсков, 1971, 1973; Erben, 1971; Захаров, 1970-1972, 1974, 1978; Kulicki, 1974, 1975, 1979; Tanabe и др., 1979, 1980; Ломинадзе, 1982 и др.). Особо следует отметить первую обобщающую монографию В.В.Друщица и Л.А.Догужаевой (1981), ставшей для палеонтологов настольной книгой.

С конца 70-х годов намечился т р е т ь и й э т а п , на котором широко используется комплексный метод с охватом изучения полного морфогенеза раковины аммонитид. К этому этапу можно отнести работы ряда исследователей (Захаров, 1978; Друщиц, Кванталиани, Кнорина, Шарикадзе, 1981, 1982; Ломинадзе, 1982; Друщиц, Кванталиани, Кнорина, 1984; Ломинадзе, Кванталиани, Шарикадзе, Харашвили, 1984; Кванталиани, Шарикадзе, Харашвили, Ломинадзе, 1986; Ломинадзе, Кванталиани, Харашвили, 1985; Ломинадзе, Кванталиани, 1986 и др.).

Настоящая глава содержит описание фактического материала, послужившего основой для построения последующих глав. Дается морфогенетическое исследование раковины представителей некоторых раннемеловых аммонитид.

ОТРЯД AMMONITIDA HUATT, 1889

Подотряд *Perisphinctina* Beudanticus et I. Michailova, 1983

Надсемейство *Olcostephanoidea* Pavlov, 1892

Семейство *Berriasellidae* Spath, 1922

Подсемейство *Berriasellinae* Spath, 1922

Род *Dalmaniceras* Djanelidze, 1921

Табл. I, II; рис. 4, 5, 10а, 37

М а т е р и а л. Аншлафы в медиальной плоскости: *D. punctatum* Djan. - I экз. 4(3025/1-6). Развернут до протоконха *D. elegans* Kvant.-экз. 4(3021/3-1) и *D. ex gr. housei* Le Négarat - экз. 4(3026/1-4) - 2 экземпляра. Горный Крым, окрестности с. Балки, берриас, зона *Dalmaniceras dalmasi*.

П р о т о к о н х. Сохранность протоконха не позволяет произвести его зарисовку. Судя по фрагментам стенки он средней величины, в медиальном сечении почти круглой формы - Дп=0,57; дп=0,53.

Ф и к с а т о р и ц е к у м не сохранились.

С и ф о н можно наблюдать с третьего оборота. Его диаметр в конце 3-го оборота равен 0,30; 4-го - 0,53; 5-го - 0,72. В септальных трубках сифон сжат. Относительный диаметр сифона с ростом раковины уменьшается быстро и закономерно: в конце 3-го оборота он равен 0,22; 4-го - 0,11, 5-го - 0,06. Как видим, относительный диаметр предыдущего оборота в два раза больше последующего. На третьем обороте сифон привентральный, затем на остальных оборотах он плотно прилегает к стенке раковины (см. рис. 38).

С е п т ы, с е п т а л ь н ы е т р у б к и и м а н ж е т ы .

Септы состоят из пластинчатого слоя. Количество септ и расстояния между ними показаны на рис. 42.

Септальные трубки первых трех оборотов не сохранились; на 4-м и 5-м оборотах они прокоанитовые, короткие. Манжеты расположены внутри септальных трубок, их задний конец незначительно выступает назад. Привентральная часть септальной трубки несколько короче придорсальной – в середине 5-го оборота они, соответственно, равны 0,20 и 0,25; 0,30 и 0,32. Иногда сохраняются мембраны.

Стенка раковины. Стенка протоконка двухслойная и до первичного валика состоит из призматических кристаллов. Первичный валик длиной 0,17 имеет толщину 0,02. Первичный пережим выражен четко. Структура первичного валика в результате вторичных процессов кристаллизации изменена и невозможно различить призматические и пластинчатый слои (табл. I, фиг. Ie). Стенка раковины на четвертом обороте состоит из трех слоев – внутреннего призматического (в свою очередь состоит из двух прослоек – внутреннего призматического и морщинистого), толстого перламутрового и тонкого наружного призматического слоев (табл. II, фиг. Ia). Соотношение слоев примерно следующее: 1:4:2.

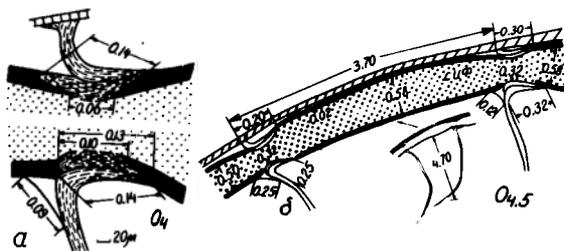


Рис. 4. Строение и размеры септальных трубок и сифона у *Dalmaniceras punctatum* D j a n.; экз. № 4(3025/1-6). Крым, окрестности с. Балки, р. Сарысу, берриас. Рисунки составлены по снимкам в РЭМе.

Форма раковины и размеры. Раковины мелких и средних размеров с умеренно возрастающими оборотами с разной степенью кинволтности. Форма поперечного сечения оборотов у третьей септы широко-овальная; такое же сечение сохраняется до 4-го оборота. Начиная с 4-го – высота оборота увеличивается несколько быстрее, чем ширина и сечение приобретает форму овала, вытянутого в высоту с чуть уплощенной наружной стороной. У других экземпляров – 4(3025/1-6), высота оборота, по сравнению с шириной, возрастает значительно быстрее, и обороты становятся сильно уплощенными, вытянутыми в высоту с почти параллельными боковыми сторонами (табл. I, фиг. Ia-B). Внутренняя высота в конце 1-го оборота равна 0,27, 2-го – 0,55, 3-го – 1,05, 4-го – 3,70, 5-го – 9,2, 6-го – 18,0.

Скульптура. Первые два с половиной оборота гладкие. С середины 3-го – в средней части боковых сторон появляются точечные небольших размеров бугорки, выдерживающиеся почти до середины 4-го оборота, где они присутствуют на главных ребрах и вытянуты вдоль спирали. Затем они, как правило, исчезают. Ветлвние ребер может происходить как в боковых, так и в умбиликальных бугорках. Между главными ребрами редко могут присутствовать вставные одиночные, промежуточные ребра. На поздних оборотах ребра на боковых сторонах сглаживаются или сильно понижаются и вновь усиливаются у наружного перегиба. На вентральной стороне ребра прерываются с образованием гладкой поверхности. На последних оборотах скульптура упрощается, ослабляет-

ся, иногда почти до полного исчезновения. Характерной особенностью являются наиболее четкие и постоянно присутствующие умбиликальные бугорки. Мелкие наружные бугорки, находящиеся на концах прерывающихся ребер, также могут быстро исчезать.

Септальная линия. Изучить первые две линии не удалось. Третья линия пятилопастная - $(V_1V_1)LU:ID$, при этом лопасть U уже смещена к наружной стороне (рис.5). В конце O_2 интернилатеральная лопасть делится на две асимметричные части - I_2, I_1 . Затем в начале O_3 лопасть I_2 , в свою оче-

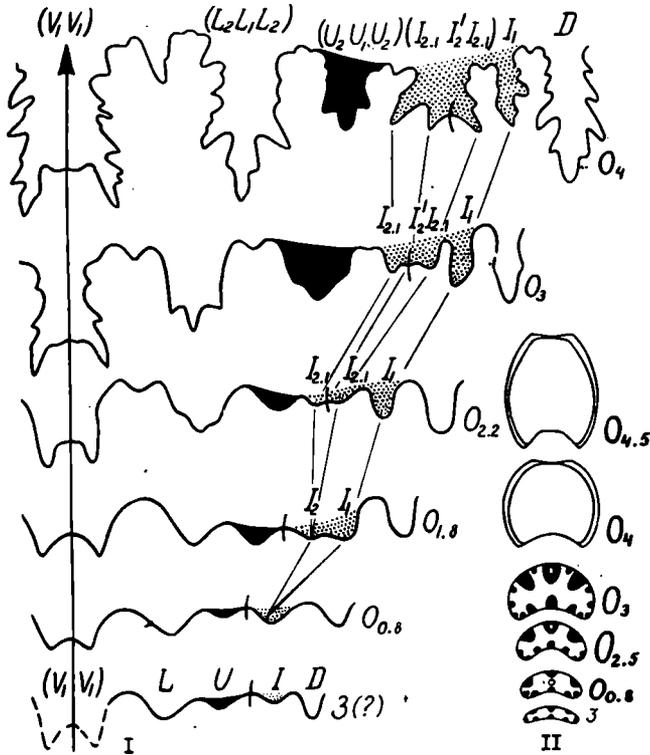


Рис.5. *Dalmaniceras* ex gr. *housai* Le Négarat, экз.4(3026/I-4). I - изменение септальной линии, II - формы поперечного сечения оборотов в онтогенезе. Обозначения: I, 2 - про- и примастура; O_1, O_2, \dots - положение септальной линии или сечения на обороте.

редь, делится на две симметричные лопасти, а латеральная L - на три. Позднее, на 3-м обороте, на седле $I_{2.1}/I_{2.1}$ появляется небольшая вспомогательная лопасть $I_{2.1}'$, а умбиликальная лопасть делится на три части. Развитие септальной линии в онтогенезе можно выразить следующим образом: $(V_1V_1)LU:ID \rightarrow (V_1V_1)LUI_2:I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_{2.1}:I_{2.1}I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)(U_2U_1U_2)(I_{2.1}I_{2.1}')I_1D$.

Род *Berriasella* Uhlig, 1905

Табл. III, рис. 6

М а т е р и а л. Аншлафы в медиальной плоскости: *Berriasella* sp. -

- экз. 4(3025/4-4), 4(3012/2-8) и изученный в РЭМе - экз. 4(3017/2-13). Горный Крым, гора Чатырдаг, берриас; окрестности с.Балки, берриас, зона *Spitioceras spitiense*; с. Барабаново, берриас, зона *Tauricoseras crassicoatum*. Сохранность материала не позволяет изучить онтогенез септальной линии, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов.

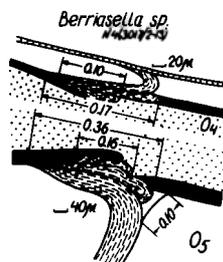
Протоконок в плоскости симметрии имеет почти круглое сечение: Дл = 0,42; дл = 0,40 (табл.Ш, фиг.16).

Фиксатор, цекум и сифон из-за плохой сохранности не изучены.

Септы, септальные трубки и манжеты. Количество септ в онтогенезе изменяется следующим образом - на I-м обороте - 10-13, на 2-м - 11-15, 3-м - 12, 4-м - 12-13, 5-м - 13-14 и 6-м - 17. Расстояния между септами на I-м обороте колеблется от 0,15 до 0,30, на 2-м - 0,15-1,0, 3-м - 0,28-1,5, 4-м - 0,88-3,2, 5-м - 1,75-4,59 и 6-м - 4,25-5,95.

Септальные трубки короткие, прохонантовые, наблюдались с конца 3-го по 5-й оборот. С вентральной стороны длина трубки несколько короче (рис.6),

Рис.6. Септальная трубка у представителей рода *Berriasella* (*Berriasellidae*). Рисунок составлен по снимкам в РЭМе. Крым, окрестности с.Петрово, берриас, зона *Tauricoseras crassicoatum*.



чем с дорсальной - в конце O_4 , соответственно, 0,18 и 0,23, в конце O_5 - 0,23 и 0,40. Манжеты обычно не выступают за пределы септальных трубок. Адоральный конец оболочки сифона переходит в короткую манжету, а задний (апикальный) - входит в септальную трубку и прикрепляется к ней изнутри с помощью аннулярного валика.

Стенка раковины. Стенка протоконха двухслойная и до первичного валика состоит из призматических кристаллов. Первичный валик короткий и равен 0,29 при толщине 0,03. Его структура сохранилась неудовлетворительно. Стенка раковины в конце пятого оборота трехслойная, состоит из двух тонких призматических (наружного и внутреннего) и значительно толстого, расположенного между ними, перламутрового слоев.

Род *Tauricoseras* Kvantaliani et Lyussenko, 1979
1979. *Tauricoseras*, Кванталиани, Лысенко, с.629.

Табл. IY-XI, рис. 7-106

Материал. Аншлифы в медиальной плоскости - 5 экземпляров: *T. retrovensis* Kvant. et Lyuss. - экз. 4(3017/1-15), *T. angulicostatum* Kvant. et Lyuss. - экз. 4(3017/2-1), *T. lyussenkoi* Kvant. - экз. 4(3017/2-2), 4(3017/1-12). Развернуты до протоконха - *T. lyussenkoi* Kvant. - экз. 4(3017/2-8), *T. crassicoatum* Kvant. et Lyuss. - экз. 4(3017/1-9) и *T. irregulatus* Kvant. et Lyuss. - 4(3017/1-14). Горный Крым, бассейн р.Сарысу, окрестности с.Петрово, верхний берриас, зона *Tauricoseras crassicoatum*.

Протококнх веретенной формы в сечении круглый с уплощенной вентральной стороной: Дп = 0,50-0,59; дп = 0,45-0,50.

Фиксатор не сохранился. У экз. 4(3017/1-12) у цекума наблюдается начало фиксатора, судя по его положению фиксатор должен быть длинным - около 0,28 (рис.76).

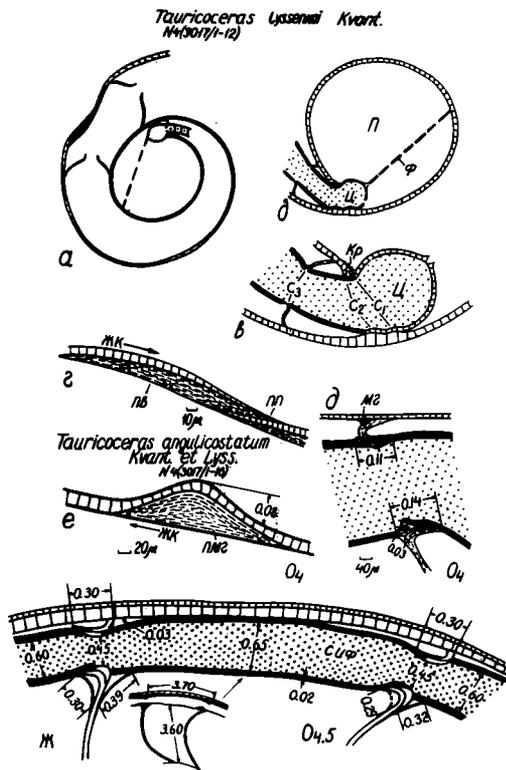


Рис.7. Схема строения и размеры внутренних структур раковины у представителей семейства Verriasellidae: а-в - протококн, цекум и первый оборот; г - первичный валик; д, ж - септальные трубки и сифон (ж - экз. 4(3017/1-16)); е - промежуточный муральный гребень. Крым, берегас, р.Фундузлы, окрестности с.Петрово. Рисунки составлены по снимкам в РЭМе. Обозначения см.на рис.3.

Цекум сохранился только у одного экземпляра - 4(3017/1-12); он окружен известковой оболочкой: Дц = 0,10, дц = 0,10 (рис.7в, табл.IV, фиг. 1г-е,э).

Сифон на первой четверти I-го оборота слегка сдвинут к дорсальной стенке (расстояние от вентральной стенки 0,08, от дорсальной - 0,07), в середине O_1 - центральный, с конца O_1 - сифон сдвигается к вентральной стенке и к концу O_2 становится привентральным, местами плотно прилегая к вентральной стенке фрагмокона (рис.38).

Диаметр сифона увеличивается постепенно: в первой половине O_1 он равен 0,08, в конце O_1 - 0,10; 2-го - 0,17-0,18, 3-го - 0,25-0,34, 4-го - 0,41-0,62, в середине 5-го - 0,53-0,70, в конце 5-го - 0,80. Отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота соответственно уменьшается: 0,32, 0,29, 0,26-0,21, 0,17-0,16, 0,14-0,12, 0,11-0,10, 0,10.

Септы, септальные трубки и манжеты. На I-м, 2-м и 3-м оборотах насчитывается по 11-12 септ, на 4-м - 14-15, на 5-м - 18-24, 6-м - у экз. 4(3017/1-15) на 3/4 оборота - 22 септы, у экз.

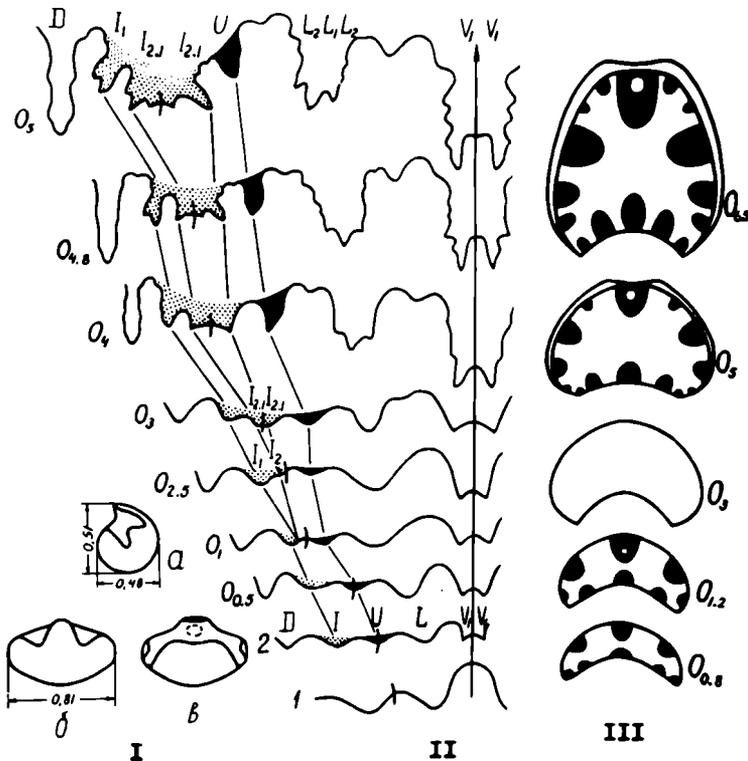


Рис.8. *Tauroicoceras lyuzsenkoi* Kvant., экз. 4(30I7/2-8).
 I - протоконх: а - вид сбоку, б - вид сверху, в - вид спереди (x22). Изменение септальной линии (II) и формы поперечного сечения оборотов (III) в онтогенезе. Обозначения см. на рис.5.

4(30I7/2-I) - на I/2 оборота - I5 септ, у экз. 4(30I7/I-12) аммонит на I/4 оборота построил 5 септ, а затем следует жилая камера, сохранившаяся на I/2 оборота.

Расстояние между септами возрастает на I-м обороте приблизительно до 0,45, на 2-м - до 0,63, на 3-м - до 1,30, 4-м - 2,1, 5-м - 2,75, 6-м - 4,5 (всего 5 септ у экз. 4(30I7/I-12).

Септальные трубки на I-м обороте не сохранились. На последующих оборотах они короткие, прожоанитовые. Задний конец манжеты очень короткий и часто не выступает за пределы септальной трубки. В конце O_2 длина септальной трубки и выступающего заднего конца манжеты составляет 0,7, 3-го - 0,14, 4-го - 0,22 (в том числе выступающий конец манжеты - 0,01), 5-го - 0,42-0,49 (длина манжеты 0,07, септальной трубки - 0,42), в середине 6-го - 0,50-0,63. Отношение известняковой части сифона к органической в камере от 0,09 до 0,17.

Стенка раковины. Стенка протоконка двухслойная, состоит из призматических кристаллов. Кромка упирается в цекум. Структура стенки раковины не меняется до первичного валика. Перламутровый слой впервые появля-

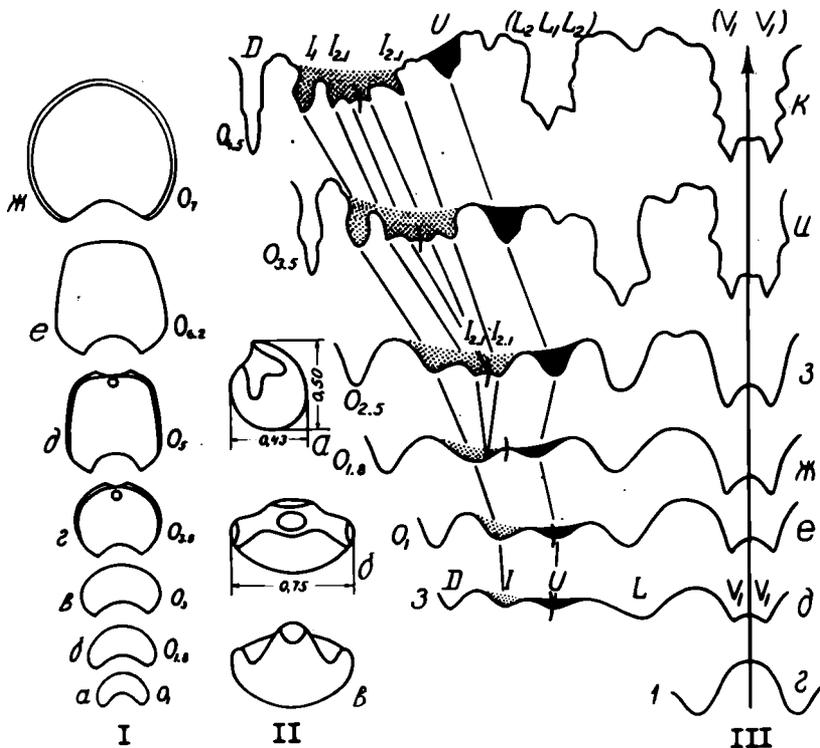


Рис. 9. *Tauricoseras crassicosstatum* Kvant. et Lyss., экз. 4(3017/1-9). Изменение формы поперечного сечения оборотов (I) и септальной линии (III) в онтогенезе.

Па-в: протококс - а - вид сбоку (x30), б - вид спереди (x27), в - вид сверху (x27). Обозначения см. на рис. 5.

ется в первичном валике. Он имеет нечетко выраженное начало и более четкое окончание - первичный пережим; длина валика 0,21-0,28, максимальная толщина - 0,03. Угол первичного пережима - 315° - экз. 4(3017/1-12), у остальных экземпляров точно измерить не удалось. После первичного пережима раковина двухслойная, состоит из наружного призматического и перламутрового слоев. Третий, внутренний призматический слой появляется несколько позднее, как видно на втором обороте; на 3-м - по сравнению с наружным, толщина его небольшая, а на 4-м - несколько увеличивается, но он все же в 2 раза тоньше наружного. Толщина перламутрового слоя всего в несколько раз больше толщины призматического. На 5-м обороте соотношение слоев составляет 1:6:1 (табл. VII, фиг. 16). Толщина стенки раковины от 0,01 на 1-м обороте увеличивается до 0,35-0,49 в конце 5-го (0,35 между ребрами, 0,49 - на ребре).

Форма раковины и размеры. Диаметр раковины аммонителлы 0,99-1,08, 1-го оборота - 1,15-1,23, 2-го - 2,32-2,45, 3-го - 5,0-5,1, 4-го - 10,8-11,1, 5-го - 23,7-24,2 - данные по двум экземплярам - 4(3017/1-12) и 4(3017/1-15). Форма поперечного сечения у примисепты серпо-

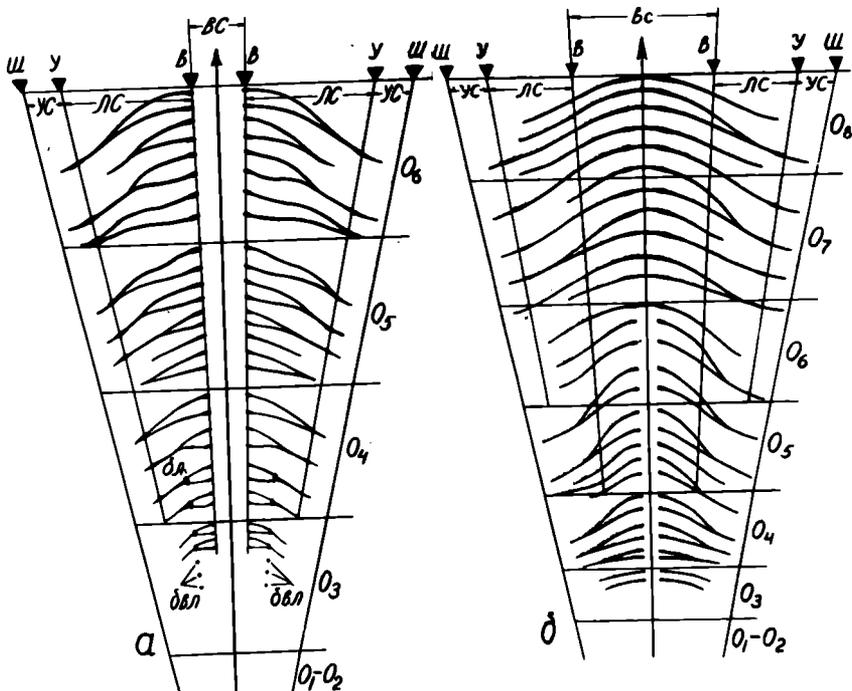


Рис.10. Схемы изменения скульптуры в онтогенезе: а - у *Dalmaniceras ex gr. bousei* Le Hégarat, экз. 4(3026/1-4); Крым, Енисарайский овраг, зона *Dalmaniceras dalmaei*; б - у *Tauricoseras staeiscoelatum* Kvant. et Luvs., экз. 4(3017/1-9), Крым, окрестности с.Петрово, бершас, зона *Tauricoseras staeiscoelatum*. Обозначений: бл - бугорки латеральные; обл - бугорки вентро-латеральные; O₁, O₂,... - номера оборотов; вс - вентральная сторона; перегибы: в - вентральный, у - умбиликальный; стенка: лс - латеральная, ус - умбиликальная; ш - шовная линия.

видная, далее изменяется от широко-овального до округло-трапециевидного (см.рис.8,9).

С к у л ь п т у р а. Протококс и почти три оборота гладкие. Скульптура в виде прерывающихся ребер на наружной стороне появляется в конце 3-го оборота (рис.10б). На 4-м и последующих оборотах появляются одиночные и двураздельные субрадиально направленные ребра; иногда они, раздваиваясь в средней части одной стороны, на другой не соединяются. Прерывистость ребер сохраняется почти до 7-го оборота. Между прерывными ребрами на наружной стороне образуется гладкая поверхность, а окончания ребер сопровождаются бугорковидными вздутиями. Последний, 8-й оборот, характеризуется относительно толстыми ребрами, общее число которых колеблется в пределах 42-46. На пупковом перегибе имеется 22-24 ребра. Главные ребра начинаются с середины стенки пупка. Промежуточные ребра по одному, иногда вставляются между главными. Они начинаются с середины боковых сторон, за редким исключением, ниже этого уровня. Все ребра на этой стадии развития наружную сторону пересекают без перерыва и с выгибом вперед. На умбиликальном перегибе в виде гребней имеются небольшие вдольреберные утолщения. По обе стороны сифона на ребрах присутствуют едва различимые бугорковидные утолщения (рис.10б, табл.IV, фиг. Ia-в; табл.УШ, фиг. Ia-в; табл.IX, фиг. Ia-в).

Септальная линия. Просатура с высоким срединным седлом. Примасатура пятилопастная $(V_1V_1)LUID$. Дорсальная лопасть одноконечная. Появление новых элементов приурочено к интерилатеральной лопасти (I). В результате расчленения лопасти I образуется сатуральная лопасть. На стадии развития в 2,5 оборота, на внешнем склоне лопасти I, в виде небольшого изгиба, образуется лопасть I_2 . Она быстро углубляется и, в свою очередь, делится на две симметричные части. Процесс деления этой лопасти продолжается и на последующих оборотах. На самых поздних стадиях развития умбиликальная лопасть U также, как и лопасть I, вовлекается в процесс провисания. Лопасть L на три части начинает делиться несколько позднее — на 4-м обороте. Вентральная и дорсальная лопасти господствуют над остальными элементами. Седла по сравнению с лопастями широкие (см. рис. 8-II, 9-III). Формулу септальной линии можно представить в следующем виде: $(V_1V_1)LUID \rightarrow (V_1V_1)LU(I_{2.1}:I_{2.1})I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)U(I_{2.1}I_{2.1}^1:I_{2.1}^1I_{2.1}I_{2.1}I_1)D$.

Надсемейство Moplitoidea H. Douvillé, 1890

Семейство Leumeriellidae Breletroffer, 1951

Род Mathoceras Casey, 1964

Табл. XIII-XV, табл. XVII, фиг. Ia, б; 2a-з, рис. 38

М а т е р и а л. Англифы в медиальной плоскости: *M. diabolus* Casey — экз. 4(500/10), 4(500/11); *M. regularis* (Brug.) — экз. 4(500/9), 4(500/104), 4(503/2-3), 4(503/2-5); *M. sp.*, экз. 4(500/7-1), 4(500/8), 4(500/107), 4(500/5), 4(503/24), 4(75^I/73). В РЭМе удалось изучить 4 экземпляра — экз. 4(500/11), 4(500/104), 4(500/107) и 4(503/2-3). Развернуты до протоконка: *M. diabolus* Casey — экз. 4(500/7-3) и 4(500/48) — 2 экземпляра и *M. sp.* — экз. 4(500/7-4). Восточная Грузия, окрестности сс. Чумателети, Биджниси, нижний альб, зона *Leumeriella tardefurcata*.

П р о т о к о н к и мелкий, валиковидный, $D=0,44$, $Ш=0,60$; отношение ширины к диаметру I,36. В медиальном сечении — круглый — $D_1=d_1=0,44$.

Ф и к с а т о р начинается в виде конуса и далее переходит в тая средней длины — 0,20. Отчетливо наблюдаются распорки фиксатора, увеличивающие его прочность и фиксатор с короткой связкой в апикальной части цекума (табл. XIII, фиг. 4; табл. XIV, фиг. 1б; табл. XV, фиг. 1а).

Ц е к у м мелкий, каплевидной формы, $D_1=0,12$, $d_1=0,09$. Он окружен известковой оболочкой и со стенкой протоконка не соприкасается. Кроме находится на определенном расстоянии от цекума (табл. XIII, фиг. 4).

С и ф о н по положению его в просепте и фрагменту в конце 1-го оборота занимает центральное положение, затем постепенно смещается к вентральной стенке и с конца 3-го оборота вплотную прилегает к ней (см. рис. 38). Абсолютный диаметр сифона в латогенезе непрерывно возрастает: на 1-й половине 1-го оборота составляет 0,08, в конце 1-го оборота — 0,09, в середине 3-го — 0,14, в конце 3-го — 0,18, 4-го — 0,38 (см. рис. 38). Соотношение диаметра сифона с внутренней высотой оборота в процессе онтогенеза уменьшается. На первом обороте оно равно 0,29, на 2-м — 0,18, 3-м — 0,14, 4-м — 0,13.

С е п т ы, с е п т а л ь н ы е т р у б к и и м а н ж е т ы. Количество септ в онтогенезе изменяется следующим образом: на 1-м обороте приблизительно насчитывается 12 септ, на 2-м — II, на 3-м — I3, 4-м — I6, 5-м — 2 и далее фрагмент обломан. Расстояния между септами на первом обороте не замеряются. На втором — 0,30-0,95, на 3-м — 0,75-1,25, 4-м — 1,30 — 2,65, а на 5-м — 3,5-5,0.

Септальные трубки прохонитовые. В онтогенезе они постепенно увеличи-

ваются, но всегда остаются короткими. В строении септ принимают участие манжеты, мембраны и аннулярные валики (рис. III; табл. XV, фиг. 2а, б).

Стенка раковины. Стенка протоконха двухслойная и состоит из призматических кристаллов, окруженных органическими слоями. Кромка не соприкасается с цекумом. Структура стенки раковины более поздних оборотов, в результате вторичных процессов кристаллизации, не сохранилась. Длина первичного валика 0,18, толщина 0,03. Угол первичного пережима $\sim 280^\circ$.

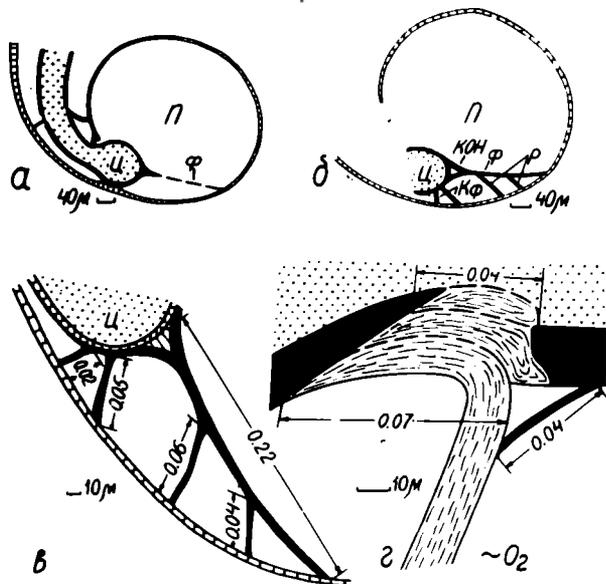


Рис. 11. Схема строения и размеры внутренних структур раковины по данным снимков в РЭМе у представителей рода *Mathoceras* (семейство *Leuzeriellidae*): а, б - протоконх и начало первого оборота у *Mathoceras regularis* (Brug.) ($\times 75$); в - цекум и фиксатор того же вида ($\times 250$); г - септальная трубка с дорсальной стороны у *Mathoceras diabolus* Cas. ($\times 650$). Обозначения см. на рис. 3.

Форма раковины и размеры. Раковины уплощенные или умеренной толщины, обычно мелких размеров с умеренно возрастающими, полуэволютными или почти эволютными (на поздних стадиях развития) оборотами. Поперечное сечение первых оборотов широко-овальное со значительным превышением ширины над высотой. Примерно с третьего - начала четвертого оборота высота начинает возрастать несколько быстрее и на последних оборотах значительно опережает ширину. Форма поперечного сечения поздних оборотов стано - вится субтрапециевидной или субгексагональной (см. рис. 13-IV). Пупок умеренно широкий или широкий, ступенчатый, средней глубины или глубокий; стенки пупка низкие или высокие, выпуклые с постепенным переходом в боковые стороны.

Диаметр раковины аммонителлы приблизительно равен 0,87, 1-го оборота - 1,05, 2-го - 2,18, 3-го - 4,3 и 4-го - $\sim 9,0$. Диаметр каждого последующего оборота по сравнению с предыдущим возрастает приблизительно в два раза.

Скульптура. До конца четвертого оборота раковины гладкие (см. рис. 12). С конца 4-го — появляются тонкие ребра. Они начинаются от шва, от пупкового перегиба или чуть выше этого уровня. На 5-м и последующих оборотах многочисленные ребра усиливаются и усложняются. На боковых сторонах они слегка изогнуты либо S-образно, либо саблеобразно и наклонены вперед. С середины боковых сторон в направлении к наружной стороне ребра уплощаются. На их уплощенной части хорошо развита срединная борозда. Пережими редкие, иногда располагаются с равномерным интервалом и чаще наблюдаются в геронтической стадии развития. Наружные бугорки возникают на верхних (вентральных) окончаниях ребер и под разным углом по отношению к плоскости симметрии, повернуты вперед, либо почти прямые.

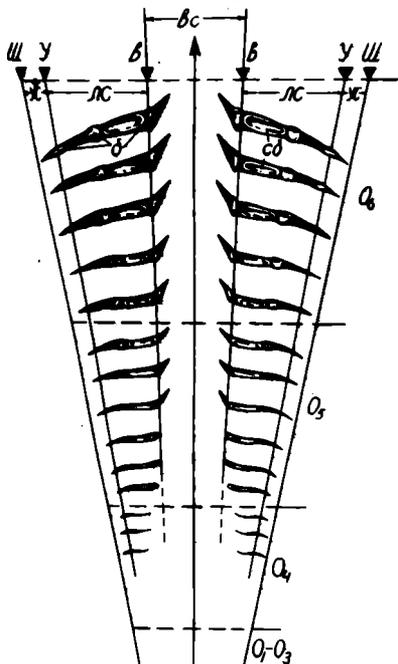


Рис. 12. Схема изменения скульптуры в онтогенезе у *Naucoseras diabolus* (Casey) (монот экз. 4(500/7-3) и 4(500/48). Окрестности с. Чумателети, Восточная Грузия, нижний альб, зона *Leumeriella tardifurcata*. Обозначения: б - бугорки; сб - срединные бороздки. Остальные обозначения см. на рис. 10.

На наружной стороне они занимают противоположащее положение, а между ними располагается бороздка или гладкая поверхность. На очень ранней стадии развития, на втором обороте, появятся очень толстые, массивные боковые бугорки, что нами отмечается впервые (табл. XIII, фиг. 2г, д). Они присутствуют не у всех экземпляров. Затем быстро исчезают. Вновь боковые бугорки появляются несколько позже; они вытянуты вдоль ребер, часто шиповаты. Наружные более мощные, остроконечные и сильно развиты по сравнению с боковыми. Иногда у умбиликального перегиба на самых поздних стадиях развития можно наблюдать едва различимые вдольреберные утолщения. Угол разворота ребер (по данным изученных образцов) на наружной стороне колеблется в пределах 38-67°.

Септальная линия и я. Простура двулопастная. Примасура пятилопастная - $(v_1 v_1) L_{11} D$. На очень ранней стадии онтогенеза умбиликальная лопасть u смещается к наружной стороне, а лопасть I делится на

две асимметричные части - I_2, I_1 . В конце 3-го оборота боковая лопасть I делится на три части. На следующей стадии, в конце 4-го и на 5-м обороте на седле I_2/I_1 , по обе стороны от шовной линии появляются две симметрично расположенные небольшие вспомогательные лопасти (см. рис. 13-1). Лопасть U делится на три ветви, а остальные элементы становятся более зазубренными. Формула септальной линии - $(v_1 v_1)(L_2 L_1 L_2)(u_2 u_1 u_2) I_2 I_2^1: I_2^1 I_1 D$.

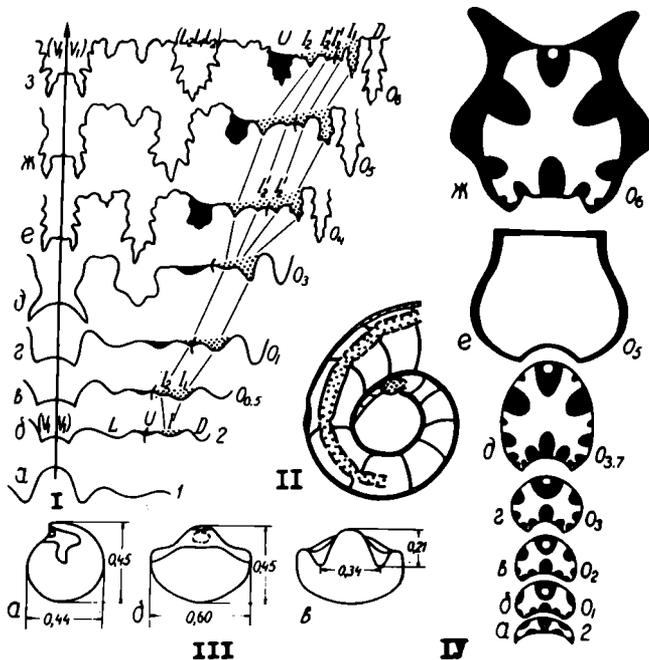


Рис.13. *Mathocerae diabolus* (Casey): Изменение септальной линии Ia-г, е - экз.4(500/7-3); Д, ж, з - экз.4(500/48) и формы поперечного сечения оборотов IYa-е - экз.4(500/7-3), IYж - экз.4(500/48) в онтогенезе. II - строение протоконха и первого оборота в медиальном сечении, экз.4(500/104, х 30). IIIa-в - протоконх (х 27): а - вид сбоку, б - вид со стороны просветы, в - вид сверху. Окрестности с.Чумателети, Восточная Грузия, нижний альб. Обозначения см.на рис. 5.

Род *Leumerisella* Jacob, 1907

Табл. XVI, XVII, фиг. 3а-з, рис. 38, 5I

М а т е р и а л. Аншлифы в медиальном сечении: *Leumerisella tardefurcata* Leum., экз. IO7(19/1), IO7(1/20), IO7(1/13), IO7(1/10); *L. bogdanov-tschii* Glas. - экз. IO7(19/2), IO7(5/3), IO7(1/4), IO7(1/22), IO7(1/9), IO7(3/1), IO7(1/5), IO7(1/1), IO7(4/3), IO7(5/1); *L. natzkyi* Glas. - экз. IO7(4/2), IO7(4/1); *L. cf. renascans* Seitz., - экз. IO7(10/2); *L. astrica* Glas. - экз. IO7(1/14), IO7(1/15), IO7(1/11), IO7(1/7). Развернуты до протоконха: *L. tardefurcata* Leum. - экз. IO7(20/1), IO7(20/2); *L. brevicostata* Sav. - экз. IO7(20/3), *L. sp.* - экз. IO7(20/5). Западный Копетдаг, ущ. Чалсу, зона *Leumerisella tardefurcata* (коллекция В.Б.Саложникова).

П р о т о к о н х . мелкий, валиковидный, Дп = 0,40-0,50, дп = 0,39-0,48, Ш = 0,52; отношение ширины к диаметру 1,30. В медиальном сечении почти круглой формы (табл. XVI, фиг. I).

Ф и к с а т о р средней длины имеет вид тонкой нити - $\Phi = 0,12-0,17$.

Ц е к у м окружен органической оболочкой, почти округлой формы и следующих размеров: Дп = 0,14-0,15, дп = 0,11-0,12 (табл. XVI, фиг. 2).

С и ф о н на первом обороте занимает центральное положение, затем

субцентральной и, приблизительно, с конца второго оборота - вентрально-краевое. Диаметр сифона в начале первого оборота равен 0,05-0,08, конце I-го - 0,08-0,10, 2-го - 0,18-0,25; 3-го 0,25-0,32; 4-го - 0,68. Изменение расстояния сифона от вентральной стенки раковины в онтогенезе показано на рис.38.

Септы и септальные трубки. Все септы за исключением просепты, пластинчатого строения. Септальные трубки проангиотомные короткие (табл.ХVI, фиг.4-6). Изменение количества септ на обороте в онтогенезе приводится на рис. 51.

Форма раковины и размеры. Раковины мелких размеров от умеренно до быстро возрастающих, со слабо или едва объемлющими оборотами. Поперечное сечение ранних оборотов широко-овальное со значительным превышением ширины над высотой. Приблизительно с конца 4-го оборота высота превышает ширину, и сечение становится высоко-овальным. Форма поперечного сечения поздних оборотов может быть различной - трапецевидной, субтрапецевидной (редко иной формы). Наружная сторона часто с гладкой поверхностью, вогнутая в виде буквы У. Боковые стороны плоские, слабо скошенные. Иногда нижняя часть боковой стороны слабовыпуклая, а верхняя слабоогнутая. Пупок неглубокий, реже умеренно глубокий, широкий или умеренно широкий, ступенчатый. Стенки пупка умеренно крутые или средненаклонные, постепенно или резко переходят в боковые стороны. Жилая камера занимает половину или несколько больше последнего оборота.

Диаметр раковины аммонителля равен 0,90-0,98, I-го оборота - 0,96 - 1,05, 2-го - 2,07-2,18. Диаметр каждого последующего оборота по сравнению с предыдущим возрастает приблизительно в два раза.

С к у л ь п т у р а. В начале четвертого оборота начинает появляться на боковых сторонах гофрировка, у некоторых экземпляров (или с конца O_2 или с начала O_4), как и у некоторых представителей рода *Mathoceras* намечаются ранее неизвестные боковые бугорки, которые с возрастом становятся мощными и крупными, но затем они быстро исчезают и больше не появляются (табл.ХVII, фиг.3ж,а). В конце O_4 ребра вполне отчетливы, простые, начинаются от пупкового перегиба. На боковых сторонах слабо S-образно, интегралообразно, либо саблеобразно изогнуты, наклонены вперед. Пережими отсутствуют. Наружные бугорки возникают на верхних окончаниях ребер и под разным углом по отношению к плоскости симметрии повернуты вперед, либо почти прямые. На наружной стороне они занимают противоположащее положение, а между ними располагается борозда или гладкая поверхность. В геронтической стадии наружные бугорки понижаются, позднее исчезают, а на их месте ребра, соединяясь, образуют острые шевроны.

С е п т а л ь н а я л и н и я. Просутора двухлопастная. Примасутора пятилопастная - $(v_1 v_1) L_1 D$. Дальнейшее развитие линии идентично с развитием ее у представителей рода *Mathoceras*. Конечная формула септальной линии: $(v_1 v_1)(L_2 L_1 L_2)(U_2 U_1 U_2) I_2 I_2^1: I_2^1 L_1 D$.

Подотряд *Ancyloceratina* Wiedmann, 1966 (emend. Bealov and I. Michailova, 1983; emend. Kvantaliani, 1985)

Надсемейство *Dehayesitoidea* Stoyanow, 1949

Семейство *Dehayesitidae* Stoyanow, 1949

Род *Turkmeniceras* Tovbina, 1963

Табл. XIX; рис. 54, 55

1963. *Turkmeniceras*, Товбина, с. 100.

1971. *Turkmeniceras*, Богданова, с. 65.

М а т е р и а л. 2 экземпляра *T. turkmenicum* Tovb. - экз. 2307/50, I8/I0367 (коллекция Т.Н.Богдановой). Туркмения, нижний апт, зона *Turkmeniceras turkmenicum*.

Онтогенез септальной линии и формы поперечного сечения оборотов дан в работах авторов, указанных в синонимике. О внутреннем строении представителей данного рода, до настоящего времени ничего не было известно. Из-за неудовлетворительной сохранности, нами в РЭМе изучен фрагментарно (экз. 2307/50).

П р о т о к о н х и первые три оборота изучить не удалось. Приблизительно на четвертом обороте было сделано несколько снимков септ.

С е п т ы, септальные трубки и манжеты. Количество септ на первых трех оборотах подсчитывалось приблизительно; количество септ и расстояния между ними даны на рис. 54, 55.

На четвертом обороте септальные трубки прокоанитовые, с вентральной стороны несколько длиннее, чем с дорсальной и, соответственно, равны 0,25 и 0,22. Манжеты короткие и слегка выступают назад за септальные трубки. Присутствуют небольшие аннулярные валики (табл. XIX, фиг. I6-г):

Род *Deshayesites* Kazansky, 1914
Табл. XX; рис. I4a, I6a, 32a, 38, 54

198I. *Deshayesites*, Друшиц, Догужаева, с. II3.

М а т е р и а л. Англизм в медиальной плоскости: *D. desnyi* Papp - 4 экземпляра, *D. formosus* Bogd., Kvant., Scharik. - 4 экз., *D. babaschensis* Bogd. - 3 экз., *D. inconsuetus* Kvant. - I экз., *D. garasovatus* Bogd., Kvant., Scharik. - I экз. и *D. sp.* - I8 экз. В РЭМе изучен экз. 8(К/1-15).

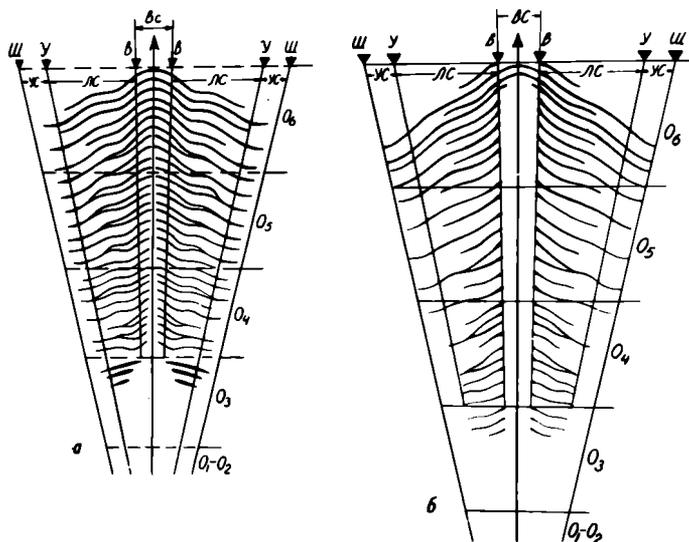


Рис. I4. Схема изменения скульптуры в онтогенезе: а - *deshayesites formosus* Bogd., Kvant. et Scharik., экз. 4(3054/a-10); б - *Dufrenoyia cassui* Kvant., экз. 4(3057/5-3). Дагестан, с. Тандо (а) и с. Леваша (б), в основании среднего апта (Гаргаз) в неотложном состоянии. Обозначения см. на рис. I0.

Развернуты до протоконха: *D. formosus* Bogd., *Kvant.*, *Scharik.* - 4(3054/a-10), *D. caseyi* *Kvant.* - 4(3057/5-3), 4(3057/5-30) и *D. sp.* - 4(3055/6-19). Северный Кавказ, рр.Белая, Кубань, нижний апт, зона *Deshayesites deshayi*; Дагестан, сс.Ходжалмахи, Пудухар и Левани - в перетолженном состоянии в основании зоны *Ericheloniceras subnodulosostatium* (средний апт).

Между наблюдениями В.В.Друщца и Л.А.Догужаевой (1981, с.113) и нашими нет существенных отличий, поэтому описание признаков внутреннего строения опускается и приводятся лишь данные фактического материала в виде таблиц и рисунков.

Онтогенез септальной линии рода *Deshayesites*, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов детально изучены И.А.Михайловой (1957, 1976).

Род *Dufrenoyia* Burekhardt, 1915

Табл. XXI, XXII; рис. 14б, 15, 16г, 27а, 31б, 38, 54, 55

1986. *Dufrenoyia*, Кванталая, Парижадзе, Харашвили, Ломинадзе, с.57.

М а т е р и а л. Амплиты в медиальной плоскости - 12 экземпляров: *D. fureata* (Sow.) - 4(3057/5-61), *D. mackesoni* Casey - 4(3057/5-29), *D. sp.* - 4(3057/5-27), 4(3057/5-44), 4(3057/5-45), 4(3057/5-56), 4(3057/5-57), 4(3057/5-58), 4(3057/5-59), 4(3057/5-60), 8(104/7), 8(104/8), 4(ХБ/3-2). В РЭМе изучены - 4(3057/5-61) и 4(3057/5-29). Развернуты до протоконха - *D. caseyi* *Kvant.* - 4(3057/5-3), 4(3057/5-30). Дагестан, с.Левани, в основании среднего апта (гаргаз) в перетолженном состоянии.

П р о т о к о н х средней величины шаровидный, в сечении круглый (рис.15-Па, 16г; табл. XXI, фиг. 2а).

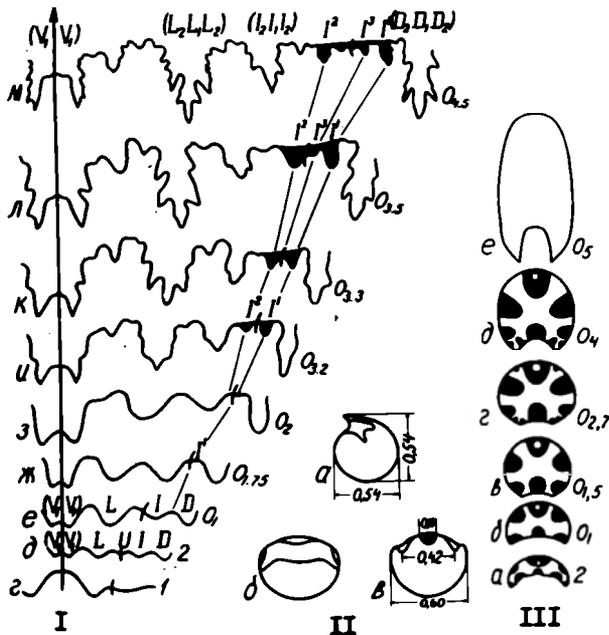


Рис.15. *Dufrenoyia caseyi* *Kvant.*, экз.4(3057/5-3): I - изменение септальной линии и III - формы поперечного сечения оборотов в онтогенезе; IIа-в - протоконх: а - вид сбоку (х 22), б - вид со стороны просепты, в - вид сверху на просептуру (х 23). Обозначения см. на рис.5.

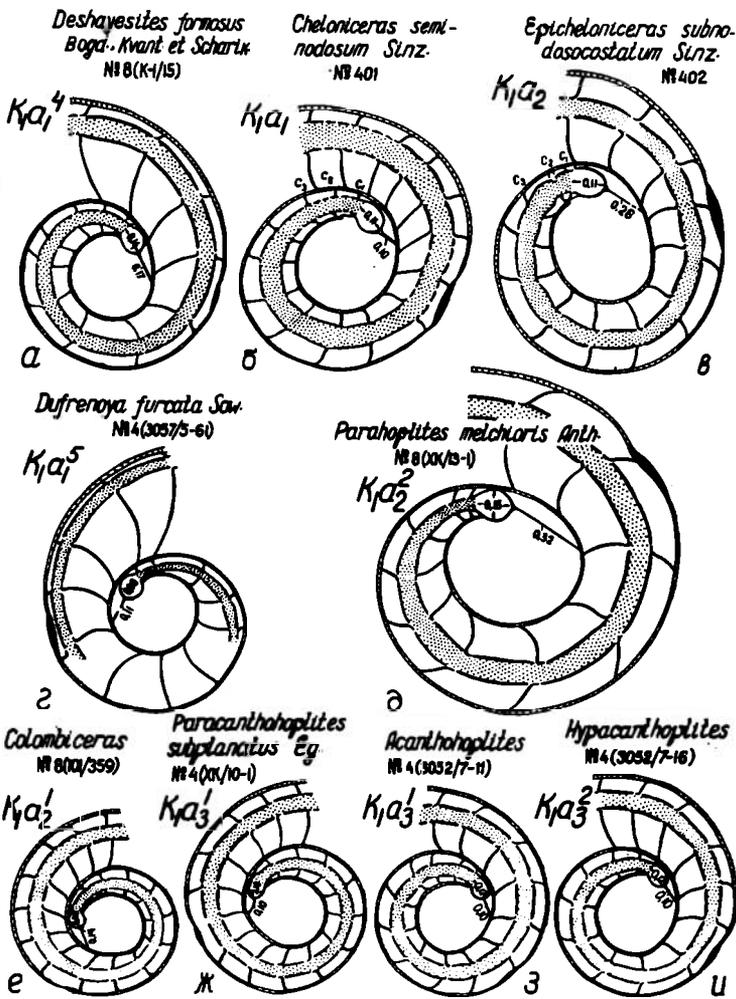


Рис.16. Схема строения протоконка и первого оборота у представителей семейств: а,г - Deshayesitidae; б,в - Douvilleiceratidae; д - Parahoplitidae; е-и - Acanthohoplitidae. Северный Кавказ: а,б,г - нижний алт; в,д,е - средний алт; ж,з,и - верхний алт.

Фиксатор средней длины - 0,II (рис.16г).

Цекум мелкий, шаровидной формы; Дц-дц=0,08 (рис.16г).

Сифон в начале I-го оборота центральный, в средней части сдвигнут к вентральной стенке (расстояние от вентральной стенки 0,08, от дорсальной - 0,015), со второй половины I-го оборота становится привентральным, а с конца 2-го оборота и до конца фрагмокона плотно прилегает к вентральной стенке (см.рис.38).

Диаметр сифона увеличивается постепенно: в первой половине I-го оборота (по данным экз. 4(3057/5-61) он равен 0,08, в конце I-го оборота - 0,09, 2-го - 0,15, 3-го - 0,33, 4-го - 0,57. В септальных трубках сифон

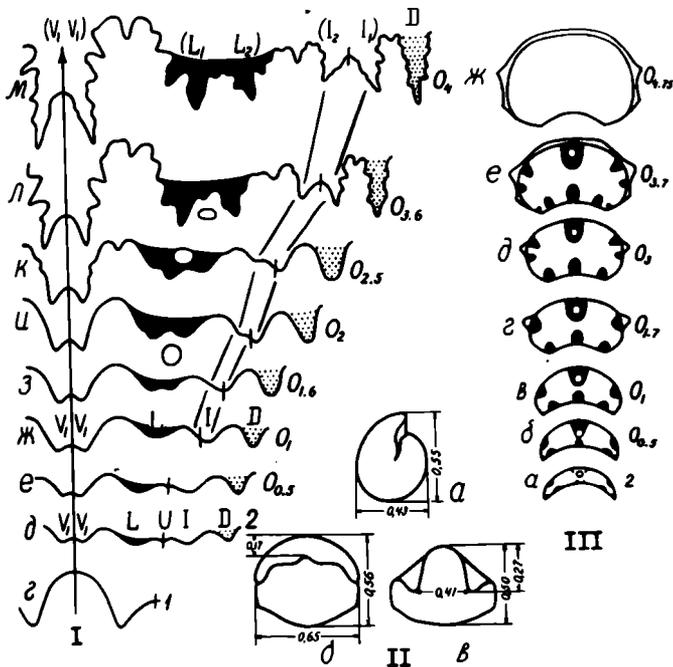


Рис.18. *Cheloniscera seminodosa* Sinz., экз. 399/230. Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе. Па-в - протококк (x 29): а - вид сбоку при наличии 2-й септы; б - вид со стороны 2-й септы; в - вид сверху на просутуру. Обозначения см. на рис. 5.

2-го - 0,63-0,76, 3-го - I,44-I,47, 4-го - 3,43-3,93, 5-го - 7,35-9,80.

С к у л ь т у р а. Протококк и I-й оборот гладкие. После первичного пережима на вентральном перегибе 2-го оборота появляются длинные острые шипы, уплощенные в радиальном направлении, от которых на ядре сохраняются конической формы бугорки; на 2-м обороте их 6, на 3-м - I4 (см.рис.2Ia). Начиная с середины 3-го оборота от них отходят слабые валикообразные ребра, которые на боковых сторонах слабо наклонены вперед, но вентральную сторону переходят прямо; часть ребер впереди сопровождается пережимом. В конце 3-го оборота появляются умбиликальные вдольреберные утолщения. На 4-м - происходит дифференциация ребер и бугорков: от более крупных бугорков отходят сильные главные ребра, сопровождаемые спереди и сзади пережимами, из которых передний более глубокий; между главными расположены по 2-3 промежуточных ребра. Все ребра одиночные, прямые, на вентральной стороне образуют небольшой изгиб вперед. На 5-м обороте ребра, особенно промежуточные, усиливаются, но главные остаются несколько крупнее и сопровождается двумя парами бугорков: вентро-латеральными и умбиликальными; пережимы ослабевают; у некоторых вентро-латеральных бугорков главное ребро делится на две ветви, бугорки, от которых отходят промежуточные ребра, постепенно уменьшаются и исчезают. На второй половине 5-го оборота (экз. М399) насчитывается 2I ребро, из которых 7 главных. Ребра образуются за счет изгибов стенки раковины (см. рис.17г-е).

С е п т а л ь н а я л и н и я. Просутура с высоким срединным седлом

шириной 0,4I при высоте 0,27. Примасура пятилопастная - $(v_1 v_1) L \dot{U} I D$. К концу I-го оборота умбилигальная лопасть U редуцируется, и линия становится четырехлопастной - $(v_1 v_1) L: I D$. Вентральная лопасть всегда двураздельная, а дорсальная - одноконечная. На 2-м обороте боковая лопасть вторичным седлом разделяется на две части $(L_1 L_2)$. В начале 3-го оборота разделяется также и интернилатеральная лопасть на I_2 и I_1 . На более поздних стадиях вентральная лопасть, боковое седло и лопасть L становятся крупнее всех остальных элементов (см. рис. 18-I). Формула септальной линии развивается следующим образом:
 $(v_1 v_1) L \dot{U} I D \rightarrow (v_1 v_1) L: I D \rightarrow (v_1 v_1) (L_1 L_2) (I_2: I_1) D$.

Подсемейство Douvilleiceratinae Parona
 et Bonarelli, 1897

Род *Ericheloniceras* Casey, 1954

Табл. XXVI-XXXIV; рис. 16в, 19а-г, 20, 21б, 22а, 23-25, 39, 56

1982. *Ericheloniceras*, Друщиц, Кванталаян, Кнорина, Шарикадзе, с. 56.

М а т е р и а л. *E. subnodosocostatum* Sinz. - 13 экз.: акшифы в медиальной плоскости - 10 экз. (№№ 402-408), 4(ХБ/4-8I), 4(ХБ/4-40), 4(ХБ/4-93); экз. № 407, 4(ХБ/4-8I), 4(ХБ/4-40) и 4(ХБ/4-93) изучены в СЭМе и РЭМе; развернут до протоконха экз. 409; 406, 8(10I/4II), 8(10I/238) - Северный Кавказ, р. Кубань, все остальные экз. - Дагестан, средний апт, зона *Ericheloniceras subnodosocostatum*.

П р о т о к о н х валиковидный, широкий 0,80, Дп = 0,65; отношение ширины к диаметру 1,23 (см. рис. 16в, табл. XXVI, фиг. 2а; XXVIII, фиг. 1а-в). В очертании круглый с уплощенной вентральной стороной; Дп = 0,52-0,57, дп = 0,41-0,46, у экз. 404 и 409 протоконок более крупный: Дп = 0,65-0,69, дп = 0,55-0,58.

Ф и к с а т о р в сечении в виде тонкой нити длиной 0,14-0,21 (рис. 16в; табл. XXVIII, фиг. 1г; табл. XXX, фиг. 1б; табл. XXXII, XXXIII, XXXIV; фиг. 1а, б).

Ц е к у м в продольном и поперечном сечениях овальный (рис. 19а, б; 20в) Дп = 0,07-0,11, дп = 0,07-0,10.

С и ф о н в начале I-го оборота центральный, в конце оборота - субцентральный, приближенный к вентральной стороне, далее привентральный, иногда довольно плотно прилегающий к вентральной стенке. Расстояние между сифоном и стенкой раковины всегда меньше, чем у рода *Cheloniceras* (см. рис. 39). Диаметр сифона в начале спирали равен 0,06-0,08, в конце I-го оборота - 0,08-0,13, 2-го - 0,11-0,22, 3-го - 0,27-0,41, 4-го - 0,42-0,84. В септальных трубках сифон заметно сужается, особенно с конца 3-го оборота; на 3-м обороте при диаметре сифона 0,31 в септальных трубках он равен 0,24, на 4-м - 0,59 и 0,39. Относительный диаметр сифона в начале спирали равен 0,47-0,57, в конце I-го оборота - 0,22-0,36, 2-го - 0,19-0,29, 3-го - 0,17-0,24, 4-го - 0,16-0,20.

С е п т ы, с е п т а л ь н ы е т р у б к и и м а н ж е т ы. Септальные трубки у 2-3-й септ проксантитовые (рис. 20в, г) с коротким задним концом манжеты, общей длиной около 0,03 (у большинства экземпляров септальные трубки на I-м обороте сохранились плохо). В конце 2-го оборота длина септальных трубок и манжет равна 0,07-0,08, в конце 3-го - 0,15-0,23, 4-го - 0,21-0,59 (септальная трубка - 0,49, конец манжеты - 0,10). Привентральная часть септальной трубки обычно длиннее придорсальной. Относительный размер известкового футляра на первых трех оборотах не превышает 0,25, чаще 0,15-0,20, на 4-5-м оборотах сокращается до 0,10. Иногда сохраняются мембраны, соединяющие заднюю органическую оболочку септы с оболочкой сифона. Септы и манжеты имеют

Epicheloniceras subnodosocostatum (Sinz.)
N4(16/4-93)

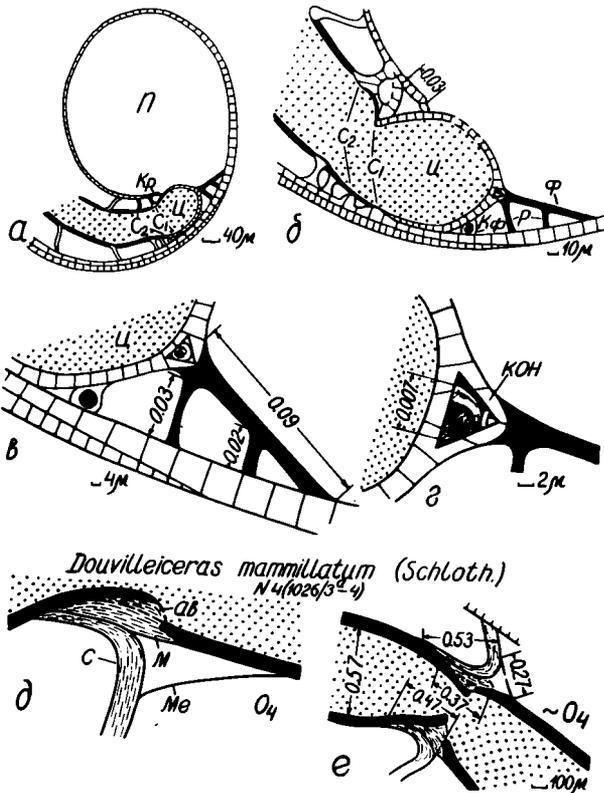


Рис.19. Схема строения и размеры внутренних структур раковины в медиальной плоскости по данным снимков в РЭМе у представителей семейства *Douvilleiceratidae*; а - протоконх (х 75); б - цекум и начало O_7 (х 200); в - фиксатор (х 500); г - конус, деталь в (х 1300); Дагестан, с.Ходжалмахи, средний апт, зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*; д - септальные трубки с дорсальной стороны (х 70); е - септальная трубка (х 20); Восточная Грузия, с.Биджиси, нижний альб, зона *Leugetella tardefurcata*. Обозначения см. на рис.3.

пластинчатую структуру. Количество септ и расстояния между ними приведены на септограммах (см.рис.55).

Стенка раковины. Стенка протоконха двухслойная и с первым оборотом до первичного валика имеет призматическую структуру. Полость протоконха изнутри выстлана органической пеликулой. Кромка не соприкасается с цекумом. Первичный валик удлиненный - 0,21-0,35, при максимальной толщине 0,03-0,04 имеет пластинчатую структуру; первичный пережим выражен нечетко. Угол первичного пережима 270-290°.

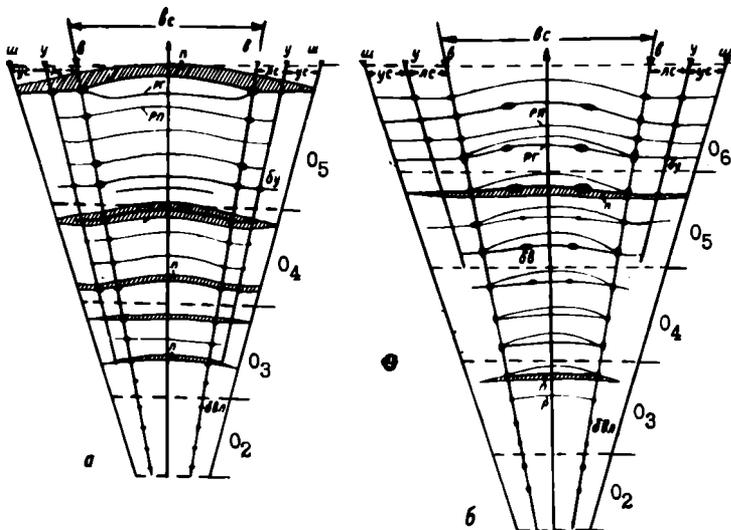


Рис.21. Схема изменения скульптуры в онтогенезе: а - *Cheloniceras seminodosum* Sinz., экз.399/230; Западная Грузия, с.Шипа, нижний апт; б - *Eriacheloniceras subnodosostatum* Sinz., экз.404/230; Дагестан, с.Пудухар, нижний апт.

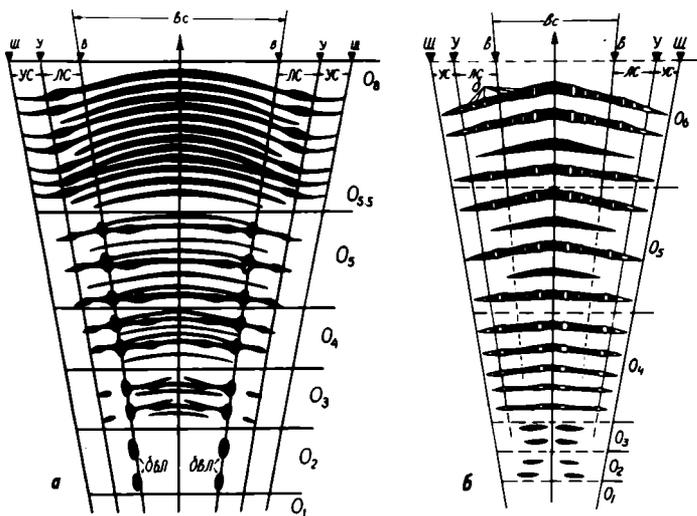


Рис.22. Схема изменения скульптуры в онтогенезе: а - *Eriacheloniceras subnodosostatum* (Sinz.), экз.8(101/411); Дагестан, с.Колдальмахи, средний апт, зона *Eriacheloniceras subnodosostatum*; б - *Douvilleiceras mammillatum* (Schloth.), экз.4(503/2-6), 4(110/73); Восточная Грузия, сс.Биджениси и Чумателети, нижний альб, зона *Leugetiella tardifurcata*. Обозначения: б - бугорки, бвл - вентролатеральные, бв - вентральные, бу - умбиликальные, п - пережимы; р - ребра: рг - главные, рп - промежуточные. Остальные обозначения см. на рис.10.

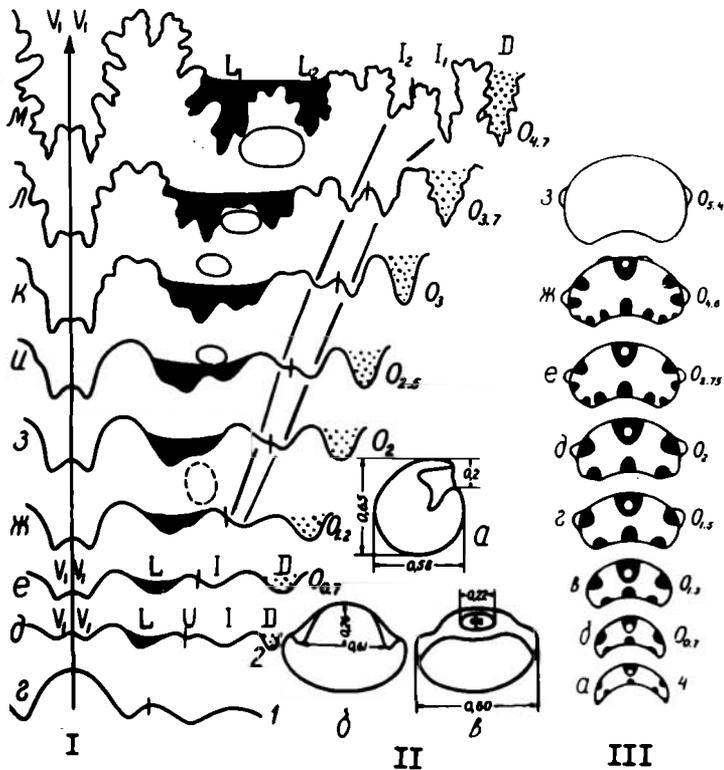


Рис.23. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (Sinz.), Экз.409/230. Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе. Па-в - протококс: а - вид сбоку (x32), б - вид сверху, в - вид со стороны I-й септы (x28). Обозначения см.на рис.5.

спирали равна 0,14-0,15, в конце I-го оборота - 0,35-0,49, 2-го - 0,62-0,81, 3-го - 1,26-2,18, 4-го - 2,58-4,85. Почти все максимальные значения относятся к экз. 404, минимальные - к экз. 402.

С к у л ь т у р а. Протококс и I-й оборот гладкие. После первичного пережима или с середины 2-го оборота на вентро-латеральном перегибе появляются длинные шипы (от 4 до II на обороте), основание которых вытянуто вдоль спирали. На 3-м обороте шипы дифференцируются на более сильные и слабые. В середине 3-го оборота появляются слабые валикообразные ребра, отходящие по одному или по два от шипов; во втором случае передняя ветвь несколько слабее задней, сопровождаемой иногда пережимом. На 4-м обороте у некоторых экземпляров (см.рис.22а) намечаются умбиликальные утолщения на ребрах; у экземпляра 409 насчитывается 12 шипов; выделяются главные шипы с основанием, вытянутым вдоль спирали и промежуточные с радиально вытянутым основанием; от первых отходят главные ребра, от вторых - промежуточные. От главного шипа, как правило, отходят два ребра, из которых заднее более сильное, на вентральной стороне на нем появляются слабые вдольреберные утолщения. Все ребра на вентральной стороне образуют изгиб вперед. К концу 4-го оборота появляются ребра на боковых сторонах. На ядрах под утолщенными ребрами воз-

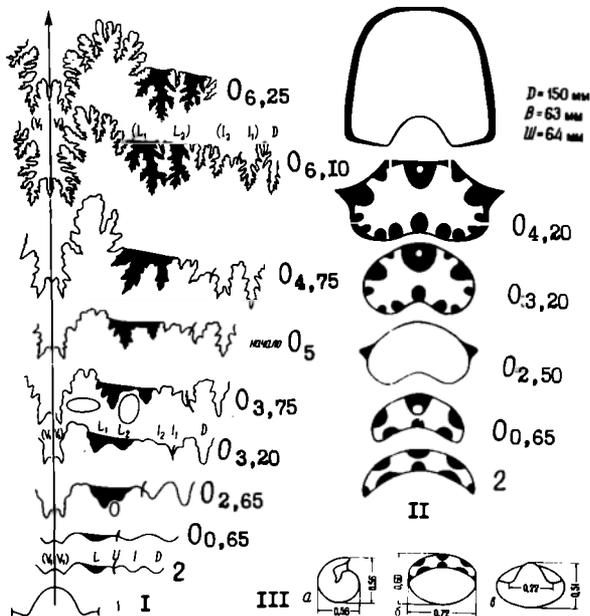


Рис.24. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (S i n. n. o. v.), акз.8(101/411). Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе. Ша-в - протоконх: а - вид сбоку (x16), б - вид со стороны 2-й септы (x18), в - вид сверху на просутуру (x17). Обозначения см.на рис.5.

нижат пережими. На 5-м обороте скульптура грубеет; на главных ребрах вентральные утолщения превращаются в бугорки, которые иногда крупнее вентро-латеральных, на умбиликальном перегибе появляются вдольреберные утолщения. Промежуточные ребра очень редко сопровождаются вентральными бугорками. На 6-м обороте (жилая камера) скульптура ослабевает - ребра учащаются, становятся одиночными, вентральные бугорки уменьшаются и исчезают, а вентро-латеральные и умбиликальные имеют вид вдольреберных утолщений (см.рис.21б, 22а). У других экземпляров со второй половины 6-го оборота полностью исчезают наружные и боковые бугорки, остаются следы умбиликальных утолщений. Все ребра на наружной стороне одинаковой толщины, выгибаются вперед и не прерываются. Иногда у умбиликальных утолщений они раздваиваются; большей частью - одиночные, короткие вставные, заканчиваются у середины боковых сторон (см.рис.21б, 22а). На наружной стороне последнего оборота насчитывается около 75, а на умбиликальном перегибе 40 ребер.

Септальная линия. Просутура с высоким вентральным седлом и низким дорсальным; высота вентрального седла 0,26, ширина 0,61. Примасура пятилопастная - $(V_1V_2)LUD$. Умбиликальная лопасть U в конце I-го оборота редуцируется и число лопастей сокращается до четырех. В латеральной лопасти в конце 2-го оборота появляется небольшое седло, которое разделяет ее на две ветви; вторичное седло постепенно увеличивается и достигает половины высоты наружного седла. Одновременно с латеральной лопастью происходит

разделение интерлиатеральной лопасти на две части. На 5-м обороте вся септальная линия междорасеченная. Наружное седло становится самым крупным элементом (см.рис.23-1, 24-1). На внешней стороне раковины боковые шипы расположены вначале против углубления латеральной лопасти, а позднее под вторичным седлом этой лопасти (см.рис.23-1). Характерной особенностью для экз. 8(101/411) является полное смещение лопасти L_2 в сторону седла L_2/L_2 за счет быстрого воздымания седла L_1/L_2 ; причем это и расположенное рядом седло одинаковой высоты, а первая латеральная лопасть L_1 делится на три ветви, что ранее у представителей этого рода не отмечалось (см.рис.24-1). Развитие септальной линии можно выразить формулой: $(V_1V_1)LUID \rightarrow (V_1V_1)L:ID \rightarrow (V_1V_1)L_1L_2I_2:I_1D$.

Род *Douvilleiceras Grossouvre, 1894*

Табл. XXXV-XXXVII; рис.19д, е; 22б, 25, 26, 32ж, 39, 56

М а т е р и а л. Амплифы в медиальной плоскости: *D. mammillatum* (Schloth.) - 16 экз. Изучены в РЭМе: 4(1026/3а-4), 4(500/4) и 4(110/73) - 3 экз. Развернуты до протоконка 4 экземпляра того же вида: 4(501/4), 4(500/1-117), 4(503/2-6). Восточная Грузия, сс. Чумателети и Биджниси, нижний альб, зона *Leuheriella tafedufurcata*.

П р о т о к о н к крупный, веретеновидный, имеет почти круглое сечение; отношение ширины к диаметру 1,45 (рис.26-П); Дп = 0,61, дп = 0,42.

Ф и к с а т о р не наблюдается.

Ц е к у м в сечении шаровидный, крупный; Дп = дп = 0,14.

С и ф о н в просепте занимает сперва придорсальное положение, затем центральное; со второй половины первого оборота привентральное. Со второго оборота вентрально-краевое, но никогда плотно не прилегает к вентральной стенке (см.рис.39). Абсолютный диаметр в начале 1-го оборота равен 0,06, в конце того же оборота - 0,08, 2-го - 0,18, 3-го - 0,30, 4-го - 0,65 и 5-го - 1,35. В септальных трубках сифон слат. Соотношение диаметра сифона с внутренней высотой в начале 1-го оборота равно 0,50, в конце того же оборота - 0,23, в конце 2-го оборота - 0,26, 3-го - 0,23, 4-го - 0,20 и 5-го - 0,18.

С е п т ы, с е п т а л ь н ы е т р у б к и и м а н ж е т ы. Из-за неудовлетворительной сохранности материала количество септ подсчитано приблизительно. Количество септ и расстояния между ними приведены на рис.56. Сохранность септальных трубок первых двух оборотов не позволяет произвести наблюдения в РЭМе. В начале 3-го и на последующих оборотах можно наблюдать трубки, манжеты и аннулярные валики (табл. XXXVI). Основная часть манжет расположена внутри септальной трубки, а небольшой задний конец несколько выступает назад, к которому прикрепляется оболочка сифона. Иногда сохраняются мембраны (см.рис.19д, е; табл. XXXVI, фиг.1в). Привентральная часть септальной трубки чуть длиннее придорсальной: на 6-м обороте они, соответственно, равны 0,75 и 0,50 (см.рис.19д, е; 32ж). На всех оборотах септальные трубки прохояннотовые.

С т е н к а р а к о в и н ы. Стенка протоконка до первичного валика состоит из призматических кристаллов. Толщина первичного валика длиной 0,60 незначительная - 0,04; угол первичного пережима $\sim 270^\circ$. Первичный пережим выражен нечетко. В результате вторичных процессов кристаллизации невозможно наблюдать микроструктуру валика и стенки раковины.

Ф о р м а р а к о в и н ы и р а з м е р ы. Обороты сильно воздушные, наполовину объемлющие и медленно возрастающие. Диаметр раковины аммонителлы равен $\sim 1,02$, диаметр 1-го оборота - 1,29, 2-го - 2,40, 3-го - 4,75,

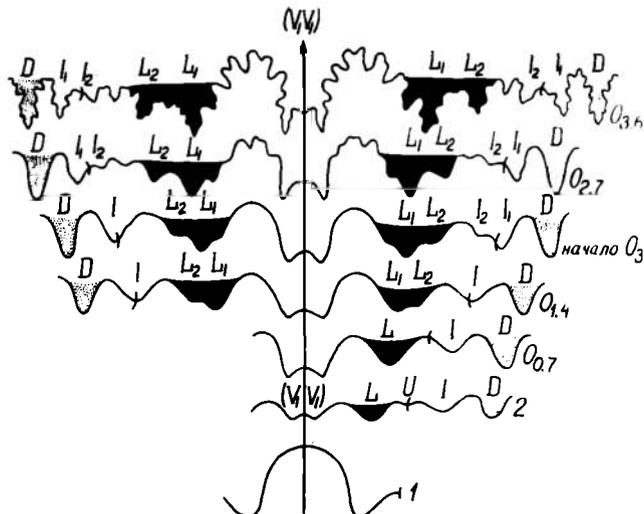


Рис.25. Изменение септальной линии в онтогенезе у *Epicheloniceras pusillum* (Koval.), экз.8(101/238). Обозначения см. на рис.5.

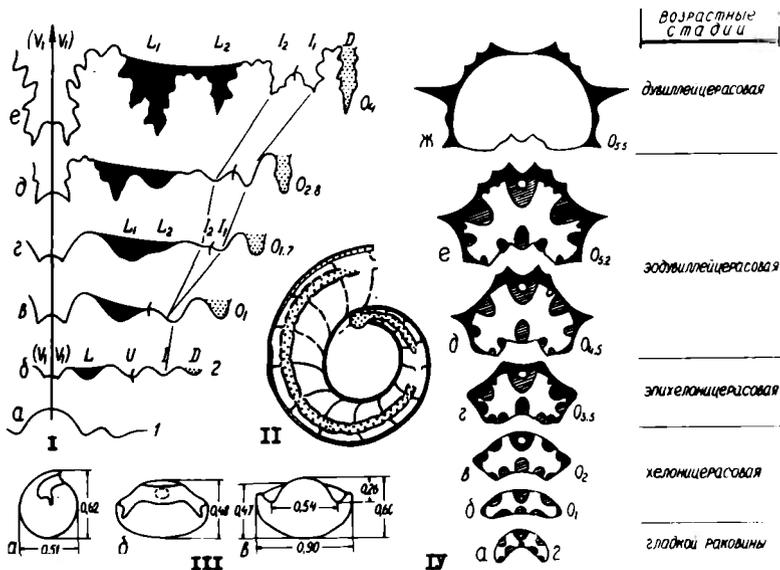


Рис.26. *Douvilleiceras mamillatum* (S c n l o t h.): Ia-d - экз.4(503/2-6); Грузия, с.Биджниси, Ie - экз.4(500/I-II7); Грузия, с.Чумателети, нижний альб. Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе; II - строение протоконка и первого оборота, экз.4(110/73, х30), с.Биджниси, нижний альб. IIIa-в - протоконк (х19): а - вид сбоку, б - вид со стороны просепты, в - вид сверху. Обозначения см.на рис.5.

4-го - 10,3, 5-го - 22,95. Диаметр каждого последующего оборота по сравнению с предыдущими возрастает почти в два раза. Внутренняя высота оборота в начале 1-го оборота равна 0,12, в конце того же оборота - 0,35, в конце 2-го - 0,68, 3-го - 1,30, 4-го - 3,25 и 5-го - 7,70.

Поперечное сечение оборотов в процессе онтогенеза изменяется незначительно: на самых ранних стадиях развития полудуговое; позднее, за счет некоторого ускорения роста в высоту, принимает форму широкого овала с широкой выпуклой или слегка уплощенной вентральной стороной, постепенно переходящей в выпуклые боковые стороны, которая сохраняется на всех стадиях развития. Через главное ребро сечение округло-полигональное. Цупок умеренно широкий, довольно глубокий, ступенчатый. Стенки цупка вертикальные, высокие с отчетливым перегибом к боковым сторонам (рис.25-IV). Жилая камера различной длины - от 0,1 до 0,7 длины оборота.

С к у л ь т у р а. Протококнх и первый оборот до первичного пережима гладкие (см.рис.22б). Сразу же после первичного пережима на боковых сторонах появляются тупые бугорковидные утолщения, располагающиеся на середине боковых сторон (хелоницерасовая стадия развития). В конце третьего оборота намечается появление ребер, отчетливо наблюдаемых на боковой стороне до указанного бугорка. В первой половине четвертого оборота (иногда несколько позже) появляются наружные бугорки; вскоре между ними и боковыми бугорками возникают ребра, несколько позднее - умбиликальные вдоль-реберные утолщения, и ребра становятся трехбугорчатыми (эпихелоницерасовая стадия). На пятом и в начале 6-го оборота между боковыми и наружными бугорками появляется еще один, а затем и второй ряд дополнительных бугорков (эдувиллейцерасовая стадия). Наконец, примерно с середины шестого оборота появляется шестая пара бугорков (дувиллейцерасовая стадия). Общее число бугорков на этой последней стадии развития у различных видов может доходить до 8 пар. Вдоль сифональной стороны, в результате резко выраженных бугорков образуется седловидное понижение. Помимо главных бугорчатых ребер присутствуют также более тонкие промежуточные вставные.

С е п т а л ь н а я л и н и я. В простуре вентральное седло довольно широкое, а латеральная лопасть узкая. Примастура пятилопастная; как правило, умбиликальная лопасть U сидит на шве - $(v_1v_1)LUID$. Лопасть U быстро редуцируется и со второй половины 1-го оборота формула принимает следующий вид: $(v_1v_1)L:ID$. К концу второго оборота латеральная лопасть L и интерлатеральная - I, начинают делиться на две асимметричные части. Развитие септальной линии можно выразить формулой: $(v_1v_1)LUID \longrightarrow (v_1v_1)L:ID \longrightarrow (v_1v_1)L_1L_2I_2:I_1D$. В дальнейшем новые элементы не возникают, лишь происходит усложнение существующих за счет появления многочисленных зубцов (рис. 26-I).

Семейство Acanthohoplitidae Stoyanow, 1949
Подсемейство Colombiceratinae Tovbina, 1979
Род Colombiceræ Spath, 1923
Табл. XXXVIII-XL П; рис. 16а, 27б-г, 32в, 40, 57, 58

1981. Colombiceræ, Друшиц, Догужаева, с. 119.

М а т е р и а л. Аншифы в медиальной плоскости: *C. tobleri* (Jac. et Tobl.) - 3 экз., *C. tobleri discoidalis* (Sinz.) - 1 экз., *C. crassicoatum* (d'Orb.) - 3 экз., *C. crassicoatum angulata* Eg. - 1 экз., *C. caucasicum* Lupp. - 1 экз. и *C. sp.* - 15 экз. Из них в РЭМе изучены 2 экземпляра - *C. crassicoatum angulata* Eg. - 8(К/8-26) и *C. sp.* - 8(ICI/359).

Северный Кавказ, рр.Кубань, Хокодзь; Дагестан, с.Холжалмахи, средний апт, зона *Epicloniceras eubnodosocostatum* и *Parahoplites melchioris*.

Фиксатор у представителей данного рода в ископаемом состоянии сохраняется редко. Он состоит из короткой связки и колеблется в пределах 0,07–0,09. При большом увеличении четко наблюдаются отходящие от фиксатора в сторону стенки протококса с внутренней стороны нити, имеющие вид распорок и, по-видимому, увеличивающие прочность фиксатора (рис.27б,в).

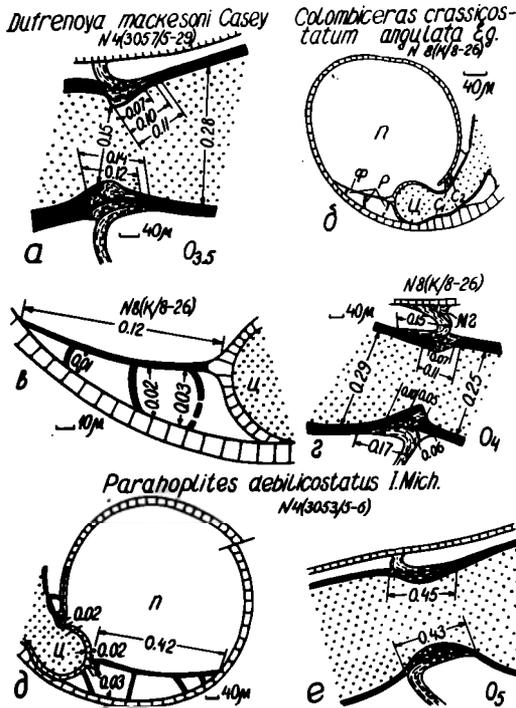


Рис.27. Схема строения внутренних структур раковины в медиальной плоскости по данным снимков в РЭМе у представителей семейств: а - Deshayesitidae, б-г - Acanthohoplitidae и д,е - Parahoplitidae: а - Дагестан, с.Леваши, в перетолженном состоянии в основании среднего апта (х 100); б-г - Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний апт (б - х 125, в - х 400, г - х 75); д,е - Дагестан, с.Холжалмахи, средний апт, зона *Parahoplites melchioris* (д - х 60, е - х 70). Обозначения см.на рис.3.

Ц е к у м круглого или овального сечения, чаще с равными диаметрами - Дц = 0,07–0,10, дц = 0,07–0,09. Иногда большой диаметр незначительно больше малого. Он окружен известковистой оболочкой. Описание остальных элементов см. в монографии В.В.Дружица и Л.А.Догужаевой (1981).

198I. *Nodosohoplites*, Друиц, Догужаева, с. 129.

М а т е р и а л. Англифы в медальной плоскости: *P. subplanatus* (Egoian) - 2 экз., 8(ЖК/8-7), 4(ЖК/10-1), *P. sp.* - 1 экз. 4(ЖК/5-6), *P. subaschiltaensis* (Eg.) - 1 экз. 4(ЖК/5-7). Северный Кавказ, рр. Хокодзь и Кубань, верхний апт, клансей, зона *Asanthohoplites polani*.

П р о т о к о н и в сечении круглый или слегка овальный с несколько уплощенной вентральной стороной; Дп = 0,53-0,54, дп = 0,41-0,43.

Ф и к с а т о р средней длины - 0,10-0,12 (см. рис. 16ж, 28а; табл. XLIV, фиг. 1а).

Ц е к у м в сечении каплевидный Дц = 0,10, дц = 0,09 (рис. 28а, табл. XLIV, фиг. 1в).

Paracanthohoplites subaschiltaensis (Eg.)
N 4(K/5-7)

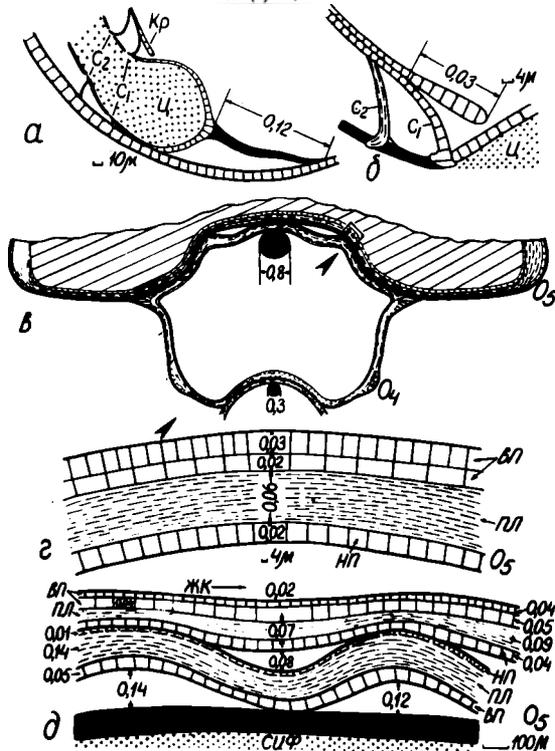


Рис. 28. Схема строения и размеры внутренних структур раковины в медальном (а, б, д) и в поперечном (в, г) сечениях по лентным снимкам в РЭМе: а - х 400, б - х 1000, в - х 8, г - х 375, д - х 60. Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, верхний апт, клансей. Обозначения см. на рис. 3.

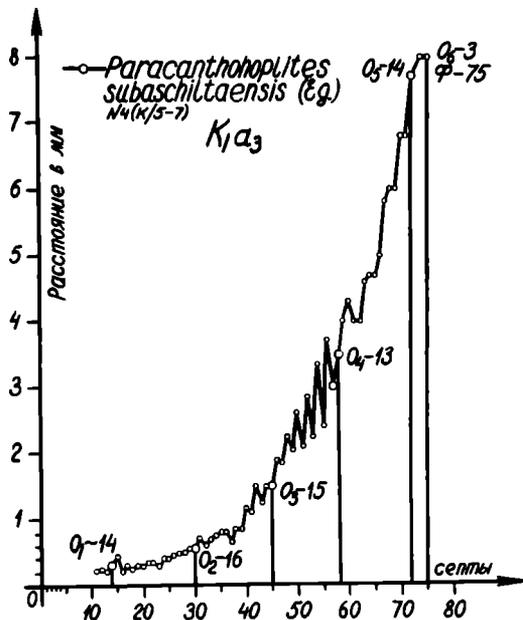


Рис.29. Септограмма рода *Paracanthoplites*. Обозначения см.на рис.41,43.

К р о м к а по рисунку, изображенному в работе В.В.Друщица и Л.А.Догужаевой (1981, с.17), упирается в цекум. По нашим данным она находится и на определенном расстоянии от цекума (см.рис.28а, табл.ХI IV, фиг.1в).

С т е н к а раковины на поздних стадиях развития с дорозальной стороны имеет трехлодное строение (см.рис.28г,д; табл.ХI VI, фиг.1б; табл.ХI VII-ХI IX).Подробное описание см.в главе III.

С е п т а л ь н а я линия в онтогенезе развивается сходным с другими акантогоплитадами путем. Данные об изменении расстояний между септами изображены в виде графика на рис.29.

Описание остальных признаков см. в монографии В.В.Друщица и Л.А.Догужаевой (1981).

Подсемейство *Acanthoplitinae* Stoyanow, 1949

Род *Acanthoplitites* Sinzow, 1907

Табл. I - I II; рис.16а,30а-в,31,32д,40

1981. *Acanthoplitites*, Друщиц, Догужаева, с.116.

М а т е р и а л. Аншлифы в медиальной плоскости: *A. polani* (Seun.) - 7 экз., *A. ex gr. polani* (Seun.) - I экз., *A. sp.* - 3 экз. В РЭМе изучен *A. polani* (Seun.) - 8(106/34). Развернуты до протоконка *A. polani planulata* Eg. - 4(III/5-40). Северный Кавказ, рр.Пшеха и Хокодез; Дагестан, ос.Ходжалмахи, Мекетги, Муги, верхний апт, клановой, зона *Acanthoplitites polani*.

П р о т о к о н к и валиковидной формы, в поперечном сечении эллиптический, яйцевидный или почти круглый. Большой диаметр протоконка колеблется

в пределах 0,33–0,60, малый – 0,28–0,46 (см. табл. I, фиг. 2а, б).

Фиксатор короткий и средней длины 0,07–0,17. У цекума фиксатор с конической воронкой, переходящей в тонкий тяж, прикрепляющийся к протоконку с внутренней стороны. Иногда сохраняются 2–3 связки (см. табл. I, фиг. 2в).

Цекум от мелких до средних размеров, в медиальном сечении круглый или эллиптический: Дц = 0,07–0,13, дц = 0,07–0,12. Стенка цекума, видимо, окружена известковой оболочкой. В апикальной части с вентральной стороны он сливается со стенкой протоконка (рис. 30а, б).

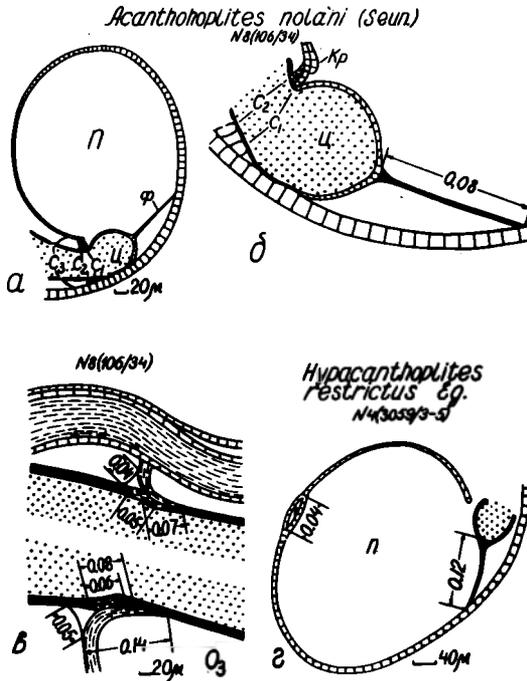


Рис. 30. Схема строения внутренних структур раковины в медиальной плоскости по данным снимков в РЭМе у представителей семейства Acanthoplitidae: а–в – Дагестан, верхний апт, зона Acanthoplitites nolani (а – х 100, б – х 385, в – х 100); г – Дагестан, с. Муги, верхний апт, зона Hypacanthoplitites jacobii (х 100). Обозначения см. на рис. 3.

Сифон в первой половине I-го оборота занимает почти центральное положение (несколько отодвинуто к вентральной стороне). В конце первого оборота смещается еще больше. Со второй половины 2-го оборота и на последующих занимает привентральное и вентрально-краевое положение, но никогда плотно не прилегает к стенке раковины. Абсолютный диаметр сифона в начале I-го оборота варьирует в пределах 0,05–0,08, в конце – 0,10–0,14, в конце 2-го – 0,14 – 0,20, 3-го – 0,31–0,37, 4-го – 0,43–0,60. Задний конец органической оболочки сифона входит в септальную трубку и прикрепляется к ангулярному валику; адоральный конец – к макете. Соотношение диаметра сифона с внутренней высо-

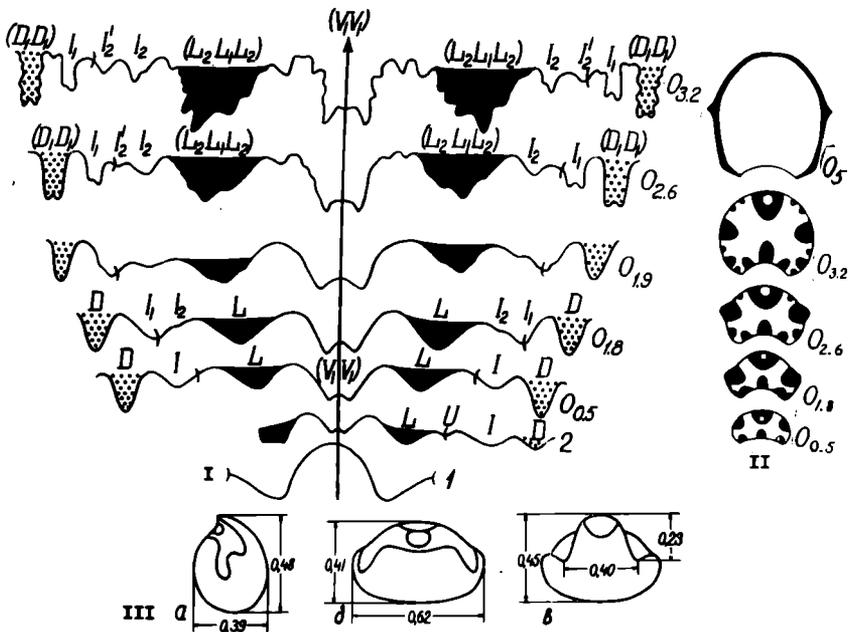


Рис.31. Изменение септальной линии (I) и формы поперечного сечения оборотов (II) в онтогенезе у *Acanthorhynchites polani planulata* Бг., вкз. 4 (III/5-40); Северо-Западный Кавказ, бассейн р.Шехи, верхний апт, ялансей. Ша-в - протоконх (х 35): а - вид сбоку, б - вид со стороны просепты, в - вид сверху. Обозначения см.на рис.5.

той оборота в онтогенезе уменьшается: на I-м обороте оно равно 0,26-0,38, в конце 2-го оборота - 0,20-0,30, 3-го - 0,17-0,20, 4-го - 0,12-0,18 и 5-го - 0,06-0,11.

Септы, септальные трубки и манжеты. Количество септ в онтогенезе и расстояние между ними показаны на рис.30в.

Направление септальных трубок про- и примасепты не установлено. Остальные проахвитовые, короткие (см.табл.Л II, фиг.1). В строении септ принимают участие манжеты, ангулярные валрики различной длины и мембраны (см.табл. Л II, фиг.1).

Стенка раковины. Структура стенки протоконха призматическая, состоящая из двух выклинивающихся и взаимозаменяющихся слоев. Перламутровый слой впервые появляется в первичном валике. Первичный валик линзовидной формы длиной 0,13-0,28 при толщине 0,02-0,04. Первичный пережим выражен нечетко и расположен на расстоянии 270-280° от просепты. После первичного валика на 2-м обороте раковина состоит из двух, примерно равных по толщине, наружного призматического и пластинчатого слоев. В начале 3-го оборота появляется внутренний призматический слой, и раковина становится трехслойной. Толщина перламутрового слоя быстро увеличивается и на последних оборотах в 3-4 раза превышает толщину призматического олюя. Вентральная стенка преддущего оборота перекрывается одним довольно тонким (по отношению к толщине вентральной стенки) дорсальным призматическим слоем следующего оборота. В ме- диальном сечении, как и у представителей рода *Solombiseras*, можно наблюдать

лучше. Поперечное сечение в онтогенезе изменяется от широко-овального до высоко-овального. Наружная сторона уплощенная или округленная. Пупок ступенчатый, различной глубины и величины — от узкого до умеренно широкого.

Диаметр раковины аммонителли колеблется в пределах 0,62–1,02. Диаметр 1-го оборота — 0,77–1,22, 2-го — 1,54–2,67, 3-го — 3,85–6,3, 4-го — 10,0 — 13,4, 5-го — 23,1–25,2. Размеры следующих оборотов могут колебаться в значительных пределах.

С к у л ь т у р а. Почти два первых оборота гладкие. У различных видов развитие скульптуры в онтогенезе происходит по-разному плану. Суммируя имеющиеся данные, можно дать общую характеристику развития скульптуры.

С конца второго оборота на месте боковых ребер возникает микроскопических размеров бугорковидные вздутия, вслед за которыми появляются тонкие, едва различимые ребра; часто на ранней стадии онтогенеза наблюдается их ослабление на вентральной стороне. На более поздних оборотах ребра усиливаются. Они всегда имеют умбиликальные утолщения и (у большинства форм) боковые бугорки, в которых происходит деление на две-три ветви. Иногда присутствуют очень мелкие наружные бугорки. Число промежуточных ребер, доходящих иногда до пупка — от I до 6. Обычно они лишены бугорков. Часто наблюдается раздвоение ребер у пупкового перегиба. Ребра на наружной стороне прямые или слегка выгибается вперед. С ростом раковины бугорки исчезают, ветвление ребер прекращается, и скульптура представлена чередованием главных ребер с более короткими (от одного до нескольких) промежуточными.

С е п т а л ь н а я л и н и я. В просутуре вентральное седло относительно широкое, а латеральная лопасть узкая. Примасутура пятилопастная — $(V_1V_1)L_1ID$. В первой половине 1-го оборота умбиликальная лопасть U редуцируется — $(V_1V_1)L:ID$, и далее развитие септальной линии происходит без этого элемента. В конце 2-го оборота интерлилатеральная лопасть делится на две асимметричные части — I_2 и I_1 . Лопасть I_2 быстро смещается в сторону вершины седла L/I . Вслед за этим латеральная лопасть L начинает делиться на три вспомогательные лопасти. Конечная формула септальной линии $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2:I_1(D_1D_1)$. Дальнейшее усложнение происходит за счет появления новых зубцов то на седле, то в пределах лопасти (см. рис. 31–I).

Род *Chaschuresceras* Kvantaliani, 1968

Табл. I II, фиг. 2а–в, 3а, б, рис. 33, 34

1968. *Chaschuresceras*, Кванталиани, с. 65

1983. *Chaschuresceras*, Кванталиани, Шарикадзе, с. 39.

М а т е р и а л. В медиальном сечении в РОМе у *S. daghestanicum* Kvant. et Scharik., экз. 8(105/49) наблюдалась лишь структура септы и стенки раковины на 4-м обороте. Развернут до протоконха *S. bogdanovae* Kvant. et Scharik., экз. 8(105/50). Остальные экземпляры — 8(105/49), *S. abchasicum* Kvant., 4(3/8) и *S. caucasicum* Kvant. et Scharik., экз. 4(III/5–I) — изучены с более поздних оборотов (с $O_{2,5}$). Северный Кавказ, р. Пшеха; Дагестан, с. Муги, верхний апт, клансей, зона *Chrasanthorplites Jacobi*; Грузия, с. Менделеево, верхний апт, клансей.

Ф о р м а. Раковины сильно вздутые с умеренно возрастающими, незначительно объемлющими, почти эволютными оборотами. Поперечное сечение ранних оборотов трапециевидное или поперечно-овальное; оно сохраняется на всем протяжении онтогенеза, причем ширина всегда значительно превышает высоту оборота (см. рис. 33–I). Широкая наружная сторона на всех стадиях развития выпуклая, постепенно переходит в низкие, выпуклые боковые стороны. Пупок довольно широ-

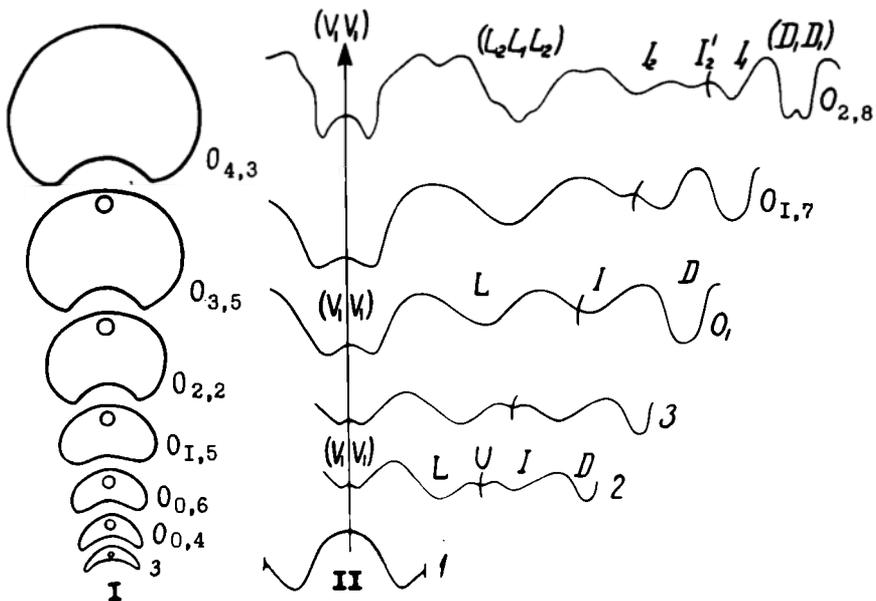


Рис. 33. *Chaascypseceras bogdanovae* Kvant. et Scharik., экз. 8(105/50): I - изменение формы поперечного сечения оборотов и II - изменение септальной линии в онтогенезе.

кий, ступенчатый, глубокий.

С к у л ь п т у р а. Первые два оборота гладкие. В начале 3-го оборота у границы наружного перегиба появляются шиповатые бугорки, основание которых слегка вытянуто в радиальном направлении. На 3-м обороте насчитывается 8 таких бугорков; в конце этого же оборота они становятся более мощными, удлинено-шиповатыми. Их заостренные кончики слегка оттянуты назад. На наружной стороне между бугорками появляются слабые валикообразные ребра, ограниченные спереди и сзади углублениями. В начале 4-го оборота ребра появляются на боковой стороне. Они начинаются у шовной линии и постепенно усиливаясь, сливаются с основанием бугорков. В бугорках, смещенных уже к верхней трети боковых сторон, ребра раздваиваются (у некоторых экземпляров главные ребра делятся на три ветви в единственной паре боковых бугорков). Главная ветвь прямолинейная и более сильная, чем передняя и выгибается в сторону устья. Между главными ребрами иногда располагается одно (реже два) вставное более слабое ребро. В середине вентральной стороны все ребра понижаются, создавая впечатление бугорковидных вздутий, расположенных по обе стороны сифона. На боковой стороне ребра слегка изгибаются или S-образно или субрадиально. 4-й и последний обороты сопровождаются многочисленными ребрами. Они начинаются с шовной линии и без перерыва переходят на наружную сторону, где образуют едва заметные наружные вдольреберные утолщения. В первой трети последнего оборота главные ребра в бугорках делятся на две ветви, затем они становятся одиночными. Главные ребра сопровождается одной парой мощных бугорков, расположенных на границе между боковыми и наружными сторонами. Они выдерживаются на протяжении 1/3 последнего оборота, а затем исчезают. Одиночные главные ребра

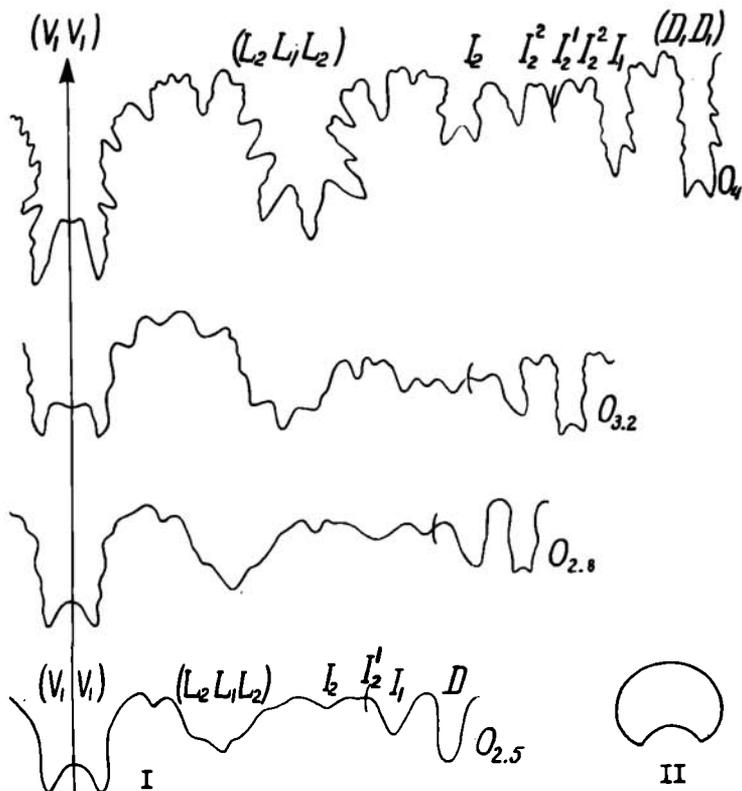


Рис.34. Изменение септальной линии в онтогенезе (I) и поперечного сечения оборота (II) в конце O_4 при $D = 18,5$ мм, $B = 7,9$ мм, $\Pi = 8,3$ мм ($\times 2,4$) у *Schacchirapesceras daghestanicum* Kvant. et Scharik., экз. 8(105/49). Обозначения см. на рис.5.

с бугорками редко чередуются с промежуточными безбугорковыми. В конце последнего оборота наблюдается отчетливый выгиб ребер на наружной стороне вперед. Расстояние между ребрами в несколько раз превышает толщину ребер. В конце, особенно в пределах жилой камеры, наблюдается некоторое изменение скульптуры. Ребра становятся одиночными, а бугорки исчезают.

Септальная линия. Примасура, вторая и третья линии пятилопастные - VLUID (см. рис.33,34). В конце первого оборота происходит редукция лопасти U. В конце 2-го - у шовной линии в пределах лопасти I отчетливо наблюдается появление нового элемента - I_2 . Дальнейшее развитие септальной линии идет путем усложнения седла, расположенного между лопастями I_2 и I_1 . Лопасть I_2 смещается на боковую сторону. Лопасть I трехраздельная. Септальная линия изучена также с двух сторон; она явно асимметрична - элементы правой стороны не соответствуют очертаниям элементов левой. Формула септальной линии - $(V_1 V_1)(L_2 L_1 L_2) I_2 I_2^1 : I_1 (D_1 D_1)$.

Род *Hyracanthoplites* Spath, 1923

Табл. LIII, LIV; рис. 16ж, 30г, 32е, 40, 57, 58

198I. *Hyracanthoplites*, Друщиц, Догужаева, с. 124.

М а т е р и а л. Аншлифы в медиальной плоскости: *H. microtuberculatus* Eg. - экз. 4(III/5-8), *H. restrictus* Eg. - экз. 4(3052/7-16), 4(3059/3-5), *H. tscharlokaensis* Glas. - экз. 4(III/5-6), *H. sp.*, экз. 4(3059/3-10), 4(K/6-2). В РЭМе изучены экз. 4(III/5-8) и экз. 4(3059/3-5). Развернут до протоконха *H. restrictus* Eg. - экз. 4(III/5-12). Северный Кавказ, рр. Кубань, Пшеха; Дагестан, сс. Мекеги, Муги, верхний апт, клансей, зона *Hyracanthoplites Jacobi*.

П р о т о к о н х валиковидной формы. В плоскости симметрии почти круглой, овальной или яйцевидной формы; Дл = 0,38-0,58, дп = 0,31-0,43. У исследованного нами образца *H. restrictus* Eg., экз. 4(3059/3-5) на стенке протоконха, против фиксатора с дорсальной стороны было обнаружено валиковидное вздутие лязвовидной формы, представляющее утолщение призматического слоя (см. табл. LIII, фиг. 1г-ж). По-видимому, это эмбриональное, патологическое изменение.

Детальное описание других признаков см. монографию В.В. Друщица и Л.А. Догужаевой (198I).

Семейство *Parahoplitidae* Spath, 1924

Род *Parahoplites* Anthula, 1899

Табл. LV-LXI; рис. 27д, е, 32г, 35-37, 39

198I. *Parahoplites*, Друщиц, Догужаева, с. 132.

М а т е р и а л. Аншлифы в медиальном сечении: *P. melohioris* Anth. - 5 экз., *P. debilicostatus* I. Mich. - 4 экз. и *P. sp.* - 3 экз. Изучен в РЭМе - *P. debilicostatus* I. Mich. - 4(3053/5-6). Развернуты до протоконха: *P. tumidus* Eg. - 4(XI/3-2), *P. debilicostatus* I. Mich. - 4(3053/5-3), 8(103/42), *P. transilvanicus* Sins. - 4(3052/5-13) и *P. suboamptoehei* Sins. - экз. 8(103/47). Северный Кавказ, р. Хокодзь, в перестроенном состоянии в клансее (верхний апт). Дагестан, ос. Чугли, Ходжалмахи, Агула, Мекеги, средний апт, зона *Parahoplites melohioris*.

Подробное описание см. синонимике. Здесь приводятся в основном новые данные.

Ф и к с а т о р от среднего до очень длинного - 0,18-0,49, у наших образцов колеблется в пределах 0,30-0,42. У экз. 4(3053/5-6) он наблюдается в виде небольшого обрубка длиной 0,03 и его продолжение. Имеется также фиксатор и с короткой связкой начинающейся от цекума чуть ниже обрубленного (см. табл. LV-LVIII). Более подробное его описание см. главу III.

Ц е к у м в сечении круглый или слегка овальный; по данным В.В. Друщица и Л.А. Догужаевой (198I) Дл = 0,13-0,17, дп = 0,08-0,15 и окружен тонкой органической оболочкой.

По нашим данным Дл = 0,10-0,15, дп = 0,10-0,15, большой и малый диаметры равны между собой. Цекум окружен известковой оболочкой, состоящей, по-видимому, из призматических кристаллов арагонита, довольно внушительной толщины - 0,02 по сравнению с толщиной стенки протоконха под фиксатором - 0,03. Такая же структура наблюдается и в начале фиксатора, у цекума (табл. I VII).

С и ф о н, септальные трубки и манжеты. Про- и примасепта с дорсальной стороны прикрепляются к внутреннему призматическому прослойку стенки протоконха, а внешний призматический прослойк обра-

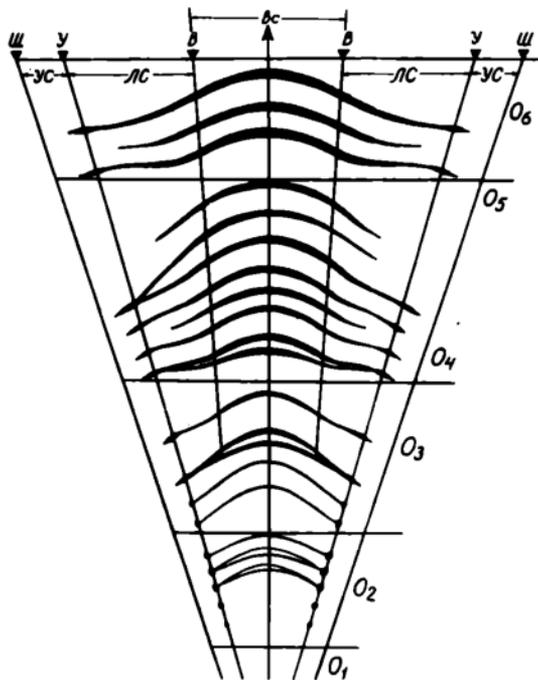


Рис.35. Схема изменения скульптуры в онтогенезе у *Parahoplites transitans* Sinz., экз. 4(3052/5-13); Северный Кавказ, Дагестан, средний апт. Обозначения см.на рис.10.

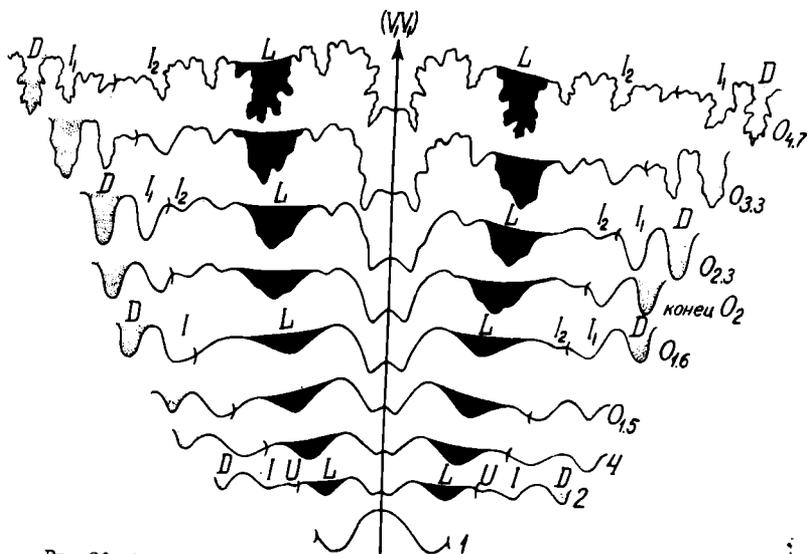


Рис.36. Изменение септальной линии в онтогенезе у *Parahoplites subcaespitosei* Sinz., экз. 8(103-47).

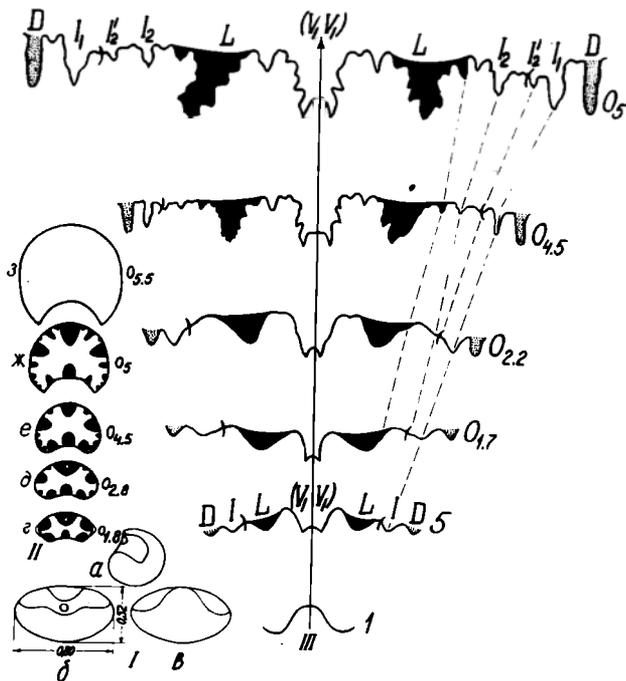


Рис. 37. *Parahoplites debilicostatus* I. Mich.,
 яз. 8(103/42): Ia-в - протококх: а - вид сбоку (х 22),
 б - вид спереди (х 22), в - вид сверху (х 22). Изме-
 нение формы поперечного сечения оборотов (Пе-з) и септал-
 ной линии (III) в онтогенезе. Обозначения см. на рис. 5.

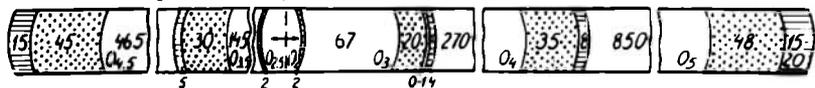
зует кромку небольшой длины (0,02), упирающуюся в цекум (см. рис. 27д, табл. LV, фиг. Ie, табл. LVI, табл. LIX, фиг. Ia.)

Септальные трубки короткие, прохоанитовые. Их длина в конце 3-го оборота (как с дорсальной, так и с вентральной стороны) одинаковая и равна 0,17. В конце 5-го оборота соотношение длины несколько меняется: трубка с вентральной стороны несколько длиннее (0,45), чем с дорсальной (0,43). Манжеты короткие, расположены внутри трубок. Адоральный конец органической оболочки сифона соединяется с манжетой, а задний (апикальный) входит в трубку и плотно прилегает к манжете и аннулярному валуку (см. рис. 27е, табл. LX).

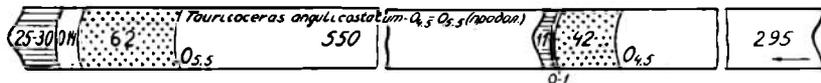
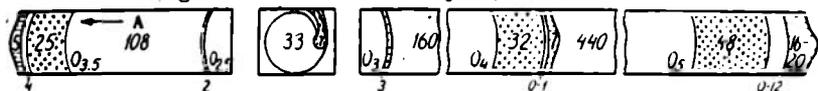
Стенка раковины - описание см. в монографии В.В. Друщина и Л.А. Догужаевой (1981).

Форма раковины и размеры. Раковины от мелких до крупных размеров с умеренно (реже быстро) возрастающими довольно сильно объемлющими и широкими (редко высокими) оборотами. Поперечное сечение на внутренних оборотах широко-овальное, а на поздних - округло-прямоугольное, округло-субквадратное, иногда округло-трапециевидное (см. рис. 37-II). Наружная сторона широкая (редко узкая), выпуклая, постепенно переходит в выпуклые или слегка выпуклые боковые стороны. Пупок довольно узкий, глубокий, ступенчатый. Стенки пупка почти вертикальные или крутопадающие с резким перегибом к боковым сторонам.

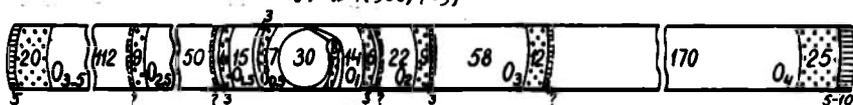
Dalmasiceras punctatum Djan., № 4(3025/1-6)



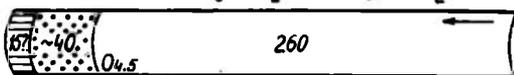
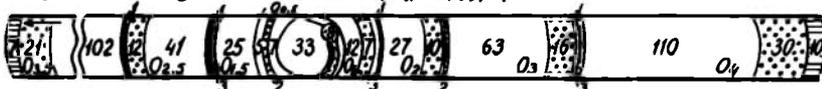
Tauricoceras angulicostatum Kvant. et Lyss., № 4(3017/1-6)



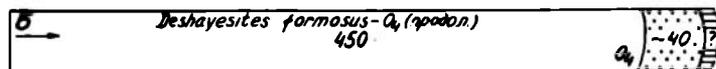
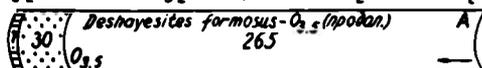
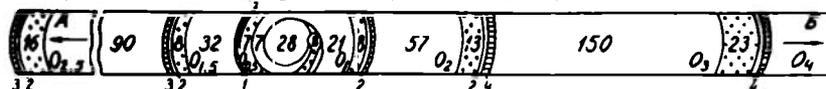
Mathoceras diabolus Casey, № 4(500/7-3)



Leymeriella bogdanovitschi Glas., № 107(5/1)



Deshayesites formosus Bogd., Kvant., Scharik.; № 8(K/1-15)



Dufrenoya furcata (Sow.), № 4(3057/5-61)

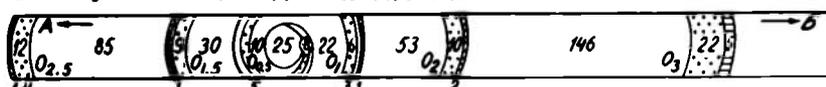
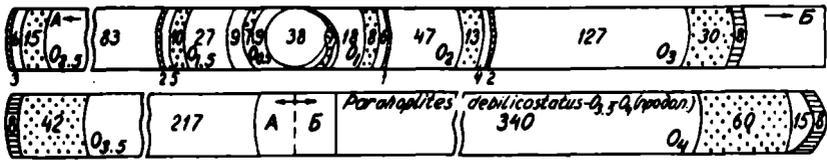
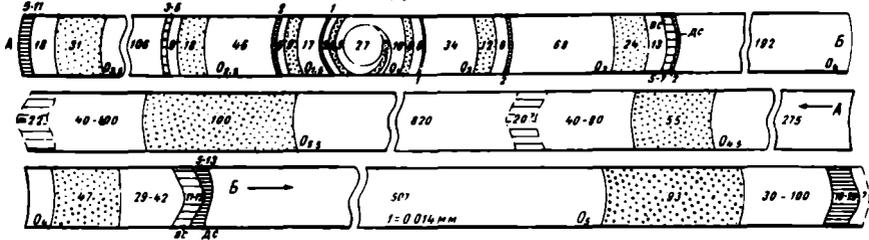


Рис.38. Сифонограммы представителей семейств Ber-
riacellidae, Leymeriellidae и Deshayesitidae.

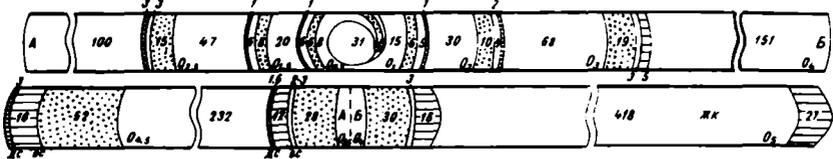
Parahoplites debilicostatus I. Mich., № 4(3053/5-6)



Chelonicerases cornuelianum (A'Orb.), № 400



Epicheloniceras subnodosocostatum Sins., № 402



Douvilleicerases mammillatum (Schloth.), № 110/73

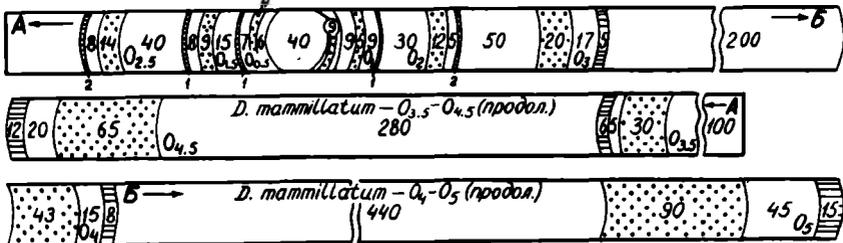


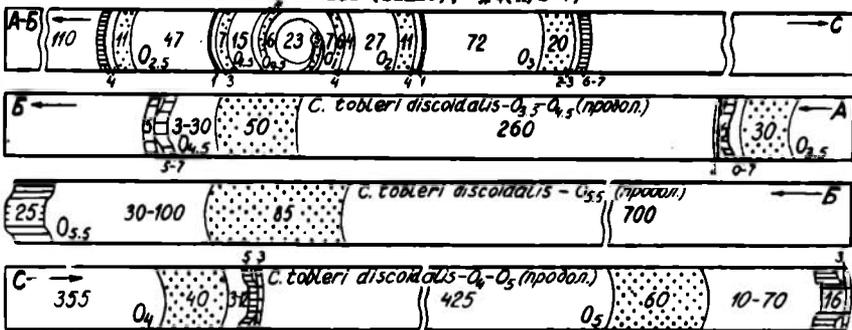
Рис. 39. Сифнограммы представителей семейств Parahoplitidae и Douvilleiceratidae.

Диаметр раковины аммонителлы колеблется в пределах 1,25-1,42, диаметр 1-го оборота - 1,32-1,50, 2-го - 2,55-3,10, 3-го - 5,25-6,85, 4-го - 10,9-16,8 и у одного экз. 4(3053/5-6) на 5-м обороте - 35,7.

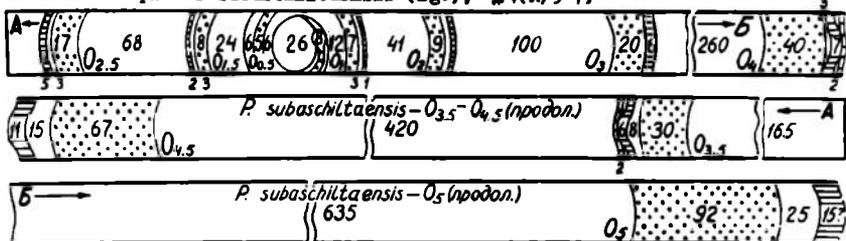
Внутренняя высота в начале 1-го оборота колеблется от 0,12 до 0,18, в конце того же оборота - 0,40-0,42, в конце 2-го - 0,75-0,95, 3-го - 1,65-2,35, 4-го - 3,57-5,78.

Скульптура. Протококс и первый оборот гладкие. Скульптура в виде боковых бугорков, а затем и слабых ребер появляется в начале 2-го оборота. У некоторых экземпляров на втором обороте количество мощных боковых бугорков возрастает до 10. В них происходит деление ребер на две или три ветви. В конце 3-го оборота бугорки сглаживаются, превращаются в прищуповые

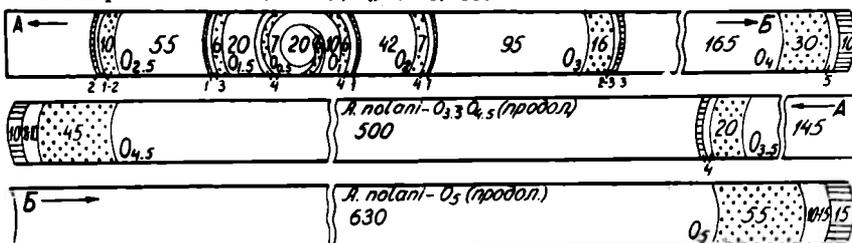
Colombiceras tobleri discoidalis (Sinz.), №4(K/2-1)



Paracanthoplites subaschiltzensis (Eg.), №4(K/5-7)



Acanthoplites nolani (Seun.), №8(105/133)



Hypacanthoplites microtuberculatus Eg., №4(III/5-8)

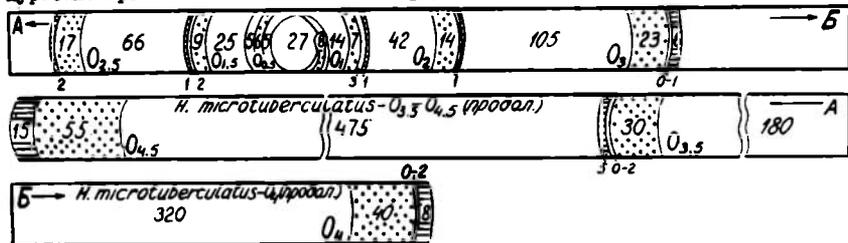


Рис.40. Стратиграфии представителей семейства Acanthoplitidae.

адольберберные утолщения (гребни), в которых некоторые ребра разветвляются. На более поздних оборотах (4–6-й обороты) скульптура простая: присутствует одиночные или двухраздельные на боковых сторонах и слегка S-образно изогнутые или субрадиальные "главные" ребра и расположенные между ними по одному, реже по два, одиночных промежуточных ребра. У пупкового перегиба "главные" ребра образуют адольберберные гребневидные утолщения. Буторки на поздних стадиях практически отсутствуют. Наружную сторону все ребра переходят без перерыва и образуют широкий и сильный выгиб вперед (см. рис. 35). У крупных экземпляров ребристость выражена слабее, скульптура сглаживается, упрощается.

Септальная линия. Последовательность образования элементов септальной линии у *Parahoplites* показана на рис. 36, 37. Просутура с довольно высоким вентральным седлом и узкими латеральными лопастями. Примасутура состоит из пяти лопастей – $(v_1 v_1) L_1 ID$. Умбиликальная лопасть у быстро редуцируется и уже с 4-й септы имеет вид – $(v_1 v_1) L; ID$. В дальнейшем умбиликальная лопасть на протяжении всего онтогенеза отсутствует. Со второй половины 2-го оборота интернилатеральная лопасть I начинает делиться на две асимметричные части – I_2 и I_1 , а лопасть L в некоторых случаях на две, в других – на три части. Последующее развитие септальной линии происходит следующим образом: $(v_1 v_1) L I_2; L_1 D \rightarrow (v_1 v_1) (L_2 L_1 L_2) I_2; I_1 D$. Усложнение элементов линия на поздних оборотах осуществляется благодаря появлению многочисленных зубчиков.

ГЛАВА III. МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ АММОНИТИД

Наружная раковина как вымерших, так и рецентных головоногих моллюсков представляет собой сложный, так называемый, гидростатический аппарат, выполняющий функцию защиты и опорного скелета для мягкого тела животного, многообразие структур которого до конца еще не выявлено. Он состоит из трех основных частей – протоконха, фрагмокона и жилой камеры.

Последовательность образования первичных скелетных элементов раковины нами не рассматривается; так как довольно обстоятельно дается в ряде работ (Друщиц, 1956; Друщиц, Хиами, 1970; Друщиц, Богословская, Догужаева, 1976; Друщиц, Догужаева, Михайлова, 1977; Друщиц, Кванталиани и др., 1981, 1982; Друщиц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982; Smith, 1901; Erben, 1964; Erben, Flajs, Siehl, 1969 и др.). Мы присоединяемся к мнению тех исследователей, которые полагают, что аммониты после выклева из яйцевой капсулы развивались прямым путем без метаморфоза (Друщиц, 1956; Догужаева, Михайлова, 1977; Ломинадзе, 1982 и др.). Как выясняется из анализа литературного материала, не все исследователи одинаково оценивают значение внутренних и внешних морфологических признаков раковин аммонитид.

А.К.Миллер и А.Г.Анклесбей (Miller, Unklesbay, 1943) пришли к выводу, что внутреннее строение раковины не имеет таксономического значения. В то же время Ю.Д.Захаров (1971, 1978), напротив, изучая внутреннее строение ранне-мезозойских аммоноидей, полученные данные использовал для систематики. Неко-

торые исследователи воздерживаются или придают определенное значение отдельным структурам внутреннего строения раковины (Друшиц, Догужаева, 1974; Догужаева, 1974; Друшиц и др., 1977; Друшиц, Догужаева, 1981; Догужаева, Михайлова, 1982 и др.). Детально изучив некоторые келловейские аммонитиды Кавказа, Т.А.Ломкинадзе (1982) пришел к выводу, что микроструктура протоконха и последующих оборотов, строение первичного валика, изменение положения сифона в онтогенезе и его относительный диаметр, а также строение септальных трубок имеют таксономическое значение лишь на уровне отрядов, реже - надсемейств и не могут быть использованы для установления более низких таксономических категорий.

Разноречивые взгляды существуют и в отношении оценки таксономического значения внешних морфологических признаков - форм поперечного сечения оборотов, скульптуры и септальной линии, о чем более подробно будет сказано при рассмотрении соответствующих признаков. Имеющийся материал позволяет проследить в процессе исторического и индивидуального развития изменчивость разных признаков раковины аммонитид и использовать полученные результаты с целью выяснения и оценки таксономического значения каждого отдельно взятого признака.

Протоконх

Типы, форма и размерные группы протоконха. Сведения о строении протоконха можно найти в работах опубликованных в разное время (Bransco, 1879-1880; Друшиц, 1956; Богословская, 1959; Palfstam, 1966, 1967; Шенгеров, 1968; Руженцев, 1962; Друшиц, Хиами, 1969а, б; Догужаева, 1974; Захаров, 1978; Михайлова, 1973, 1975, 1983; Друшиц, Догужаева, 1981; Ломкинадзе, 1982 и др.).

По форме простуры как для юрских, так и меловых аммонитов характерен августиселлатный тип протоконха. Среди изученных аммонитид по наибольшему диаметру (Друшиц, Догужаева, 1981) протоконха (Дп) выделяются - 1) очень мелкие Дп < 0,300; 2) мелкие - Дп = 0,301-0,450; 3) средние - Дп = 0,451-0,600; 4) крупные - Дп = 0,601-0,750; 5) весьма крупные - Дп > 0,751 мм. В.В.Друшицем и Н.Хиами (1969а, б) были предложены три типа протоконхов: а) шаровидный - при Ш-Д ≤ 0,10 мм, б) валиковидный - при Ш-Д = 0,101-0,200 и в) веретеновидный - при Ш-Д ≥ 0,201. Типы протоконхов изученных аммонитов сведены в табл.1.

Аммониты из семейства *Berriasellidae* также, как и дорзопланитиды, имеют веретеновидные и валиковидные протоконхи (см.рис.8,9), круглую или почти круглую форму сечения в плоскости симметрии. Они бывают как мелких (*Berriasella* - 0,42), так и средних размеров (*Dalmasiceras* - 0,57, *Tauricoceras* - 0,50-0,55). Этот тип протоконхов можно наблюдать на рис.8,9.

Семейство *Leumeriellidae* в основном характеризуется мелкими размерами (*Leumeriella* - 0,45), круглым сечением в плоскости симметрии и валикообразным протоконхом; реже встречаются веретеновидные протоконхи (см.рис.13).

Валиковидные, веретеновидные, а также шаровидные протоконхи мелких, средних и крупных размеров отмечаются в семействе *Douvilleiceratidae* (*Cheloniceras* - 0,45; *Epicheoniceras* - 0,52-0,69 и *Douvilleiceras* - 0,61). В медиальном сечении они имеют круглое или почти круглое сечение (см.рис.18, 23-26).

Семейство *Deshayesitidae* характеризуется постоянством формы протоконха. Здесь встречаются шаровидные протоконхи (см.рис.15) средних размеров с круглым сечением (*Deshayesites* - 0,48-0,56; *Dufrenoya* - 0,54).

Таблица I

Типы протоконок

Тип протоконка	Роды	Семейства	Надсемейства	Подотряды
Шаровидный, круглый (Ш-Д \leq 0,10 мм)	<i>Deshayesites</i>	<i>Deshayesitidae</i>	<i>Deshays-oidea</i>	<i>Ancyl-tina</i>
	<i>Dufrenoya</i>	"-	"-	"-
	<i>Chelonicerias</i>	<i>Douvill-tidae</i>	<i>Douvil-oidea</i>	<i>Douvill-tina</i>
Валиковидный (Ш-Д=0,101- 0,200 мм)	<i>Balkites</i>	<i>Berriassellidae</i>	<i>Olcost-oidea</i>	<i>Perisp-tina</i>
	<i>Leymeriella</i>	<i>Leymeriellidae</i>	<i>Hoplitoidea</i>	"-
	<i>Mathoceras</i>	"-	"-	"-
	<i>Chelonicerias</i>	<i>Douvill-tidae</i>	<i>Douvil-oidea</i>	<i>Douvill-tina</i>
	<i>Epicheloniceras</i>	"-	"-	"-
	<i>Hypacanthop-tes</i>	<i>Acanthop-dae</i>	"-	"-
Веретеновидный (Ш-Д \geq 0,201 мм)	<i>Tauricoceras</i>	<i>Berriassellidae</i>	<i>Olcost-oidea</i>	<i>Perisp-tina</i>
	<i>Parahoplites</i>	<i>Parahoplitidae</i>	<i>Douvil-oidea</i>	<i>Douvill-tina</i>
	<i>Acanthop-tes</i>	<i>Acanthop-dae</i>	"-	"-
	<i>Douvilleicerias</i>	<i>Douvill-tidae</i>	"-	"-

У представителей семейства *Parahoplitidae* веретеновидные протоконки средних и крупных размеров (0,55-0,70), а в медиальном сечении круглой формы (см. рис. 37).

У всех изученных родов семейства *Acanthoplitidae* протоконки от мелких до средних размеров. Среди родов *Colombicerias* и *Hypacanthoplitites* встречаются валиковидные, а среди *Acanthoplitites* - веретеновидные протоконки. Они характеризуются овальной, эллиптической, яйцевидной или почти круглой формой в медиальной плоскости (см. рис. 16а-д; 27б, 30).

Некоторые особенности протоконка. Изучая аммоноидея раннего мезозоя, Ю.Д. Захаров (1971, с. 35) показал, что формам со сравнительно крупными протоконками, соответствуют крупные размеры цекума и аммонителлы. Коррелятивная связь между величиной протоконка и величиной аммонителлы, а также увеличение диаметра протоконка у потомковых родов по сравнению с анцестральными, также была установлена у литоператид, тетерагонитид и голплитид яры и мела (Друшиц, Кнорина, 1981; Михайлова, 1983). Исследования Т.А. Доминадзе (1982) подтверждают мнение Ю.Д. Захарова о коррелятивной связи величины протоконок с размерами цекума и аммонителлы и в свою очередь показывает, что у форм с крупными протоконками больший диаметр первого оборота.

Указанная закономерность действительно существует, что подтверждается и нашими наблюдениями, причем увеличение размеров не ограничивается диаметром только первого оборота (табл. 3). Эти особенности в филогенезе были прослежены в семействах *Berriassellidae*, *Deshayesitidae* и *Douvilleiceratidae*.

Из берриаселлид изучены представители родов *Fauriella* и *Tauricoceras*. У первого диаметр протоконка меньше, чем у второго, возможно потомкового.

В семействе *Deshayesitidae* род *Deshayesites* изучен хорошо. Из-за плохой сохранности материала этого нельзя сказать о раковине представителей рода *Dufrenoya*, особенно не всегда удается проследить его отдельные элементы. Немногочисленный материал все-таки дает возможность уловить разницу в величинах протоконок. У дегезитов протоконки сравнительно меньших размеров чем у потомков, у дүфреной (см. табл. 3).

По своим крупным размерам протококков представители семейства *Parahoplitoidea* тяготеют к семейству *Douvilleiceratidae* (см. рис. 16).

Увеличение размеров протококков в филогенезе, наблюдаемое пока у небольшого числа родов различных семейств, конечно, не может послужить основанием для каких-либо окончательных обобщений и выводов, но с определенной долей осторожности можно отметить, что это качество, видимо, должно быть присуще всем аммонитам.

Таксономическое значение протококка. Касаясь вопросов систематики раннемеловых десмоцератид, В. В. Друиц и Н. Хвани (1969) отмечали, что размеры и форма протококка, возможно, имеет значение для семейственных категорий. Л. А. Догужаева (1974) полагает, что форма протококка в медиальном сечении имеет таксономическое значение лишь в отдельных группах раннемеловых аммонитов. Так, например, в отряде *Ammonitida* форма протококка изменчива в пределах надсемейства *Parahoplitoidea* и *Desmoseratoidea* и более устойчива у *Hoplitoidea*. Что же касается абсолютных размеров диаметров протококка, то, по мнению этого исследователя, они, по-видимому, не имеют таксономического значения на семейственном и более высоких уровнях. Указанный признак, по предположению названного автора, возможно, имеет более узкую изменчивость в пределах отдельных родов. Приводимая характеристика протококков показывает, что в одних случаях один и тот же тип протококка, его форма и размеры встречаются в гетерогенных семействах (см. табл. I). В других случаях, в пределах одного семейства можно наблюдать один или два типа протококков одинакового размера и формы. Учитывая изложенные данные мы приходим к выводу, что типы протококков, их форма и величина не имеют таксономического значения для семейственных и более низких категорий.

Стенка раковины

Стенка протококка. Раковинная железа на эмбриональной стадии развития окретировала стенку протококка, пока еще недифференцированными тканями мантии организма. По данным Х. К. Эрбена и др. (Erben, Fläie, Siehl, 1969) стенка протококка состоит из шести прослоев - двух субпризматических и четырех призматических, возникших на ранней стадии развития эмбриона. Т. Биркелунд и Х. Хансен (Birkelund, Hansen, 1968, 1974) у мезозойских аммоноидей наблюдали протококки, стенка которых состояла из двух призматических слоев - внутреннего призматического и наружного субпризматического. В. В. Друиц и Л. А. Догужаева (1981) полагают, что в описанных случаях из двух призматических слоев протококка наружный является дорсальной стенкой первого оборота. По их данным многослойность стенки протококка также не подтверждена. Они наблюдали однослойную стенку, состоящую из призматических кристаллов, выклинивавшихся в начале первого оборота. Призматический слой первого оборота появляется в последней четверти протококка, который замещает выклинивающийся призматический слой протококка. Исследования Т. А. Ломинадзе (1982) келловейских аммонитид вновь подтвердили двухслойное призматическое строение стенки протококка. Аналогичные результаты были получены также при изучении келловейских и волжских (Ломинадзе, Кванталиани, 1982; Ломинадзе, Кванталиани и др., 1984), а также раннемеловых аммонитид (табл. XXX, XXXII).

Один из призматических слоев, по нашим наблюдениям, у просепты выклинивается, а второй утолщается. Просепта с вентральной стороны образована за счет утолщения внутреннего прослойка стенки протококка (см. табл. XIII, фиг. 2а; XXVIII, фиг. 1е). С дорсальной стороны она секретировалась в складке, имеющейся, очевидно, в теле животного (Ломинадзе, 1982). Апикальный конец стен-

ки протоконка - кромка то соприкасается с цекумом (Tauricocegas, Deshayesites), то находится на определенном расстоянии от него (Mathoceras, Epicheloniceras, Parahoplites, Colombiceras, Hyracanthoplites).

Стенка первого оборота до первичного валика. Наружний призматический микрослоек выклинивается приблизительно у третьей септы (Epicheloniceras и др.), а внутренний постепенно утолщается и до первичного валика его структура не меняется.

Первичный валик. В результате сильного утолщения стенок раковины, за счет появления перламутрового слоя, вокруг устья раковины аммонителлы образуются так называемый первичный валик неправильной линзовидной формы. За первичным валиком по ходу роста аммонита расположен первичный пережим, местоположение которого на раковине определяется углом первичного пережима. Длина первичного валика нагих образцов измеряется приблизительно, так как его границы фиксируются нечетко (табл.2).

Таблица 2

Размеры первичного валика, мм

Названия семейства и рода	Длина	Толщина
<u>Berriasellidae</u>		
Dalmasiceras $K_1 b_2$	0,17	0,02
Berriasella $K_1 b_2$	0,28	0,03
Tauricocegas $K_1 b_3$	0,21-0,28	0,03
<u>Leymeriellidae</u>		
Leymeriella $K_1 a_1$	0,25-0,32	0,03
Mathoceras $K_1 a_1$	0,18	0,03
<u>Douvilleiceratidae</u>		
Epicheloniceras $K_1 a_2$	0,33	0,04
Douvilleiceras $K_1 a_1$	0,47	0,04
<u>Parahoplitidae</u>		
Parahoplites $K_1 a_2$	0,33-0,50	0,04
<u>Acanthoplitidae</u>		
Colombiceras $K_1 a_1^4$	0,21	0,03
Acanthoplites $K_1 a_3^3$	0,14	0,02
<u>Deshavesitidae</u>		
Deshavesites $K_1 a_1^4$	0,14-0,28	0,01-0,03
Dufrenoya $K_1 a_1^5$	0,23	0,04

У изученных семейств угол первичного пережима варьирует в следующих пределах: у берриасских берриаселлид от 260 до 315, алпских дегезитид от 300 до 325, алт-альпских дувиллейцератид от 270 до 290, парароплитид от 300(?) до 330, акантогоплитид от 250 до 310 и альпских леймериеллид ~280°.

Раковина аммонителлы. Аммонителлой принято называть постэмбриональную стадию в развитии аммонита, имевшего протоконку и первый оборот, включая первичный валик (Друшиц, Хямя, 1969). Выделяются следующие размерные группы раковины аммонителлы: 1) весьма мелкие < 0,60, 2) мелкие - 0,61-0,75, 3) средние - 0,76-1,00, 4) крупные - 1,00-1,50 и 5) весьма крупные - > 1,51 (Друшиц, Догужаева, 1981).

Среди изученных аммонитид по размерам выделяются три группы аммонителл: мелкие, средние и крупные. Аммонителлы средних размеров встречаются у леймериеллид (~ 0,87); средних и крупных размеров — у берриаселлид (0,83—1,05), дегезитид (0,85—1,12), дувиллейцератид (0,78—1,20); крупных — парагоплитид (1,13—1,29); мелких, средних и крупных размеров — у акантогоплитид (0,60 — 1,02).

Жилые камеры аммонителлы группируются следующим образом: дегезитиды, парагоплитиды характеризуются жилой камерой средней длины; берриаселлиды — короткой и средней; дувиллейцератиды — короткой; акантогоплитиды — от весьма короткой до средней и, наконец, леймериеллиды — короткой.

Стенка раковины после первичного вала и к а. В строении стенки раковины после первичного валика принимает участие три слоя. Наружний призматический слой, по данным ряда исследователей (Друшиц, Хвामी, 1970; Birkelund, Hansen, 1975; Друшиц, Догужаева, 1981 и др.), закладывается под первичным валиком. Далее он выходит наружу, образуя внешнюю стенку раковины. Снаружи этот слой покрыт перистоакромом, образованным, по-видимому, одновременно с наружным призматическим слоем, сохраняющимся только между оборотами спирали. Пластинчатый слой формируется и начинается там же, где и наружный призматический слой. Указанные авторы допускают также наличие третьего, но очень тонкого внутреннего призматического слоя, который мог и не сохраниться в процессе fossilization. Однако Х.К.Эрбен и др. (Erben, Flajs, Siehl, 1969) наблюдали случаи, когда внутренний призматический слой появляется в конце второго оборота.

По данным Т.А.Ломинадзе (1982) и нашим наблюдениям (Ломинадзе, Кванталиани, 1982) стенка раковины после первичного валика становится двухслойной. Внутренний призматический слой появляется позднее и не у всех точно можно зафиксировать время его появления. Например, у рода *Tauricocegas* он, как видно, появляется на втором обороте, у аптского рода *Acanthochoplites* — в начале 3-го оборота. С момента появления внутреннего призматического слоя стенка раковины состоит из трех слоев; соотношение толщины слоев с ростом раковины меняется и может быть различным. Так у берриаселлид (*Dalmaticegas*) перламутровый слой в конце третьего оборота в 3—4 раза может превосходить призматические слои. У *Tauricocegas* на пятом обороте это соотношение — 1:6:1.

Таким образом, внешняя часть раковины построена тремя слоями, а внутренняя, как предполагали, всегда состоит из одного внутреннего призматического слоя (Birkelund, Hansen, 1968; Друшиц, Хвामी, 1970; Друшиц, Догужаева, Ломинадзе, 1977; Друшиц, Догужаева, 1981; Ломинадзе, 1982 и др.), при этом наружный призматический и пластинчатый слои, выклиниваясь, прикрепляются к наружному призматическому слою предыдущего оборота.

Наши наблюдения над ранними стадиями развития раковин аммонитов подтверждают указанную особенность. Что же касается более поздних, то мы наблюдали несколько иную картину у представителей родов *Colombicegas* и *Paracanthochoplites* в начале жилой камеры на внутренней части раковины (дорсальной стенке) в месте сопряжения смежных оборотов, там где образуются так называемые "мостики". У представителей рода *Paracanthochoplites* (табл. X LI, фиг. 1г—е; табл. X LVI, фиг. 1б; табл. X LVII—X LIX; рис. 28в—д) в конце пятого оборота дорсальная стенка состоит из четырех слоев — наружного призматического, перламутрового, морщинистого и внутреннего призматического. Вентральная стенка предыдущего 4-го оборота состоит из внутреннего призматического, морщинистого, перламутрового и наружного призматического слоев. Таким образом, стенка между смежными оборотами на поздней стадии онтогенеза у некото-

Диаметры протоконок, раковины аммонитов, 1-го и 2-го оборотов, размеры декума, фиксатора и угла первичного пережима

Название семейства и рода	№ обр.	Дп	дп	Дам	Д _I	Д ₂	Дп	дп	Ф	ш ⁰
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Barris - dae Tauricoeras	4(3017/I-12)	0,55	0,49	1,05	1,23	2,40	0,10	0,10	?	315 ⁰
	4(3017/I-15)	0,50	0,43	0,94	1,18	2,30	-	-	-	-
	4(3017/2-I)	0,55	0,48	-	1,26	2,55	-	-	-	-
Dalmasicoeras	4(3025/I-6)	0,57	0,53	0,90	0,96	1,89	-	-	-	-
Fauriella	4(3026/I-6)	0,51	0,42	0,83	1,04	1,88	0,09	0,08	-	260 ⁰
Leumer - dae Leumeriella	I07(5/I)	0,50	0,48	0,98	1,05	2,07	0,15	0,12	0,17	-
	I07(1/I4)	0,41	0,39	0,90	0,96	2,18	0,14	0,11	0,12	-
Methoceras	4(500/I04)	0,45	0,42	0,87	1,05	2,18	0,12	0,09	0,22	280 ⁰
	I07(I/6)	0,41	0,38	0,86	0,98	2,18	0,12	0,11	0,15	-
	I07(I0/I)	0,45	0,38	0,90	0,98	2,30	0,15	0,12	-	-
Deshayes - dae Deshayes-s	4(3053/a-4)	0,34	0,32	0,85	0,94	2,00	-	-	-	-
	4(3053/a-6)	0,49	0,46	1,07	1,17	2,35	-	-	-	325 ⁰
	4(3053/a-8)	0,56	0,46	1,04	1,22	2,22	0,10	0,08	0,10	300 ⁰
	4(3053/a-25)	0,51	0,46	1,02	1,19	2,40	-	-	-	320 ⁰
	4(3055/6-20)	0,53	0,43	1,02	1,19	2,40	0,08	0,08	-	320 ⁰
	4(3057/4-I)	0,50	0,41	1,00	1,09	2,15	-	-	-	320 ⁰
	8(K/I-15)	0,48	0,48	1,12	1,36	2,75	0,14	0,12	0,13	300 ⁰
Dufrenoya	4(3057/5-6I)	0,54	0,54	1,12	1,32	2,88	0,08	0,08	0,11	315 ⁰
Douvil - dae Chelon-ras	400/230	0,45	0,40	0,87	0,98	2,15	-	-	-	280 ⁰
	40I/230	0,43	0,36	0,78	1,14	2,38	0,11	0,08	0,10	270 ⁰
Epich-ras	402/230	0,52	0,41	0,98	1,12	2,25	0,11	0,08	0,15	280 ⁰
	403/230	0,52	0,45	1,02	1,20	2,50	-	-	-	-
	404/230	0,69	0,58	1,20	1,95	2,78	0,12	0,10	0,18	280 ⁰
	405/230	0,53	0,42	0,98	1,10	2,40	0,10	0,10	0,14	280 ⁰
	406/230	0,53	0,42	0,94	1,13	2,55	-	-	0,15	280 ⁰
	407/230	0,57	0,42	1,01	1,26	2,50	0,10	0,10	-	270 ⁰
	408/230	0,53	0,46	1,02	1,25	2,50	0,10	0,10	0,21	290 ⁰
Douv-ras	4(II0/73)	0,61	0,42	1,02	1,29	2,40	0,14	0,14	-	270 ⁰
Parabop - dae Parab-tes	8(XK/I3-I)	0,58	0,55	1,29	1,43	2,75	0,15	0,15	0,32	320 ⁰
	4(3053/5-6)	0,70	0,65	-	1,50	3,10	0,15	0,15	0,42	325 ⁰
	8(I0I/90)	0,55	0,50	1,28	1,32	2,55	0,10	0,10	-	315 ⁰
	8(XK/I8-3)	0,55	0,50	1,25	1,35	2,55	0,10	0,10	0,30	300 ⁰

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	II
<i>Acanthop-tes</i>										
<i>Colombicor.</i>	8(101/359)	0,50	0,40	0,85	1,00	2,12	0,09	0,09	0,19	270 ⁰
<i>Parac-tes</i>	4(ХК/5-6)	0,53	0,41	0,97	1,14	2,25	0,10	0,09	0,12	298 ⁰
	4(ХК/10-1)	0,54	0,43	0,95	1,09	2,00	0,10	0,09	0,10	310 ⁰
<i>Acanth-tes</i>	8(105/133)	0,46	0,37	0,87	1,04	1,95	0,08	0,08	0,17	270 ⁰
	8(III/5-83)	0,60	0,46	1,00	1,22	2,30	-	-	-	275 ⁰
	8(III/5)	0,53	0,46	1,02	1,16	2,20	0,13	0,12	-	280 ⁰
	8(106/34)	-	-	-	-	-	-	-	0,08	-
	4(3052/7-II)	0,53	0,41	0,92	1,12	1,98	0,12	0,10	0,17	265 ⁰
<i>Нурас-tes</i>	4(3052/7-16)	0,56	0,43	0,95	1,19	2,05	0,12	0,10	0,10	270 ⁰
	4(3059/3-5)	0,53	0,40	0,88	1,12	2,05	0,12	0,10	0,12	265 ⁰
	4(К/6-2)	0,51	0,40	0,92	1,05	2,05	0,12	0,12	-	275 ⁰

рых аммонитид состоит из 8, а не из 6 слоев, как это предполагалось раньше (Догужаева, 1980). Описанные слои, обнаруженные у перечисленных родов, особенно хорошо прослеживаются при наличии мостиков. Очевидно аммониты нуждались в укреплении раковины с дорсальной стороны, так как в этом месте смежные обороты не опираются. Там, где обороты плотно прилегают друг к другу с дорсальной стороны, по нашему предположению, вполне достаточным оказывается один слой.

Таксономическое значение строения стенки раковины. Литературные данные (Догужаева, 1974; Друщиц, Догужаева, 1981; Доминадзе, 1979, 1982 и др.) и собственные наблюдения над строением стенки раковины, длиной жилой камеры аммонителлы и первичного валика показали, что эти признаки не имеют таксономического значения.

Фиксатор

Форма и размеры фиксатора. Фиксатор (проок-фон) представляет органическое образование и характеризуется сложным строением и весьма большим многообразием форм и размеров, что было выявлено работами последних лет (Друщиц, Хиами, 1970; Захаров, 1972, 1978; Доминадзе, 1982; Друщиц и др., 1983). В медиальном сечении раковины он имеет вид нити или тяжа, отходящего от цекума, обычно с небольшим коническим расширением у последнего (Друщиц, Догужаева, 1981).

Рассматриваемый структурный элемент, начиная с Е.Минье-Шильма (Munier-Chalmas, 1873) описывался многими исследователями (Grandjean, 1910; Шульга-Нестеренко, 1926; Volkova, 1936; Боголюбовская, 1959; Erben, 1984; Друщиц, 1956 и др.). По представлению некоторых из них (Munier-Chalmas, 1873; Шульга-Нестеренко, 1926) овязка, существующая в виде ленты или нити между протоконхом и цекумом, должна была играть роль опфона в эмбриональной камере.

Фиксатор может иметь как короткую, так и длинную связку; его сочленение с цекумом может происходить различными способами (Захаров, 1972, 1978; Друщиц и др., 1983).

У юрских и меловых аммонитид выделяют следующие типы: а) сложный фиксатор

сатор, состоящий из многочисленных коротких связок или тяжей, б) простой, состоящий из бочала, охватывающего цекум и связки, или тяжа, в) фиксатор, имеющий вид одинарной или раздвоенной трубки, отходящей от цекума, г) фиксатор, имеющий вид широкой ленты, отходящей от цекума, д) фиксатор, имеющий вид широкого конуса. Сравнительно недавно было еще выявлено большое разнообразие форм фиксаторов (Друщиц, Догужаева, 1981; Друщиц и др., 1983).

По длине связки различают четыре группы фиксаторов (Захаров, 1978; Друщиц, Догужаева, 1981; Т.А.Ломинадзе, 1982) по соотношению длины ленты фиксатора к диаметру цекума рассматривает 3 типа фиксатора. Мы, в основном, принимаем размерные группы фиксаторов, предложенные Ю.Д.Захаровым (1978), но, в свою очередь, добавляем еще одну и, таким образом, различаем 5 групп фиксаторов: 1) фиксатор с весьма короткой связкой - 0,06, 2) короткой - 0,061-0,100, 3) средней - 0,101-0,200, 4) длинной - 0,201-0,300 и 5) весьма длинной - 0,300 и более.

У *Mathoceras* был обнаружен длинный фиксатор (0,22). Короткую связку фиксатора имели представители *Cheloniceræ* (0,10), короткую и длинную - *Ericheloniceræ* (0,09-0,21). Парагоплитиды характеризуются фиксаторами средней длины, длинной и весьма длинной связками (0,18-0,42). Среди представителей семейства *Acanthoplitidae* встречается фиксаторы, имеющие короткую и средней длины связку (*Colombiceræ*, *Acanthoplitæ*, *Paracanthoplitæ* - 0,07-0,19), только средней (*Paracanthoplitæ* - 0,10-0,12); в пределах одного рода могут встречаться сразу три размерные группы - с короткой, средней и длинной связкой (*Diadosceræ* - 0,08-0,25). Фиксаторы со связками средней длины (в редких случаях и более) встречаются у дегезитид (*Dehayeites* - 0,10-0,21, *Dufrenoya* - 0,11).

Некоторые особенности фиксатора. Несмотря на то, что последнее время при исследованиях широко используется электронный микроскоп, степень изученности фиксатора, как мы полагаем, остается неудовлетворительной. Это, видимо, вызвано различными причинами и в первую очередь редкой сохранностью его в ископаемом состоянии. Во-вторых, фиксатор не всегда находится в плоскости симметрии, поэтому часто в процессе шлифования исчезает. В-третьих, большое значение имеет качество протравки кислотой, обуславливающей четкую видимость структур и создание необходимого рельефа для изучения и фотографирования в электронном микроскопе. Помимо описанных в литературе самых разнообразных форм фиксаторов, имеющих сложное строение, нами обнаружены ранее неизвестные его структуры. Так, например, органические нити, отходящие от фиксатора в виде распорок, как бы подпирая его (роды *Ericheloniceræ*, *Paraploplitæ*, *Colombiceræ* и *Mathoceras*). Они возможно представляют вертикальные мембраны, упоминаемые Ю.Д.Захаровым (1972), укрепляющие фиксатор в протококке. В пределах вида эти структуры у одних индивидов могут присутствовать, а у других - отсутствовать (см. рис. II б, в; 276, в, д; 30а, б, г; табл. XIII, фиг. 4; табл. XIV, фиг. 1б; табл. XV, фиг. 1а; табл. XX, фиг. 2а; табл. XXI, фиг. 1а, б; табл. XXVII, фиг. 1г; табл. XXX, фиг. 1б; табл. XXXI, XXXII; табл. XXXIX, фиг. 1б, в, 2; табл. XLIV, фиг. 1а; табл. I, фиг. 2в; табл. LVI-LVIII).

У *Paraploplitæ debilis* I. Mich. (экз. 4(3053/5-6) наблюдается фиксатор, представляющий собой небольшой фрагмент (обрывок) длиной 0,03 мм (см. табл. LVII). По-видимому, на самой ранней стадии эмбрионального развития произошел срыв органической пленки фиксатора. Слегка закручиваясь у цекума, органическая пленка берет свое начало рядом с точкой сочленения обрывка фиксатора с цекумом (см. табл. LVII, фиг. 1а, б). Далее фиксатор тянется обычно в виде длинной связки. Помимо длинной связки имеется фиксатор и с короткой

связкой, начинающейся от цекума, чуть ниже оборванного фиксатора. Помимо названных, были обнаружены и другие структуры (Кванталиани 1964в, здесь см. рис.19в, г; табл. XXX, фиг. 1б; табл. XXXIII; табл. XXXIV, фиг. 1а).

Таксономическое значение фиксатора. По В.В. Друщицу и Н. Хиами (1969) фиксатор может быть использован в качестве таксономического признака для высших систематических категорий (выше надсемейств). По данным Л.А. Догужаевой (1974), фиксатор имеет систематическое значение на уровне отрядов или надсемейств. Так, например, представители филоператид и литоператид характеризуются короткими фиксаторами. У аммонитид в надсемействах *Deshayesitoidea*, *Pezahoplitoidea* и *Noplitoidea* фиксаторы средней длины; *Pezamoseratoidea* характеризуются очень длинными фиксаторами. Позднее В.В. Друшиц и Л.А. Догужаева (1981) в пределах одного рода наблюдали связи фиксаторов, длина которых варьирует в широких пределах - от 0,15 до 0,56 (*Scaerodidiscus*). Поэтому они советовали оценивать таксономическое значение этого элемента с большой осторожностью. На основании анализа литературных данных и нашего материала, мы пришли к заключению, что фиксатор, его длина и форма не должны иметь таксономического значения.

Цекум и сифон

Фиксатор, цекум и сифон - это отдельные части единого целого, мягкого тела организма. Сифон рассматривается как сильно суженный задний конец внутренностного мешка, а полость сифона - как задний отдел вторичной полости тела. Сифон начинается небольшим шаровидным или каплевидным вздутием, называемым цекумом (Huatt, 1872). Внутри сифона у аммонитов были обнаружены кровеносные сосуды (Друщиц, Догужаева, 1981; Друщиц и др., 1982). Сифон с помощью органических мембран (Друщиц, Догужаева, 1981) прикрепляется к вентральной стенке, а также к септам и стенкам раковины. У аммонитов начало сифона похоже на начало сифона у современной спирулы и отличается от таковой у наутилуса (Друщиц, Догужаева, 1981 и др.). С помощью сифона современные наутилусы свою плавучесть прекрасно регулируют. Цекум, сифон (и, возможно, фиксатор у аммонитов) осуществляли, аналогично современному наутилусу, контроль за регулирующей газовой-жидкостной системы в гидростатических камерах.

Данные об изменении диаметра цекума, сифона, отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота, отношение длины неорганической части септальной трубки к органической части оболочки сифона приведены в таблицах 3-6.

Форма и размерные группы цекума. У преских и меловых аммонитов форма цекума изменяется в широких пределах. В плоскости симметрии выделяются три основных типа цекума: 1) каплевидный - при $D_c < d_c$, 2) шаровидный - при $D_c = d_c$ и 3) чашевидный - при $D_c > d_c$ и следующие размерные группы: а) очень мелкий - $d_c < 0,07$, б) мелкий - $d_c = 0,071-0,100$, в) средний - $d_c = 0,101-0,130$, г) крупный - $d_c = 0,131-0,200$ и д) очень крупный - $d_c > 0,201$ (Друщиц, Догужаева, 1981).

Цекум обычно прилегает к вентральной стенке. В отдельных случаях стенка цекума непосредственно сочленяется со стенкой протоконха (см. табл. XXX). Стенка цекума почти у всех изученных аммонитов состоит из известковой оболочки. Толщина ее (0,02) в некоторых случаях (*Pezahoplitidae*) составляет 67% толщины стенки протоконха (0,03). У просепты цекум резко сужается и переходит в сифон.

В большинстве случаев цекум полностью расположен в пределах протоконха, но иногда может находиться и в протоконхе и в первой камере.

Цекумы у *Deshayesitidae*, *Acanthoplitidae*, *Berriacellidae* и *Leumeri-*
5. И.В. Кванталиани

ellidae от мелких до средних размеров (см. табл. 3), шаровидные и каплевидные.

Среди *Douvilleiceratidae* и *Parahoplitidae* можно встретить от мелких чаще до средних или крупных размеров цекумы шаровидной и каплевидной формы.

Положение сифона в фрагмоне. Изученные аммониты на ранних стадиях онтогенеза можно отнести к группе с относительно нестабильным положением сифона. На более поздних - встречается как с привентральным, так и с вентрально-краевым положением, иногда плотно прилегая к вентральной стенке или находясь от нее на значительном расстоянии (см. рис. 38-40).

У представителей семейств *Berriacellidae* и *Parahoplitidae* в первой половине I-го оборота сифон занимает центральное положение. В конце того же оборота у перечисленных, а также и у *Douvilleiceratidae* - субцентральное. У отдельных представителей семейства *Acanthohoplitidae* на I-м обороте положение сифона центральное и субцентральное. На последующих он может занимать вентрально-краевое положение, плотно прилегая к вентральной стенке (*Dalmasiceras*, *Berriacellidae*). Такое же положение занимает сифон у представителей семейства *Douvilleiceratidae*. Однако у некоторых *Berriacellidae*, *Douvilleiceratidae* и *Acanthohoplitidae* сифон (на 4-6-м оборотах) от вентральной стенки раковины находится на значительном расстоянии.

Среди представителей *Parahoplitidae* на первых трех оборотах сифон занимает привентральное положение, а затем вентрально-краевое, плотно прилегая к вентральной стенке, хотя в отдельных случаях может находиться от нее и на значительном расстоянии.

Несколько иное расположение сифона наблюдается у представителей семейств *Desahuzeitidae* и *Leumeriellidae*. У *Desahuzeitidae* и *Leumeriellidae* в первой половине I-го оборота сифон сразу же занимает почти привентральное положение. У *Desahuzeitidae* к концу первого и на последующих оборотах, а у *Leumeriellidae* начиная со второго оборота - вентрально-краевое, плотно прилегая к вентральной стенке. Л.А. Догужаева (1974) и В.В. Друщиц (Друщиц, Догужаева, 1981) у *Desahuzeitidae* в отличие от нас, в первой половине I-го оборота наблюдали субцентральное положение сифона.

Изменение диаметра сифона в онтогенезе в пределах отдельно взятого семейства незначительно. Абсолютные диаметры у *Tauricoseras* составляют 0,38-0,50, *Dalmasiceras* - 0,55, (*Berriacellidae*); *Leumeriellidae* - 0,38; *Desahuzeitidae* - 0,26-0,57; *Acanthohoplitidae* - 0,43-0,60; *Douvilleiceratidae* - 0,45-0,71; *Parahoplitidae* - 0,90 (табл. 4).

Таксономическое значение цекума и сифона. Размеры и форма цекума, а также положение сифона в фрагмоне изучались с семидесятых годов (Друщиц, Хямя, 1969; Захаров, 1971, 1978; Догужаева, 1974; Друщиц, Догужаева, Ломинадзе, 1977; Ломинадзе, 1979; Друщиц, Догужаева, 1981 и др.). По мнению ряда специалистов по внутреннему строению раковины аммонитид цекум не должен иметь какого-либо таксономического значения. Что же касается положения сифона на первых оборотах у раннемеловых, а также у позднемеловых аммонитид (как планоспиральных, так и гетероморфных) оно имеет таксономическое значение на уровне отрядов или надсемейств (Друщиц, Хямя, 1970; Догужаева, 1974; Друщиц, Догужаева, 1981; Догужаева, Михайлова, 1982; Ломинадзе, 1982). Несмотря на незначительное отклонение на I-м обороте, можно все же сказать, что у изученных аммонитов (*Berriacellidae*, *Douvilleiceratidae*, *Acanthohoplitidae* и *Parahoplitidae*) положение сифона примерно центральное или субцентральное. Как мы полагаем, такое положение сифона гетерогенных аммонитов лишает этот признак таксономического значения.

Если принять положение сифона в фрагмоне за таксономический признак,

Изменение диаметра олюфа

Название семейства и рода	№ обр.	C ₀	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅
I	2	3	4	5	6	7	8
<u>Berriabellidae</u>							
<u>Taurioceras</u>	4(3017/I-12)	0,07	0,10	0,16	0,27	0,38	-
	4(3017/I-15)	-	-	-	-	0,38	0,63
	4(3017/2-I)	-	-	-	-	0,50	0,80
<u>Dalmasiceras</u>	4(3025/I-6)	-	-	-	0,28	0,55	0,65
<u>Leymeriellidae</u>							
<u>Leymeriella</u>	I07(I/I4)	0,05	0,08	0,18	0,25	0,68	-
	I07(5/I)	0,08	0,10	0,25	0,32	-	-
<u>Mathoceras</u>	4(500/7-3)	0,06	0,11	0,11	0,18	0,38	-
	I07(I/6)	0,05	0,08	0,18	0,38	0,75	-
	I07(I0/I)	0,05	0,12	0,25	0,42	-	-
<u>Deshayesitidae</u>							
<u>Deshayesites</u>	4(3053/a-6)	-	-	-	-	0,43	-
	4(3053/a-8)	0,07	-	0,14	0,20	0,26	-
	4(3053/a-25)	-	-	0,17	0,30	-	-
	4(3055/6-20)	0,07	-	0,17	0,34	0,54	-
	4(3057/4-I)	-	-	0,14	0,29	-	-
	8(K/I-15)	0,08	0,12	0,17	0,34	-	-
<u>Dufrenoya</u>	4(3057/5-61)	0,06	0,09	0,15	0,33	0,57	-
<u>Acanthohoplitidae</u>							
<u>Colombiceras</u>	4(K/2-I)	0,06	0,09	0,17	0,30	0,60	0,90
	4(XK/5-6)	0,07	0,10	0,17	0,32	-	-
	4(XK/10-I)	0,07	0,10	0,17	0,36	-	-
<u>Acanthohoplites</u>	8(I05/I33)	0,07	0,10	0,14	0,32	0,43	-
	8(III/5)	0,05	0,14	0,20	0,37	0,60	-
	8(III/5-83)	0,08	0,11	0,19	0,36	-	-
	4(3052/7-II)	0,08	0,11	0,17	0,31	0,56	0,66
<u>Hypacanthoplites</u>	4(3052/7-16)	0,08	0,12	0,17	0,31	-	-
	4(3059/3-5)	0,08	0,10	0,17	0,27	-	-
	4(K/6-2)	0,08	-	0,15	0,29	0,60	-
<u>Douvilleiceratidae</u>							
<u>Douvilleicerias</u>	4(I10/73)	0,06	0,09	0,18	0,30	0,65	1,35
<u>Epicheloniceras</u>	402/230	0,06	0,09	0,19	0,29	0,45	-
<u>Cheloniceras</u>	400/230	0,06	0,09	0,18	0,36	0,71	1,40
<u>Parahoplitidae</u>							
<u>Parahoplites</u>	4(3053/5-6)	0,06	0,12	0,20	0,45	0,90	-

Таблица 5

Отношение длины неорганической части септальной трубки к органической части оболочки сифона

Название семейств и рода	№ обр.	0 _I	0 ₂	0 ₃	0 ₄	0 ₅	0 ₆	0 ₇
		с/о						
<u>Berriasellidae</u>								
Tauricoceras	4(3017/I-16)	-	-	-	-	0,09	0,06	0,13
Dalasiceras	4(3025/I-6)	-	-	-	0,12	0,09	-	-
<u>Deshayesitidae</u>								
Deshayesites	8(K/I-15)	0,06	0,04	0,09	0,13	-	-	-
Dufrenoya	4(3057/5-6I)	0,10	0,17	0,16	0,34	-	-	-
<u>Parahoplitidae</u>								
Parahoplites	8(XK/I3-I)	0,07	0,11	0,08	-	-	-	-
	4(3053/5-6)	0,05	0,10	0,09	0,09	-	-	-
<u>Acanthohoplitidae</u>								
Colombiceras	8(K/8-26)	0,13	0,08	0,10	0,20	-	-	-
	8(101/359)	0,17	0,20	0,17	-	-	-	-
Diadochoceras	8(XK/36-I)	0,11	0,12	0,16	-	-	-	-
Paracanthohopl.	4(K/5-7)	0,14	0,07	0,10	0,08	0,09	-	-
	4(XK/5-6)	0,10	0,08	0,16	0,08	-	-	-
Acanthohoplites	8(106/34)	0,13	0,09	0,22	0,13	-	-	-
	8(105/133)	0,11	0,06	0,30	0,14	0,13	-	-
Hypacanthoplites	4(III/5-8)	0,12	0,14	0,14	0,15	-	-	-
<u>Douvilleiceratidae</u>								
Douvilleiceras	4(501/4)	-	-	0,10	0,12	0,15	-	-

Таблица 6

Отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота (с/в)

Названия семейств и родов	№ обр.	0 ₀	0 _I	0 ₂	0 ₃	0 ₄	0 ₅
<u>Berriasellidae</u>							
Tauricoceras	4(3017/I-12)	0,32	0,29	0,23	0,18	0,12	0,10
	4(3017/I-15)	-	-	-	-	0,12	0,09
	4(3017/2-1)	-	-	-	-	0,12	0,10
Dalasiceras	4(3025/I-6)	-	-	-	0,22	0,11	0,06
<u>Leuveriellidae</u>							
Mathoceras	4(500/104)	0,75	0,29	0,18	0,14	0,13	-
<u>Deshayesitidae</u>							
Dufrenoya	4(3057/5-6I)	0,26	0,19	0,15	0,13	0,09	-
<u>Douvilleiceratidae</u>							
Douvilleiceras	4(110/73)	0,50	0,23	0,26	0,23	0,20	0,18
<u>Parahoplitidae</u>							
Parahoplites	4(3053/5-6)	0,33	0,29	0,22	0,19	0,16	-

то, к примеру, заведомо гетерогенные семейства *Dechaussitidae* и *Leuermiellidae*, у которых сифон в первой половине I-го оборота занимает почти при-вентральное положение, а на последующих - вентрально-краевое, плотно приле-гая к вентральной стенке раковины, должны быть отнесены к одному таксону - семейству, надсемейству или, по крайней мере, к одному подотряду, что при-ведет нас к неизбежной ошибке. В действительности, названные семейства отно-сятся не только к разным надсемействам, но и подотрядам - первое к *Ancylotreta*, а второе - к *Pterisphinctina*.

Нельзя принять за систематический признак и значительное удаление си-фона от вентральной стенки раковины или его плотное прилегание к той же сте-нке, наблюдаемое на поздних оборотах. В первом случае в один таксон попали бы представители разных семейств - *Berriassellidae*, *Douvilleiceratidae* и *Acanthoplutidae*. В другом случае - некоторые *Berriassellidae*, *Paraplutidae*, *Dechaussitidae* и *Leuermiellidae*, в действительности относящиеся к разным надсемействам и подотрядам.

Таким образом, анализ собственного и литературного материала показыва-ет, что изменчивость диаметра сифона не может быть использована в качестве систематического признака. Форма и размеры цекума, изменчивые в пределах даже одного вида, повторяются в различных родах гетерогенных семейств и вме-сте с положением сифона в фрагмоне не могут иметь таксономического значе-ния для семейственных и низших категорий.

Септы

Существенными и наиболее важными морфологическими элементами раковины аммонитид являются септы и муральные гребни. Эти последние участвуют в сло-жном процессе образования септ. Каждый отдельно взятый структурный элемент, в том числе и септы и муральные гребни, являются продуктом секреции гистоло-гически дифференцированных различных зон эпителия мантии. Установление му-ральных гребней имеет большое значение для выяснения и разгадки механизмов построения септ. Морфологии септ, септальным трубкам, их биологическому значе-нию в разное время и особенно за последние два десятилетия были посвящены многочисленные работы. Во многих из них септы рассматриваются как опорные структуры, укрепляющие стенки раковины. Данные о числе септ на обороте, об изменчивости расстояний между ними в процессе онтогенеза стали накапливать-ся лишь в последние три десятилетия.

И с т о р и я и з у ч е н и ю с т я. Среди многочисленных элемен-тов внутреннего строения раковины аммонитов особое внимание привлекает коли-чество септ и расстояния между ними, стадии роста, строение септальных тру-бок, аннулярных валиков, манжет, механизм образования септ и т.д., с той или иной полнотой нашедшие отражение в ряде работ.

Первые попытки получения информации о росте раковины у наутиллоидей путем измерения расстояний между септами принадлежит, по-видимому, В.Н.Шма-новскому (1948). Он, как у современных, так и у ископаемых наутиллоид, изме-рял углы, образованные касательными к двум соседним септам - септальные уг-лы. Х.Хельдер (Hölder, 1952) и Е.Ошля (Oschale, 1958) по обломкам раковин аммонитов сделали первую попытку изобразить в графиках сближение септ у жи-лой камеры. Эта особенность рядом исследователей рассматривалась как при-знак зрелости особи (Джанелидзе, 1946; Маконьки, 1963; Ломинадзе, 1967 и др.).

А.И.Джанелидзе (1946) довольно подробно и Н.Г.Химшиашвили (1957) нес-колько видоизменено рассматривают вопрос о механизме построения септ у ам-моноидей, о чем будет сказано далее.

Ю.Н.Попов (1959) указывает, что биологическое значение септ у амmonoидей лежит в области, резко отличной от чисто механических представлений Е. Праффа (Praff, 1911), который септы и раковину рассматривал исключительно с точки зрения "сопротивления материалу". Сильный удар назад при движении наружноракoвалкиных моллюсков при отсутствии септ, по мнению Ю.Н.Попова, должен был загнать тело животного глубоко в раковину. Следовательно, выделение септ является биологической необходимостью, обеспечивающей им возможность реактивного движения.

Х.Халдер (Holder, 1900) менее надежным признаком окончания роста раковины считает сближение и упрощение перегородок: известны случаи, когда этот признак наблюдался не на самых последних перегородках. Это можно объяснить временно возникавшими неблагоприятными для роста внешними условиями среды обитания. Приблизительно к такому же выводу пришел и С.В.Мюллер (Muller, 1970).

Интересные соображения можно найти в работе Ф.Брауна (1964). Он отмечает, что биологические ритмы соответствуют лунному месяцу и допускает построение перегородок у амmonoидей с месячным интервалом. Зная количество септ в фрагменте, можно определить количество прожитых головоногим лет.

Согласно исследованию К.Матвея (Matvei, 1967) и Х.К.Эрбена, Г.Флайса и А.Эйля (Erben, Flajs, Eichl, 1969) было установлено, что септа амmonoидей состоит из одного перламутрового слоя, покрытого с обеих сторон тонкими коллоидными мембранами.

А.Н.Иванов (1971, 1975), учитывая число перегородок в раковине в целом и по оборотам и другим признакам, разделяет мнение о лунном ритме в построении септ, высказанное Ф.Брауном (1964). При замедленном росте септы располагаются ближе, а при ускоренном - дальше от предыдущей перегородки. Следовательно, о темпах роста раковины можно говорить по расстоянию между септами, а воздушные камеры рассматривать как регистрирующие структуры. Основная идея о лунном ритме построения септ приводится и в другой работе (Иванов, Стумбур, 1975). В ней предлагается различать тахи- и брадиморфные типы кривых межсептальных расстояний.

Ю.Д.Захаров (1971, 1978) рассматривает вопрос о корреляционных связях между отдельными органами цефалопод, в частности о связи между числом камер фрагмoкoна и формой его поперечного сечения.

Выяснению палеобиологических вопросов происхождения и образования складчатых перегородок, формы и структуры раковины посвящает несколько работ Г.Вестерманн (Westermann, 1971, 1973, 1975, 1975a и др.). Рассматривая прочность вогнутых перегородок и пределы обитания ископаемых головоногих, Г.Вестерманн (1973) полагает, что она определяется толщиной перегородки и радиусом ее кривизны. В другой статье Г.Вестерманн (1975a) предлагает модель происхождения, функционирования и образования складчатости септ, рассматривая их как опорные структуры, поверхность которых у амmonoидей приобретает складчатый характер. Складчатость, по его мнению, сокращает расстояние между септами и, тем самым, укрепляет стенки раковины. В процессе эволюции амmonoидей степень складчатости увеличивалась. В онтогенезе функции перегородок менялись. На ранних стадиях вогнутые септы сдерживали давление, передаваемое извне через тело животного. В дальнейшем, становясь складчатыми, они приобретали функцию доминирующих укрепляющих стенок раковины. С увеличением складчатости уменьшается толщина перегородок. Близкие идеи были высказаны Х.Матвеем (Matvei, 1975), который допускал, что амmonoиды были пелагическими животными, обитавшими на глубине до 1000 м.

У.Байером (Bayar, 1972) различные формы изменчивости связываются с половым диморфизмом. Изучая модели перегородок и учитывая их особенности у аммонитов он (Bayar, 1978) выдвигает гипотезу, согласно которой внутрикамерное давление было выше внешнего по сравнению с современным наутилусом.

По А.Зейлахеру (Zeilacher, 1975) перегородки образуются путем выдвигания конглобиновой мембраны, которая затем минерализуется. В раковинах цефалопод они отражают форму мантийного мешка. Согласно проведенным опытам с надувными резиновыми шарами и цилиндрическими трубками и учитывая характер перегородочных линий, складчатость их он объясняет формой сечения оборотов. Число неукрепленных участков в стенках фрагмокона сокращалось до минимума, благодаря чему уменьшалась толщина конотек.

По скорости роста, определяемой по количеству септ, меловые аммониты Н.К.Яковлева и Е.Н.Горохова (1975) относят к трем группам: быстрорастущим, среднерастущим и медленно растущим. Отсутствие заметного скачка в росте аммонитов указывает на то, что все они жили в сравнительно мало изменяющихся условиях среды в течение всей жизни. По данным названных исследователей, средний показатель для 3-го оборота прских аммонитов в большинстве случаев 12-13 перегородок, тогда как у меловых он колеблется в основном в пределах 14-17. Такой замедленный рост аммонитов, очевидно, зависел от постепенного понижения температуры воды в море с середины волюжского времени до позднемеловой эпохи.

Новые данные о структуре фрагмокона каменноугольных, триасовых и меловых аммонидей приводятся в работе Ю.Д.Захарова и В.С.Кривошапкиной (1976). Они различают три основных постэмбриональных периода роста - торпидальный (замедленный), фреквентальный (ускоренный) и иррегулярный (неравномерный). Продолжительность этих периодов у разных групп аммонидей различна, а у представителей одних и тех же форм приблизительно одинакова. Авторы предполагают, что формирование одного оборота фрагмокона в среднем происходило за 1,3-1,7 года. В ступенях серий септ второго порядка (реже отдельных септ) отражаются, по их мнению, лунные ритмы. Учитывая число оборотов, по интерпретации авторов, продолжительность формирования раковины колеблется от шести с половиной лет до полутора-двух десятков лет. Эта же идея повторяется и в монографии Ю.Д.Захарова (1978).

Давая общую характеристику отряду литоцератид и касаясь вопроса числа септ в пределах одного оборота, которые варьируют от II до 19-20, В.В.Друщиз и М.В.Кворина (1981) не могут пока уловить (как об этом говорят сами авторы) какой-либо закономерности. Межсептальные расстояния, по их данным, могут варьировать иногда в значительных пределах.

В.В.Друщиз и Л.А.Догужаева (1981) полагают, что септы, их количество и расстояния между ними у головоногих моллюсков позволяют восстановить особенности развития, в частности у аммонитов, а также влияние на темп роста различных эколого-биомических факторов среды обитания (соленость, питание, размножение, патология и т.д.). Более или менее постоянное число септ на каждом обороте указывает на благоприятные условия существования, нормальный режим питания, относительно стабильные условия температуры и солености. Изменчивое число септ, часто увеличенное, должно указывать на замедленный рост раковины; помимо этого, оно может быть связано и с видовыми особенностями и половым диморфизмом.

Большой интерес представляет наблюдение за образом жизни современных головоногих моллюсков, строением их раковины, мягкого тела животного и др., что успешно может быть использовано для расшифровки многих неясных палеобиологических вопросов вымерших головоногих моллюсков (Шиманский, 1948, Willey,

1895; Bidder, 1962; Blind, 1975, 1980; Westermann, Ward, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981; Ward, Chamberlain, 1983 и др.).

Интересные данные, имеющие прямое отношение к вопросу выделения септ у головоногих моллюсков и расшифровке его механизма, были получены недавно (Ward, Greenwald, Magnier, 1981; Ward, Chamberlain, 1983) на основании экспериментальных радиографических исследований процесса образования камер у *Nautilus macromphalus* в условиях аквариума. Эти исследования показали, что новая септа образуется от периферии, от стенки раковины. Продолжительность полного цикла образования септы длится 70–120 дней. Продолжительность роста животного составляет 5–6 лет.

На этом можно завершить краткий исторический обзор и перейти к характеристике отдельных структур и, в частности, септ.

Септальные трубки. У всех изученных аммонитов, как и для подавляющего большинства мезозойских аммонитид, септальные трубки короткие, прооанитовые. Они были снабжены манжетами и ангулярными валиками различной величины и конфигурации, описание которых приведены в предыдущей главе.

Септальные трубки, их образование, развитие прооанитовых септальных трубок и формирование сифона дается в многочисленных работах (Друщиц, Хиами, 1970; Догужаева, 1974; Друщиц, Богословская, Догужаева, 1976; Друщиц, Догужаева, 1981; Догужаева, Михайлова, 1982; Ломинадзе, 1982; Branco, 1879 – 1880 и др.) и поэтому здесь мы не будем задерживаться на рассмотрении деталей этих элементов.

Таксономическое значение септальных трубок для систематики до конца еще не выяснено. Существует мнение, что они у мономорфных аммонитид имеют таксономическое значение на уровне отрядов. У гетероморфных аммонитов этот признак таксономического значения не имеет (Догужаева, 1974; Догужаева, Михайлова, 1982).

Анализ изменения числа септ и межсептальных расстояний. Общеизвестно, что появление новой септы – результат роста раковины (Джанелидзе, 1946; Иванов, Стумбур, 1975 и др.). Септограммы могут также рассматриваться как показатели роста раковины головоногих, анализ которых позволяет уловить те или иные изменения в ходе их индивидуального развития. Для построения, а затем исследования септограмм был привлечен литературный и обильный собственный материал.

Анализ септограмм представителей отдельных родов в пределах произвольного взятого семейства показывает одну и ту же, весьма любопытную, картину (рис. 41–62). Септограммы представителей анцестральных родов, как правило, расположены ближе к оси ординат, а межсептальные расстояния возрастают довольно интенсивно (тахиморфный тип, малосептальные обороты), в то время, как септограммы потомковых родов удалены от нее, характеризуются замедленным ростом межсептальных расстояний и в большинстве случаев приближаются к оси абсцисс (брадиморфный тип, многосептальные обороты). Такая последовательность наиболее отчетливо наблюдается на септограммах представителей родов, отделенных довольно длительным периодом времени. При небольшой разнице существования во времени – септограммы поздних представителей анцестральных форм и более ранних представителей потомков – приближаются друг к другу. Устанавливаемое нами взаимоотношение между септограммами слабо ощущается на первых двух оборотах. Значительно более резкая разница появляется несколько позже – с третьего–четвертого оборотов. Эти необычные особенности были нами прослежены не только у урско-меловых аммонитов (Кванталиани, 1983, 1984), но и

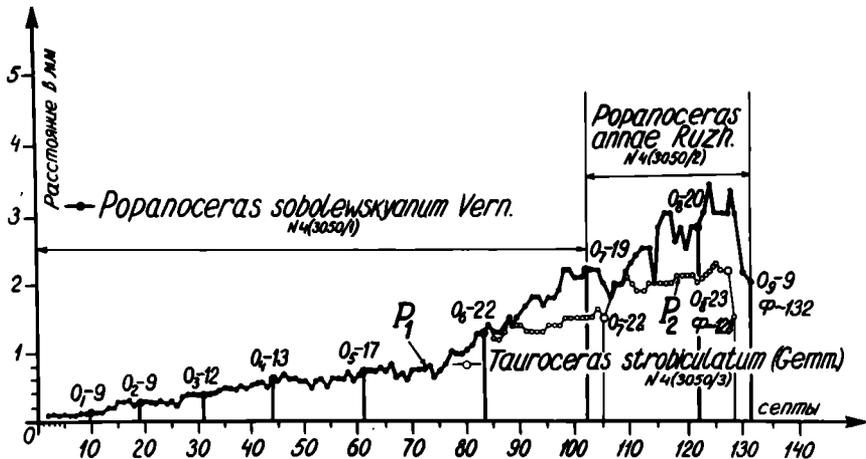


Рис.41. Септограммы представителей семейства *Popanoceratidae*. Надсемейство *Popanoceratoidea*. Отряд *Sonatitida*. P_1 - нижняя перль; P_2 - верхняя перль. Обозначения: O_1 - 9, O_2 - 9... - число септ на соответствующем обороте, Φ -132 - общее число септ в фрагмоне при наличии жилой камеры

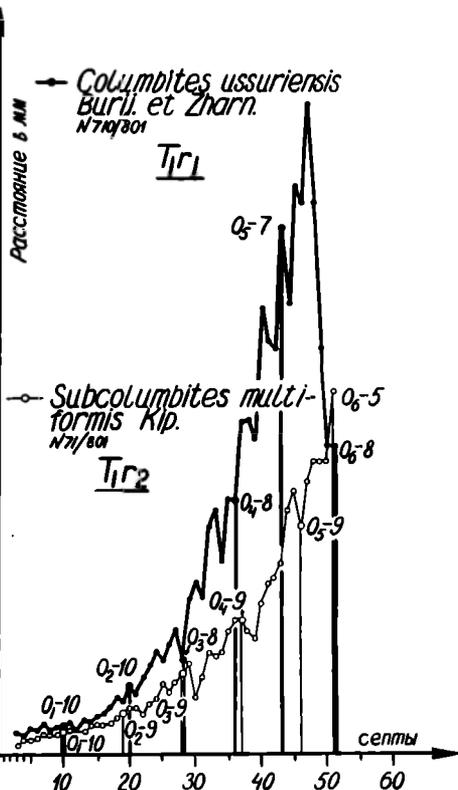


Рис.42. Септограммы представителей семейства *Columbitidae*. Надсемейство *Columbitoidea*. Отряд *Sonatitida* (по данным Захарова, Кривошапкиной, 1976; монтаж септограмм и интерпретация Кванталыани И.В.). T_1r_1 - нижний триас, русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*, T_1r_2 - нижний триас, русский ярус, зона *Subcolumbites multiformis*. Обозначения см. на рис.41

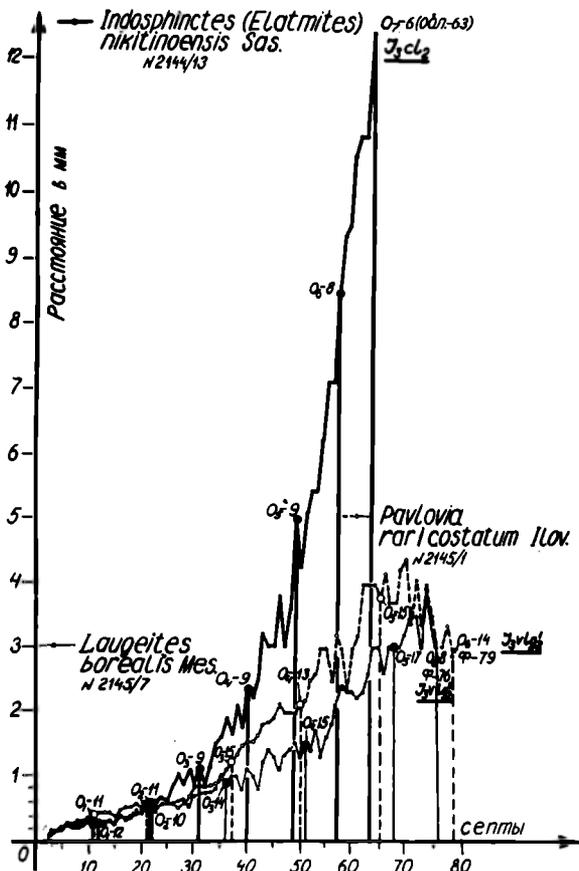


Рис.43. Септограммы семейств Perierphinoidea и Dorsoplanoidea. J3cl2 - верхняя пра, средний келловей; J3vl2 - верхняя пра, нижняя часть средней волги, зона Pavlovia latravis, J3vl3 - верхняя пра, верхняя часть средней волги, зона Laugeites groenlandicus. Обозначение: обл. - 63 - фрагмент обломан. Остальные обозначения см. на рис.41

пермских гоннатитов и триасовых ператитид. Наряду с этим были построены и проанализированы септограммы наutilusов, а для белемнитид использован литературный материал (Кабанов, 1967).

Септограммы гоннатитов (см.рис.41) весьма близки по своему характеру. Для родов *Forasosegas* и *Tausosegas* характерны многосептальные обороты, а их септограммы находятся на незначительном расстоянии друг от друга. Септограмма *Forasosegas* (анцестральный род по отношению к *Tausosegas*) с относительно меньшим числом септ, находится выше, чем септограмма *Tausosegas* (потомковый род) с более многочисленными септами. Первый из названных родов встречается в нижней пермы, а второй - верхней. Такая же зависимость можно наблюдать и у триасовых ператитов, но с разницей более стремительного возрастания септограмм, чем это наблюдается у гоннатитов (см.рис.41).

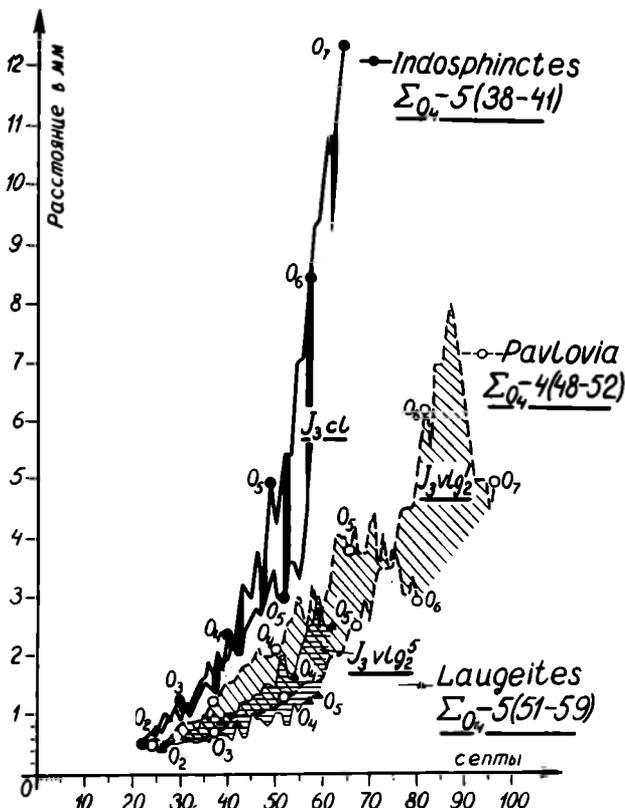


Рис.44. Пределы вариаций септограмм семейств Retisphinctidae и Dorsoplantidae. J_3cl - верхняя бра, келловей; J_3vlg_2 - верхняя бра, нижняя часть средней волги; J_3vlg_2 - верхняя бра, верхняя часть средней волги. Здесь и далее ΣQ_4 - 5(38-41) - сумма септ четырех оборотов. Цифра за скобками - количество экземпляров; в скобках - минимальные и максимальные числа септ для данного числа оборотов

Сопоставляя септограммы представителей семейства Dorsoplantidae, можно констатировать следующее: представители рода Pavlovia имеют относительно высокие септограммы, в то время как у возможно потомковых Laugeites с многочисленными септами и небольшими межсептальными расстояниями имеют септограммы, отстоящие дальше от оси ординат и ближе к оси абсцисс (см. рис.40). Аналогичные взаимоотношения септограмм можно проследить почти у всех изученных нами позднеюрско-меловых аммонитов, а также у белемнитид и наутилид (рис.41-62).

Следует правда заметить, что такая закономерная последовательность во взаимоотношениях септограмм у феллоцератид и литоцератид по сравнению со скульптурированными аммонитами, не столь ярко выражена. Особенно это касается представителей семейства Phylloceratidae. Для этого семейства были построены септограммы представителей родов Bowerbiceras и Salfeldiella (рис.45),

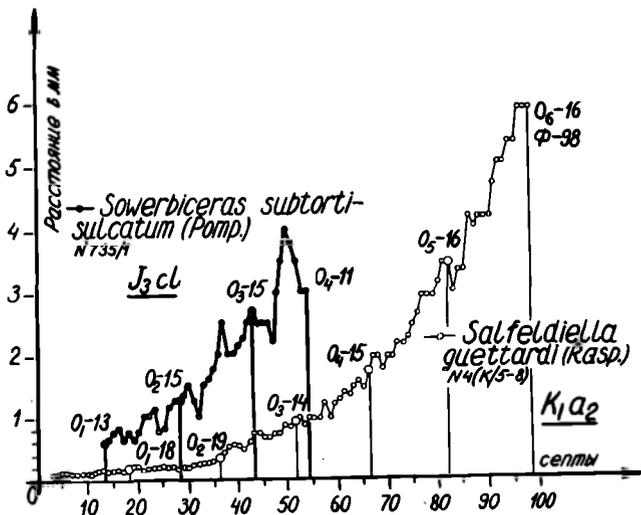


Рис.45. Септограммы подсемейства *Holcorphylloceratinae*. Семейство *Phylloceratidae*. J_3cl - верхняя яра, келловей; K_{1a2} - нижний мел, средний апт, гаргаз. Обозначения см. на рис.41,43

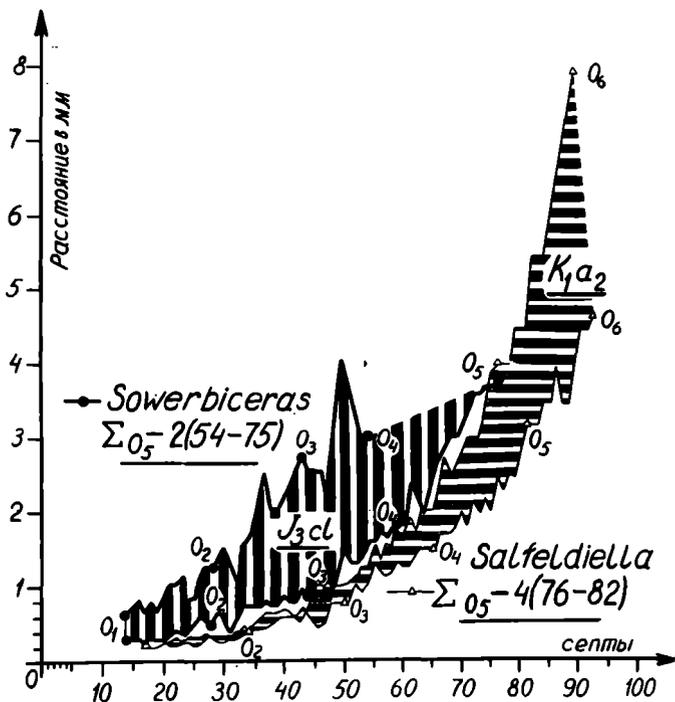


Рис.46. Пределы вариаций септограмм подсемейства *Holcorphylloceratinae*. Семейство *Phylloceratidae*. J_3cl - верхняя яра, келловей; K_{1a2} - нижний мел, средний апт, гаргаз. Обозначения см. на рис.44

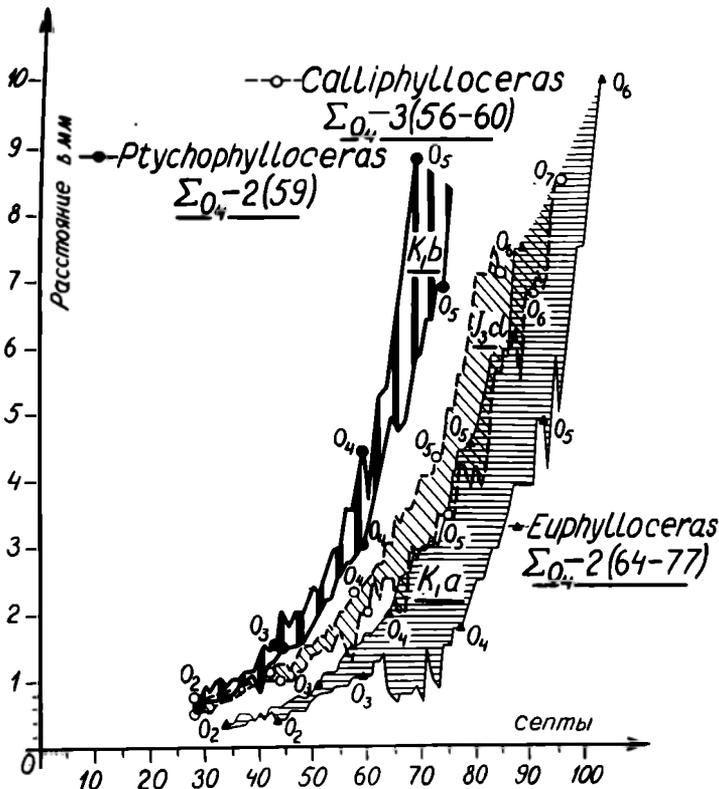


Рис.48. Пределы вариаций септограмм подсемейства Phylloceгатinae. Семейство Phylloceгатidae. J₃cl - верхняя яра, кеэловей; K1b - нижний мел, берриас; K1a³ - нижний мел, апт. Обозначения см. на рис.44

это связано с тем, что наутилоидеи относятся к весьма консервативной группе, не поддающейся значительным эволюционным изменениям в течение длительного геологического времени.

Подводя итог анализу септограмм, можно прийти к общему выводу о том, что чем более эволюционирующая группа головоногих моллюсков, тем более отчетливо выражена рассматриваемая закономерность - предки имеют меньшее число и на значительном расстоянии расположенные септы, чем потомки. Среди головоногих моллюсков наиболее быстроразвивавшимися (эволюционирующими) организмами являются аммонитиды. В темпах развития несколько уступает белемнитиды, а затем и наутилоидеи.

Таксономическое значение септограмм. Учитывая изложенное, приходим к заключению, что септограммы и их взаимоотношение сами по себе имеют не определенное систематическое, а индикаторное значение. Они могут указывать на незавершенность, недоработанность той или иной системы.

О вариациях септограмм. Зависимость септограмм и увеличение числа септ в филогенезе было подтверждено диаграммами пределов вариаций септограмм, на которых можно видеть, что группа септограмм потомко-

Рис.49. Септограммы семейства *Berriasellidae*.
 K₁ b₂ - нижний мел, средний берриас, зона *Protacanthodiscus malbosi*, K₁ b₂ - нижний мел, средний берриас, зона *Dalmaniceras dalmasi*;
 K₁ b₃ - нижний мел, верхний берриас, зона *Tauricoceras crassicoatum*.
 Обозначения см. на рис.41,43

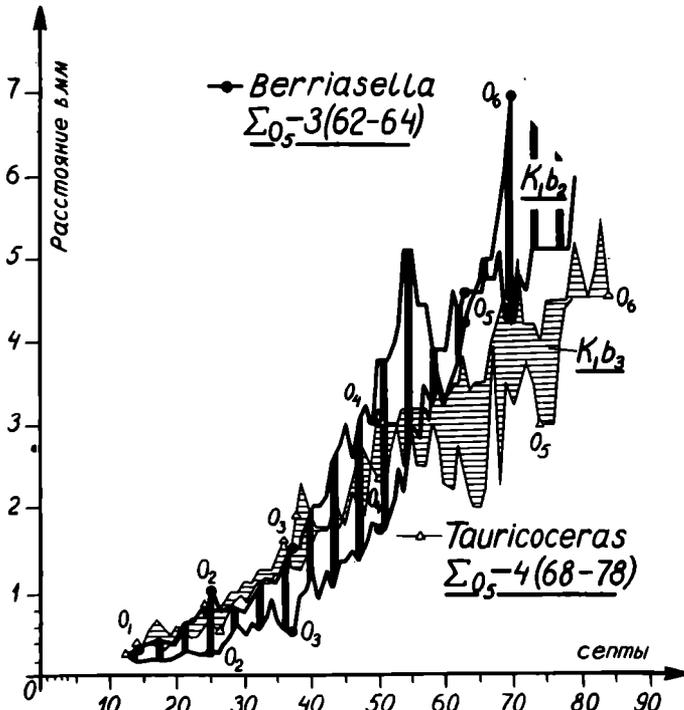
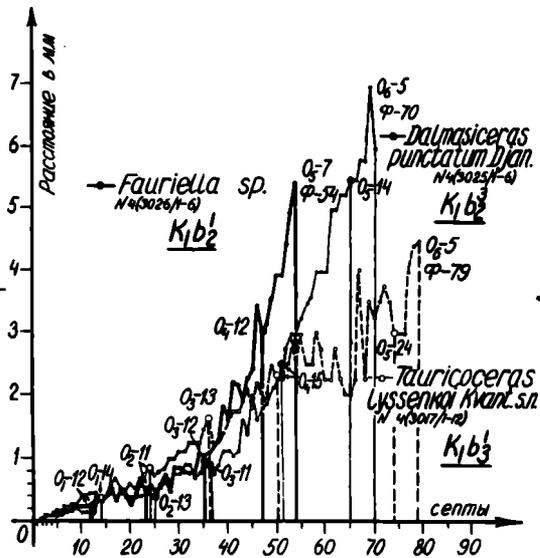


Рис.50. Пределы вариаций септограмм семейства *Berriasellidae*. K₁ b₂ - нижний мел, средний берриас; K₁ b₃ - нижний мел, верхний берриас. Обозначения см. на рис.44

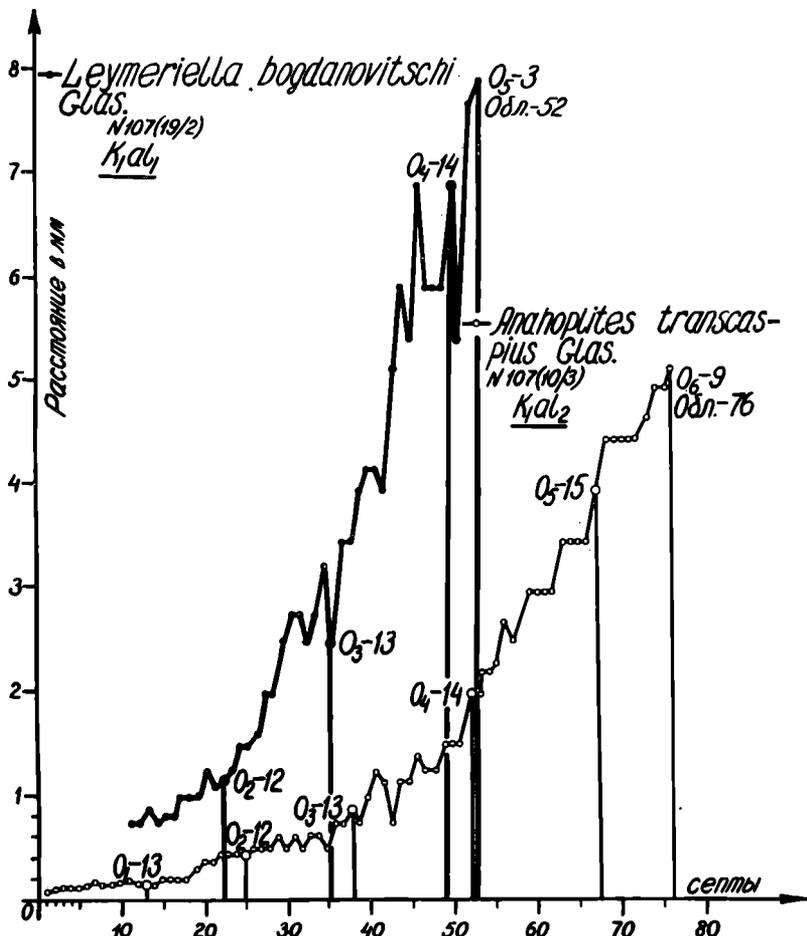


Рис. 5I. Септограммы семейств Leymeriellidae и Nopilitidae.
 K1a1 - нижний мел, нижний альб; K1a2 - нижний мел, средний альб.
 Обозначения см. на рис. 4I, 43

вых родов (горизонтальная или наклонная штриховка) всегда расположена значительно ниже и правее группы септограмм австральных родов (вертикальная штриховка). Эффект увеличения количества септ у потомков определяется по экстремальным значениям, данным в виде суммы (Σ) септ для определенного числа оборотов и количества экземпляров, приводимых на рисунках под родовыми названиями (рис. 44, 46, 48, 50, 53, 55, 58).

Корреляционная связь между числом септ и поперечным сечением оборотов. Одним из сложных представляется вопрос о корреляционных взаимосвязях между отдельными структурами раковины аммонитов. А.И. Джанелидзе (1946) считает, что расстояние между септами определяется как функция соотношения между скоростью роста раковины от устья вперед и скоростью построения новой септы. Х. Хельдер (Holder, 1960) указывал на необходимость корреляции числа оборотов раковины аммонитов с числом перегородок.

Рис.52. Септограммы семейства *Silesitidae*. K_{1b2} - нижний мел, баррем; K_{1a3} - нижний мел, верхний апт, класей. Обозначения см. на рис. 41,43

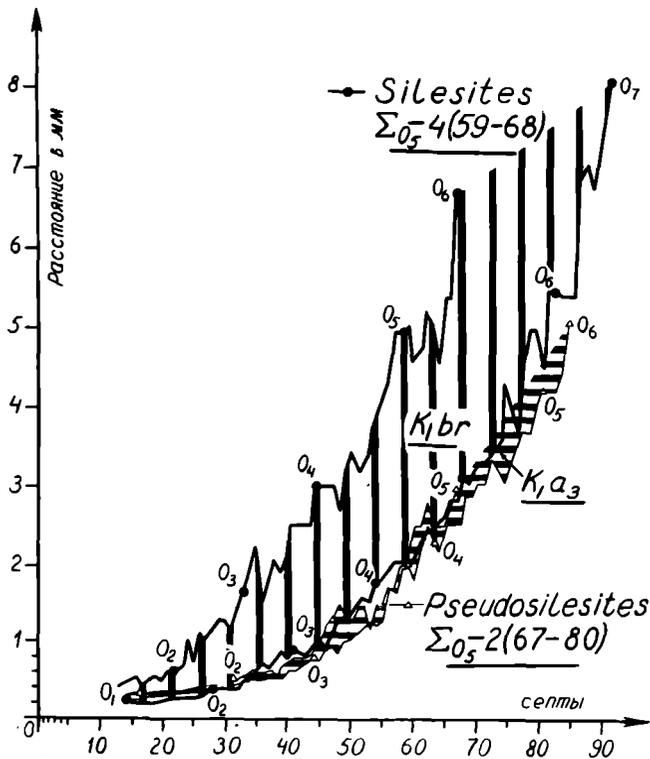
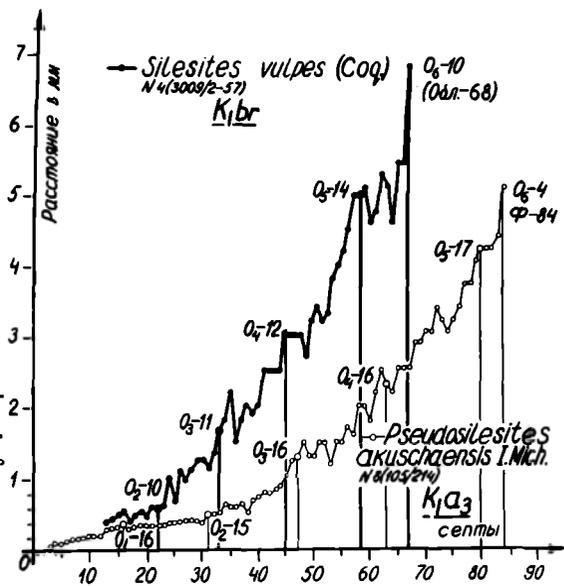


Рис.53. Пределы вариаций септограмм семейства *Silesitidae*. K_{1b2} - нижний мел, баррем; K_{1a3} - нижний мел, верхний апт, класей. Обозначения см. на рис.44

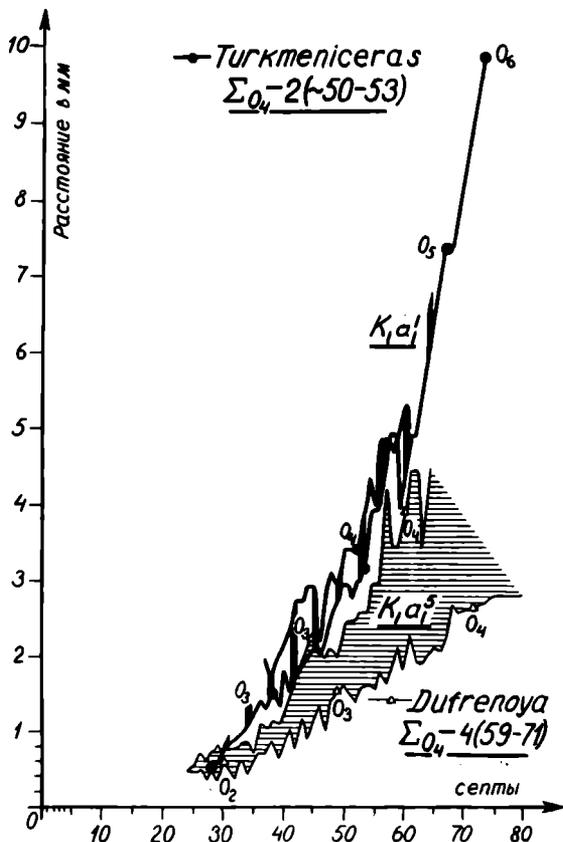


Рис. 55. Пределы вариаций септограмм семейства Deshayesitidae. $K_1 a_1^1$ - нижний мел, нижний апт, зона *Turkmeniceras turkmenicum*; $K_1 a_1^5$ - нижний мел, нижний апт, зона *Dufrenoyia furcata*. Обозначения см. на рис. 44.

250 м, а короткоконические были менее прочными и поэтому цефалоподы вряд ли могли опускаться ниже 200 м, хотя они и были более подвижными. Сложный характер септ у аммонитов связан с функцией распределения внешнего давления. Г. Вестерманн сомневается, что аммониты опускались до больших глубин, как это предполагает Х. Мутвей.

В. В. Друщиз и Л. А. Догужаева (1981) усматривают связь между формой оборота и числом септ. Так, многосептальные обороты отмечены у полуэволютивных и инволютивных раковин, имеющих высокие обороты (филлоцератиды, аконцератиды), или, напротив, широкие и низкие (некоторые симбирскитиды). Среднесептальные обороты чаще фиксируются у форм с эволютивной или полуэволютивной раковиной (литоцератиды).

Анализ литературных данных (Захаров, 1968, 1971, 1978; Друщиз, Догужаева, 1981 и др.), а также собственного довольно представительного фактического материала для родов одного семейства не всегда показывает одну и ту же постоянную зависимость количества септ от сечения оборотов. Не всегда у аммонитов с толстыми оборотами наблюдается минимальное число септ, а с тонки-

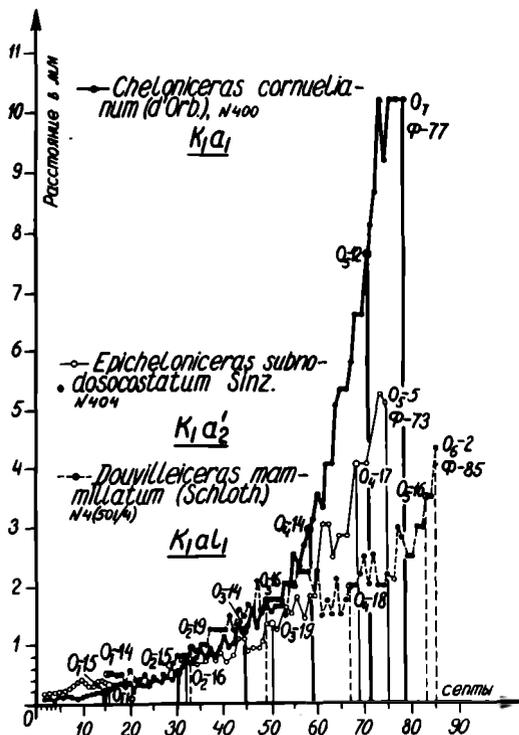


Рис.56. Септограммы семейства Douvilleicidae - ratidae. K_{1a1} - нижний мел, нижний апт; K_{1a2} - нижний мел, средний апт, зона Epicheloniceras subnodosostatum, K_{1a1} - нижний мел, нижний альб, зона Leumeriella tardefurcata. Обозначения см. на рис.41,43

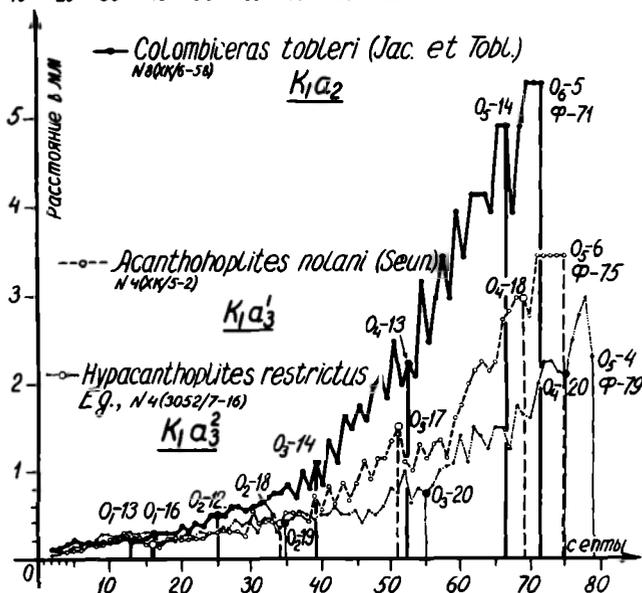


Рис.57. Септограммы семейства Acanthoplitidae. K_{1a2} - нижний мел, средний апт; K_{1a3} - нижний мел, верхний апт, клансей, зона Acanthoplites nolani; K_{1a3} - нижний мел, верхний апт, клансей, зона Hypacanthoplites jacobi. Обозначения см. на рис.41,43

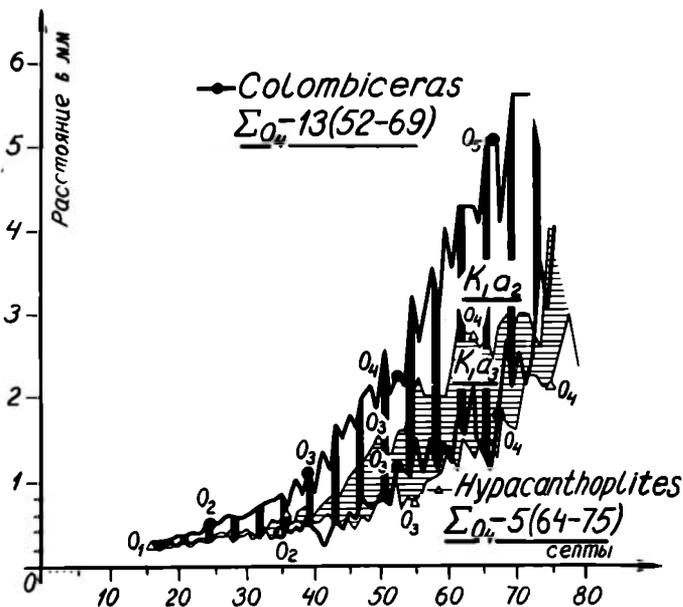


Рис.58. Пределы вариаций септограмм семейства Acanthoporidae. K_{1a2} - нижний мел, средний алт.,гаргаз; K_{1a3} - нижний мел, верхний алт., клансей. Обозначения см.на рис.44

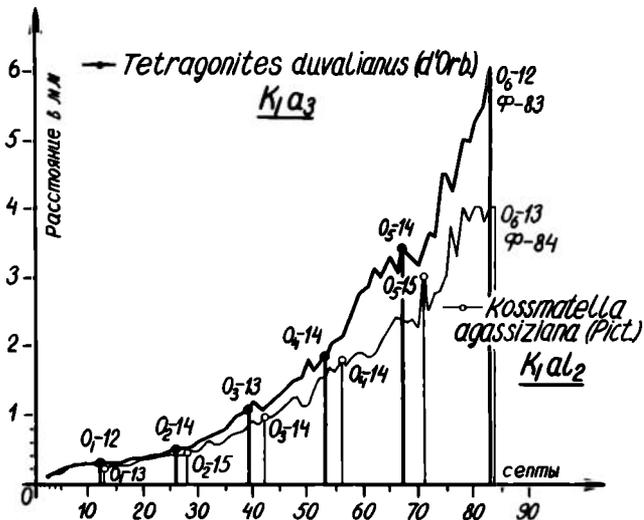


Рис.59. Септограммы подсемейства Tetragonitinae. Семейство Tetragonitidae (по Друшцу, Догужаевой, 1981, стр.68, рис.24, часть). K_{1a3} - нижний мел, верхний алт., клансей; K_{1a2} - нижний мел, средний альб. Обозначения см.на рис.41,43

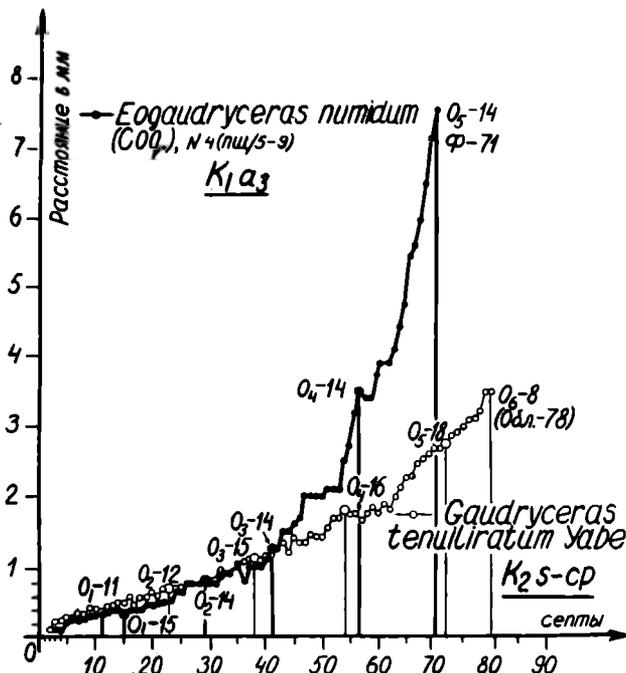


Рис. 60. Септограммы подсемейства Gaudryceratinae. Семейство Tetragonitidae (Gaudryceras tenuiliratum Jev. - по данным Друшца, Догужаевой, 1981, стр. 75, рис. 27). K1a3 - нижний мел, верхний апт, клансей; K2s-sp - верхний мел, сантон-рампан. Обозначения см. на рис. 41, 43

ми - максимальное (Доминадзе, 1982). Для иллюстрации к сказанному достаточно привести несколько примеров (табл. 7).

Род *Columbites* в семействе *Columbitidae* Spath, 1934 (*Ceratitida*) является анцестральным по отношению к роду *Subcolumbites*. У этого последнего (Захаров, 1968) обороты в два-два с лишним раза толще (В/Д - 61-86), чем у *Columbites* (В/Д - 33-37). Несмотря на это, количество септ для пяти оборотов у потомкового рода со значительно широкими оборотами больше, чем у анцестрального - 46 против 43 (Захаров, Кривошапкина, 1976). К сожалению, в работах Д. Д. Захарова отсутствуют те данные, которые позволили бы произвести дальнейшую корреляцию.

Корреляция между числом септ и сечением оборотов можно проследить и на нашем фактическом материале (см. табл. 7).

В семействе *Dogserplanitidae* род *Laugaites*, по отношению к *Pavlovia*, является потомковым. У него ширина оборотов меньше, чем у *Pavlovia*, а количество септ значительно больше - 51-59 против 48-52.

Потомковый род *Salfeldiella*, по отношению к *Sowerbicerias* (семейство *Phylloceratidae*), имеет значительно более толстые и относительно широкие обороты; число септ для 4-х оборотов у *Salfeldiella* колеблется в пределах 61-66, а у *Sowerbicerias* - до 60.

Такая же зависимость наблюдается в семействе *Berriacellidae*. У воздушного потомкового рода *Tauricoceras* по сумме 5 оборотов количество септ значительно больше - 68-78, чем у более древних сильно уплощенных родов *Fauriella* и *Delmasiceras* - 54-и 65.

Рис.61. Септограммы представителей семейства *Belemnitidae*: 1 - подсемейство *Duvallinae*, 2 - подсемейство *Belemnitinae* (Кабанов, 1967, с.47, рис.32)

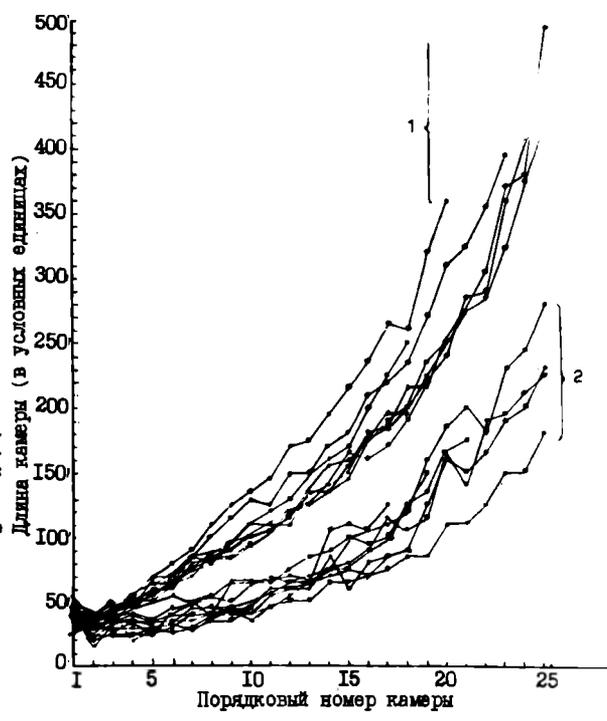


Рис.62. Септограммы представителей семейства *Nautilidae* Blainville, 1825. Обозначения: нижний мел, баррем - К1вр (?); апт - К1а; верхний мел, турон-коньяк (?) - К2^{в-сп}.

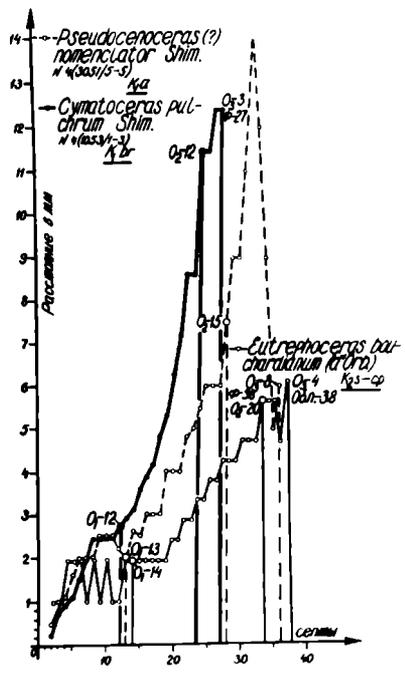


Таблица 7

Корреляционная связь между диаметром, высотой, шириной оборотов и количеством септ

Название семейств и родов	№ обр.	Д	В	Ш	В/Д	В/Ш	Ш/Д	Число септ на оборотах					Сумма септ	Относ. септ. об.
								0 ₁	0 ₂	0 ₃	0 ₄	0 ₅		
Berriassellidae														
<i>Fauriella</i> K ₁ b ₂ ¹	4(3026/1-6)	31,5	10,0	6,0	32	1,67	19	12	11	12	12	7φ	54	y ¹
<i>Dalmasiceras</i> K ₁ b ₂ ³	4(3025/1-6)	48,0	18,0	11,0	38	1,64	23	12	13	11	15	14	65	"-"
<i>Tauricoceras</i> K ₁ b ₃	4(3017/1-15)	37,6	10,5	12,5	28	0,84	33	12	11	12	15	23	73	IIIc
	4(3017/1-12)	41,0	13,6	13,3	33	1,02	32	14	11	13	15	24	77	"-"
	4(3017/1-16)	44,0	13,3	12,8	30	1,03	29	~15	11	11	15	26φ	78	"-"
Leymeriellidae														
<i>Leymeriella</i> K ₁ a ₁	107(19/2)	32,8	14,0	8,0	43	1,75	24	11	12	13	14	5	55	y
Hoplitidae														
<i>Anahoplites</i> K ₁ a ₃	107(10/3)	29,7	13,5	8,4	45	1,60	28	13	12	13	14	15	67	"-"
Deshayesitidae														
<i>Turkmeniceras</i> K ₁ a ₁ ¹	18/10367	~48,0	17,5	16,5	36	1,06	34	~10	~12	16	15	-	53	IIIc
<i>Deshayesites</i> K ₁ a ₁ ⁴	4(3053/a-3)	21,0	9,5	5,6	45	1,70	27	14	15	17	19φ	-	65	y
	8(K/I-15)	22,1	10,5	8,0	48	1,32	36	14	14	17	18	-	63	"-"
	4(3053/a-4)	29,0	12,0	8,2	41	1,46	28	13	13	16	19	-	60	"-"
	4(3053/a-6)	33,5	14,0	8,2	42	1,70	24	13	15	17	17	-	62	"-"
<i>Dufrenoya</i> K ₁ a ₂ ⁵	8(104/8)	25,0	9,3	8,0	37	1,16	32	~12	13	16	21	-	62	"-"
	4(3057/5-29)	25,7	11,7	7,5	46	1,56	29	~13	19	18	16	-	66	"-"
	8(104/7)	27,4	8,6	7,2	31	1,19	26	~12	17	15	15	-	59	"-"
Douvilleiceratidae														
<i>Epicheloniceras</i> K ₁ a ₂ ¹	4(XB/4-86)	16,8	7,1	10,0	42	0,71	60	14	15	13	18	-	60	IIIc
	4(XB/4-80)	20,0	8,7	13,0	44	0,67	65	14	15	17	17φ	-	63	"-"
	4(3055/9-5)	25,0	11,2	15,0	45	0,75	60	14	18	15	15	-	62	"-"

Douvillioeras K _{1a1}	4(501/4)	27,0	11,5	15,0	43	0,77	56	14	19	16	18	-	67	у
Acanthoplitidae Colombiceras K _{1a2}	4(ХБ/4-64)	16,0	6,8	7,0	42	0,97	44	17	15	17	17φ	-	66	Шс
	8(101/58)	16,5	6,5	7,0	39	0,93	42	17	19	18	15	-	69	"_"
	4(ХБ/4-67)	18,0	7,5	8,6	42	0,87	48	17	18	17	15	-	67	"_"
	8(101/359)	18,0	6,5	6;4	36	1,02	36	16	16	18	18	-	68	"_"
	8(101/340)	23,5	10,0	10,0	43	1,00	43	15	18	16	13	-	62	"_"
	8(101/288)	27,0	11,3	11,0	42	1,03	41	15	19	17	15	-	66	"_"
	4(ХБ/4-53)	29,0	13,0	11,0	45	1,18	38	13	14	17	15	-	59	Шс
	4(3053/4-5)	29,5	12,0	12,0	41	1,00	41	18	17	16	16	-	67	"_"
	8(101/362)	30,5	12,5	13,0	41	0,96	43	16	18	17	15	-	66	"_"
	8(101/344)	31,0	13,5	12,0	44	1,12	39	15	17	18	16	-	66	"_"
	4(К/2-I)	54,4	22,5	17,2	41	1,31	32	16	19	16	14	-	65	"_"
Acanthoplitae K _{1a3}	8(III/5a)	13,7	5,5	4,2	40	1,31	31	16	18	19	7φ	-	60	у
	8(106/34)	17,0	6,7	6,6	39	1,02	39	16	20	17	16φ	-	69	"_"
	8(III/5)	20,4	7,6	6,4	38	1,20	31	18	21	18	18φ	-	75	"_"
	4(ХК/5-2)	29,0	12,2	10,0	42	1,22	34	16	18	17	18	-	69	"_"
	8(105/133)	30,5	13,0	9,0	43	1,44	30	20	18	18	19	-	60	"_"
	4(3052/7-II)	38,0	17,0	14,0	45	1,21	37	13	17	15	15	-	60	"_"
Hypacanthoplitae K _{1a3} ²	4(3059/3-5)	19,9	9,4	8,0	47	1,18	40	18	18	14	15	-	65	"_"
	4(3052/7-16)	22,0	10,0	8,0	45	1,25	36	16	19	20	20	-	75	"_"
	4(К/6-2)	26,0	10,5	9,0	40	1,17	35	16	20	14	14	-	64	"_"
	4(III/5-8)	33,0	13,6	11,0	41	1,18	33	19	17	17	17	-	70	"_"

1) у - узкое сечение, Шс - широкое сечение, φ - финальная септа.

Д, В, Ш - диаметр, высота и ширина оборотов и их соотношения.

У представителей семейства *Silesitidae* (и у предков и у потомков) приблизительно одинаковая толщина оборотов, однако количество септ, судя по сумме 4-х оборотов, у потомков (*Pseudosilesites*) больше - 59-63, чем у предков (*Silesites*) - 46-54.

В составе семейства *Deshayesitidae* предковый род *Turkmeniceras*, по сравнению с потомковыми - *Deshayesites* и *Dufrenoyia*, имеет относительно более воздушные обороты и по сумме 4-х оборотов 53 септы, в то время как у *Deshayesites* и *Dufrenoyia* приблизительно одинаково воздушных (но более уплотненных чем *Turkmeniceras*) значительно больше: у *Deshayesites* - 52-65, а у *Dufrenoyia* - 59-66.

В семействе *Douvilleiceratidae*, у наиболее древнего рода *Chelonicerat* (Друшиц, Кванталгани и др., 1981, 1982) более призматичные обороты по сравнению с потомковыми родами *Erichelonicerat* и *Douvilleicerat*, однако количество септ у двух последних по сумме 4-х оборотов у *Erichelonicerat* - 60-67, а у *Douvilleicerat* - 67, против 58 у *Chelonicerat*.

У предкового рода *Colombicerat* (семейство *Acanthohoplitidae*) относительно более широкие обороты, чем у потомковых родов *Acanthohoplites* и *Huracanthohoplites*. По сумме 4-х оборотов у *Colombicerat* количество септ варьирует в пределах 59-69, *Acanthohoplites* - 60-75, а у *Huracanthohoplites* - 64-75.

Наконец, приведем еще один пример. В семействе *Tetragonitidae* у потомкового рода *Gabbiceras* очень широкие обороты, примерно в 2 раза толще, чем у представителей предкового *Tetragonites*; разница же в количестве септ по подсчетам для 5 оборотов следующая: у *Tetragonites* - 71, а у *Gabbiceras* - 75 септ.

Если внимательно присмотреться к табл. 7, легко можно заметить, что число септ у потомковых родов возрастает в основном на первых четырех оборотах, т.е. тогда, когда поперечное сечение оборотов почти у большинства аммонитов широко-овальное или приближается к нему. Изменение сечения оборотов, особенно возрастание в высоту и ее преобладание над шириной, происходит на сравнительно более поздней стадии развития раковины. Поэтому говорить о строгой пророчности того или иного количества септ к толщине оборотов, по нашему мнению, не приходится.

Корреляцию можно было бы конечно продолжить и дальше, но думаем, что для освещения вопроса о взаимосвязи количества септ с поперечным сечением оборотов у планоспирально свернутых аммонитов, рассмотренных примеров вполне достаточно. Однако отметим, что из рассмотренного правила существуют и исключения (или отклонения). Имеются случаи, когда увеличение числа септ у потомковых родов наступает несколько более поздно. Так, например, у рода *Tauriceras* (семейство *Berriacellidae*) наблюдается почти такая же (или незначительно отличается) сумма септ на первых четырех оборотах, как и у австралийских родов *Fauriella* и *Dalmaticeras*. На 5-м же обороте число септ у *Tauriceras* увеличивается внезапно - от 18 до 26, как бы компенсируя "недостачу" септ на предшествующих оборотах.

Резюмируя можно констатировать, что независимо от толщины оборотов во всех приведенных выше случаях наблюдается все одна и та же стереотипная закономерность, один и тот же эффект - у древних, предковых родов произвольно взятого семейства - минимальное, а у потомковых - наибольшее, максимальное количество септ.

Суммируя приведенные фактические данные об изменении числа септ у аммонитов приходим к следующему основному выводу - в пределах отдельно взятого семейства эволюция числа септ была направлена от мало- (ан -

пестральные роды) к многоseptальному (потомковне роды) типу, что, возможно, является общей тенденцией в развитии годовоногих моллюсков.

Механизм образования септ у рецентных годовоногих моллюсков. Сравнительно недавно у современных наутиллоидей, а также у палеозойских ортоцератойд и у некоторых позднероковых и позднемеловых аммоноидей, были обнаружены так называемые муральные гребни (Blind, 1975, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981, рис. 63). Как выяснилось они принимают участие в сложном процессе образования септ. Их наличие у разновозрастных годовоногих моллюсков свидетельствует о филогенетически древнем образовании выделяющих их органов (Blind, 1975, 1980). Для оценки значения муральных гребней необходимо вкратце рассмотреть основные моменты механизма образования септ у рецентных годовоногих, поскольку в отечественной литературе они не освещены.

Наблюдения над процессом образования камер у *Nautilus* в Новой Каледонии, вблизи Нумей, в условиях аквариума привели к весьма интересным результатам, имеющим большое научное значение (Ward, Greenwald, Magnier, 1981; Ward, Chamberlain, 1983). Согласно этим исследованиям цикл образования камер у наутилуса условно подразделяется на 4 этапа.

Первый этап начинается тогда, когда предыдущая камера на 50% освобождается от камерной жидкости и определяется моментом начала секреции мурального гребня. В анатомированном экземпляре *Nautilus macromphalus* с уже образованным муральным гребнем было установлено, что на данном этапе септальная мантия все еще прижата к предыдущей септе. Стадия образования мурального гребня продолжается от 14 до 18 дней и завершается продвижением септальной мантии вперед в жилой камере, после чего она прикрепляется к новому муральному гребню и начинает кальцификацию новой септы.

Второй этап начинается секрецией септы, что может происходить 2-3 недели спустя после начала формирования мурального гребня. Одновременно с секрецией септы сифон начинает кальцификацию нового соединительного кольца внутри полости новой камеры, которая полностью заполнена камерной жидкостью. Продолжительность этого этапа 18-34 дня.

Третий этап начинается до завершения кальцификации септы. Новая камера освобождается от жидкости, а новая септа продолжает утолщаться. Вытеснение жидкости продолжается до уровня, когда ее непосредственный контакт с сифоном (соединительным кольцом) прекращается.

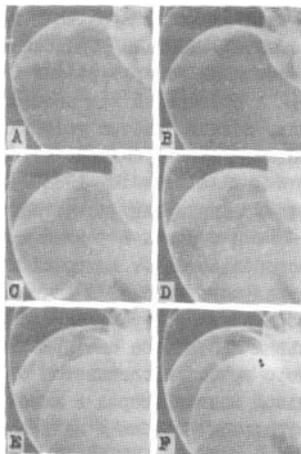
На четвертом этапе уровень жидкости в камере понижается настолько, что прерывается непосредственный контакт с сифоном. Даже после начала формирования новой камеры продолжается ее опорожнение до полного удаления жидкости.

Давление газа внутри камер у наутилуса постоянное и, по данным А.Биддера (Bidder, 1962) и Е.И.Дентона и И.Б.Джилпин-Брауна (Denton, Gilpin-Brown, 1966), никогда не превышает одной атмосферы независимо от изменения глубины погружения животного. Следовательно, одной из основных функций камерной жидкости является защита кальцифицируемой септы от воздействия давления окружающей среды. Удаление камерной жидкости должно начаться только после достижения достаточной толщины септы (1/3-2/3 своей конечной толщины), обеспечивавшей стойкость к перепадам давления между двумя сторонами септы. Наряду с этим, в процессе образования камер важная роль отводится также регуляции объема камерной жидкости, которая имеет значение и для стабилизации плавучести. Этот этап протекает при полной кальцификации септы. Одновременно, по данным анализа радиографических снимков, устанавливается формирование

нового мурального гребня, указывающего на начало нового цикла образования камер (рис.63).

Продолжительность третьего и четвертого этапов вместе составляет 135 дней. Кальцификация септы продолжается 80-100 дней. Скорость прироста раковины со стороны устья - 0,9-0,25 мм за день. В общей сложности цикл образования камер длится от 70 до 120 дней. Судя по проведенным экспериментам, продолжительность роста животных составляет 5-6 лет. Период между началом кальцификации септ и началом удаления жидкости в общем цикле образования камер должен быть периодом сильно уменьшающейся плавучести.

Рис.63. Радиографические снимки, демонстрирующие цикл образования камер. А-В - образование мурального гребня; С-Д - секрета септы; Е-Ф - удаление жидкости (Ward, Greenwald, Magnier, 1981, с. 488, f. 7).



Муральные гребни у аммонитов. Как уже отмечалось, муральные гребни были обнаружены сравнительно недавно. По своим очертаниям они не отличаются от очертаний септальной линии (Blind, 1975). Наши исследования (Кванталиани, 1983) показали, что у изученных аммонитов наблюдается два основных способа прикрепления септ к муральному гребню: с адоральной (рис.64 б, г, е-л; табл. XI, XXXVII, XLII, LXI) и сверху (как бы "сидя" на гребне, рис.64 д). Форма собственно муральных гребней в медиальной плоскости может быть самой различной и не стандартной даже для отдельно взятого индивида. В процессе онтогенеза она может варьировать в значительных пределах (рис.64 е-и; табл. LXI). Способы прикрепления гребней также разнообразны - к органическому слою, выстланному на внутренней поверхности жилой камеры или к внутреннему призматическому слою. В некоторых случаях происходит "надстройка" мурального гребня, очевидно, для увеличения прочности септы (рис.64к; табл. XLII).

Помимо муральных гребней, непосредственно связанных с септами, в межсептальных промежутках (как на вентральной, так и на дорсальной сторонах, иногда в пределах одной и той же камеры) были обнаружены вадутия (рис.64а; табл. XII; табл. XXXVII, фиг.2), имеющие призматическую микроструктуру. Исходя из этого, вадутия по форме и местоположению, не отличимые от настоящих муральных гребней, нами рассматриваются как промежуточные. Они, по всей вероятности, образовались при кратковременных остановках тела при очередном подтягивании внутри жилой камеры. Очевидно к этим промежуточным муральным гребням прикреплялись органические мембраны, описанные О.Шиндевольфом (Schindewolf, 1967). Вполне возможно, что до окончательного построения септы в ги-

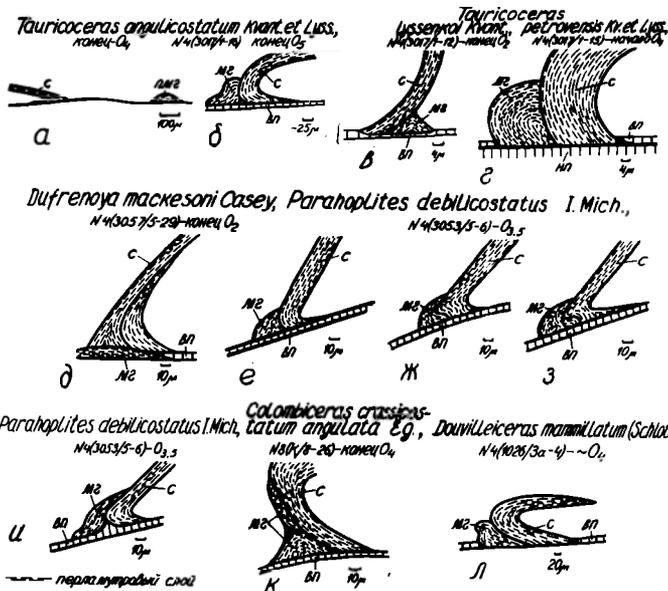


Рис. 64. Схемы строения муральных гребней у раннемеловых аммонитид, составленные по снимкам в РГМе: а, в, д, е — с дорсальной стороны; б, г, ж, л — с вентральной стороны. Обозначения см. на рис. 3

дростатической камере остановки животного происходили неоднократно и каждая задержка оставляла след в виде органической пластинки, которая из-за хрупкости сохранялась крайне редко (Друшиц, Догужаева, 1981). Наиболее устойчивыми и не поддающимися разрушению, по сравнению с указанными пластинками, являются промежуточные муральные гребни — свидетели периодических остановок животных в жилой камере.

Муральные гребни у аммонитид в отличие от наутилитид (учитывая сложную гофрировку задней части мантии), очевидно, формировались на новом месте — на месте будущей септы, после продвижения тела животного вперед.

О возможной последовательности образования септ у аммонитид и современных головоногих моллюсков вызывает интерес с давних времен, о чем можно судить по работам, с той или иной полнотой затрагивавшим данный вопрос. Механизм образования септ разным авторам представляется по-разному. Ниже вкратце рассмотрим некоторые из этих работ.

А.И. Джанелидзе (1946) полагал, что новая септа закладывалась в контакте со старой, но не на периферии, а в центральной части септальной мантии. Стимулом для ее образования служил очень тонкий слой газа ¹⁾, по-видимому, существующий между септой и телом животного. Следовательно, новая септа развиваясь должна была точно копировать старую. Уже переместившись на необходимое расстояние, на новом месте септа срасталась со стенкой раковины.

1) По наблюдениям А. Биддер (Bidder, 1962) над современным наутилусом для предположения о наличии газа между телом животного и септой не находил подтверждения

Н.Г.Химмиашвили (1957) большое место уделяет разбору причин гофрировки перегородочной линии и функциональному значению этого явления. Рассматривая вопрос о механизме выделения септ он в основном принимает гипотезу А.И.Джанелидзе, но считает, что образование новой септы обязательно начинается после перемещения мягкого тела животного вперед. Точное повторение рисунка перегородочной линии определяется достаточной стабильностью формы мягкого тела, не изменявшего значительно своих очертаний вследствие перемещения.

На ископаемых образцах триасовых аммонитов Р.Джоном (John, 1909) были обнаружены и описаны следы внутрикамерных движений тела животного. Подобные следы в промежутках между септами были отмечены также Ю.Н.Поповым (1959). На основании этих наблюдений он предположил, что для построения новой септы отделение мантии от септы и мускулов от стенки раковины происходило в два приема. По-видимому, сначала медленно продвигались вперед участки ангулярной связки, соответствующие отпечаткам седел, а затем, после их закрепления, продвигались мускулы-лопасти.

Г.Вестерманн (Westermann, 1975) полагает, что образование септ у аммоноидей, вероятно, происходило следующим образом. Камерная жидкость оказывала дифференцированное давление на заднюю часть тела. Мантийные волокна располагались вдоль линии напряжения, что выражалось в углублении и удлинении складок мантии. Сначала выделялась конхиолиновая мембрана, которая затем замещалась известковой перегородкой.

В.Блинд (Blind, 1975), изучая структуру раковины современного наутилуса установил, что в его фрагмеконе каждая новая септа упирается в муральный край предыдущей септы. К муральному гребню прикрепляется эпителиальная мускулатура, связывающая заднюю часть тела со стенкой раковины и участвующая в образовании септы. Аналогичное строение, по данным этого автора, наблюдается и в раковинах аммоноидей. У них также имеется муральный гребень, который обнаруживает ту же форму, что и септальная линия. Вероятно, к этому гребню прикреплялась и эпителиальная мускулатура, состоящая из отдельных складок. Складчатость способствовала лучшему прикреплению мускулов к стенке раковины. После укрепления мускулов начиналось образование новой септы, волнистая поверхность которой отражала характер эпителиальной мускулатуры.

Последовательность образования септ описывается и в ряде других работ (Друшиц, 1956; Друшиц, Хиами, 1970; Друшиц, Месежников, Алексеев, 1982; Друшиц, Кванталиани и др., 1982; Bohmer, 1936; Bayer, 1977; Blind, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981 и др.). Попробуем проблему образования септ рассмотреть с учетом результатов наших наблюдений над раковинами под растровым электронным микроскопом (Кванталиани, 1983, 1984б, в) и анализа литературных источников.

В отличие от наутилоидей у аммонитов септальная часть мантии, как видно, была построена весьма сложно. Она, как мы полагаем, целиком представляла эластичную, хорошо развитую мускулатуру, способную и напрягаться и расслабляться. По всей вероятности, этим свойством животное пользовалось и при образовании септ.

Учитывая данные актуалистического метода исследований (Blind, 1975, 1980; Ward, Greenwald, Magnier, 1981) мы предлагаем следующую возможную последовательность образования септ у аммоноидей.

Предыдущая камера у аммоноидей, очевидно также, как и у современного наутилуса, начинала освобождаться от камерной жидкости. Септальная мантия в этот момент должна была находиться в тесном контакте с предыдущей септой. Передний край мантии надстраивал новую часть раковинной трубки. Тело животного (постепенно вытесняемое вперед давлением жидкости, поступающей частично

из предыдущей камеры через сифон и частично из тела животного) очень медленно продвигалось вперед. Уже на новом месте происходило формирование мурального гребня – фундамента и опоры для построения новой септы. Существующий органический слой в жилой камере резорбировался и новый муральный гребень прочно соединялся с внутренним призматическим слоем раковины. Затем тело животного прикреплялось к новому муральному гребню. Позднее будущая камера полностью должна была заполниться жидкостью. Задняя септальная часть мантии, будучи прикреплена к муральному гребню, под давлением внутрикамерной жидкости сохраняла стабильность формы будущей септы. Септальный эпителий одновременно всей поверхностью септальной части мантии секретировал – первую органическую составляющую септы. Вслед за этим выделялся пластинчатый слой. Пластинчатая структура облегчала аммониту создание сложно изогнутой поверхности септ и их прочное прикрепление как к муральному гребню, так и внутренней поверхности стенки раковины. Одновременно с секрецией септы, септальный эпителий внутри мягкого тела животного в зажимаемом, очевидно, углублении формировал сифон. В указанном углублении сифон находился с запасом длины в одну (возможно и в две) камеру, сложенную телескопически. При продвижении вперед он растягивался на длину одной камеры. Вокруг сифона выделялась конхиолиновая ободочка, края которой могли обвиваться. Конхиолиновый слой сифона был связан с первым конхиолиновым слоем септы.

Новая камера до полного завершения кальцификации септы должна была освобождаться от жидкости. В то же время новая септа продолжала утолщаться.

Цикл образования септ завершался, очевидно, полной кальцификацией септы и формированием органического слоя, выстилающего переднюю поверхность новой септы и полость жилой камеры. Все гидростатические камеры, таким образом, изнутри были покрыты органической пленкой или пелликулой. Септальная трубка, направленная вперед, формировалась за счет складки, существующей в задней части тела аммонита и секретировалась септальным эпителием и также выстилалась снаружи и внутри органическими слоями. Одновременно с этим формировался новый муральный гребень, означавший начало нового цикла образования камер.

Как видим, септальный эпителий секретировал трехслойную септу, состоящую из первого органического слоя, перламутрового и второго органического слоя. Согласно данным Ю.Д.Захарова и В.С.Грабовской (1984) и нашим наблюдениям, этот процесс у некоторых аммонитов несколько усложнялся путем образования дополнительных двух призматических слоев – переднего и заднего (в нашем случае).

Таким образом, сложный процесс образования камер у аммонитов, по всей вероятности, проходил также, как и у современного наутилуса, но с некоторыми отличиями. Возможно, аммонитам для образования новой септы требовалось гораздо больше времени (дней), чем наутилоидам (Ward, Greenwald, Magnier, 1981). Весь этот процесс, как видно, происходил в динамике при несколько пониженной активности животного в момент прикрепления септальной части мантии к муральному гребню, то есть тогда, когда у мягкого тела животного отсутствовала прочная опора в задней части мантии. После завершения одного цикла построения септы сразу же наступал новый. Лишь в геронтической стадии развития рост замедлялся или вовсе прекращался.

Форма раковины

Общая характеристика. Учитывая литературные и собственные данные можно отметить, что общим, пожалуй, для всех позднерских и

раннемеловых аммонитов является то, что на самых ранних (первые два оборота) стадиях онтогенеза они имеют довольно толстые обороты с широким поперечным сечением; различия же наступают на более поздней стадии развития, когда раковины начинают уплощаться, приобретая самые разнообразные формы. Дальнейшая эволюция поперечного сечения оборотов направлена в сторону их уплощения (Тропцкая, 1964; Ломнадзе, 1967; Кванталиани, 1971в и др.). Такое изменение сечения оборотов в процессе онтогенеза связывается с образом жизни аммонитов. На ранней стадии развития они, по-видимому, вели пассивный, относительно малоподвижный, придонный образ жизни. Позднее, при переходе к более активному плаванию, поперечное сечение раковины уплощалось и становилось сравнительно обтекаемым и, тем самым, совершенствовались "мореходные" качества.

Среди изученных аммонитид встречаются офиконы, платиконы, кадиконы и дискоконы.

Представители раннемеловых аммонитид, принадлежащих не только одному семейству или надсемейству, но и разным подотрядам, в отдельных случаях имеют приблизительно сходную форму сечения оборотов, как например, у некоторых *Acanthoplutidae* и *Bergiasellidae* (см. рис. 5, 8, 9, 31, 33). Некоторым постоянством форм сечения характеризуются представители семейства *Douvilleicerasatidae*. Почти на протяжении всего онто-филогенеза у них широкие обороты с поперечно-овальным сечением (см. рис. 18, 23, 24, 26). Сечение у дегезитид высоко-овальное (см. рис. 15), приближающееся к прямоугольному. Такое же сечение можно встретить и среди представителей семейства *Acanthoplutidae* (рис. 31).

Таксономическое значение формы раковины. Вопрос о таксономическом значении формы раковины затрагивался многими исследователями. Суммируя существующие данные можно констатировать, что форма раковины у мономорфных аммонитов имеет значение преимущественно для низших систематических категорий - видов и родов (Руженцев, 1960, 1962; Михайлова, 1957, 1980; Казакова, 1971; Савельев, 1979; Ермакова, 1979; Ломнадзе, 1982 и др.). У гетероморфных аммонитов на передний план выступают форма и скульптура раковины, которые в сочетании с септальными линиями на первых двух оборотах имеют ведущее диагностическое значение для таксонов семейственного ранга. Общая форма раковины приобретает значение при выделении таксономических единиц ниже семейственного ранга (Какабадзе, 1971, 1981). С. В. Меледина (1979) при изучении бат-желловейских кардиоператид форму раковины, наряду со скульптурой использовала как ведущий признак при выделении подсемейств, в то время как для оxford-кимериджских - три признака: два уже упомянутых и третий - септальную линию. Родовые, подродовые и видовые признаки, по мнению этого исследователя, можно распознать только на средних стадиях роста раковины.

Учитывая многолетние исследования разновозрастных и самых разнообразных групп аммонитов, а также литературные источники, можно сделать вывод, что форма раковины и форма поперечного сечения оборотов имеют подчиненное, вспомогательное значение. В большинстве случаев они могут иметь значение для низших систематических категорий - родов и видов, но совместно с другими признаками.

Скульптура

Общая характеристика. Изученные аммониты характеризуются многообразием скульптурных особенностей. Изменение скульптуры в онтогенезе иллюстрируется схематическими зарисовками, показывающими характер изменения ребристости, бугорчатости и других структур (см. рис. 12, 14, 21, 22, 35).

Ребристость и бугорчатость, как полагают, могли иметь определенное функциональное значение. Ребристость прежде всего увеличивала прочность раковины и принимала участие в гидростатическом процессе, а бугорки служили элементами равновесия (Ломинадзе, 1982; Westermann, 1971; Cowen, Gertmann, Wiggert, 1976; Chamberlain, Westermann, 1976). По характеру скульптурированности представляется возможным установить относительную плавучесть аммонитов: аммониты с сильно скульптурированными раковинами (глубокими ребрами, массивными и многочисленными бугорками), по всей вероятности, были плохими пловцами по сравнению с тонкоресистыми и безбугорковыми.

Сложная скульптура наблюдается у представителей семейства *Berriasiellidae*. Появление скульптуры приурочено к третьему-четвертому оборотам. Ребра на вентральной стороне прерываются с образованием кля или гладкой поверхности вдоль сифона, или пересекают ее без перерыва, иногда зигзагообразно. Встречаются двух- и трех-, реже четырехраздельные, дихотомные и бидихотомные ребра. Они могут быть как с бугорками до трех пар, так и без них или сопровождаться бугорковидными утолщениями. Присутствуют одиночные вставные ребра. У некоторых представителей имеются пережими (*Neosomitinae*). На поздних стадиях развития скульптура ослабевает, иногда почти до полного сглаживания.

Большим многообразием представлена скульптура у представителей семейства *Leumeriellidae* (надсемейство *Hoplitoidea*); она появляется на третьем-четвертом оборотах, иногда в виде толстых латеральных бугорков, что нами отмечается впервые. На самих ребрах у *Leumeriellidae* присутствуют срединные бороздки, а у *Venezuellidae* они отсутствуют. Ребра на вентральной стороне по отношению к плоскости симметрии образуют угол. Здесь они преимущественно прерываются и сопровождаются довольно развитыми глубокими бугорками. Количество бугорков на ребрах может достигать трех пар.

В семействе *Douvilleiceratidae* намечается постепенное усложнение скульптуры - от более примитивных до высокоорганизованных форм. Особенно необыкновенно сильной орнаментированности раковины достигают у представителей рода *Douvilleiceras*. Скульптура появляется на ранней стадии онтогенеза в начале 2-го оборота в виде бугорков на латеральных сторонах, позднее к ним присоединяются ребра (одиночные или двураздельные) непрерывно переходящие вентральную сторону. В филогенезе вначале появляется одна пара, затем две (*Chelonicerat*), три (*Trichelonicerat*), четыре-пять пар (*Douvilleiceras*), а у конечных форм - до семи-восьми пар (*Douvilleiceras*) бугорков. Присутствуют также пережими. Дувиллейцерасы своей оригинальной скульптурой довольно резко выделяются среди изученных аммонитов.

Простой скульптурой, появляющейся в конце 3-го оборота, характеризуются представители семейства *Deshayesitidae*. Она представлена тонкими (*Turkmenicerat*, *Deshayesites*) или относительно толстыми (*Dufrenoyia*) многочисленными прерывающимися на вентральной стороне на ранних оборотах, а затем непрерывными, сильно выгибающимися вперед ребрами. Бугорки отсутствуют, но имеются приумбиликальные и вентральные утолщения ребер.

Такой же простой скульптурой характеризуется семейство *Parahoplitidae* - безбугорковые, одиночные, редко двураздельные ребра с приумбиликальными утолщениями, на вентральной стороне сильно выгибающимися вперед.

Многообразная скульптура наблюдается у представителей семейства *Acanthohoplitidae*. Среди них можно встретить и тонко- (*Acanthohoplites*, *Kuracanthohoplites*) и толсторесистые (*Solombiceras*, *Diadochoceras*) формы как с бугорками, так и без них. Максимальное количество бугорков - три пары присутствует у *Diadochoceras* и *Paracanthohoplites*.

Таксономическое значение скульптур м. Скульптура аммонитов, как свидетельствуют наши исследования, а также анализ многочисленной литературы, может иметь таксономическое значение для определенной систематической категории — вида, рода, подсемейства и семейства.

И.А.Михайлова (1957) скульптуре приписывала ведущее значение для характеристики видов и родов и пришла к выводу, что для изученных ею семейств *Galearplutidae* и *Deshayesitidae* она одинаково важна для выделения всех таксономических категорий в рамках семейства. Такую оценку дает и В.Е.Руженцев (1960, 1962).

С.В.Меледина (1979) подчеркивает, что родовые и видовые признаки выступают только на средних стадиях роста раковины.

Для определения систематического положения аммонитид некоторые особенности в скульптуре раковины, как, например, перерыв ребристости на наружной стороне с образованием гладкой бороды, углы изгиба ребер, положение пережимов и др. И.Г.Сазоновой (1971) выделяются как основные родовые и семейственные таксономические признаки.

По мнению М.С.Месечникова (1974) такие скульптурные особенности как густота и грубость ребер важны для разделения близких видов, но малопримемлемы для обоснования более крупных таксонов.

А.А.Савельев (1979) отмечает, что для установления родовой и подродовой принадлежности аммонитов (гоплитид) успешно применяются скульптурные особенности.

С.П.Ермакова (1979) при изучении раннетриасовых аммоноидей скульптуру, за исключением отдельных случаев, считает наименее ценным таксономическим признаком.

Изучая альбские голплитиды И.А.Михайлова (1980) отметила, что разнообразие родов этого семейства определяется скульптурными вариациями.

Касаясь развития скульптуры аммонитов в онтогенезе С.З.Товбина (1979) отмечает, что она важна для установления таксономического положения отдельных морфологических групп внутри семейства: родов, подсемейств, а также для установления филогенеза.

Таким образом, значение скульптуры разными исследователями оценивается по-разному — в одних случаях она учитывается при установлении видовых и родовых, в других — семейственных категорий (но не выше).

Как показали наши исследования, скульптура раковины в рамках одного вида стабильно поддерживается, а те незначительные отклонения, которые наблюдаются, не выходят за пределы внутривидовой изменчивости. В отдельных случаях скульптура большое значение имеет при определении родовых и даже семейственных категорий.

В заключение следует отметить, что скульптура раковины аммонитов, наряду с другими признаками, может рассматриваться как ведущий таксономический признак для вида, рода, подсемейства и, наконец, семейства.

Септальная линия

Общие замечания. Септальную линию может быть и следовало рассматривать в предыдущей подглаве "Септы", однако ее особое значение для систематики побуждает нас охарактеризовать ее в отдельной подглаве.

Форма септы является точной копией задней части мягкого тела аммони — тов. Септальные линии отражают края прикрепительной мускулатуры животного (Попов, 1959; Solger, 1902; Diener, 1912 и др.). Эта мускулатура, по-видимому, смягчала резкие толчки при движении или внезапном торможении. Собствен-

но септы, выделенные специальными железами, определяют прочность раковины, способной противостоять резким перепадам давлений при вертикальных перемещениях аммонитов. Сложные онто-филогенетические преобразования септальной линии свидетельствуют о соответствующем развитии мягкого тела животного. Поэтому по характеру гофрировки септы и ее краям устанавливаются пути исторического развития аммонойд.

Общая характеристика септальной линии у изученных аммонитид. Все изученные аммонитиды имеют ангустиселлатную просутуру с двумя или тремя лопастями. Они относятся к трем подотрядам - *Perisphinctina*, *Ancyloceratina* и *Douvilleiceratina* и имеют только пятилопастную прамасутуру. У первого подотряда она устойчива, а у двух других - в раннем онтогенезе редуцируется умбональная лопасть u . Преобразование и эволюционное развитие септальной линии даны в виде схемы на рис. 65.

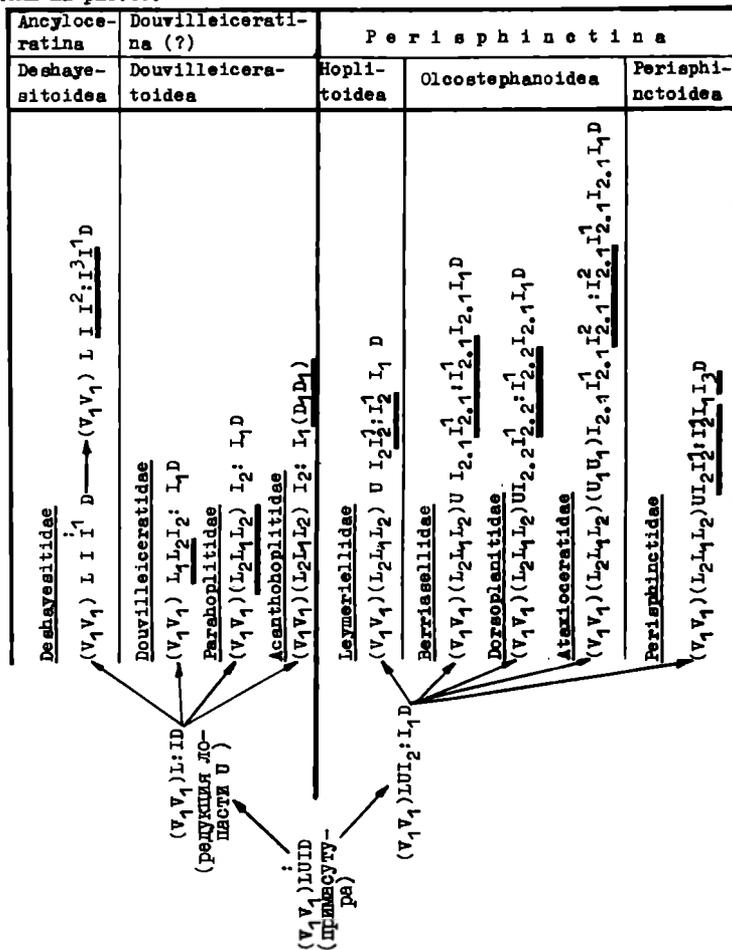


Рис. 65. Пути эволюционного преобразования септальных линий некоторых позднеюрско-раннемеловых аммонитид

У представителей подотряда *Perisphinctina* просепта бывает двух или трехлопастной, всегда присутствует пятилопастная примасура, которая не испытывает редукции умбиликальной лопасти U . Общим для подотряда является деление на ранней стадии лопасти I на две асимметричные вспомогательные лопасти I_2 и I_1 . На этой стадии развития для всех перисфинктин формула септальной линии - $(V_1V_1)U_{I_2}I_1D$. Латеральная лопасть в основном делится на три ветви, но на поздней стадии онтогенеза может быть и многозубчатой. Дальнейшее развитие и усложнение элементов происходит на базе этой линии и определяет специфику семейств.

Для наиболее древних представителей подотряда (для *Perisphinctidae*) характерно появление новой лопасти I_3 и развитие в области интернилатеральной лопасти - сутуральной лопасти. Столь ярко выраженная у *Perisphinctoidea* лопасть I_3 у представителей *Olcosterphanoidea* отсутствует (Кванталиани, Ломинадзе, 1984).

Представители подотрядов *Ancylosegatina* и *Douvilleisegatina* также имеют двух- и трехлопастную просутуру. Анцилоцератин характеризуются, как было отмечено, пятилопастной примасурой с последующей редукцией лопасти U и формированием новых элементов на базе четырехлопастной септальной линии (Михайлова, 1983). Подотряд характеризуется возникновением лопастей за счет деления внутреннего седла I/D . У представителей дувиллейцератин также, как и у анцилоцератин, имеющаяся в примасуре пятая лопасть U в онтогенезе редуцируется. Однако для них в отличие от анцилоцератин, общим и характерным является деление лопастей, а не седел.

Таксономическое значение септальной линии и. В оценке таксономического значения септальной линии имеются некоторые расхождения. Так, например, одни исследователи (Sprath, 1931; Arkell, 1957; Троицкая, 1955) не придают рассматриваемому элементу особо важного таксономического значения. Это неверное представление позднее было подвергнуто критике (Руженцев, 1960, 1962; Шевырев, 1962 и др.).

Анализ некоторых работ показал, что септальные линии особо большое значение имеют при выделении любых таксономических категорий. На фоне других признаков развитие септальной линии в онтогенезе представляет наиболее устойчивый признак, четко характеризующий таксон родового и особенно семейственного и более высокого ранга (Руженцев, 1946, 1960, 1962; Михайлова, 1957, 1972, 1976, 1980, 1983; Попов, 1959; Шевырев, 1960, 1962; Сазонов, 1965; Казакова, 1971; Захаров, 1978; Товбина, 1979; Ермакова, 1979; Меледина, 1979; Ломинадзе, 1982; Kullmann, Wiedmann, 1970 и др.).

Касаясь строения типов примасуры В.В. Друщиз и И.А. Михайлова (1974) отмечали, что пяти- и четырехлопастный типы не могут служить основой для выделения таксонов подотрядного ранга, поскольку четырехлопастный тип независимо возникал в разных стволах аммонитов.

Наши исследования показали, что септальная линия, сохраняя основные признаки, характерные для данного семейства, в пределах рода и вида может испытывать некоторые изменения в деталях. Отдельные индивиды одного вида (и даже на обеих сторонах раковины одного индивида) могут иметь более или менее разные очертания септальной линии, т.е. не являться точной копией. Поэтому установление низших таксонов с помощью септальной линии нам представляется маловероятным. Заложение и местоположение новых элементов на ранней стадии онтогенеза, по нашему мнению, безусловно определяет высокий таксономический ранг. Двух- или трехраздельность лопастей, появление новых элементов на седлах, двураздельность или одноконечность дороеальной лопасти и т.д., как мы полагаем, характеризуют семейственные категории.

Суммируя изложенное, можно констатировать, что на фоне внешних морфологических и внутренних признаков, септальная линия, рассматриваемая в онтофилогенезе, имеет первостепенное, в е д у щ е е значение при установлении семейственных категорий и выше.

ГЛАВА IV. СИСТЕМАТИКА И ВОЗМОЖНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

С и с т е м а т и к а

В процессе работы мы руководствовались основными принципами систематики, сформулированными В.Е. Руженцевым (1960, 1962) и успешно использованными многими исследователями (хронологический принцип, принцип гомологии, онтогенетический, принцип основного звена и хорологический).

Признаки внутреннего строения раковины аммонитид, как было показано, имеют значение для установления высших, преимущественно отрядных категорий. Для таксономических целей более низкого ранга используем септальную линию в сочетании с другими признаками, рассматривая их в онтогенезе.

Систематика представителей двух подотрядов *Perisphinctina* Bezpouov et I. Michailova, 1983 и *Ancyloceratina* Wiedmann, 1966, в зависимости от степени изученности, взглядов исследователей на значение отдельных признаков и многих других причин, менялась неоднократно. Оба подотряда вместе с подотрядами *Naeroceratina* Bezpouov et I. Michailova, 1983 и *Ammonitina* Hyatt, 1889 составляют отряд *Ammonitida* Hyatt, 1889 (Безносков, Михайлова, 1983; Михайлова, 1988). Помимо названных в отряд *Ammonitida* нами предлагается включить новый подотряд ? *Douvilleiceratina*.

П о д о т р я д *Perisphinctina* включает пять надсемейств: *Stephanoceratoidea*, *Deamoseratoidea*, *Perisphinctoidea*, *Hoplitoida* и предлагаемое *Olcosterphanoida* (Кванталани, Ломинадзе, 1984). Ниже рассматриваются представители двух последних надсемейств и частично *Perisphinctoidea*, так как из его прежнего состава семейство *Olcosterphanidae* Pavlow, 1892 мы впервые возвели в ранг надсемейства.

Н а д с е м е й с т в о *Perisphinctoidea* появилось в среднеюрскую эпоху, как полагают, из древнейших стефаноператондидей (Безносков, Михайлова, 1983; Михайлова, 1983 и др.). Число семейств, входящих в состав данного надсемейства, разными исследователями определяется по разному и колеблется в пределах от шести до семнадцати ("Основы ...", 1958; Сазонов, 1965; Vasae, 1952; Arkell, 1957; Schindewolf, 1966; Kullmann, Wiedmann, 1970; Donovan, Callomon, Howarth, 1980 и др.).

На основании изучения полного морфогенеза раковины представителей различных семейств перисфинктоидей, а также анализа литературных данных мы пришли к выводу, что надсемейство *Perisphinctoidea* следует разделить на два надсемейства (Кванталани, Ломинадзе, 1984).

У представителей первого надсемейства - *Perisphinctoidea* - в составе семейств *Perisphinctidae*, *Reineckeidae*, *Pachiceratidae* и *Parkinsonidae* в процессе онтогенеза септальной линии на внутреннем склоне лопасти I₁ возникает новая лопасть I₃. Процесс усложнения линии идет по пути: (V₁V₁)LUI₁D → (V₁V₁)LU:ID → (V₁V₁)LUI₂I₁D → (V₁V₁)LUI₂:I₁I₃D.

У представителей семейств *Graspeditidae*, *Olcostephanidae*, *Berriassellidae*, *Ataxioceratidae*, *Dogaeroplantidae*, *Polyptychitidae*, *Aulacoserphaniidae* и *Tullitidae* лопасть I_3 в процессе онтогенеза не возникает; развитие септальной линии идет по пути: $(V_1V_1)LUID \longrightarrow (V_1V_1)LU:ID \longrightarrow (V_1V_1)LU_2I_1D \longrightarrow (V_1V_1)LU_{2,2}:I_{2,1}I_1D$. Перечисленный состав семейств и временно семейства *Holcodiscidae*, *Himalayitidae*, *Simosceratidae*, *Oosterellidae* и *Aspidosceratidae*, систематическое положение которых предстоит выяснить в будущем, включаем в надсемейство *Olcostephanoidae* Pavlow, 1892.

Надсемейство *Olcostephanoidae* появилось в батское время от перисфинктоидей и просуществовало до аптского века.

Семейство *Berriassellidae*. Представители семейства *Berriassellidae* появились в позднеюрскую эпоху, по всей вероятности, от *Virgatorhinotinae* (семейство *Ataxioceratidae*) и достигли большого расцвета в берриасское время, затем, к концу валанжинского века стали вымирать.

Л.Ф.Спэт (Speth, 1922-1925, 1928) это семейство установил в объеме трех подсемейств: *Berriassellinae*, *Himalayitinae* и *Parabolicsceratinae*. В таком составе оно признавалось большинством специалистов. Однако в дальнейшем в процессе накопления нового палеонтологического материала состав этого семейства стал меняться.

В 1938 году Ф.Роман (Roman, 1938) выделил новое семейство *Palaeoplitidae* с четырьмя подсемействами - *Himalayitinae*, *Berriassellinae*, *Neosomitinae* и *Paraboplitinae*. В дальнейшем выяснилось, что новое семейство Ф.Романа является гетерогенным, а название - младшим синонимом *Berriassellidae*.

Многочисленные аммониты были описаны Г.Мазено (Mazenet, 1939); он их также отнес к семейству *Palaeoplitidae*, которое рассматривал в составе трех подсемейств - *Berriassellinae*, *Neosomitinae* и *Himalayitinae*. Семейство *Berriassellidae* Е.Басс (Basse, 1952) рассматривала в составе четырех подсемейств: *Berriassellinae*, *Himalayitinae*, *Parabolicsceratinae* и *Neosomitinae*. В том же составе семейство *Berriassellidae* рассматривал и Ц.В. Райт (Wright, 1952). В недавно опубликованной сводке по систематике мезозойских аммонитид он (Wright, 1980) полагает, что семейственное название *Berriassellidae* является младшим синонимом *Neosomitidae* Salfeld, 1921 и рассматривает его в составе *Berriassellinae*, *Neosomitinae* и *Endemosceratinae*.

В американских "Основах палеонтологии" (Arkell, Kummel, Wright, 1957) семейство *Berriassellidae* рассматривается в следующем составе - *Berriassellinae*, *Himalayitinae* и *Neosomitinae*.

В советских "Основах палеонтологии" (Луппов, Эристави, Друиц, 1958) рассматриваемое семейство обоснованно возведено в ранг надсемейства *Berriasselloidea*. Оно было принято в объеме трех подсемейств - *Berriassellinae*, *Himalayitinae* и *Parabolicsceratinae*.

О.Шиндевольф (Schindewolf, 1966) на основании сходства септальных линий, формы поперечного сечения и скульптуры раковины, рассматриваемой в онтогенезе, склонен *Berriassellidae* включить в семейство *Perisphinctidae* в ранге подсемейства и рассматривать его наравне с *Himalayitinae* и *Neosomitinae*. У всех названных подсемейств, как и у перисфинктид, на ранней стадии онтогенеза происходит деление лопасти I и образование сутуральной за счет дальнейшего ее усложнения.

Г.Де Эгара (Le Negarat, 1973) рассматриваемое семейство разделил на две большие группы - А и Б. В группу А вошли аммониты с простыми и раздваивающимися ребрами, с бугорками или без них; в группу Б - аммониты с пучками ребер, с бугорками или без них.

Т.Г.Николов и И.Г.Сапунов (Nikolov, Sapunov, 1977) предложили новое подсемейство *Pseudo-subplanitinae*. Однако, как мы полагаем, у названных авторов нет оснований для выделения этого подсемейства, так как существующие скульптурные признаки достаточны лишь для установления родовой категории. То же самое можно сказать и в отношении другого подсемейства - *Argentineseratinae* (Nikolov, 1979a). По нашему мнению нет достаточных данных (Nikolov, 1979b) и для выделения нового подрода *Fomeliceas* (*Nezeloticeas*).

Описания видовых и родовых категорий приводятся и в некоторых других работах (Григорьева, 1938; Uhlig, 1910; Nikolov, Sapunov, 1977 и др.).

Изученный нами палеонтологический материал показал следующее. У *Berriasellida* по сравнению с предшественниками (*Ataxio-seratidae* и *Dogaeroplantidae*) - широкие седла и менее глубокая лопасть I_1 . Формула септальной линии - $(V_1, V_1) LULD \rightarrow (V_1, V_1) (L_2 L_1 L_2) UI_2 : I_1 D \rightarrow (V_1, V_1) (L_2 L_1 L_2) U (I_2 : I_1 : I_2) I_1 D$. Принимая во внимание развитие септальной линии и характер скульптурных особенностей, вполне обоснованным представляется включение подсемейства *Neosomitinae* в состав семейства *Berriasellidae* (Arkell, Kummel, Wright, 1957; Schindewolf, 1966; Wiedmann, 1979; Wright, 1980 и др.).

Таким образом, семейство *Berriasellidae* рассматривается в составе подсемейств *Berriasellinae*, *Neosomitinae* и устанавливаемых нами *Neosomitoceratinae* и *Fomeliceratinae*.

Надсемейство *Neoplitoidea*. Из целого ряда семейств данного надсемейства, поздние перифинкитины - представители семейства *Leumeriellidae* - появились от десмоцератид в конце позднего апта и вымерли в конце раннего-начале среднего альба. Септальная линия развивается по формуле - $(V_1, V_1) LULD \rightarrow (V_1, V_1) LUL_2 : I_1 D \rightarrow (V_1, V_1) (L_2 L_1 L_2) UI_2 : I_2 : I_1 I_1 D$. Анализ литературного материала (Casey, 1964; Ranz, 1978; Кванталиани, 1980-1983; Кванталиани, 1983), в конечном итоге, привел нас к выводу, что из состава семейства *Leumeriellidae* подсемейство *Venezuellinae* следует возвести в ранг нового, самостоятельного семейства - *Venezuellidae* (табл. XIII). Mat - boseras, ранее включаемый в состав семейства *Deshayesitidae* должен быть отнесен к семейству *Leumeriellidae* в ранге рода. От *Leumeriellidae* как мы полагаем, должны были возникнуть *Venezuellidae*.

Подотряд *Ancyloceratina*. На границе позднейюрской и раннемеловой эпох от перифинкитоидей произошли *Ancyloceratoidea*, в свою очередь давшие начало трем надсемействам: в барреме - *Douvilleiceratoidea* и в раннем и среднем апте - *Deshayesitoidea* и *Parahoplitoidea* (Михайлова, 1983).

Семейство *Deshayesitidae* вместе с семействами *Ancyloceratidae* и *Heteroceratidae* (*Ancyloceratoidea*), а также *Parahoplitidae* (*Parahoplitoidea*), *Douvilleiceratidae* (*Douvilleiceratoidea*) и *Scaphitoidea* (включая также и *Turrilitoidea*) на базе четырехлопастной примасуры составляли подотряд *Ancyloceratina*, установленный И.Видманном (Wiedmann, 1966; Schindewolf, 1968). Первоначально этот подотряд был отвергнут (Друщиц, Михайлова, 1974) по той причине, что является сборным и полифилетическим. Позднее Н.В. Безносос и И.А. Михайлова (1983) признали существование подотряда *Ancyloceratina*, однако в его состав внесли некоторые коррективы - исключили надсемейство *Scaphitoidea*, условно перенесли его в подотряд *Lytoceratina*, а *Turrilitoidea* - возвели в ранг подотряда.

Сравнительный анализ онтогенезов септальных линий надсемейств *Deshayesitoidea* и *Douvilleiceratoidea* позволяет отметить между ними коренные отличия:

1) у *Deshayesitoidea* образование новых элементов септальной линии

происходит в результате деления седла, расположенного между интернилатеральной и дорсальной лопастями - I/D, лопасть I делится на три ветви.

2) у *Douvilleiceratoidea* (семейство *Douvilleiceratidae*) новые элементы возникают в пределах лопастей. Лопастя L и I делятся на две ветви.

Здесь необходимо отметить, что мы не располагаем обширным материалом для категоричного утверждения, но все-таки следует подчеркнуть, что указанные отличия в строении септальной линии, наряду со скульптурными особенностями, весьма значительны. Это наталкивает нас на мысль - ограничить подотряд *Ancyloceratina* двумя надсемействами - *Ancyloceratoidea* и *Deshayesitoidea*, а надсемейство *Douvilleiceratoidea* рассматривать в новом подотряде - ? *Douvilleiceratina* (рис.65).

Подотряд *Douvilleiceratina*, согласно нашим данным, должен рассматриваться в составе одного надсемейства - *Douvilleiceratoidea*, о чем будет сказано далее несколько подробнее.

Надсемейство *Douvilleiceratoidea* Р.Кейси (Casey, 1961) рассматривает как монотипическое, состоящее из номинального семейства.

В объеме трех семейств - *Douvilleiceratidae*, *Deshayesitidae* и *Parahoplitidae* это надсемейство впервые предложил О.Шиндewolf (Schindewolf, 1966).

Одновременно Й.Видманн (Wiedmann, 1966) установил, что у *Parahoplitidae* таким же образом, как и у *Douvilleiceratidae*, наиболее рано асимметрично дифференцируется интернилатеральная лопасть I. В этом, по его мнению, заключается генетическая связь между парагоплитидами и дувиллейцератидами. Сходство некоторых важных черт онтогенеза явилось основанием для объединения этих двух групп аммонитов в одно надсемейство *Douvilleiceratoidea*, а семейство *Deshayesitidae* - в самостоятельное надсемейство *Deshayesitoidea*. Перечисленные надсемейства, вместе с *Ancyloceratoidea* и *Scaphitoidea* были включены в новый подотряд Й.Видманна (Wiedmann, 1966) - *Ancyloceratina* в основу выделения которого была заложена четырехлопастная примасура. Мнение Й.Видманна в отношении систематического положения семейств *Parahoplitidae* и *Douvilleiceratidae* разделяет С.З.Товолина (1970, 1979).

Вскоре О.Шиндewolf (Schindewolf, 1968) изменил свою первоначальную точку зрения и все перечисленные семейства в подотряде *Ancyloceratina*, наряду со *Scaphitoidea* и *Ancyloceratoidea*, в отличие от Й.Видманна, стал рассматривать в ранге самостоятельных надсемейств - *Douvilleiceratoidea*, *Parahoplitoidea* и *Deshayesitoidea*.

Позднее В.В.Друщиц и И.А.Михайлова (1974) отметили, что морфогенез септальной линии у *Douvilleiceratoidea*, *Parahoplitoidea* и *Deshayesitoidea* протекал по-разному и их нельзя объединять в один таксон - *Ancyloceratina*.

Недавно Н.В.Безносос и И.А.Михайлова (1983) в подотряд *Ancyloceratina* внесли поправку - из его состава исключили надсемейство *Scaphitoidea*. После этого в понятии названных авторов, подотряд *Ancyloceratina* охватывает часть гетероморфных аммонитов (надсемейство *Ancyloceratoidea*), у которых новые элементы септальной линии обычно не возникали, и мономорфных, у которых элементы возникали тремя различными способами - путем деления седла I/D - *Deshayesitoidea*, путем деления седла L/I - *Parahoplitoidea* и путем деления лопастей U и I - у *Douvilleiceratoidea*.

В.В.Друщиц (Друщиц, Догужаева, 1981), учитывая внутреннее строение акантогоплитид в отношении рассматриваемых трех надсемейств, придерживался несколько иной точки зрения. По его мнению, семейства акантогоплитид и пара-

гоплитид могут быть объединены в одно надсемейство, но они никак не связаны с семейством *Douvilleiceratidae*, которое представляет самостоятельную филогенетическую ветвь.

Состав надсемейства *Douvilleiceratoidea* нами рассматривается несколько иначе, чем предыдущими исследователями. Оно объединяет три семейства — *Douvilleiceratidae*, *Acanthoplitidae* и *Parahoplitidae* по следующим основным признакам: лопасть I делится на две асимметричные части; дорсальная лопасть у *Douvilleiceratidae* и *Parahoplitidae* — одноконечная (у *Acanthoplitidae* она делится на две ветви, однако у самых ранних представителей — *Procolombiceras* и *Colombiceras*, это деление происходит на поздних стадиях развития); скульптуру названных родов и рода *Cheloniceras* (*Douvilleiceratidae*) зачастую невозможно отличить, что должно рассматриваться как проявление близких филогенетических связей (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1982).

Семейство *Douvilleiceratidae* появилось, по-видимому, в раннем апте (возможно в барреме) и вымерло в начале альба. Оно включает три подсемейства — *Roloboceratinae*, *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae*. Основные положения и особенности морфогенеза септальной линии, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов представителей данного семейства убедительно были сформулированы И.А. Михайловой (1976). Вопросы систематики этого семейства, таким образом, казалось были решены. Однако некоторые обстоятельства — разноречивые толкования о систематике и объеме данного таксона, продолжавшиеся по настоящее время, побудили нас вновь возвратиться к освещению ряда, на наш взгляд, нерешенных и пока еще спорных вопросов. Не вдаваясь в подробности истории изучения данного семейства, остановимся лишь на главных ее моментах.

После установления семейства *Douvilleiceratidae* (Parona et Bonarelli, 1897) его систематика и объем разными исследователями трактовались по-разному.

В 1938 году Ф. Роман (Roman, 1938) опубликовал первый справочник по преско-меловым аммонитам. Семейство *Douvilleiceratidae* он рассматривал рядом ниже — *Douvilleiceratinae* и включал его в состав семейства *Acanthoceratidae* вместе с подсемействами *Acanthoceratinae* и *Mammitinae*.

Во французских "Основах палеонтологии" (Vasse, 1952) в качестве самостоятельных семейств рассматривались: *Cheloniceratidae* и *Douvilleiceratidae*.

Число подсемейств данного семейства в американских "Основах палеонтологии" (Arkell, Kummel, Wright, 1957) возрастает до 4-х: *Cheloniceratinae*, *Douvilleiceratinae*, *Parahoplitinae* и *Acanthoplitinae*.

В советских "Основах палеонтологии" (1958) рассматриваемое семейство разделено на два самостоятельных семейства — *Cheloniceratidae* и *Douvilleiceratidae*.

Р. Кейси (Casey, 1961) на основании внешних морфологических признаков *Douvilleiceratidae* подразделял на три подсемейства — *Roloboceratinae*, *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae*. Такое трехчленное деление семейства было принято И.А. Михайловой (1976).

Если в настоящее время хорошо изучены морфогенезы септальных линий, скульптуры и формы поперечного сечения оборотов представителей *Douvilleiceratidae*, то этого нельзя сказать о внутреннем строении раковины, которое оставалось вне поля зрения и до сих пор не изучалось. В 1981 и 1982 годах были опубликованы две наши статьи (Друщиц, Кванталиани и др., 1981, 1982), по-

священные вопросам систематики семейства *Douvilleiceratidae* и изучению полного морфогенеза раковины родов *Chelonicerat* и *Epichelonicerat*. Однако в отношении систематики этого семейства (несмотря на совместную публикацию статей) наши мнения (Кванталвани, Шарикадзе) с мнением В.В. Друшица расходятся. В.В. Друшиц считал, что подсемейство *Cheloniceratinae* наряду с *Douvilleiceratinae* следует рассматривать в ранге самостоятельных семейств. В статье 1982 года в процессе подготовки рукописи к публикации была упущена сноска, поясняющая различие взглядов на систематику рассматриваемых групп аммонитов. Подсемейства *Cheloniceratinae*, *Douvilleiceratinae* и *Roloboceratinae* мы рассматриваем в едином семействе *Douvilleiceratidae*, о чем было доложено на Всесоюзном совещании "Систематика и филогения головоногих моллюсков", состоявшемся в Москве (Друшиц, Шиманский, 1983, с.141; Кванталвани, Шарикадзе, 1985, с.135).

Занимаемая нами позиция продиктована следующими соображениями: 1) септальная линия всех трех подсемейств развивается единым путем — $(V_1, V_1) L_1 I_1 D \rightarrow (V_1, V_1) L_1 I_1 D \rightarrow (V_1, V_1) L_1 L_2 I_2 I_1 D$, 2) на общем фоне ее развития наблюдается господство наружного седла над остальными и 3) скульптура представлена двух- и трехраздельными ребрами с бугорками, максимальное число которых постепенно возрастает до 8 пар (*Douvilleiceratidae*).

Некоторые изменения внесены и в состав подсемейств *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae*. Принимая во внимание то, что в эволюции представителей семейства *Douvilleiceratidae* одним из важных моментов является возникновение вентральных (от одной до нескольких пар) бугорков, роды *Epichelonicerat* и ? *Walpenites* следует перевести из подсемейства *Cheloniceratinae* в подсемейство *Douvilleiceratinae*. В целом у представителей семейства поперечное сечение оборотов в онто-филогенезе проявляет консервативность — в основном оно широко-овальное, лишь на самых поздних стадиях развития у крупных экземпляров становится незначительно уплощенным.

Семейство Parahoplitidae. Происхождение данного семейства окончательно не выяснено и остается дискуссионным. Предполагательно оно берет начало от рода *Chelonicerat*. В систематике аптских аммоноидей *Parahoplitidae* s. lato (с подсемействами *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*) занимает неопределенное положение. Противоположные взгляды исследователей на систематику этого семейства вызваны в основном неясным положением подсемейства *Parahoplitinae*, которое несет сходные черты как представителей *Acanthohoplitinae*, так и *Douvilleiceratinae*. Разногласия сводятся, главным образом, к различной трактовке и восприятию особенностей развития септальной линии в онтогенезе, возникновение новых элементов. В этом аспекте вкратце рассмотрим основные моменты из истории изученности данного семейства.

В изучении систематики парароплитид четко обособляется два основных этапа. На первом этапе исследований (до середины 50-х годов нашего столетия) систематика строилась преимущественно на основании морфологических признаков раковин последних оборотов (Казанский, 1914; Глазунова, 1953; Эристави, 1955; Anthula, 1899; Spath, 1922; Roman, 1938; Stoyanow, 1949; Wright, 1952 и др.).

В 1899 году Д.И. Антула (Anthula, 1899) выделил новый род *Parahoplites*, который разделил на две группы: а) *Parahoplites melchioris* Anthula и б) *Parahoplites aschiltzensis* Anthula. Позднее первая группа послужила Л.Ф. Спэту (Spath, 1922) основанием для установления семейства *Parahoplitidae*, в которое он включил подсемейство *Douvilleiceratinae*, а через год

(Spath, 1923) возвел его в ранг самостоятельного семейства *Douvilleiceratidae*, из состава которого затем выделил семейство *Cheloniceratidae*.

Ф.Роман (Roman, 1938) семейство *Parahoplitidae* низвел до ранга подсемейства, включив его в выделенное им новое семейство *Palaeohoplitidae*.

А.Стоянов (Stoyanov, 1949) в этом же семействе выделил два новых подсемейства - *Acanthohoplitinae* и *Dehayesitinae* и новые роды - *Kasanskyella*, *Sinzowella*, *Immunitoceras* и *Paracanthohoplites*. Впоследствии выяснилось, что *Sinzowella* и *Kasanskyella* являются синонимами *Parahoplites*, *Immunitoceras* - *Acanthohoplites*, а установленный В.Л.Егояном (1965) род *Nodosohoplites* - *Paracanthohoplites*.

В классификации Е.Басс (Basse, 1952) семейство *Parahoplitidae* состоит из трех подсемейств - *Nemihoplitinae*, *Parahoplitinae* s. str. и *Acanthohoplitinae*.

Ц.В.Райт (Wright, 1952) семейство *Parahoplitidae* рассматривал в следующем составе - *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*. При этом он полагал, что *Dehayesitinae* является синонимом подсемейства *Parahoplitinae*. Позднее Ц.В.Райт (Wright, 1955) подсемейство *Dehayesitinae* возводит в ранг семейства, а в составе *Parahoplitidae*, по-прежнему, рассматривает два подсемейства - *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*.

В американских "Основах палеонтологии" (Arkell, Kummel, Wright, 1957) семейство *Parahoplitidae* низведено до подсемейственного ранга и наравне с *Acanthohoplitinae*, *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae* включено в семейство *Douvilleiceratidae*.

В советских "Основах палеонтологии" (1958) отражена классификация, предложенная А.Стояновым (Stoyanov, 1949) с незначительной разницей.

Второй этап в изучении парагоплитид (начиная с середины 50-х годов) знаменуется применением онтогенетического метода исследований. Главное внимание и впервые для меловых аммоноидей уделяется развитию септальной линии, а также скульптуре и форме раковины. Благодаря этому, создана прочная научная основа филогенетической систематики парагоплитид (Друщиц, 1956б; Михайлова, 1957, 1976, 1979, 1983 и др.). Однако несмотря на это, все еще нет единого мнения на систематику данного семейства.

Изучая онтогенез представителей *Parahoplites*, *Acanthohoplites* и *Nuracanthoplites*, В.В.Друщиц (1956б) пришел к заключению, что нужно сохранить не только семейство *Parahoplitidae*, но и выделить новое - *Acanthohoplitidae*. Однако И.А.Михайлова (1957, 1962) считает, что выделение самостоятельного семейства *Acanthohoplitidae* и отделение его от семейства *Parahoplitidae*, не целесообразно и не подтверждается данными ее исследований (Михайлова, 1979, 1983 и др.). Она (Михайлова, 1957, 1958) также, как и Ц.В. Райт (Wright, 1955), но уже на основании онтогенетических исследований септальных линий представителей семейства *Parahoplitidae*, доказала необходимость выделения из него самостоятельного семейства *Dehayesitidae*.

Важным моментом в исследовании аммоноидей является установление в семействе *Parahoplitidae* пятилопастной примасутуры с последующей редукцией первой умбиликальной лопасти и дальнейшее формирование новых элементов на основе четырехлопастной линии (Михайлова, 1976, 1978, 1979).

Р.Кейси (Casey, 1965) семейство *Parahoplitidae* принимает в объеме двух подсемейств *Parahoplitinae* и *Acanthohoplitinae*.

О.Шиндевольф (Schindewolf, 1966) для выделения *Acanthohoplitinae* не видит оснований, так как он полагает, что различия в скульптуре и строении септальной линии парагоплитин и акантогоплитин не имеют особого значения.

Й.Видманн (Wiedmann, 1966) идет дальше своего учителя и в отличие от многих исследователей, подсемейства парагоплитин и акантогоплитин склонен понизить до родового ранга.

С.З.Товбина (1970) вслед за Й.Видманном (Wiedmann, 1966) семейство Parahoplitidae относит к надсемейству Douvilleiceratoidea и рассматривает его в составе трех подсемейств: нового Colombiceratinae Товбина и двух известных - Acanthohoplitinae и Parahoplitinae.

Изучая внутреннее строение раковины аммонитов на ранних стадиях развития, В.В.Друщиц и Л.А.Догужаева (1980) высказывают предположение о филогенетической близости изученных ими родов, принадлежавших семействам Deshayesitidae и Parahoplitidae. На основании этих исследований они Deshayesitinae, Parahoplitinae и Acanthohoplitinae рассматривают в ранге подсемейств единого семейства Parahoplitidae (возврат к идее А.Стоянова) в составе подотряда Ammonitina, а не подотряда Ancyloceratina. При этом отмечается, что несмотря на многие общие черты в строении несколько особняком стоит род Parahoplites. Уже в 1981 году В.В.Друщиц (Друщиц, Догужаева, 1981) резко изменил свое представление и Parahoplitinae и Acanthohoplitinae рассматривает в ранге самостоятельных семейств.

В некоторых работах семейство Parahoplitidae по-прежнему рассматривается в составе двух - Acanthohoplitinae и Parahoplitinae (Михайлова, 1983) или трех подсемейств - Acanthohoplitinae, Parahoplitinae и Colombiceratinae (Товбина, 1970, 1979, 1983). Нами на основании морфологических признаков рассматривалось в объеме трех подсемейств - Acanthohoplitinae, Diadochoceratinae и Parahoplitinae (Кванталиани, 1978). Недавно вопрос возведения подсемейства Acanthohoplitinae в ранг семейства нами вновь был поднят (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1982) и поддержан В.В.Друщицем (Друщиц, Догужаева, 1981). Но в указанных статьях (Кванталиани, Шарикадзе, 1980, 1982) Parahoplitinae из прежнего номинального семейства в том же ранге было перенесено в состав семейства Douvilleiceratidae.

Таковы основные этапы истории исследований семейства Parahoplitidae. Суммируя имеющиеся данные следует еще раз подчеркнуть, что в настоящее время существующие два принципиально различных взгляда на систематику парагоплитид сводятся, в основном, к различной трактовке заложения новых элементов в онтогенезе септальной линии. Одни исследователи (Михайлова, 1957, 1958, 1976) считают, что новые элементы появляются путем деления седла L/I, определяющего самостоятельность названного семейства, другие же (Wiedmann; 1966; Товбина, 1970, 1979) - за счет расчленения лопасти I, аналогично тому, как это происходит у дувиллейцератид и поэтому парагоплитиды относят к надсемейству Douvilleiceratoidea.

По нашим данным, у подсемейства Parahoplitinae в отличие от Douvilleiceratidae, интернилатеральная лопасть I делится на две асимметричные, а затем латеральная L - на три части. У представителей семейства Douvilleiceratidae и подсемейства Parahoplitinae дорсальная лопасть одинаково цельная - неразделенная, в то время, как у представителей Acanthohoplitinae всегда двураздельная. Делением на ранней стадии онтогенеза латеральной лопасти на три ветви парагоплитины похожи на акантогоплитин и в то же время отличаются от дувиллейцератид. У последних лопасти делятся на две ветви. Септальная линия у парагоплитин развивается по формуле: $(V_1V_1)L_1I_1D \longrightarrow (V_1V_1)L_1I_1D \longrightarrow (V_1V_1)L_1I_1D \longrightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2:I_1D$. Господство наружного седла над остальными элементами у парагоплитин выражено не столь отчетливо как у дувиллейцератид. Такое же сходство и отличия можно наблюдать и в скульптуре и в

форме поперечного сечения оборотов. По характеру скульптуры парагоплитины резко отличаются от дувиллейцератид и больше похожи на представителей акантогоплитин. У парагоплитин и главные и промежуточные ребра на вентральной стороне сильно выгибаются вперед. На внутренних оборотах присутствуют быстро исчезающие латеральные бугорки (Михайлова, 1957). На умбиликальном перегибе имеются вдольреберные гребневидные утолщения. Бугорки на вентральной стороне отсутствуют. По толщине оборотов некоторые парагоплитины ближе стоят к дувиллейцератидам, но среди них встречаются виды с более уплощенными оборотами на поздних стадиях развития, чем напоминают акантогоплитин.

Учитывая перечисленные особенности можно заключить, что парагоплитины не укладываются в рамки семейства *Douvilleiceratidae* и в то же время не могут рассматриваться в одном семействе с *Acanthohoplitinae*. Мы полагаем, что оба подсемейства должны рассматриваться в ранге самостоятельных семейств *Parahoplitidae* и *Acanthohoplitidae*, как это первоначально было установлено (Друшиц, 1956). Основными признаками для их разделения на самостоятельные семейства, по нашим данным, являются: у *Parahoplitinae* обороты, в подавляющем большинстве случаев толще, а пупок значительно уже, чем у *Acanthohoplitinae*. Парагоплитины от акантогоплитин отличаются и скульптурными особенностями — у первых ребра на вентральной стороне сильно выгибаются вперед, а на умбиликальном перегибе присутствуют сильные гребневидные вадуты. Различие имеется и в строении септальной линии — дорсальная лопасть у *Parahoplitinae*, по имеющимся на сегодняшний день данным, одноконечная, у *Acanthohoplitinae* она двураздельная; латеральная лопасть у *Acanthohoplitinae* симметрично-трехраздельная, в то время как у *Parahoplitinae* она несколько асимметрична.

Семейство *Acanthohoplitidae* появилось на рубеже раннего и среднего апта и просуществовало до раннего альба, а в раннем альбе вымерло. Предковым, по-видимому, был род *Procolombicerat*. Скульптура этого рода несет признаки как рода *Chalonicerat*, от которого семейство должно было возникнуть, и потомкового *Colombicerat* — типичного представителя семейства *Acanthohoplitidae*. Септальная линия развивается по формуле $(V_1V_1)I_1ID \rightarrow (V_1V_1)L:ID \rightarrow (V_1V_1)II_2:I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2:I_1(D_1D_1)$. Скульптура представлена как грубыми, так и тонкими ребрами, делящимися в средней части боковых сторон на две или три ветви; иногда от бугорков отходят пучки ребер. Ребра сопровождаются бугорками до трех пар, но имеются и без них. На наружной стороне ребра в большинстве случаев не прерываются, переходя почти прямолинейно, у некоторых слегка выгибаются вперед и прерываются. Для поздних представителей (род *Nuracanthoplit*) прерывание ребер становится характерным. Среди представителей семейства встречается раковины с уплощенными, средней толщины и очень широкими оборотами.

Единый тип развития септальной линии и скульптуры в онто-филогенезе у представителей подсемейства *Acanthohoplitinae* в. lato является надежным критерием для возведения в ранг семейства. Скульптурные особенности позволяют подразделить семейство *Acanthohoplitidae* на три подсемейства — *Acanthohoplitinae*, *Colombiceratinae* и *Diadochoceratinae*.

Надсемейство *Deshayesitoidea* состоит из номинального семейства.

Семейство *Deshayesitidae* возникло на границе баррема и апта и вымерло к концу раннеаптского времени. По данным Р. Кейси (Casey, 1964) оно состоит из двух подсемейств — *Deshayesitinae* и *Mathoceratinae*. Наши исследования (Кванталиани, 1980-1983; Kvantaliani, 1983), как было отмечено

перегрушковку родов, подсемейств и установление новых таксонов, ниже приводятся диагнозы некоторых семейственных категорий, состав каждого таксона, его распространение и возможные филогенетические взаимосвязи.

Описание семейственных категорий и возможные филогенетические взаимосвязи

О Т Р Я Д А M M O N I T I D A НУАТТ, 1889

ПОДОТРЯД GENIOPHINGSTINA Vesnosov et I. Michaillova, 1983

Н а д с е м е й с т в о O l c o s t e p h a n i d e a Pavlow, 1892

Д и а г н о з. Раковины от дисковидных, сильно сжатых с боков до сильно вздутых со слабо- или умеренно объемлющими оборотами. Ребра прямые, слегка наклоненные вперед или изгибающиеся, двойные, трех- и многоветвистые, полиптихитовые, бидихотомные или виргатитовые, переходящие вентральную сторону обычно без ослабления или прерываются образуя на концах утолщения, иногда выгибаются вперед или назад. В области умбилика ребра усиливаются, превращаясь иногда в вытянутые вдоль ребер бугорки, в которых они разветвляются; количество бугорков достигает 3-х пар. У некоторых представителей присутствует пережим и наблюдается зигзагообразное соединение ребер. Вентральная сторона различной ширины может быть плоской, выпуклой или плоско-выпуклой, редко килеватой. Пупок от узкого до очень широкого, от неглубокого, ступенчатого до очень глубокого, воронковидного. Септальная линия характеризуется отсутствием лопасти I_3 . Конечная формула для разных представителей выглядит следующим образом - $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_{2.1} \cdot I_{2.1} \cdot I_1^D$ или $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)UI_{2.2} \cdot I_{2.1} \cdot I_1^D$.

С е м е й с т в е н н ы й с о с т а в: Olcostephanidae Pavlow, 1892, Berriasellidae Spath, 1922, Ataxioceratidae Buckman, 1921, Dorsoplanitidae Arkell, 1950, Poliptychytidae Spath, 1924, Aulacostephanidae Spath, 1924 и Tulitidae Buckman, 1921. Временно включены: Holcodiscidae Spath, 1924, Himalayitidae Spath, 1925, Simoceratidae Spath, 1924, Coesterellidae Breistroffer, 1940 и Aspidoceratidae Zittel, 1895.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Бат-(?) баррем Европы, Кавказа, Восточного склона Урала, Северной Сибири, Новой Земли, Мангышлака, Гренландии, Англии, острова Шпицберген (?), Индии, Америки, Африки и острова Мадагаскар.

С е м е й с т в о Berriasellidae Spath, 1922.

Д и а г н о з. Раковины от мелких до очень крупных размеров, с оборотами от медленно до быстро возрастающих и различной степени объемности. Высота у различных представителей может быть и меньше и больше ширины. Форма поперечного сечения высоко-овальная, сжатая с боков или слегка выпуклая, широко-овальная, округло-субквадратная, округлая и округло-прямоугольная. Вентральная сторона различной ширины, плоская или плоско-выпуклая, редко килеватая. Боковые стороны от низких до высоких, плоские, слегка или сильно выпуклые. Переходы между сторонами резкие, дугообразные или постепенные. Пупок от узкого до очень широкого, ступенчатый, от неглубокого до глубокого. Устье с боковыми ушками. Скульптура состоит из многочисленных тонких или редких, толстых, иногда очень грубых радиальных или изгибающихся ребер с мелкими или очень крупными (до трех пар) бугорками или без них. Ребра обычно двух- или трехраздельные, иногда бидихотомные; встречаются пучкообразно отходящие от боковых, в некоторых случаях от приумбиликальных бугорков. Между главными присутствуют от одного до нескольких вставных ребер различной длины. На наружной стороне они или прямолинейны, прерываются и образуют борозду или гладкую поверхность или же непрерывны и в отдельных случаях сильно выгибаются

вперед. У некоторых представителей на боковых сторонах ребра ослабляются и как-бы стираются; промежуточные ребра образуют морщины, иногда раздваиваясь в приумбиликальных, а затем вновь соединяясь в наружных бугорках. У некоторых представителей присутствуют пережимы. Развитие септальной линии в онтогенезе стало известным в результате исследований, проведенных нами для родов *Dalmasiceras*, *Balkites* и *Taurisceras*. Примасутура пятилопастная - $(v_1, v_1)_{11}^{11} D$. Лопасть I делится на две асимметричные части $I_{2,1}:I_1$. Лопасть I_2 в свою очередь делится на две симметричные ветви $I_{2,1}:I_{2,1}$. Дальнейшее усложнение происходит за счет деления седла $I_{2,1}/I_{2,1}$, на котором также симметрично образуются лопасти; конечная формула - $(v_1, v_1)(L_2 L_1 L_2)_{12,1}^1 I_{2,1}^1 I_{2,1}^1 I_{2,1}^1 D$.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого семейства *Dorsoplanitidae* описываемое отличается наличием ребер, часто прерывавшихся на вентральной стороне и присутствием бугорков, поперечным сечением оборотов и характером септальной линии. У представителей *Dorsoplanitidae* лопасть I_2 делится на две асимметричные ветви, а затем на седле $I_{2,2}/I_{2,1}$ появляется серия симметрично расположенных лопастей, в то время как у представителей семейства *Berriasellidae* та же лопасть I_2 сразу же делится на две симметричные лопасти. От представителей *Ataxioceratidae* семейство *Berriasellidae* отличается отсутствием виргатитового типа ветвления ребер.

П о д с е м е й с т в е н н ы й с о с т а в. Семейство *Berriasellidae* предлагается рассматривать в составе следующих подсемейств:

Berriasellinae Spath, 1922,

Neocomitinae Spath, 1924,

Neocosmocerotinae Kvantaliani subfam. nov.,

Pomelliceratinae Kvantaliani subfam. nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний титон(?)—берриас.

Подсемейство *Berriasellinae* Spath, 1922

Т и п о в о й р о д - *Berriasella* Uhlig, 1905

Д и а г н о з. Раковины дисковидные, от мелких до крупных размеров.

Обороты от сильно объемлющих до почти эволютных, обычно сжатых с боков, но имеют и относительно вздутые. Узкая наружная и довольно высокие боковые стороны выпуклые или уплощенные. Высота чаще превышает ширину, но иногда бывает и меньше. Поперечное сечение высокоовальное или округло-прямоугольное, округло-субквадратное, иногда трапециевидное. Пупок от узкого до широкого, ступенчатый, неглубокий или средней глубины. Устье с боковыми ушками. Скульптура обычно представлена частыми тонкими или сильными широко расставленными (с возрастом несколько грубеющими) радиальными или нередко изгибающимися, веерообразно раздваивающимися, иногда пучкообразно отходящими от умбиликальных утолщений или боковых бугорков, ребрами. В некоторых случаях ребра бихотомируют, в других - делятся на три ветви. В отдельных случаях присутствуют одиночные вставные ребра. Наружную сторону ребра переходят или без перерыва (иногда с ослаблением и образованием в таких случаях небольших бугорковидных вздутий), или с перерывом, образуя при этом гладкую поверхность или борозду. Иногда на ребрах могут присутствовать небольшие боковые бугорки и приумбиликальные вдольреберные бугорковидные утолщения. У некоторых представителей на боковых сторонах ребра ослабляются и как бы стираются. Некоторые представители характеризуются наличием пережимов.

С р а в н е н и е. Среди представителей семейства *Berriasellidae* подсемейство *Berriasellinae* отчетливо выделяется своей значительно узкой формой поперечного сечения и высокими оборотами, характером скульптуры, в част-

ности тонкими многочисленными дихотомизирующими ребрами, нередко прерывающимися на вентральной стороне с образованием гладкой поверхности, относительно редким присутствием небольших приумноженных и боковых бугорков на ребрах.

Родовой состав: *Berriasella* Uhlig, 1905, *Blanfordiceras* Cossmann, 1907, *Dalmasiceras* Djanélidze, 1921, *Argentiniceras* Spath, 1924, *Pseudargentiniceras* Spath, 1925, *Subalpinites* Mazenot, 1939, *Subthurmannia* Spath, 1939, *Retowakiceras* Nikolov, 1966, *Mazenoticeras* Nikolov, 1966; *Riasanites* Spath, 1923, *Jabronella* Nikolov, 1966, *Boncheviceras* Nikolov, 1966, *Delphinella* Le Hégarat, 1973, *Pseudosubplanites* Le Hégarat, 1973, *Taurico-ceras* Kvantaliani et Lyssenok, 1979, *Balkites* bogdanova, Kvantaliani, 1983, ? *Protjasanites* Sazonova, 1977.

Распространение. Поздний титон(?)—берриас Кавказа, Крыма, Карпат, юга Западной Европы, Русской платформы, Мангышлака, Северной Африки, Индии, Мексики, Южной Америки.

Подсемейство *Neosomocerotinae* Kvantaliani subfam. nov.

Типовой род — *Neosomoceras* Blanchet, 1922

Диагноз. Раковины от мелких до очень крупных размеров со слабо или наполовину объемлющими и умеренно возрастающими, средней вздутости, оборотами. Высота чаще больше ширины, иногда равна ей. Поперечное сечение округло-прямоугольное либо округло-субквадратное. Наружная и боковые стороны различной ширины, уплощенные, с резким перегибом к слегка выгнутым боковым сторонам. Пушок от узкого до широкого, ступенчатый, от средней глубины до глубокого. Устье с небольшими боковыми ушками. Главные ребра сильные, радиальные или наклоненные вперед, одиночные, но обычно двух-трехветвистые, трехбугорчатые. В точке ветвления на боковых сторонах, как правило, присутствует довольно развитый бугорок, от которого иногда отходят пучки (по 2-4) ребер. Из трех пар бугорков у некоторых представителей развиты очень сильные шпювидные наружные бугорки. Между главными нередко присутствуют один-два промежуточных ребра. У некоторых же промежуточные ребра слабо развиты и являются как бы морщинами на боковых сторонах. Раздваивающиеся у пучковых бугорков ребра в отдельных случаях вновь соединяются в наружных бугорках. Наружную сторону ребра обычно переходят не прерываясь и прямолинейно, иногда с понижением между бугорками или образованием гладкой поверхности между ними.

Сравнение. Среди представителей семейства *Berriasellidae* новое подсемейство резко выделяется своеобразной скульптурой, особенно четко выраженными толстыми ребрами с сильно развитыми вентральными бугорками и формой поперечного сечения.

Замечание. В 1938 году О.К. Григорьева выделила новый подрод *Protacanthodiscus* (*Malbosiceras*). С тех пор разные авторы *Malbosiceras* рассматривают то в ранге самостоятельного рода, то подрода. В "Основах палеонтологии" (1958) *Malbosiceras*, на наш взгляд, справедливо признан младшим синонимом рода *Protacanthodiscus*.

Родовой состав: *Neosomoceras* Blanchet, 1922, *Euthymiceras* Grigorieva, 1938, ? *Protacanthodiscus* Spath, 1923.

Распространение. Берриас Крыма, Кавказа, Мангышлака, юга Западной Европы, Индии, Русской платформы, Гималаев, Индонезии, Северной Америки.

Подсемейство *Pomelicerotinae* Kvantaliani subfam. nov.

Типовой род — *Pomeliceras* Grigorieva, 1938.

Диагноз. Раковины средних и очень крупных размеров с почти эволютными и медленно возрастающими приземистыми оборотами. Высота всегда

меньше ширины оборотов. Форма поперечного сечения широко-овальная. Пупок ступенчатый, глубокий. Умбиликальные стенки выпуклые. Вентральная и латеральные стороны выпуклые с постепенными переходами. Скульптура состоит из толстых сильных, широко расставленных субрадиальных главных и нескольких промежуточных ребер. Главные ребра сопровождаются четкими приумбиликальными утолщениями и особенно сильно развитыми массивными латеральными бугорками. У некоторых представителей присутствуют слабовыраженные вентральные бугорки. От латеральных бугорков отходят пучки (по 1-5) ребер. Между ними располагаются относительно короткие (по 1-3) промежуточные, иногда не доходящие до умбиликального перегиба. Вентральную сторону ребра переходят не прерываясь или с незначительным ослаблением.

С р а в н е н и е. Описываемое подсемейство отличается от всех остальных, главным образом, очень широкими, приземистыми оборотами и широким пупком, грубыми ветвящимися главными и многочисленными промежуточными ребрами и сильно развитыми латеральными бугорками.

Р о д о в о й с о с т а в: *Pomelicerae* Grigorieva, 1938, *Boelmicerae* Grigorieva, 1938.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний титон(?)—берриас Северной Африки, Юго-Восточной Франции, Индии, Северного Кавказа.

Филогенетические связи

В отдельных работах можно найти попытку установления филогенетических взаимосвязей между отдельными видами и родами семейства *Berriasellidae* (Uhlig, 1905; Kilian, 1910, 1912; Roman, 1938; Mazenot, 1939; Nikolov, 1967; Le Negarat, 1973; Nikolov, 1982 и др.).

Существующий на сегодняшний день фактический материал, по нашему мнению, пока не дает оснований с полной убедительностью говорить о предках и переходных формах от одного таксона к другому. Пока еще неясен вопрос происхождения самого семейства *Berriasellidae*. По данным многих исследователей, берриаселлиды должны были возникнуть в титонский век от пока неизвестных перифанкtid.

Характер развития септальной линии *Berriasellidae*, *Ataxioceratidae* и *Dorsoplanitidae* (*Olcosterphanoidea*) позволяет нам искать предков *Berriasellidae* среди представителей двух семейств — *Ataxioceratidae* и *Dorsoplanitidae*.

У берриаселлид и атаксиоцератид лопасть I делится на две части — I_2 и I_1 , а септальная лопасть образуется путем ее дальнейшего усложнения, причем у них лопасть I_2 одинаково делится на симметричные ветви — $I_{2,1}:I_{2,1}$. Таким образом, пути развития септальной линии у названных семейств одинаковы, что говорит об их очень близких филогенетических связях.

На ранней стадии развития у *Dorsoplanitidae* также, как и у *Berriasellidae*, лопасть I делится асимметрично. Основное же различие состоит в том, что позднее у берриаселлид в лопасти I_2 возникает симметрично расположенные вспомогательные лопасти — $I_{2,1}:I_{2,1}$, а у *Dorsoplanitidae* асимметрично — $I_{2,2}:I_{2,1}$. Несмотря на такую незначительную разницу, мы не решаемся что-либо сказать об их прямом родстве. Тем более, что дорвопланитиды являются типичными бореальными аммонитами, в то время, как берриаселлиды — Средиземноморскими.

Одним из возможных предков семейств *Berriasellidae* и *Dorsoplanitidae*, по-видимому, следует рассматривать (как это предполагал Roman, 1938, а теперь и Nikolov, 1982) представителей подсемейства *Virgatoerphinctinae*

(семейство *Ataxioceratinae* в нашем понятии). Т.Г.Николов (1982, с.31) в филогенетической схеме показывает, как *Berriasellidae* берут свое начало от семейства *Ferisphinctidae*, через *Virgatosphinctinae*. От этого последнего отходят ветви подсемейств - *Pseudosubplanitinae*, *Berriasellinae*, *Argentinioceratinae* и *Himalayitinae*. От другой ветви - *Pseudovirgatitinae* - отходит ветвь подсемейства *Neosomitinae*.

Основным стволом семейства *Berriasellidae*, как нам представляется, очевидно, является подсемейство *Berriasellinae* (рис.66), от которого в процессе быстрой дивергенции возникли подсемейства *Pomeliceraatinae*, *Neosomoceratinae* и *Neosomitinae*. Из-за отсутствия многих необходимых данных филогенетические связи между отдельными подсемействами на схеме показаны условно.

Имеющиеся в нашем распоряжении некоторые палеонтологические данные позволяют несколько более уверенно судить о родственных взаимоотношениях между отдельными родами подсемейств *Neosomoceratinae*, *Berriasellinae* и *Neosomitinae*.

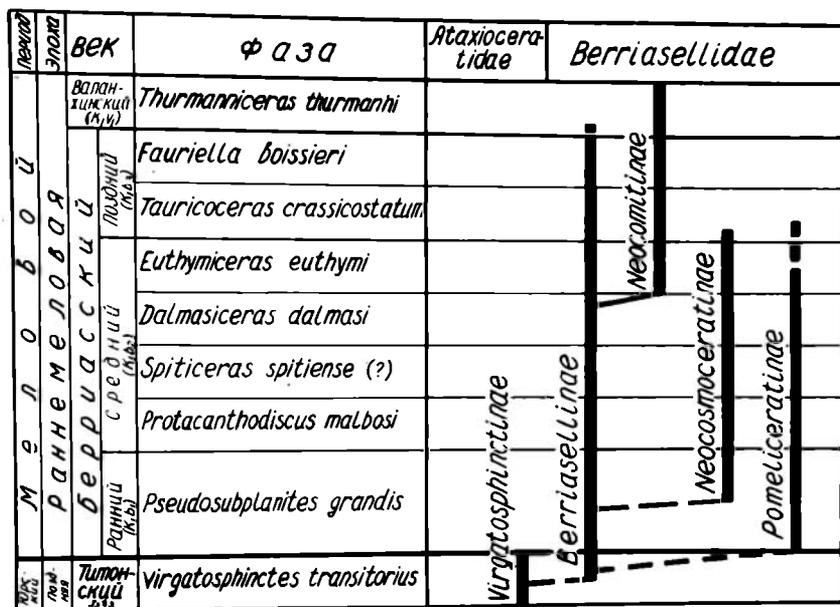


Рис.66. Филогенетическая схема семейства *Berriasellidae*.

В подсемействе *Neosomoceratinae* роды *Neosomoceras* и *Euthymiceras* в отношении скульптуры и формы поперечного сечения оборотов очень близки и нет сомнения, что это сходство при одинаковом типе развития септальной линии является генетическим. Представители рода *Euthymiceras* должны были произойти от *Neosomoceras* на границе фаз *Dalmsiceras dalmasi* и *Euthymiceras euthymi* (рис.67). К началу фазы *Tauricoceras crassicoatum* оба рода, видимо, вымерли, не оставив после себя потомков.

Не менее интересен вопрос о происхождении подсемейства *Neosomitinae*, родов *Riasanites*, *Tauricoceras* и *Valkitea* и их взаимоотношении с подсемейством *Berriasellinae*, который уже затрагивался некоторыми исследователями.

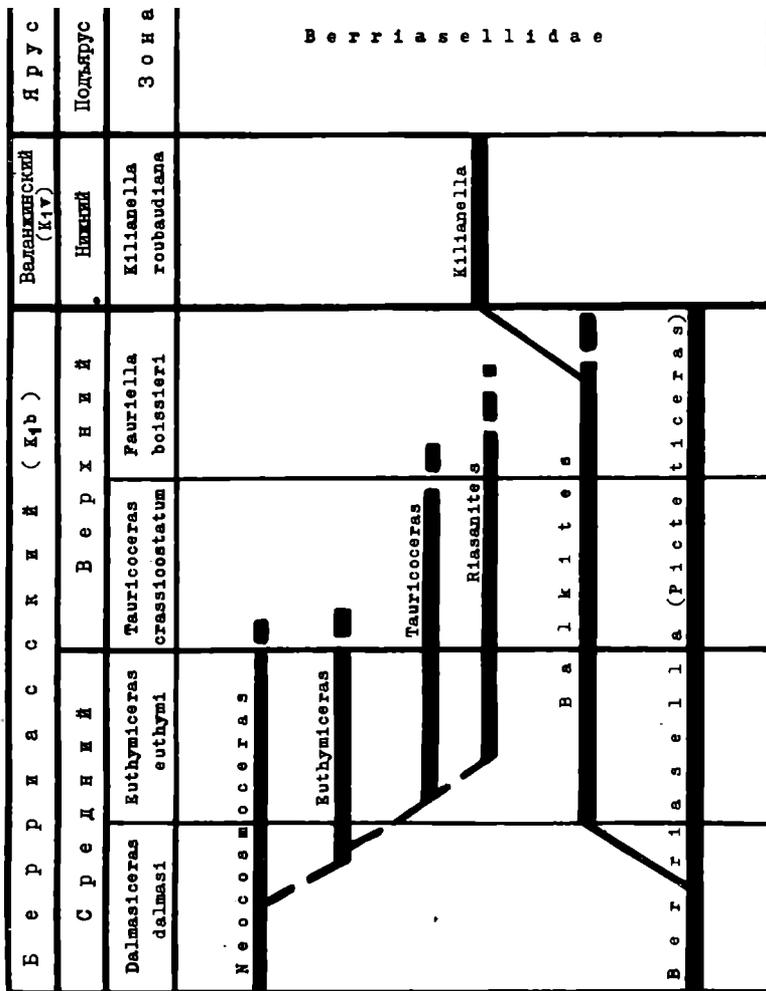


Рис.67. Филогенетическая схема некоторых представителей семейства Berriacellidae.

Впервые В.Улиг (Uhlig, 1905), а затем В.Киллиан (Kilian, 1912) и Г. Мазено (Mazenot, 1939) высказали предположение о генетических связях киллианелл с берриаселлидами, в частности с *Berriacella* (*Berriacella*) *privasensis*. Значительно позднее Г.Ле Эгара (Le Nègarat, 1973) в схеме филогенетического развития рассматриваемого семейства как на предковый для рода *Kilianella* указывал на *Picteticeras*. Однако новые находки аммонитов *Balclites* в позднем берриасе Крыма позволили нам высказать несколько иную точку зрения (Богданова, Кванталани, 1983). У нового рода скульптурные особенности - характер ребристости, наличие борозды на вентральной стороне и некоторые другие детали сближают их, с одной стороны, с неокмитесами и, с другой,

с позднеберриасскими берриаеллидами. Поэтому, на наш взгляд, правильное род *Balkites*, появившийся на рубеже фаз *Dalmaceras dalmasi* и *Euthymiceras euthymi*, связывать с представителями подрода *Berriassella* (*Picteticeras*), от которых они должны были произойти. На рубеже берриасского и валанджинского времени *Balkites* (имеющие общие черты развития сепальной линии, скульптуры, наличие пережимов) дали начало новому подсемейству *Neosomitinae*. Род *Balkites*, по-видимому, был промежуточным звеном между берриаеллидами, к которому он относится, и неосомитидами (см. рис. 67).

Весьма интересен вопрос о происхождении родов *Riasanites* и *Tauricoseras*. Еще Н.П. Луппов (1952, с. 138), касаясь аммонитов рода *Riasanites* и *Protacanthodiscus*, широко распространенных в Бореальном поясе отмечал, что они очень близки по своим признакам к одноименным им Средиземноморским видам и допускал несомненную генетическую связь с последними. Они ни в коем случае не должны рассматриваться как типичные бореальные формы, а являются представителями Средиземноморской фауны, проникшими, как полагал Н.П. Луппов, с ранневаланджинской (=раннеберриасской - И.К.) трансгрессией в море Русской платформы, где они быстро вымерли не оставив потомков. Находки названных аммонитов на Северном Кавказе, Мангышлаке и, как теперь известно (Кванталмани, Лысенко, 1979а, б, 1982), в Крыму, должны указывать на путь их проникновения из Тетиса в Бореальное море.

Роды *Riasanites* и *Tauricoseras* появились в конце среднего берриаса и вымерли к концу этого века. Скульптура двух первых оборотов в общем похожа, а отличия наблюдаются в некоторых деталях ветвления ребер, толщине оборотов, форме поперечного сечения. Большое сходство наблюдается на средних оборотах. Все эти признаки говорят в пользу генетической связи упоминаемых родов. Учитывая стратиграфическое распространение (риазаниты в Крыму нами обнаружены несколько выше чем таврикоцерасы, см. рис. 73), можно полагать, что предками рода *Riasanites* могли быть представители рода *Tauricoseras*. Схематично взаимоотношения между отдельными представителями семейства *Berriassellidae* показаны на рис. 66, 67.

На д с е м е й с т в о *Hoplitoidea* H. Douville, 1890

С е м е й с т в о *Leuermiellidae* Breistroffer, 1951

Д и а г н о з. Раковины преимущественно мелких размеров от умеренно до быстро возрастающих с умеренно или слабо объемлющими оборотами. Форма поперечного сечения трапециевидная, субтрапециевидная или округло-полигональная. Высота на поздних оборотах всегда превышает ширину. Наружная сторона вогнутая в виде буквы V, уплощенная или несколько закругленная. Нередко наблюдается слабая выпуклость боковой стороны в нижней ее части, в то время как в верхней - она слабовогнутая. Пупок ступенчатый, умеренно широкий или широкий, неглубокий, резе умеренной глубины. Ребра в большинстве случаев простые с боковыми или наружными бугорками различной формы и величины; у некоторых представителей намечаются пупковые бугорковидные выдутя. В старческой стадии ventральные бугорки понижаются, затем исчезают, а на их месте ребра, соединяясь, образуют острые шевроны. Ребра начинаются от пупкового перегиба либо от шва, на боковых сторонах субрадиальны, слабо S-образно, интегралообразно или саблеобразно изогнуты, часто расширены и наклонены вперед. Между пупковыми и боковыми, боковыми и наружными бугорками в пониженных частях ребра могут раздваиваться с образованием срединной бороздки. У других представителей эти бороздки могут отсутствовать. На наружной стороне ребра непрерывны, с бороздой или, чаще всего, прерываются с образованием гладкой поверхности. Наружные окончания ребер всегда противостоящие и под различным углом часто сильно повернуты вперед. У некоторых леймериеллид в старческой стадии (или ре-

дко во взрослой) присутствуют пережими, только на ядрах (на раковине не отражаются) повторяют изгиб ребер, резко выражены на боковых сторонах и несколько слабее на вентральной стороне. Конечная формула септальной линии - $(V_1, V_1)(L_2, L_1, L_2)UI_2I_2^1: I_2I_1D$.

З а м е ч а н и е. Р. Кейси (Casey, 1964) в своей монографии не привел диагнозов нового подсемейства *Mathoceratinae* и единственного рода *Mathoceras*, относимого им к семейству *Deshayesiidae*. При сравнении представителей родов *Mathoceras* Casey, 1964 и *Neoleuimeriella* Saveliev, 1973, мы (Кванталиани, 1980-1983; Кванталиани, 1983) убедились в том, что между ними нет существенной разницы (см. табл. XVII) и поэтому *Neoleuimeriella* считаем младшим синонимом рода *Mathoceras*.

Р ъ д о в о й с о с т а в: *Proleuimeriella* Breistroffer, 1947, *Leuimeriella* Jacob, 1907, *Prileuimeriella* Breistroffer, 1947, *Mathoceras* Casey, 1964 (= *Leuimeriella* (*Neoleuimeriella*) Saveliev, 1973).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ранний альб Крима, Кавказа, Югославии, Западной Австрии, ФРГ, Швейцарии, Франции, Англии, Восточной Гренландии, Северной Африки (Туниса и Северо-Восточного Алжира), Дании, Центрального Ирана, Эфиопии(?), Испании (?), Северного Прикаспия, Мангышлака, Западной Туркмении, Болгарии.

С е м е й с т в о *Venezuellidae* Кванталиани, 1980

1980. *Venezuellinae*, Кванталиани, с. 123.

1981. *Venezuellinae*, Кванталиани, с. 81.

1983. *Venezuellinae*, Кванталиани, p. 705.

Д и а г н о з. Раковины мелких размеров с быстровозрастающими слабо объемлющими оборотами. Форма поперечного сечения округло-прямоугольная или приближается к округлой трапеции. Высота на поздних оборотах всегда превышает ширину. Наружная сторона вогнутая в виде буквы *v*, между бугорками - уплощенная. Боковые стороны уплощенные или слабо выпуклые. Пупок умеренно широкий, умеренной глубины, ступенчатый. Ребра сильно дифференцированы. Главные - одиночные, толстые, субрадиальные или слегка изгибающиеся на боковых сторонах, сопровождаются сильными, с каждой стороны двумя парами (или одной наружной) удлиненными бугорками - верхнебоковыми и наружными противостоющими и образующими острый угол к плоскости симметрии, а также слабо выраженными пупковыми вдольреберными утолщениями. Срединные бороздки на пониженных частях ребер, как правило, отсутствуют. Главные ребра широко расставлены; между ними расположены от одного до многочисленных тонких нитьевидных промежуточных ребер. На наружной стороне ребра прерываются. Септальная линия (род *Venezuella*) не отличается от таковой у представителей семейства *Leuimeriellidae* (табл. XVIII, фиг. 1в, 3в). Наружная лопасть узкая двураздельная. Латеральная - чуть длиннее вентральной и слабо асимметрична: ее наружная ветвь несколько приподнята по отношению к внутренней. Имеются также несколько мелких вспомогательных латеральных лопастей. Седла небольшие, чуть шире лопастей.

С р а в н е н и е. Представители нового семейства *Venezuellidae*, среди других семейств надсемейства *Northitioidea*, образуют четко обособленную группу по основным признакам, позволявшим рассматривать в качестве семейственного ранга. Наиболее близко оно стоит к представителям семейства *Leuimeriellidae*, от которого отличается прежде всего характером скульптуры - более тонкими нитьевидными одиночными ребрами, расположенными между широко расставленными главными с двумя парами бугорков и пупковыми утолщениями. Основное отличие заключается в отсутствии срединной борозды на пониженных частях меж-

ду бугорками на главных ребрах. На наружной и боковых сторонах бугорки более отчетливы, массивнее чем у представителей оравниваемого семейства *Leumeriellidae*.

Родовой состав: *Venezuella* Kvantaliani, 1980, ? *Renziella* Kvantaliani, 1980.

Распространение. Согласно нашей интерпретации существующего литературного материала (Кванталиани, 1980; Kvantaliani, 1983) — ранний альб Северо-Восточной Венесуэлы.

Филогенетические связи

Впервые филогенетических связей представителей семейства *Leumeriellidae* коснулся Ш. Якоб (Jacob, 1907). Он указывал на *Proleumeriella schrammeni* как на исходную форму *Leumeriella*, в то же время он ошибочно связывал их происхождение с аптскими *Parahoplitidae*. Первые основательные филогенетические исследования представителей семейства *Leumeriellidae* связаны с именем немецкого палеонтолога Р. Бринкмана (Brinkmann, 1937), по данным которого *Leumeriellidae* берет свое начало от десмоцератиды *Callizoniceras* (*Wollmanniceras*), по-видимому, в позднем клансее.

Ф. Роман (Roman, 1938, с. 360) приводит схему филогенетического развития целого ряда альбских родов. Любопытно, что род *Leumeriella* он производит от *Douvilleiceras*. Предложенная схема родственных взаимоотношений названных групп не может быть приемлемой, так как морфогенез септальной линии, не говоря о скульптурных различиях, у представителей этих таксонов протекает совершенно различными путями. Для сравнения достаточно привести конечные формулы септальных линий названных аммонитов, чтобы убедиться в несостоятельности построений Ф. Романа (см. рис. 65). У *Douvilleiceratidae* она выглядела следующим образом — $(V_1 V_1) L_1 L_2 I_2 + I_1 D$ а у *Leumeriellidae* — $(V_1 V_1) (L_2 L_1 L_2) U_1 I_2 I_2 : I_2 I_1 D$.

Р. Кейси (Casey, 1957) считал, что *Deshayesitidae* и *Leumeriellidae* сходны и поэтому их производил от *Callizoniceras*. Однако *Deshayesitidae* коренным образом отличается от кализонцерасов и такое утверждение, на наш взгляд, под собой не имеет никакой основы. У десмоцератид (*Callizoniceras*) новые элементы септальной линии возникают путем деления лопасти I и в процессе онтогенеза не происходит редукция умбиликальной лопасти U, в то время, как у *Deshayesitidae* новые элементы образуются за счет деления седла I/D и происходит редукция умбиликальной лопасти U. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966) на основании изучения ранних стадий онтогенеза септальной линии *Proleumeriella* и *Leumeriella* показал их тесное генетическое родство.

А. А. Савельев (1973, с. 85), подробно рассматривая схему Р. Бринкмана (Brinkmann, 1937) отмечает, что его филогенетические построения наиболее убедительны и важны в отношении нижней части ствола — от *C. keilhacki anterior* до *L. schrammeni schrammeni* и от этой последней к *L. (L.) tardefurcata* (Leum.). В то же время он не соглашается с мнением Р. Бринкмана о ветви, ведущей к *L. (N.) regularis* через вид *L. (L.) acusticostata* Brinkm. и с некоторыми дополнениями к схеме Р. Бринкмана предлагает видоизмененную схему.

Вопросу систематики и происхождения родов *Proleumeriella* и *Leumeriella* посвятила небольшую статью Н. Димитрова (Dimitrova, 1980). Она пыталась развить идеи Ш. Якоба (Jacob, 1907) о происхождении леймереллид от *Parahoplitidae* и придать ей научное обоснование. В этой работе, ссылаясь, в основном, на литературные источники, она рассматривает развитие раковины — форму сечения оборотов, скульптуру и септальную линию в онтогенезе у трех родов — *Pa-*

raphoplites, Proleumeriella и Leumeriella. Сравнивая признаки родов, Н.Дмитрова приходит к мнению, что все эти роды (от древних к более молодым) характеризуются постепенным переходом. Что же касается септальной линии, то в понимании этого автора, по основным элементам они сходны и различаются главным образом, возникновением в онтогенезе адвентивных элементов. Суммарный анализ всех данных позволяет Н.Дмитровой допустить не только морфологическое, но и, в равной степени, общее филогенетическое сходство родов Paraphoplites, Proleumeriella и Leumeriella. Свои представления она иллюстрирует соответствующей схемой. Присутствие непрерывных ребер на поздних стадиях развития видов рода Leumeriella говорит о родстве с их предками - Paraphoplites и Proleumeriella. Наличие бугорков у представителей рода Leumeriella соответствует бугорчатой стадии ранних оборотов у представителей рода Paraphoplites. Низкие поперечные сечения Leumeriella на ранних оборотах напоминают низкие сечения у их предков - рода Paraphoplites. По ее мнению переход от рода Paraphoplites к роду Proleumeriella осуществлялся, вероятно, в Кавказско-Туркменском бассейне. Затем произошла миграция с Востока в Западную Европу.

Такая постановка вопроса о филогенетических взаимосвязях Paraphoplites и Proleumeriella и ее решение нам представляется несколько странной, несет на себе печать искусственности и не содержит рационального зерна. Уже было сказано, что септальные линии родов Proleumeriella и Leumeriella тождественны и одинаково развиваются в онтогенезе (Schindewolf, 1966). Поэтому достаточно рассмотреть вопрос о родственных связях между родами Paraphoplites и Proleumeriella или Leumeriella, чтобы выяснить насколько приемлемы представления Н.Дмитровой.

Онтогенез септальной линии представителей родов Leumeriella и Paraphoplites был изучен И.А.Михайловой (1957, 1975, 1976a), С.З.Товбляной (1979) и нами (Кванталани, Шарикадзе, 1980). Сопоставляя все эти данные можно констатировать, что между названными родами нет никакой связи. Для иллюстрации достаточно привести формулы септальных линий родов Paraphoplites и Leumeriella, входящих в состав разных семейств, надсемейств и даже подтриб. Септальная линия у представителей рода Paraphoplites развивается следующим образом: $(v_1v_1)UID \rightarrow (v_1v_1)UID \rightarrow (v_1v_1)(L_2L_1L_2)I_2 \cdot I_1D$, а у представителей рода Leumeriella - $(v_1v_1)UID \rightarrow (v_1v_1)(L_2L_1L_2)UI_2I_1I_1D$.

Как видим, у представителей рода Paraphoplites на самых ранних стадиях онтогенеза умбиликальная лопасть U редуцируется и дальше, септальная линия развивается без этого элемента, в то время как у представителей рода Leumeriella она присутствует на всем протяжении онтогенеза. Появление новых элементов приурочено к интерниатеральной лопасти, причем у Paraphoplites наблюдается одно деление, в то время как у Leumeriella - 3-4 последовательных деления. Сравнение формул септальных линий названных родов показывает обособленный путь эволюции каждого из них, не имеющих генетической связи. Следовательно, дальнейшее сравнение скульптуры и формы сечения оборотов рассматриваемых родов нам кажется совершенно излишним. Таким образом, неприемлемая и филогенетическая схема, предложенная Н.Дмитровой.

Нами принята (Кванталани, 1982) схема родственных взаимосвязей, предложенная А.А.Савельевым (1973) для Leumeriellidae с той лишь разницей, что ветвь Pseudoleumeriella не показана, так как, судя по литературным данным (Wiedmann, 1966, с.58), этот род обнаружен на более низких стратиграфических уровнях (в апте и нижнем альбе). Исходя из изложенного в предлагаемой нами филогенетической схеме развития семейства Leumeriellidae ветвь Pseudoleumeriella - не показана (рис.68). При всем этом, остается еще ряд вопросов,

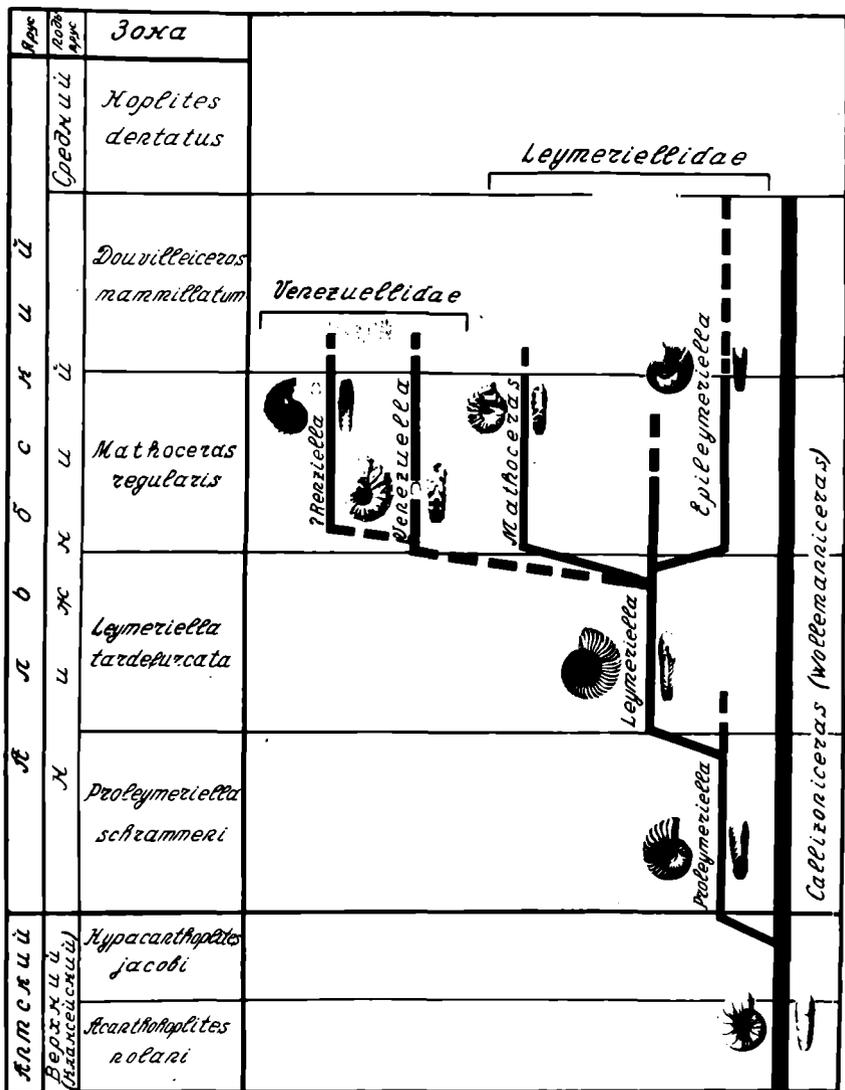


Рис.68. Филогенетическая схема семейств Leymeriellidae и Venezuellidae.

касаящихся филогении рассматриваемого семейства, решение которых предстоит в будущем.

Учитывая ряд изменений в систематике семейства Leymeriellidae (Кванталиани, 1980-1982; Kvantaliani, 1983) допускаем, что представители нового семейства Venezuellidae отделились от Leymeriellidae (см.рис.68) и мигрировали с Восточной полушферы в Западную, в сторону Карибской палеозоогеографической провинции, где окончательно и обосновались.

Надсемейство Douvilleiceratoidea Parona et Bonarelli, 1897

Диагноз. Обороты от слегка сжатых до очень толстых; поперечное сечение от высоко- до широкоовального. Скульптура состоит из главных и промежуточных, ветвящихся и одиночных ребер; главные (редко и промежуточные) сопровождаются бугорками от одной до восьми пар. Новые элементы септальной линии возникают за счет деления лопасти L и I . Конечные формулы септальных линий представителей надсемейства имеют следующий вид:

Douvilleiceratidae - $(V_1V_1)(L_1L_2)(I_2:I_1)D$,

Parahoplitidae - $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2:I_1D$,

Acanthoplitidae - $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2:I_1(D_1D_1)$.

Усложнение линии в дальнейшем происходит путем деления седел L/I или

I_2/I_1 .

Семейственный состав:

Douvilleiceratidae Parona et Bonarelli, 1897,

Acanthoplitidae Stoyanow, 1949,

Parahoplitidae Spath, 1922.

Распространение. Апт-ранний альб Борейального и Средиземноморского палеозоогеографических поясов.

Семейство Douvilleiceratidae Parona et Bonarelli, 1897

Диагноз. Раковины наполовину или едва объемлющие с сильно вздутыми оборотами. Цупок довольно глубокий, ступенчатый, от умеренно широкого до широкого. На ранних, средних (Rohoboceratinae) и поздних оборотах сечение у всех представителей широкоовальное с шириной, значительно превышающей высоту. На более поздних (Erichoniceras, Eodouvilleiceras, Douvilleiceras) высота возрастает несколько быстрее чем ширина и в этом случае сечение становится округло-субквадратным, округло-субтрапециевидным или округло-полигональным. Скульптура представлена главными и промежуточными двух- и трехраздельными редкими ребрами, переходящими на вентральную сторону с небольшим выгибом вперед либо у некоторых - с выгибом назад. Скульптура формируется в пределах 2-5 оборотов. Сначала появляются бугорки, а затем ребра. Раннеаптские представители характеризуются наличием 1-2, а более поздние 3-8 рядами бугорков. На средних стадиях развития ранних представителей семейства (Rohoboceratinae) имеется очень грубая скульптура с одной сильно развитой парой умбиликальных бугорков, придающих раковине короновидный облик. Другие представители (Sheloniceratinae) на ребрах средних оборотов имеют две пары бугорков и в некоторых случаях зачаточные вентральные. Более молодые представители (Douvilleiceratinae) характеризуются 3-8 парами бугорков. На поздней, геронгической стадии развития бугорки исчезают, скульптура упрощается, ребра становятся одиночными, безбугорковыми. Лишь на умбиликальном перегибе они сопровождаются вдольреберными утолщениями. Септальная линия развивается следующим образом: $(V_1V_1)LIID \rightarrow (V_1V_1)L:ID \rightarrow (V_1V_1)LI_2:I_1D \rightarrow (V_1V_1)L_1L_2I_2:I_1D$. Наблюдается господство наружного седла над остальными элементами; в меньшей степени оно проявляется у Douvilleiceras. Дорсальная лопасть всегда одноконечная.

Сравнение. От представителей Parahoplitidae отличается наличием многочисленных грубых ребер с бугорками до восьми пар, широким поперечным сечением оборотов и образованием новых элементов септальной линии путем деления лопастей на две ветви.

Подсемейственный состав:

Robboceratinae Casey, 1961,

Cheloniceratinae Spath, 1923,

Douvilleiceratinae Parona et Bonagelli, 1897.

Распространены в Ранний апт-ранний альб Крима, Кавказа, Мангышлака, Туркмении, Среднего Поволжья, Эмбенской области, Индии, Западной Европы, Восточной Африки, острова Мадагаскар, Америки.

Филогенетические связи

Прежде чем приступить к изложению наших представлений о родственных взаимоотношениях, кратко ознакомимся с историей филогенетических исследований представителей семейства Douvilleiceratidae.

Ц.В. Райт (Wright, 1952) предполагал, что основным стволом в апт-альбское время было семейство Parahoplitidae, уходящее корнями в барремское время. В процессе дивергенции от этого семейства возникли различные семейства. Эволюционный ряд интересующей нас группы по Ц.В. Райту имеет следующий вид: Parahoplitidae \longrightarrow Cheloniceratidae \longrightarrow Douvilleiceratidae. Конечно, такое неверное представление о происхождении дувиллейцератид от парагоплитид было вызвано тем, что Ц.В. Райт Deshayesitinae считал синонимом Parahoplitinae. Примерно также представляла себе филогенетические связи Е. Басс (Basse, 1952), но с небольшой разницей - непосредственно от Parahoplitidae она отводила ветвь семейства Cheloniceratidae, а происхождение Douvilleiceratidae связывала с Hoplitidae. Но в пользу такого взгляда в цитируемой работе отсутствует соответствующее объяснение.

В схеме В.И. Аркела (Arkell, Kummel, Wright, 1957) семейство Douvilleiceratidae берет свое начало от десмоцератид в раннебарремское время.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966, 1968) надсемейство Douvilleiceratoidea, наряду с Parahoplitoidea и Deshayesitoidea, производил от Ancyloceratoidea.

Несколько иную схему развития предложил И. Видманн (Wiedmann, 1966). Он также, как и О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966), полагал, что Parahoplitidae и Douvilleiceratidae следует объединить в надсемейство Douvilleiceratoidea, как и Deshayesitoidea они должны были произойти от Ancyloceratoidea. И. Видманн (Wiedmann, 1966, 1969), как и ранее В. Килиан (Kilian, 1907-1913), в качестве предка для Douvilleiceratoidea предложил барремский род Paracriticeras Kilian с умбиликальным зиянием, имевший "Хелоницератидный" облик поздних оборотов. Родоначальником для Paracriticeras И. Видманн предложил род Leptoceras. В целом филогенетический ряд семейства Douvilleiceratidae он представил себе следующим образом: Paracriticeras \rightarrow Cheloniceras \rightarrow Douvilleiceras. В среднем альбе вновь происходит раскручивание раковины с образованием, по И. Видманну, рода Astiericeras. К точке зрения И. Видманна близки представления И.А. Михайловой. Она также разделяет мнение об образовании Douvilleiceratidae от гетероморфных аммоноидей, в частности, от Ancyloceratoidea (Михайлова, 1976, 1980, 1983; Безносков, Михайлова, 1983).

С.З. Товбина (1979, 1983) в основном принимает схему И. Видманна о происхождении семейства Douvilleiceratidae и его дальнейшего развития от среднего альба, но в отличие от него она ограничивает это семейство родом Douvilleiceras (Товбина, 1979, 1983). Принципиальных различий между схемами филогенетического развития И.А. Михайловой и С.З. Товбиной нами не усматривается.

Из-за отсутствия необходимого палеонтологического материала мы не в состоянии сказать чего-либо определенного о предполагаемых предках

Paraspticeras и потомках Astiericeras. Поэтому далее мы затронем отдельные моменты (близкие к представлениям И. Видманна, И.А. Михайловой и С.З. Товбиной) развития остальных родов семейства Douvilleiceratidae (см. рис. 69, 70).

Все роды семейства Douvilleiceratidae связаны между собой единым типом развития септальной линии, формой поперечного сечения оборотов (с незначительным отклонением) и характером скульптуры. Каждый потомковый род на ранних стадиях онтогенеза рекапитулирует признаки своих предков. Род Douvilleiceras, замыкающий семейство Douvilleiceratidae, повторяет все стадии развития предков, начиная от Cheloniceras далее Eriicheloniceras и, наконец, Eodouvilleiceras (см. рис. 22б, 26-IV, 70).

С наступлением аптского века продолжается широкая экспансия представителей Douvilleiceratidae морских пространств Тетического и части Борейного поясов.

Первые представители рода Procheloniceras отмечаются в зоне Turkmeniceras turkmenicum (Товбина, 1979). От них, видимо, отделилась новая ветвь - Rolobocerases - Megatylocerases. На смену прохелонциерасам приходят представи-

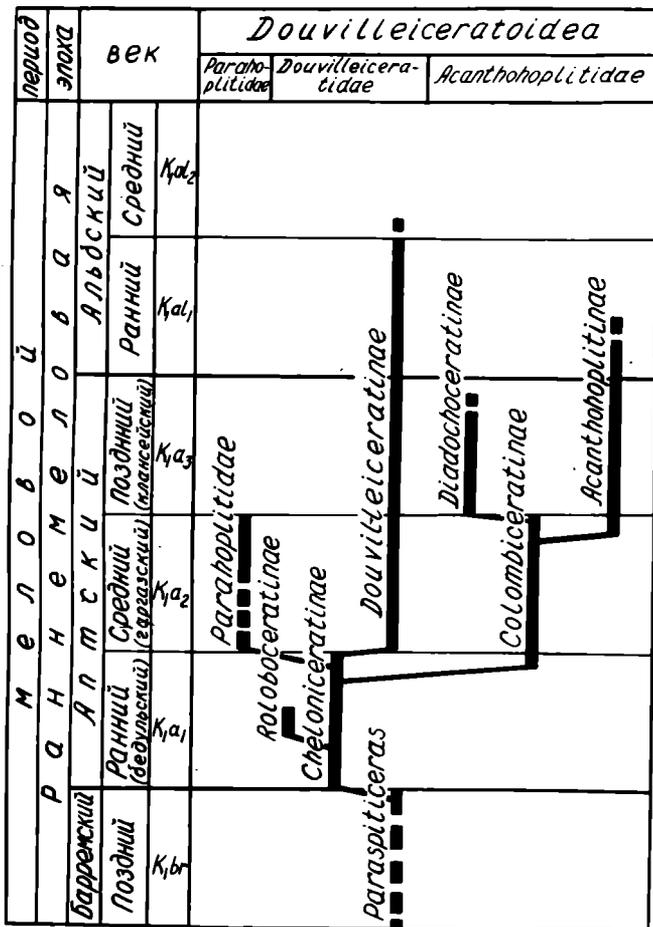


Рис. 69. Филогенетическая схема надсемейства Douvilleiceratoidea.

Д и а г н о з. Раковины от мелких до крупных размеров с различной степенью возрастания, объемности и толщины оборотов. Поперечное сечение самых различных очертаний – округлое, округло-прямоугольное, прямоугольное, субквадратное, округло-полигональное и др. Наружная сторона различной ширины, уплощенная или выпуклая, округленная, постепенно или резко переходит в плоские либо выпуклые различной высоты боковые стороны. Пупок от очень узкого до очень широкого, ступенчатый, различной глубины. Представители семейства характеризуются очень сильной скульптурованностью. Раковины покрыты многочисленными тонкими или грубыми, в отдельных случаях сильно уплощенными радиальными ребрами, но в большинстве случаев *В*-образно изгибающимися на боковых сторонах. Главные ребра часто двух- или трехраздельные, иногда одиночные. Промежуточные вставные ребра от I до 5–6 расположены между главными. Ребра на наружной стороне прямолинейны, слегка выгибаются вперед, ослабляются или полностью прерываются. Главные (редко вставные) сопровождаются двумя или тремя парами различной величины бугорков; у некоторых представителей они могут вовсе отсутствовать. Септальная линия разбивается по формуле $-(V_1V_1)L:ID \rightarrow (V_1V_1)L_2:I_1D \rightarrow (V_1V_1)(L_2L_1L_2)I_2:I_1(D_1D_1)$.

П о д с е м е й с т в е н н ы й с о с т а в:

Colombiceratinae Tovbina, 1979,
Acanthoplitinae Stoyanov, 1949,
Diadochoceratinae Kvantaliani, 1978.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Конец раннего апта (бедуль) – начало раннего альба Крыма, Кавказа, Средней Азии, Ирана, Индии, Северной Африки, острова Мадагаскар, Западной Европы, Америки.

Подсемейство Colombiceratinae Tovbina, 1979

Т и п о в о й р о д - Colombiceras Spath, 1923

Д и а г н о з. Раковины от мелких до крупных размеров с умеренно возрастанием с небольшой объемностью и различной толщины оборотами. Поперечное сечение от широкого до высокоовального, округло-субквадратного или округло-прямоугольного. Наружная сторона выпуклая, постепенно переходит в уплощенные или выпуклые боковые стороны. Пупок от умеренно широкого до очень широкого, ступенчатый, неглубокий или средней глубины. Раковины покрыты многочисленными, преимущественно субрадиальными (редко *з*-образно изогнутыми) на боковых сторонах грубыми главными и по I–2 промежуточными ребрами. Главные ребра одиночные или в боковых бугорках могут делиться на две или три ветви различной толщины. У некоторых представителей (особенно поздних коломбиператки) имеются глубокие межреберные углубления, очень напоминающие пережки. Все ребра наружную сторону переходят без перерыва и прямолинейно. Характерно сильное уплощение ребер. Некоторые коломбиператки безбугорчатые или имеют только умбиликальные утолщения либо отчетливые боковые бугорки.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого по скульптуре подсемейства Acanthoplitinae отличается, главным образом, наличием очень сильно уплощенных ребер.

Р о д о в о й с о с т а в: Procolombiceras Scharikadze, 1979, Colombiceras Spath, 1923, Gargasiceras Casey, 1954.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Конец раннего (бедуль) – начало позднего (клансей) апта Крыма, Кавказа, Мангышлака, Туркмении, Ирана, Индии, Западной Европы, Северной Африки, острова Мадагаскар, Америки.

Подсемейство *Acanthohoplitinae* Stoyanow, 1949

Типовой род - *Acanthohoplites* Sinzow, 1907

Диагноз. Раковины от мелких до крупных размеров с различной степенью объемности, возрастания и толщины оборотов. Поперечное сечение от высоко- до широко-овального или округло-прямоугольного. Наружная сторона выпуклая или уплощенная. Боковые стороны плоские, плоско-выпуклые или выпуклые. Пупок от узкого до очень широкого, ступенчатый, различной глубины. Раковины сильно скульптурированы. Ребра простые и разветвленные, на боковых сторонах чаще в-образно изгибаются, но могут быть и субрадиальными. Главные - в боковых бугорках (или без них) двух- и трехраздельные; у некоторых одна ветвь может отходить от пупковых утолщений. Часто на ребрах имеются две пары бугорков - умбиликальных и латеральных; редко присутствует очень мелкие вздутия на вентральной стороне, исчезающие с ростом раковины. Отдельные представители совершенно лишены бугорков. Промежуточные вставные ребра от одного до нескольких. Ребра на вентральной стороне могут переходить без перерыва, прямолинейно или с небольшим выгибом вперед, с ослаблением или перерывом.

Родовой состав: *Acanthohoplites* Sinzow, 1907, *Paracanthohoplites* Spath, 1923, *Chaeschupseceras* Kvantaliani, 1968.

Распространение. Поздний апт (клансей)-ранний альб Крыма, Кавказа, Туркмени, Таджикистана, Мангышлака, Индии, Западной Европы, Северной Африки, острова Мадагаскар, Америки.

Подсемейство *Diadochoceratinae* Kvantaliani, 1978

Типовой род - *Diadochoceras* Hyatt, 1900

Диагноз. Раковины мелких и средних размеров с вздутыми или уплощенными с боков, слабо или умеренно объемными, умеренно возрастающими оборотами. Высота может быть как меньше, так и больше ширины. Поперечное сечение округлое, уплощено-округлое, овально-прямоугольное или округло-трапециевидное. Наружная сторона выпуклая, постепенно переходит в выпуклые или слегка выпуклые боковые стороны. Пупок ступенчатый, от умеренно глубокого до глубокого, умеренно широкий или широкий. Скульптура представлена многочисленными ребрами: толстыми главными с четко выраженными (примерно до размеров раковины 30-40 мм в диаметре) тремя парами бугорков и простыми тонкими промежуточными (иногда также с бугорками), расположенными по 6-1 между главными. На поздних оборотах бугорчатые ребра исчезают или располагаются очень неравномерно. На этой стадии развития в большинстве случаев бугорки исчезают, хотя в некоторых случаях выдерживаются до конца. На наружной стороне ребра обычно не прерываются и прямолинейны, но некоторые могут выгибаться вперед.

Сравнение. От *Acanthohoplitinae* и *Colombiceratinae* подсемейство *Diadochoceratinae* отличается главным образом наличием крупных и ясно выраженных трех пар бугорков.

Родовой состав: *Diadochoceras* Hyatt, 1900, *Paracanthohoplites* Stoyanow, 1949 (= *Nodosohoplites* Egoian, 1965).

Распространение. Поздний апт (клансей) Кавказа, Туркмени, Венгрии (?), Юго-Западной Франции, острова Мадагаскар, Северной Америки.

Семейство *Parahoplitidae* Spath, 1922

Диагноз. Раковины от мелких до крупных размеров (до 420 мм) с умеренно (реже быстро) возрастающими довольно сильно объемными и широкими (редко высокими) оборотами. Поперечное сечение округло-прямоугольное, округло-субквадратное, иногда округло-трапециевидное. Наружная сторона широкая (редко узкая), выпуклая, постепенно переходит в выпуклые или слегка выпуклые боковые стороны. Пупок довольно узкий, глубокий, ступенчатый. Стенки пупка

крутопадающие с резким перегибом к боковым сторонам. Скульптура состоит из одиночных или двурядельных на боковых сторонах и слегка z-образно изгибающихся или приподнятых, субрадиальных "главных" ребер и расположенных между ними по одному, реже по два, одиночных промежуточных ребер. На крупных экземплярах ребристость выражена слабее, сглаживается. У пупкового перегиба "главные" ребра образуют вдольреберные гребневидные утолщения. Бугорки практически отсутствуют. Лишь на самой ранней стадии онтогенеза имеются быстро исчезающие сильные, отчетливо выраженные боковые бугорки. Наружную сторону все ребра переходят без перерыва и образуют широкий выгиб вперед. Септальная линия в онтогенезе развивается следующим образом: $(V_1, V_1)I_{1,1}D \rightarrow (V_1, V_1)L_1I_1D \rightarrow (V_1, V_1)I_2; I_1, D \rightarrow (V_1, V_1)(L_2L_1L_2)I_2; I_1, D$.

Родовой состав: *Parahoplites Anthula*, 1899.

Распространение. Средний апт (гаргаз) Крыма, Кавказа, Мангышлака, Туркмении, Западной Европы, Северной Африки, острова Мадагаскар, Северной Америки.

Филогенетические связи

В морях тетического пояса в аптское время господствующее положение занимали в основном представители трех семейств - *Douvilleiceratidae*, *Parahoplitidae* и *Acanthohoplitidae*. Особенно во второй половине аптского века большой расцвет испытали представители семейства *Acanthohoplitidae* и в меньшей мере - *Parahoplitidae*; время существования последних определяется одной фазой *Parahoplites melchioris*.

Вопросы происхождения семейства *Parahoplitidae* и *Acanthohoplitidae* все еще остается проблематичными, требующими дальнейших исследований. К настоящему моменту появилось большое количество работ, в той или иной степени затрагивающие данную проблему. В связи с тем, что оба семейства в подсемейственном ранге длительное время включались в состав семейства *Parahoplitidae*, очевидно, целесообразно рассматривать филогенетические взаимосвязи и краткую историю их изученности одновременно.

Примерно до шестидесяти годов XX века специально филогенетическими исследованиями парагоплитид никто не занимался. Ранние работы, касающиеся вопросов филяции семейства *Parahoplitidae* s. lato, основывались лишь на изучении морфологических признаков, в большинстве случаев последних оборотов раковин аммонитов. В результате такого формального подхода к исследованиям появились самые различные, иногда диаметрально противоположные точки зрения.

Впервые, когда Л.Ф.Спат (Spath, 1923) предложил род *Colombiceras*, он поместил его в подсемейство *Cheloniceratinae* и допустил, что происходит от *Cheloniceras martini* (D'Orb.). В дальнейшем он этот род произвел от парагоплитов, сходящихся в одной точке с *Cheloniceras* (Spath, 1931, с.341).

Ф.В.Уайтхауз (Whitehouse, 1926) полагал, что *Parahoplites* происходит от *Cheloniceras*. Это предположение, хотя и не доказанное, но заслуживающее внимание, более поздними работами опровергалось (Михайлова, 1957).

Ф.Роман (Roman, 1938) род *Parahoplites* производил от *Nescomites*, берущий свое начало от представителей семейства *Perisphinctidae*. Такая непосредственная связь с перисфинктидами конечно ничем не обоснована.

По Ц.В.Райту (Wright, 1952) семейство *Parahoplitidae* берет свое начало от *Demosceratoidea*.

Е.Басс (Bass, 1952) это семейство связывает родственными узлами с гоплитидами.

М.С.Эристави (1955) пытался установить родственные взаимоотношения между отдельными видами родов *Acanthohoplites*, *Hurasanthoplites* и *Colombi-*

сегас. Некоторые его соображения очень интересны и заслуживают внимания.

Семейство Parahoplitidae рангом ниже в американских "Основах палеонтологии" (Arkell, Kummel, Wright, 1957) включается в состав семейства Douvilleiceratidae, происхождение которого связывается с Deshayesitidae.

И.А.Михайлова (1957, 1958, 1962, 1963, 1976, 1979, 1980, 1983), изучая представителей семейства Parahoplitidae, пришла к выводу, что род Parahoplites произошел от Acanthohoplites, а не наоборот, как считалось ранее. Свое предположение она высказала на основании неожиданно обнаруженных боковых бугорков у Parahoplites, о которых раньше не было известно. И.А.Михайлова (1957) этот факт использовала для обоснования происхождения Parahoplites от предков, характеризующихся присутствием бугорков. Таковым ей представляется род Acanthohoplites. Следует заметить, что боковые бугорки присутствуют и у представителей семейства Douvilleiceratidae, обладатели которых также могут рассматриваться в качестве предков. И.А.Михайлова (1979) генетическую связь, показанную пунктирной линией между семействами Deshayesitidae и Parahoplitidae, окончательно разрывает. Она допускает, что семейство Parahoplitidae возникло от раннеаптских Ancyloseratoidea, которые кроме того дали начало еще двум надсемействам - Deshayesitoidea и Douvilleiceratoidea. По мнению И.А.Михайловой, семейство парагоплитид, как и дегезитид - не имели потомков.

Й.Видманн (Wiedmann, 1966) высказал предположение о генетической связи парагоплитид с хелоницерасами.

Мнение Й.Видманна разделяет С.З.Товбина (1970, 1979). На приведенной ею схеме (Товбина, 1979) род Parahoplites (Parahoplitinae) стоит особняком, а пунктирная линия указывает на его возможное происхождение наряду с Gargasiceras и Colombiceras, от рода Cheloniceras.

Схема филогенетических взаимоотношений представителей семейства Parahoplitidae s. lato, данная И.А.Михайловой (Друщиц, 1963а) с незначительными дополнениями, была принята нами (Кванталиани, 1970, 1971в). В указанной схеме были показаны родственные связи родов Acanthohoplites, Diadochoceras и Mesohoplites. Позднее в отношении происхождения Parahoplites, нами были высказаны некоторые соображения (Кванталиани, Шарикадзе, 1982).

В результате изучения внутреннего строения представителей семейства дегезитид В.В.Друщиц (Друщиц, Догужаева, 1981) указывал на их близость с акантогоплитидами, но считал вопрос о происхождении Acanthohoplitidae открытым, хотя не исключал их происхождение от дегезитид. Он не соглашается с мнением о происхождении дегезитид, имевших мономорфную раковину, от специализированных аммонитид с гетероморфной раковины.

На этом можно завершить краткий обзор основных работ, затрагивающих вопросы филогении представителей семейств Acanthohoplitidae и Parahoplitidae и перейти к изложению наших представлений.

Несмотря на решение ряда деталей филогении и систематики семейств Parahoplitidae и Acanthohoplitidae, что видно из анализа приведенных выше работ, на наш взгляд, остаются еще некоторые вопросы, требующие дальнейшего уточнения и разъяснения. Одним из кардинальных является вопрос о филогенетических связях родов Parahoplites и Acanthohoplites, следовательно филогенетических связях названных двух семейств. В этом отношении первостепенное значение приобретает данные о стратиграфическом распространении указанных выше родов (см. рис. 70, 78).

Детальные стратиграфические наблюдения на Кавказе нам показали, что представители рода Acanthohoplites встречаются в пограничных отложениях гаргаза и клансея (Кванталиани, Шарикадзе, 1982), хотя имеются сведения

о том, что вид *Acanthoplites aschiltaensis* (Anth.), помимо зоны *Acanthoplites nolani*, попадает и в зону *Parahoplites melchioris* (Друшиц, Михайлова, 1979; Хосни Хамдан Хамама, 1985). Если даже допустить, что *Acanthoplites aschiltaensis* (Anth.) встречается в мелъжуровой зоне, как это утверждается в цитируемых работах, то эти данные все-таки будут находиться в противоречии с теми филогенетическими схемами, которые предлагаются (Друшиц, 1963а; Михайлова, 1979, 1983), так как по ним *Acanthoplites* берет начало стратиграфически значительно ниже, на границе нижнего и среднего апта в основании зоны *Etcheloniceras subobovosetatum*, где представители данного рода отсутствуют.

Таким образом, по нашему мнению, биостратиграфические данные сами по себе противоречат представлению о происхождении рода *Parahoplites* от *Acanthoplites*.

Обращаясь к онтогенезу септальной линии *Parahoplites* и *Acanthoplites* для установления возможной родственной связи между ними, можно обнаружить довольно значительные различия. В частности, у *Parahoplites* умбиликальная лопасть асимметричная, а у *Acanthoplites* — симметричная, трехраздельная. Кроме того, у первого рода дорсальная лопасть на всем протяжении онтогенеза цельная, тогда как у второго — она двураздельная. По характеру развития септальной линии в онтогенезе, морфологии, а также некоторым скульптурным особенностям (сильное выгибание безбуторковых ребер вперед на вентральной стороне, очень узкий пупок и др.) наиболее возможным предком *Parahoplites*, волею за С.З.Товбной (1979) предлагаем рассматривать род *Cheloniceras*.

О предполагаемых предках *Acanthoplitidae* можно сказать следующее. Самым древним, известным в настоящее время представителем этого семейства является род *Procolombiceras*, обнаруженный недавно в зоне *Dufrenoyia furcata* нижнего апта Западной Грузии (Шариядзе, 1979). По морфологическим особенностям он, с одной стороны, похож на *Cheloniceras* и несет его признаки (форма оборотов, наличие сильных ребер, несущих пару буторков), а с другой — на *Colombiceras* (уплощением ребер на наружной стороне, смещением боковых буторков в сторону умбиликальных перегибов). Однако по характеру септальной линии (трехраздельная латеральная и двухраздельная дорсальная лопасти) род *Procolombiceras* должен относиться к семейству *Acanthoplitidae*. По всей вероятности, *Procolombiceras* является потомком *Cheloniceras* и предком *Colombiceras* (см. рис. 70). Род *Colombiceras* в процессе дивергенции на рубеже среднего и позднего апта дал начало двум ветвям — *Diadochoceras* и *Paracanthoplites* (*Diadochoceratinae*), а также *Acanthoplites* с ветвями *Paracanthoplites* и *Chaschurveseras* (*Acanthoplitinae*). Что же касается рода *Gargasiceras*, то он пока слабо изучен, представлен практически единственным видом и поэтому трудно судить о его филогенетических связях.

Семейство *Acanthoplitidae* также, как и семейство *Parahoplitidae*, по предположению ряда исследователей (Михайлова, 1979; Савельев, 1973) в том числе и нашему, в противоположность мнению М. Коллинсона (Collinson, 1949), который потомками рода *Parahoplites* считал роды *Leuwigoceras* и *Wonnegatia* — потомков не давало. Маловероятным, как было сказано, представляется также родственная связь между *Parahoplitidae* и *Leuwigellidae*, как это утверждает Н. Димитрова (Dimitrova, 1980), особенно если учесть резкое морфологическое отличие их представителей и совершенно иной тип развития септальных линий.

В целом для части врско-меловых аммонитид можно предложить следующую суммарную схему филогенетического развития (рис. 71).

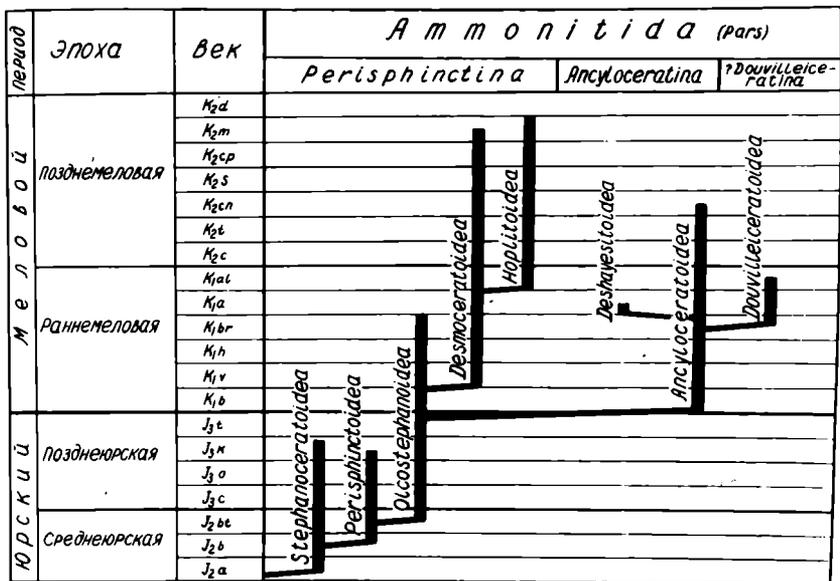


Рис. 71. Филогенетическая схема прско-меловых аммонитид

ГЛАВА У. БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТИД

Расчленение нижнемеловых, как и вообще мезозойских, отложений на биостратиграфические зоны и их корреляция базируется, главным образом, на вертикальном и горизонтальном распространении, в первую очередь аммонитов.

В нижнем мелу в настоящее время известны около ста семейств, число которых, по мере накопления новых палеонтологических данных, продолжает неуклонно возрастать. Большая часть аммонитов представляла собой стенохронные организмы. Их прохождение осуществлялось разными путями и темпами. Благодаря переносу течениями на ранней стадии развития аммонителлы, а также сравнительно активного плавания на поздней стадии, подавляющее большинство аммонитов имеет глобальное распространение. Эти основные качества их и определили, несравнимое с другими ископаемыми, большое биостратиграфическое значение. Мы не преследуем цели показать центры возникновения тех или иных таксонов и пути дальнейшего расселения их представителей, так как считаем, что на данном этапе еще нет достаточного соответствующего материала. Схематические карты географического распространения аммонитов (рис. 72, 74-77) скорее показывают степень изученности и находок раннемеловых аммонитид в отдельных регионах, чем истинную картину их глобального распространения. В данной главе рассмотрены вопросы географического и стратиграфического распространения аммонитов некоторых представителей описанных семейств и дана оценка их биостратиграфического значения (рис. 73, 78).

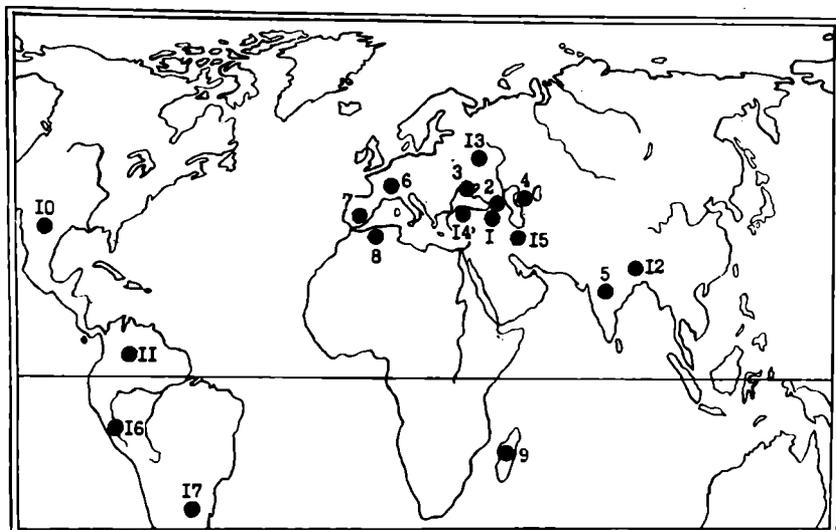


Рис. 72. Схематическая карта географического распространения представителей семейства Berrisellidae (●).

Обозначения: В - Berriasella; Ва - Balkites; D - Dalmasiceras; De - Delphinella; E - Euthymiceras; F - Feurilla; J - Jabronella; H - Himalayites; K - Kilianella; M - Mazonoticerias; Ne - Neocomites; Po - Pomeliceras; Pr - Protacanthodiscus; Ps - Pseudosubplanites; R - Retowskiceras; Ri - Riasanites; S - Subalpinites; T - Tauricoceras; Th - Thutmanniceras; N - Neocosmoceras.

1 - Грузия (D, E, F, K, J, B, Th, Ps); 2 - Северный Кавказ (Ps, H, De, R, B, F, Pr, S, Po, D, J, E, N, Ri, T, Ne, K, Th, M); 3 - Крым (Ps, De, R, B, F, H, Pr, Po, D, E, N, Ri, T, Ne, K, Th, Ba, S, M); 4 - Мангышдак (Ri, S, Pr, E, N, J); 5 - Индия (B, F, H, Po, E, Ne, K, Th, Pr, N, J); 6 - Европа (Ps, B, F, Ne, K, Th, De, R, Pr, S, Po, D, J, E, N); 7 - Испания (De, F, H, D, S); 8 - Северная Африка (Ps, De, B, F, H, Po, N, Ne, K, Th, Pr, J, D); 9 - Мадагаскар (K, E, B, N, Ne, Th); 10 - Северная Америка (E, B, Ne, H, K, Th); 11 - Южная Америка (B, F, N, Ne, K, Th); 12 - Гималаи (Po, N, H); 13 - Русская платформа (E, Ri); 14 - Турция (B); 15 - Иран (Pr, B); 16 - Перу (Pr, N); 17 - Аргентина (B, N, Ne, Pr, H, Th).

Представители отдельных родов и видов различных семейств берриаса имеют весьма широкое географическое распространение и встречаются на африканском, американском и евразийском континентах. Несмотря на это, их стратиграфическое значение пока изучено очень слабо. Можно назвать лишь несколько работ, в которых даны последние описания разрезов с привязкой фауны (Le Négarat, 1973; Друич, Вахрамеев, 1976; Сахаров, 1976; Кванталиани, Лысенко, 1979; Николов, 1982).

Основную массу берриасских аммонитов Средиземноморской области составляют перисфинктины - представители семейства Berrisellidae. Наиболее древние члены этого семейства появились на рубеже юрского и мелового периодов, в фазе *Jacobi-grandis*, но просуществовали разные отрезки времени (рис. 72, 73). Отдельные виды представляют надежные зональные виды-индексы для нижнего берриаса. Особенно широко распространены представители родов *Pseudosubplanites*, встречающиеся в самых низах берриаса Европы, Северной Африки, Крыма и Кавказа. Род *Delphinella* и его отдельные представители поднимаются в вышележащую подзону *privasense* в Юго-Восточной Франции, в то время как в Крыму и на Северо-Востоке Кавказа они находятся в нижнем берриассе (рис. 73). Некоторые виды встречаются и в Северной Африке и Испании. Род *Retowskiceras* известен из тех же отложений Юго-Восточной Франции, Северо-Западного Кавказа и

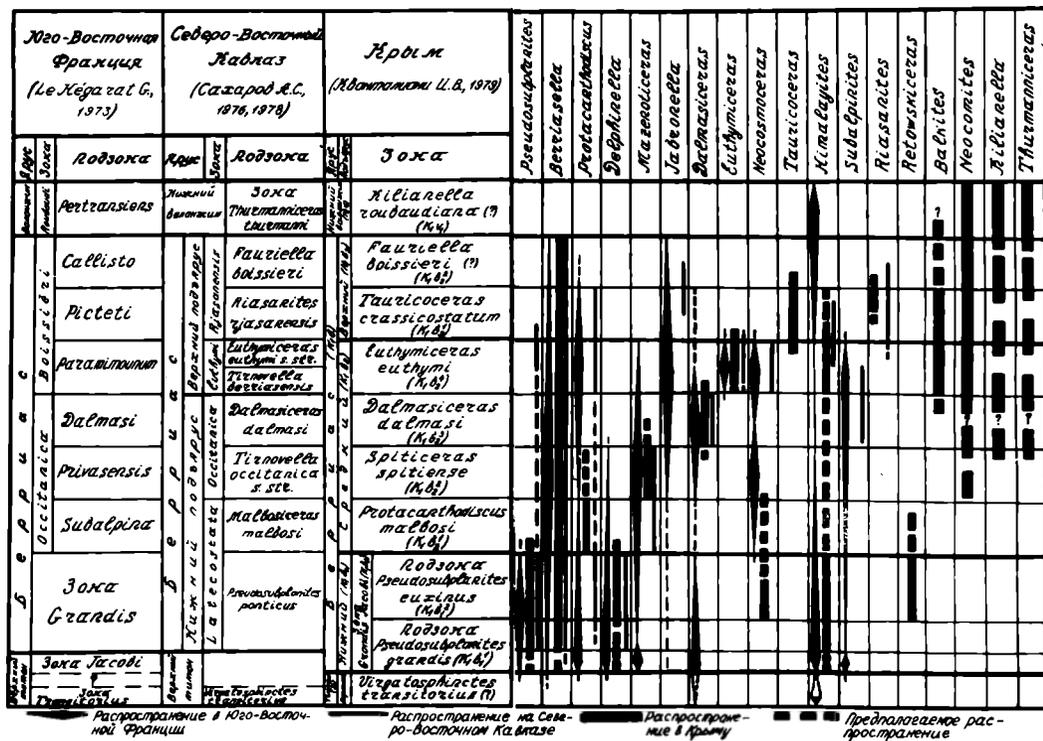


Рис. 73. Стратиграфическое распространение титон-берриас-валанжинских характерных родов аммонитов

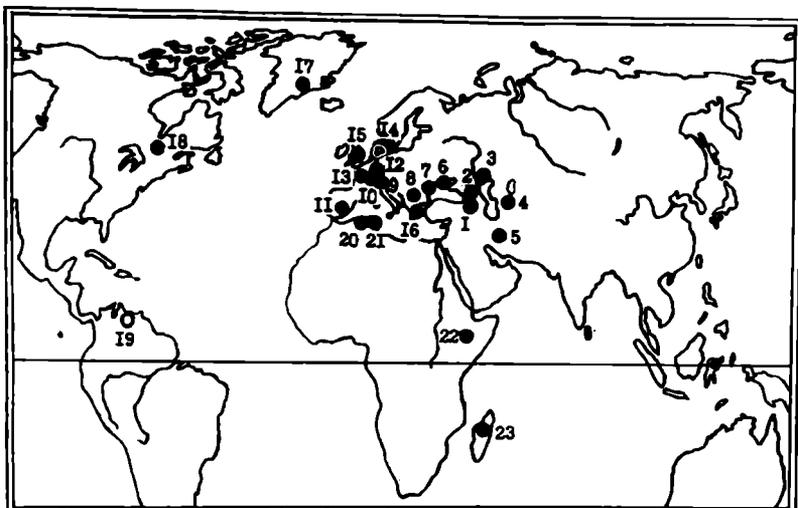


Рис. 74. Схематическая карта географического распространения представителей семейств Leuermiellidae (●) и Venezuelaellidae (○).

Обозначения: Leuermiellidae: E - Epileuermiella; L - Leuermiella; M - Mathoeraga; Pr - Proleuermiella. Venezuelaellidae: R - Renziella; V - Venezuela.

1 - Грузия (L, M); 2 - Северный Кавказ (L, M); 3 - Северный Прикаспий (L); 4 - Мянгишлак и Копетдаг (L, M); 5 - Центральный Иран (L, M); 6 - Крым (L); 7 - Болгария (L); 8 - Югославия (L); 9 - Австрия (L, M); 10 - Швейцария (L, M?); 11 - Испания (P); 12 - ФРГ (L, M); 13 - Франция (L, M, E); 14 - Дания (L, M); 15 - Англия (L, M); 16 - Гренция (L); 17 - Восточная Гренландия (L); 18 - Канада (P?); 19 - Северо-Восточная Венесуэла (V, R); 20 - Северо-Восточный Алжир (Pr); 21 - Северный Тунис (Pr, E, M); 22 - Эфиопия (L?); 23 - Мадагаскар (P?).

Крыма. Роды *Berriacella* и *Raschiella* существовали начиная от раннего берриаса до раннего валанжин. Они встречаются в берриасе Крыма, Кавказа, Западной Европы, Северной Африки, Индии и Америки. Представители рода *Himalayites* распространены в берриасе Крыма, Северной Африки, Испании и Индии. По данным Ле Эгара (Le Nègarat, 1973) они на протяжении своего существования дважды испытали расцвет - в раннем и позднем берриасе, причем, отдельные его представители переходили и в ранний валанжин. В Крыму они не известны выше зоны *Euthymiceras euthymi*, а на Северо-Восточном Кавказе были обнаружены в подзонах *Euthymiceras euthymi-Riasanites riasanensis*. Род *Maxenoticeras* просуществовал на протяжении всего берриасского века и исчез в фазе *parahymenium*; в Крыму они обнаружены в зонах *Spiticeras spitiense* и *Dalmasiceras dalmasi*, а на Северном Кавказе - *Tirnovella coccitanica*.

Род *Protacanthoticeras* был распространен от раннего берриаса до фазы *callisto*. В Крыму, во Франции и на Северном Кавказе в зону *callisto* переходят отдельные его представители. Род *Subalpinites* во Франции обнаружен в зоне *jasobi*. Его представители испытали расцвет в фазе *parahymenium*. В Крыму они пока не известны. На Северо-Восточном Кавказе этот род занимает интервал фаз *Dalmasiceras dalmasi* и *Tirnovella berriacensis*.

Редко встречаемый род *Romeliceras* распространен в позднем титоне (?) - берриасе Северной Африки, Крыма, Северного Кавказа, Юго-Восточной Франции, Гималаев и Индии (?).

Род *Dalmasiceras* во Франции встречается как в нижнем, так и в сред-

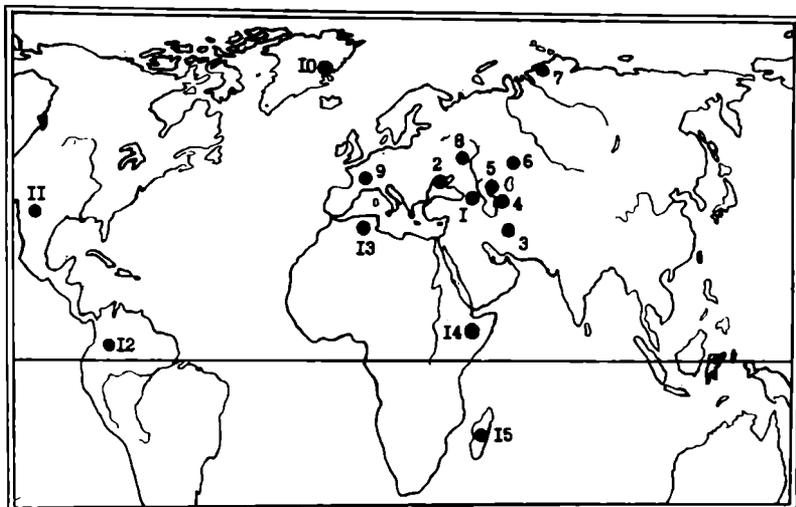


Рис. 75. Схематическая карта географического распространения представителей семейств (о): *Deshayesiidae* и *Parahoplitidae*.

Обозначения: *Deshayesiidae*: В - *Burckhardtites*; D - *Deshayesi* - *tes*; Du - *Duffrenoyia*; K - *Kuntziella*; T - *Turkmeniceras*. *Parahoplitidae*: *Parahoplites*.

I - Кавказ (D, Du, P, T ?); 2 - Крым (P, F); 3 - Иран (P, F); 4 - Турция (T, B, D, Du, P); 5 - Мангышлар (D, Du, P, B); 6 - Эмбенская область (D, Du); 7 - Арктика (D); 8 - Русская платформа (D, Du, P); 9 - Западная Европа (D, Du, P); 10 - Гренландия (D); II - Северная Америка (D, Du, P, B); 12 - Южная Америка (D, Du); 13 - Северная Африка (D, P); 14 - Эфиопия (D, P); 15 - Мадагаскар (K, P)

нем берриаса и исчезает в подзоне *ragamiooicum*, хотя отдельные его представители (*D. panini* Le Nègarat) указываются и в подзоне *piceteti*. В Крыму и на Северо-Восточном Кавказе этот род имеет несколько ограниченное распространение. Он постоянно находится на определенном, одном и том же стратиграфическом уровне, что позволяет выделить зону *Dalmasiceras dalmasi*. На Северо-Восточном Кавказе он переходит в подзону *Tirnovella beghianae*. Отдельные представители этого рода встречаются также в Испании и Грузии.

Диапазон распространения рода *Jabronella* во Франции довольно значительный. Редкие представители (*J. isari* Rom.) встречаются выше зоны *jasovi* и ограничиваются подзоной *callisto*. На Северо-Восточном Кавказе - в зоне *Rissanites rissanites* и частично - *Faurisella boissieri*.

Весьма ограниченным распространением пользуется род *Euthumiceras* как в Юго-Восточной Франции, в Крыму, так и на Северо-Восточном Кавказе и, по существу, является руководящим видом подзоны *ragamiooicum*, или зоны *Euthumiceras euthumi*. Его представители также встречаются в Грузии, на Русской платформе, в Индии, на острове Мадагаскар и в Северной Америке (?).

Несколько большее вертикальное распространение имеет род *Neosomoceras*. Представители этого рода в Юго-Восточной Франции встречаются в нижней части среднего берриаса - подзоне *eubalpina* и продолжают существовать до фазы *piceteti*. На Северо-Восточном Кавказе они приурочены к определенному стратиграфическому уровню - зоне *Euthumiceras euthumi*. Однако нами на Северо-Западном Кавказе, в бассейне р. Белой их представители были обнаружены выше - в зоне *Rissanites rissanensis*. В Крыму они были обнаружены в зоне

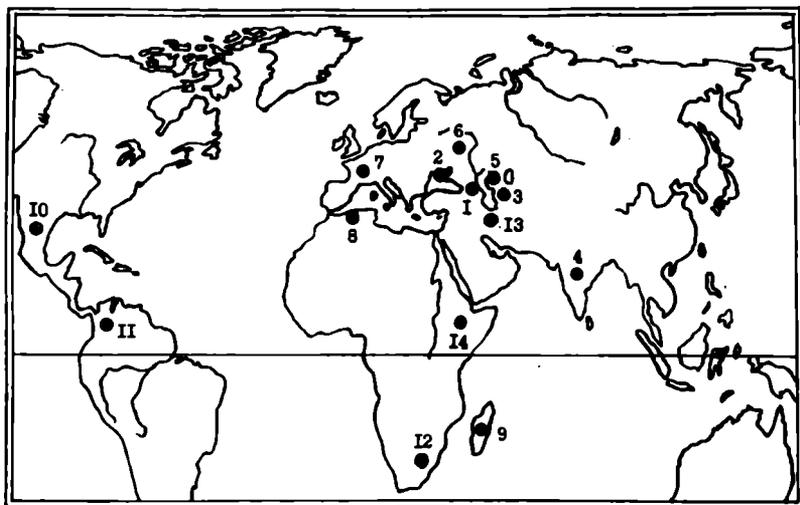


Рис. 76. Схематическая карта географического распространения представителей семейства Douvilleiceratidae (●).

Обозначения: С - Cheloniceratidae; D - Douvilleiceratidae; E - Eicheloniceratidae; Eo - Eodouvilleiceratidae; M - Megatyloceratidae; P - Procheloniceratidae; R - Roloboceratidae; V - Vectisites; W - Walpenites.

I - Кавказ (М, Р, Eo, E, C, D, R); 2 - Крым (С, E); 3 - Туркмения (Р, С, E, Eo, R); 4 - Индия (E, D); 5 - Мангышлак (Р, С, E); 6 - Русская платформа (С, E); 7 - Западная Европа (Р, С, V, W, R, E, D, M); 8 - Северная Африка (E, C, P); 9 - Мадагаскар (С, D, E); 10 - Северная Америка (Р, С, Eo, E, D, M); 11 - Южная Америка (Eo, E, D); 12 - Натал (С, E); 13 - Иран (С); 14 - Эфиопия (С, E).

jacobi-grandis. Отдельные представители этого рода известны из берриаса Северной Африки, Гималаев, острова Мадагаскар и Анд (Южная Америка).

Представители рода *Riaeanites* являются руководящими для зоны *R. rjaeanensis* и встречаются на этом уровне как на Русской платформе, так и в Крыму, на Северном Кавказе и Мангышлаке.

Говорить о границах стратиграфического распространения представителей нового рода *Tarigoceras* пока еще рано, однако заметим, что они занимают тот же стратиграфический уровень в Крыму и на Северном Кавказе, что и рязаниты на Русской платформе, быть может несколько даже низкий (Кванталани, Лисенко, 1978, 1979).

Представители *Neosomites*, *Kilianella*, *Thurmanniceratidae* и нового рода *Velkites* в Крыму нами были найдены совместно с типичными берриасскими аммонитами зоны *Euthymiceratidae euthymi* (Богданова, Кванталани, 1983). Можно утверждать, что перечисленные выше "валанжинские" роды в действительности являются не в валанжине, а значительно раньше, чем это предполагалось - в середине берриаса, но наибольший расцвет испытали в валанжинском веке (см. рис. 73). Они известны в Юго-Восточной Франции, Крыму, на Кавказе, в Западной Европе, Северной Африке, Индии, Мексике, Южной Америке.

Другие представители перифинкты - *Leumeriellidae* характеризуют новый - альбский этап в развитии аммонитов (см. рис. 74, 78). Представители этого семейства известны, по существу, в нижнем альбе, в зоне *Leumeriella tardefuocata* в. lato в Европе и Азии и на острове Гренландия. Их находки указываются на Севере Африки - Тунисе, Северо-Восточном Алжире, на юге (?) Эфи-

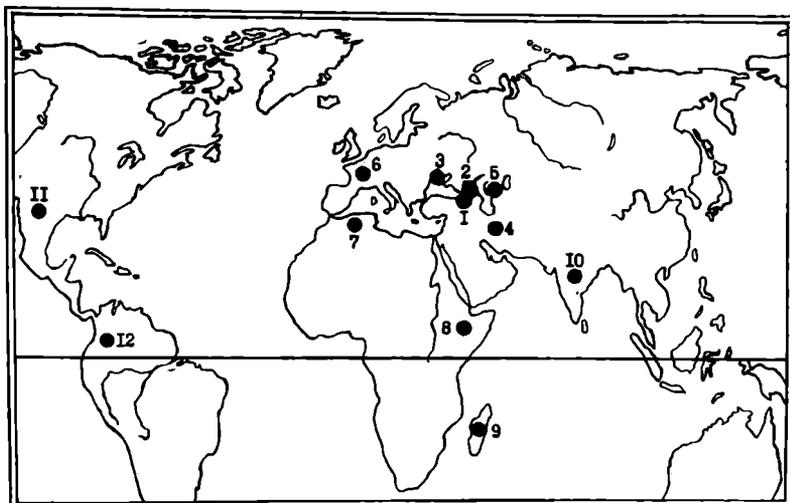


Рис. 77. Схематическая карта географического распространения представителей семейства Acanthoplutidae (•).

Обозначения: А - Acanthoplutidae; С - Colombiceras; Ch - Chaschuceras; D - Diadochoceras; G - Gargasiceras; H - Hysacanthoplutidae; P - Procolombiceras; Pa - Paracanthoplutidae.

1 - Грузия (P, C, A, H, Ch, D, Pa); 2 - Северный Кавказ (C, Ch, A, D, Pa, H); 3 - Крым (A, H, C); 4 - Иран (C, H); 5 - Закавказье (C, D, H, A, Pa); 6 - Западная Европа (C, G, A, D, Pa, H); 7 - Северная Африка (C, A, H); 8 - Эфиопия (A, C, H, Pa); 9 - Мадагаскар (C, A, Pa, D); 10 - Индия (C, A); 11 - Северная Америка (C, A, Pa, H, C); 12 - Южная Америка (C, G, A)

пии и на Севере Америки (в Канаде). Новые находки леймериелл в Центральном Иране также расширили ареал их распространения (Sayed-Emami Kazem, 1980). Отдельные виды семейства иногда переходят в зону *Douvilleiceras mammillatum*.

Самые древние представители рассматриваемого семейства - *Proleumeriella* - встречаются в самых низах зоны *Leumeriella tardefurcata* s. lato (или *Proleumeriella schrameni* s. str.) нижнего альба Западной Европы и Северной Африки.

Род *Leumeriella* распространен в двух вышележащих зонах *Leumeriella* (*Leumeriella*) *tardefurcata* и *Leumeriella* (*Neoleumeriella*) *regularis* (Савельев, 1973), а также в верхней зоне *Douvilleiceras mammillatum* совместно с многочисленными представителями рода *Douvilleiceras*. На Северном Кавказе в некоторых регионах (центральные районы, Дагестан) леймериеллы отсутствуют из-за перерыва в осадконакоплении в соответствующих фазах *tardefurcata* и *mammillatum* (Мордылко, 1956; Кудряцев, 1960). Эти факты подтверждаются и нашими наблюдениями (см. главу VI, Кванталани, 1985).

Род *Brileumeriella* слабо изучен. Его немногочисленные представители известны из нижнеальбских отложений Франции.

Представители рода *Mathoceras* (= *Neoleumeriella*) имеют довольно широкое географическое распространение. Они встречаются в нижнеальбских отложениях Франции, Дании (?), Добруджи, Грузии и, по данным наших исследований (Кванталани, 1980, 1981, 1983) - в нижнем альбе Туниса, зоне *Leumeriella regularis* Мангышлака, Копетдага, Северного Кавказа, ФГТ (?), Западной Австрии, Франции и Англии.

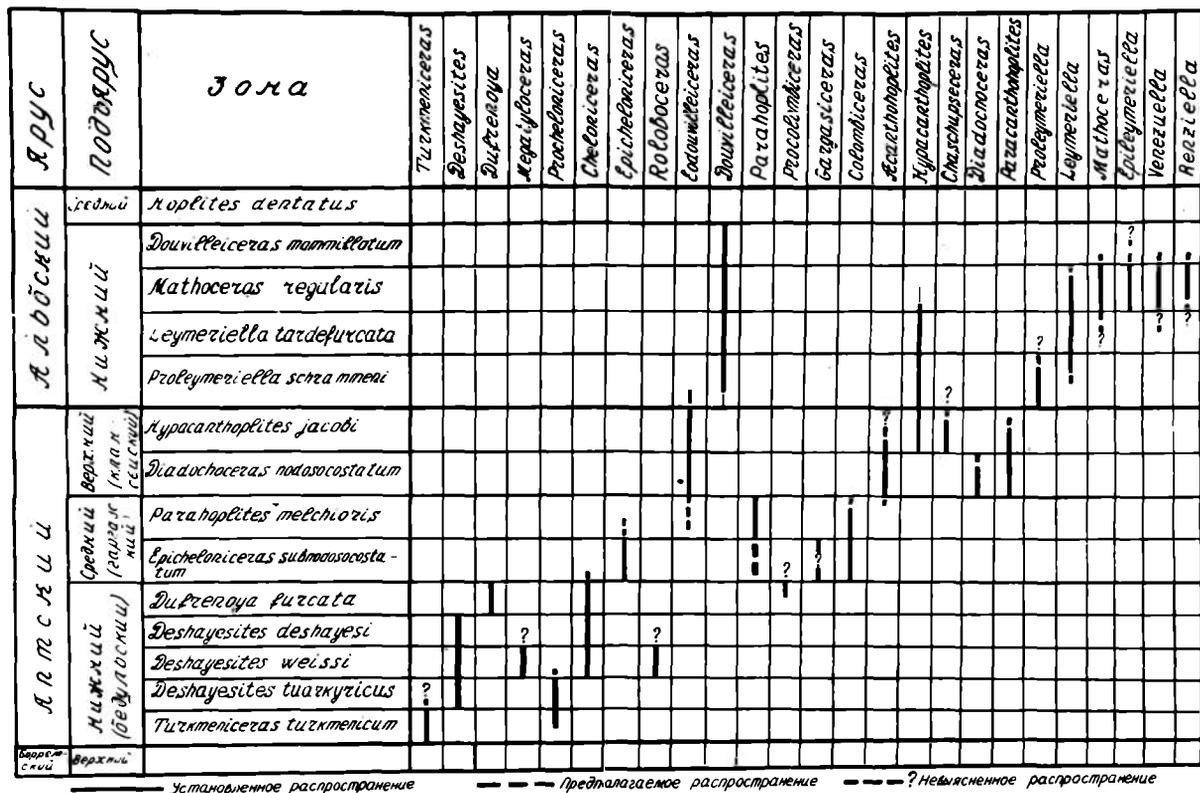


Рис. 78. Стратиграфическое распространение апт-раннеальбских характерных родов аммонитов

Семейство *Venezuellidae* представлено двумя родами *Venezuella* и *Repella*, распространенными в нижнеальбских отложениях Южной Америки - в Северо-Восточной Венесуэле (см.рис.74).

Представители семейства *Deshayesitidae* распространены в раннеаптских отложениях Средиземноморской и Бореальной палеогеографической областях (см.рис.75). В нижнем апте они встречаются во всех пяти зонах снизу вверх - *Turkmeniceras turkmenicum*, *Deshayesites turkmenicus*, *D. weissii*, *D. deshayesi* и *Dufrenoyia furcata*.

Аммониты рода *Turkmeniceras* за пределами Туркмении пока неизвестны. С.З.Товбина (1979) полагает, что род эндемичен.

Аммониты рода *Deshayesites* имеют довольно широкое географическое распространение. Они известны в нижнеаптских отложениях Кавказа, Западной Европы, Арктики, Ирана, Северной Африки, Центральной Америки, на островах Гренландия и Мадагаскар, в Средней Азии и в Крыму (см.рис.75,78).

Таким же широким географическим распространением пользуются представители рода *Dufrenoyia*. Они известны на Кавказе, Мангышлаке, Эмбенской области, Среднем Поволжье, Западной Европе, Северной Америке, севере Южной Америки.

Представители рода *Burckhardtites* были известны лишь в Северной Америке (Мексике). В 1971 году они впервые были обнаружены в СССР, в Копетдаге и Туаркюре, в зоне *Dufrenoyia furcata* (Богданова, 1971, 1979).

Мадагаскарский род *Kuntziella* по скульптурным особенностям очень близок к *Dufrenoyia*, а географическое и стратиграфическое распространение его пока слабо изучено.

Семейство *Douvilleiceratidae* представлено многочисленными родами, имеющими узкое стратиграфическое, но широкое географическое распространение (см.рис.76). Самый древний представитель - род *Procheloniceras* появляется в начале аптского века. Аммониты этого рода встречаются на Кавказе, Мангышлаке, Туркмении, Западной Европе и Северной Америке.

В середине раннего апта появляются представители родов *Megatyloceras*, *Roloboceras* и *Cheloniceras*. Первые два существовали в фазе *weissii*, а третий, *Cheloniceras* несколько дольше - до конца фазы *furcata*. Аммониты рода *Cheloniceras* известны на Кавказе, Мангышлаке, Туркмении, Эмбенской области, в Среднем Поволжье, Западной Европе, Северной Америке и Африке (?). Представители *Roloboceras* и *Megatyloceras*, так же, как и *Vestisites* и *Walprenites*, изучены слабо. Они известны в аптских отложениях Западной Европы. Мегатилоцерасы встречаются также в Грузии и Северной Америке.

Представители рода *Bricheloniceras* известны в среднем апте Кавказа, Мангышлака, Туркмении, Среднего Поволжья, Западной Европы, Восточной Африки, острова Мадагаскар, Индии и Северной Америки.

Род *Bodouvilleiceras* также сравнительно слабо изучен. Его представители встречаются преимущественно в верхнеаптских (клансейских) отложениях Южной Америки (Колумбия), на Северном Кавказе, в Грузии и Туркмении.

Представители рода *Douvilleiceras* распространены преимущественно в нижнеальбских отложениях, но иногда отдельные экземпляры встречаются и в самых низах среднего альба на Кавказе, Закаспии, Западной Европы, Индии, острова Мадагаскар и Северной и Южной Америки.

Семейство *Acanthoherpitiidae* появилось в конце раннего апта и просуществовало до раннего альба включительно. Отдельные его представители являются видами-индексом ряда зон аптского яруса. Самый древний представитель этого семейства род *Procolombiceras* был обнаружен в зоне *Dufrenoyia furcata* нижнего апта Грузии (Шарикадзе, 1979) и за пределами этого региона пока не известен (см.рис.77).

Представители рода *Colombiceras* распространены в среднем апте (гаргазе) Кавказа, Мангышлаке, Западной Европы, на острове Мадагаскар, в Индии, Северной и Южной Америке (см.рис.77). Отдельные экземпляры этого рода были найдены и в Крыму (Друщиц, 1960 ; Друщиц, Михайлова, Нероденко, 1981).

Род *Gargasceras* известен из среднеаптских отложений Западной Европы и Мексики (см.рис.77).

Представители рода *Acanthohoplites* появились на рубеже среднего и позднего апта, хотя существует предположение (Друщиц, Михайлова, 1979), что они появились в начале среднего апта. Поэтому данный вопрос, очевидно, требует дополнительного изучения и проверки. Некоторые из них продолжают существовать и в фазе *Hurasanthoplites jacobii*, имея при этом довольно широкое географическое распространение. Представители данного рода известны на Кавказе, Мангышлаке, Западной Европе, Северной Америке, на острове Мадагаскар и в Крыму (см.рис.77).

Род *Diadochoceras* имеет весьма ограниченное стратиграфическое распространение. Представители его известны только из нижней зоны клансея - *Acanthohoplites nolani*-*Diadochoceras nodosocostatum* Кавказа, Туркмении, Западной Европы и острова Мадагаскар (см.рис.77).

Представители рода *Paracanthohoplites* распространены в клансее Кавказа, Западной Европы, острова Мадагаскар и Центральной Америке, как в зоне *Acanthohoplites nolani*, так и в зоне *Hurasanthoplites jacobii* (см.рис.77).

Представители рода *Chaschuresceras* в Грузии и на Северном Кавказе встречаются в клансее как в его нижней зоне, так и выше - в зоне *Hurasanthoplites jacobii*, в ассоциации с гипакантогоплитами (см.рис.77).

Род *Hurasanthoplites* представлен, в основном, в верхней зоне клансея - в зоне *Hurasanthoplites jacobii* Северной Германии, Франции, Англии, Туркмении, Таджикистана и Кавказа. Единичные находки отмечаются и в Крыму (Друщиц, 1960). По наблюдениям многих исследователей единственный вид *Hurasanthoplites milletianus* (d'Orb.) переходит в зону *tardefurcata* нижнего альба. Некоторое недоразумение вызывает стратиграфическое распространение родов *Hurasanthoplites*, *Colombiceras*, *Deshayesites*, *Dufrenoyia*, *Cheloniceras*, *Parahoplites* и *Paracanthohoplites* на американском континенте (Stoyanow, 1949, с.18; Rod, Meune, 1954, с.276, 277). На приводимых таблицах стратиграфического распространения ископаемых (Rod, Meune, 1954) для некоторых перечисленных родов показан почти один и тот же диапазон. Приведенный материал, по нашему мнению, неправильно проанализирован. Скорее всего, перечисленные аммониты находятся во вторичном залегании (см.рис.77,78).

Семейство *Parahoplitidae* представлено родом *Parahoplites*, который имеет очень узкое стратиграфическое распространение и образует зону *Parahoplites melchioris* (см.рис.75). Он известен на Северном Кавказе, Мангышлаке, Западной Европе, Северной Америке, острове Мадагаскар и Северной Африке. В Грузии и в Крыму было обнаружено всего лишь несколько экземпляров (Друщиц, и др., 1962, 1981). Данные, будто некоторые *Parahoplites*, равно, как и *Colombiceras*, встречаются в клансее (Егоян, 1965, 1969), поздними исследователями не подтверждаются (Друщиц, Михайлова, 1966; Кванталвани, Шарикадзе, 1978).

В данной главе использованы работы ряда исследователей, на основании которых в самых общих чертах дается поурусный обзор отложений (Акопян, 1970; Гамкрелидзе, 1966; Друшиц, 1956, 1960, 1968; Друшиц, Михайлова, 1966; Егоян, 1968, 1974, 1975, 1979; Какабадзе, 1982, 1987; Канцели, 1968; Котетшвили, 1968, 1979, 1982, 1986; Кудрявцев, 1960; Луппов, 1952; Лычагин, 1969; Мордвило, 1960, 1962; Ренгартен, 1951, 1959; Ткачук, 1968; Халилов, 1959, 1973; Халилов, Алиев, 1972; Химшиашвили, 1976; Эристави, 1952, 1957, 1962а, б, 1964; Нижний мел..., 1985 и др.). На фоне этого общего описания приводятся новые данные или некоторые соображения по вопросам биостратиграфии нижнего мела отдельных районов Крыма и Кавказа. Следует, однако, принять во внимание, что приводимые автором схемы расчленения ярусов нижнего мела не на все регионы можно распространить однозначно. Дело в том, что детальное послонное изучение разрезов зачастую затруднено по многим причинам и в первую очередь из-за плохой обнаженности пород, отсутствия фауны или частых перерывов в осадконакоплении, чем и можно объяснить неполноту наших сведений о детальной биостратиграфии нижнего мела.

Эволюция взглядов исследователей на объем отдельных ярусов и их зонального расчленения, а также корреляция некоторых схем биостратиграфического расчленения нижнемеловых отложений различных регионов приводится в таблицах 8-13.

Б е р р и а с

На протяжении длительного времени и на страницах печати и на многих форумах высказывались самые различные мнения о стратиграфии, фауне берриаса и проблеме проведения границы между юрской и меловой системами. Предлагались разнообразные варианты проведения этой границы на разных стратиграфических уровнях - внутри берриаса, а также под и над ними. Можно назвать по меньшей мере шесть из них: под зонами *boissieri*, *pertransiens*, *occitanica*, *grandis*, *jacobi* и *jacobi-grandis*. Большинство исследователей высказывается за ее проведение под зоной *jacobi-grandis*. Основные положения данной проблемы четко сформулированы в отдельных работах (Друшиц, Вахрамеев, 1976; Химшиашвили, 1976; Егоян, 1974, 1979; Barbier, Thieuloy, 1965; Le Nègarat, 1973 и др.), однако она до настоящего времени остается неразрешенной.

Как правило, для обоснования проведения стратиграфической границы обращаются к трем основным аспектам: (1) историческому, связанному с приоритетом, (2) стратиграфическому, основанному на изменении условий осадконакопления и (3) палеонтологическому, основанному на изменении состава фауны. Каждый из аспектов или все вместе обстоятельно рассматриваются в многочисленных работах известных широкому кругу специалистов (Эристави, 1962б; Химшиашвили, 1976; Чагарели, 1971; Le Nègarat, 1973; Nikolov, 1969, 1982 и др.). Поэтому здесь мы ограничимся самыми краткими замечаниями.

И с т о р и ч е с к и й аспект. Если к применению закона (или правила) приоритета подойти строго, то, очевидно, правильное берриас относить к

меловой системе, так как Г.Кокан (Coquand, 1871) впервые выделил берриасский ярус и включил его в состав меловой системы.

Стратиграфический аспект. В рассматриваемых ниже регионах имеются разрезы как с постепенным, так и несогласным переходом прских отложений в меловые.

В Крыму отложения берриаса на отдельных участках трансгрессивно и с угловым несогласием налегают на таврическую серию средней вры (Друшчи, 1960). В Грузии, в ряде разрезов - на лагуно-континентальных пестроцветных отложениях верхней вры (кимеридж) или на вулканогенных образованиях средней вры (Эристави, 1962). На Северном Кавказе этот же ярус трансгрессивно налегает на нижнетитонские пестроцветные глины и песчаники (Химшиашвили, 1976; Сахаров, 1979). В то же время в тех же регионах, если и отмечается несогласие между валанжином и подстилающими отложениями берриаса, то масштаб разрыва незначителен.

Таким образом, если ограничиться разрезами Крыма, Грузии и Северного Кавказа, то можно констатировать, что несогласие между берриасом и более древними отложениями вры значительно большего масштаба, чем между берриасом и валанжином. У нас создается полное впечатление, что берриас знаменует собой новый седиментационный цикл и на этом основании границу между указанными системами, очевидно, целесообразнее проводить по подошве берриаса, под зоной *Jacobi-grandis*.

Палеонтологический аспект. Как известно и следует из предыдущей главы, первые берриаселлиды, появившись в фазе *Jacobi*, испытали полный расцвет в берриасском времени, а затем, в конце этого века, постепенно угасли, едва переступив валанжинский век. Учитывая сказанное, зону *Jacobi* необходимо перенести в берриас. Следовательно, развитие представителей семейства *Berriassellidae* полностью будет приурочено к одному берриасскому этапу. Большинство участников Лхон-Нешательского симпозиума (Соловьев..., 1973), исходя из этих соображений, предлагали границу между врой и мелом проводить в основании зоны *Jacobi*, объединяя ее с зоной *Grandis*. В таком случае, граница между титонем и берриасом должна определяться исчезновением представителей позднетитонского семейства *Ataxioceratidae* и появлением пришедших им на смену представителей семейства *Berriassellidae*, занимающих господствующее положение в берриасском веке. Эта граница более четкая, чем граница между берриасом и валанжином, если рассматривать ее на родовом уровне. В недрах берриаса появляются роды *Neosomites*, *Kilianella*, *Thympaniscerae*, которые переходят в валанжин. По последним данным французских исследователей (Vignard, Thieuloy, Moullade, 1979) из берриаса в самые низы валанжина, в зону *Otopeta*, переходят *Fauriella boissieri* (Fict.), *Tirnovella* cf. *donzei* Le Négarat, T. cf. *alpillensis* (Maz.) и *Berriassella* aff. *collieto* (d'Orb.). Следовательно, фаунистическая связь берриаса с валанжином выглядит значительно прочнее, чем титона с берриасом.

Таким образом, по сумме всех перечисленных данных берриас в ранге яруса, но с тремя подъярусами нами относится к меловой системе, а граница между врой и мелом проводится по подошве зоны *Berriassella jacobi-Pseudosubplanitae grandis* (Кванталиани-Лисенко, 1979; Кванталиани, 1985). Деление на три подъяруса основано на этапности в развитии аммонитов (см. рис.73). В раннеберриасское время господствовали преимущественно представители родов *Pseudosubplanites*, *Delphinella*, *Pseudargentinoceras*, *Retowekiceras*. На смену перечисленным родам на среднем этапе развития приходят роды *Protacanthoiscus*, *Mazeniticeras*, *Buthymioceras*, *Neosomoceras*; интенсивное развитие испытывают представители рода *Dalmaticeras*. Терминальный этап знаменуется появлением

родов *Tauricoceras* и *Riasanites*.

Трехчленное деление берриаса, независимо от наших работ (Кванталани, Лысенко, 1979), позднее было принято и французскими исследователями (Vignard, 1984).

К р и м. Отложения берриаса на территории Крыма известны начиная от г. Феодосии на востоке, где они связаны постепенным переходом с отложениями титона, либо залегают трансгрессивно с углами несогласия на породах таврической серии средней вры - на юго-западе, в Байдарской и Варнаутской котловинах, в бассейне р. Белбек. Первое зональное расчленение берриаса Крыма связано с именем В.В. Друшца (Друшц, Вахрамеев, 1976). К сожалению, наши исследования (Кванталани, Лысенко, 1978, 1979, 1982; Богданова, Кванталани, 1983) не нашли отражения в коллективной монографии "Нижний мел юга СССР" (1985).

По характеру обнаженности и особенно по степени насыщенности фауной, прежде всего аммонитами, берриас Крыма нами рассматривается в качестве опорного для юга СССР.

В результате стратиграфо-палеонтологических исследований на протяжении нескольких лет (Кванталани, Лысенко, 1978, 1979 и др.) с учетом данных предшественников, для Крыма предлагается следующая схема биостратиграфического расчленения берриаса:

1. Нижний берриас - зона *Berriasella jacobii-Pseudosubplanites grandis*.
2. Средний берриас - зона *Protocanthoceras malbosii*,
? зона *Spiticeras spiticense*,
зона *Dalmasiceras dalmasi*,
зона *Euthyliceras euthymii*,
3. Верхний берриас - зона *Tauricoceras crassicoatum*,
зона *Fauriella boissieri*.

Ниже приводятся данные по берриасу Крыма и дается палеонтологическое обоснование этой схемы.

Зона *Berriasella jacobii-Pseudosubplanites grandis*. Один из лучших разрезов нижнего берриаса Крыма можно наблюдать на широм крыле Султановской синклинали, чуть западнее г. Феодосии, на юго-восточной окраине с. Мжнов, который ранее никем не описывался (рис. 79, 80). Здесь, выше флишеидных отложений верхнего титона, без перерыва в обнажении, согласно следуют глины, мергели, мергелистые известняки и известковистые песчаники мощностью 10-15 м без фауны, условно относимые нами к берриасу. Однако не исключено, что они могут соответствовать и зоне *Virgatosphinctes transitorius* верхнего титона. Стратиграфически выше залегают толща чередования тонкослоистых мергелистых известняков и глин. В нижней, более глинистой части были встречены *Pseudosubplanites grandis* (Maz.), *P. cf. berriasensis* Le Hegarat, *Berriasella (Berriasella) jacobii* Maz.; *Ptychophylloceras ptychoicum* (Quenst.), *Lytoceras sutile* (Opp.), *Neploceras grasiannum* (d'Orb.), *Spiticeras (Spiticeras) cf. proteus* (Ret.), *Punctaptychus punctatus* (Voltz.) и др., а в верхней - *Berriasella (B.) pectinacillenta* Maz., *Spiticeras (S.) proteus* (Ret.), *S. (S.) kiliani* Djan.; *S. (S.) tenuicostatum* Djan., *Neploceras caracteie* (Zueschn.), *Ptychophylloceras ptychoicum* (Quenst.), *Cornobelus orbignianus* (Duv.) и мелкие амн. Мощность толщ равна 62 м. Она выделяется в подзону *Pseudosubplanites grandis*. Залегавшие выше мергели, глины, мергелистые известняки, звонкие известняки, обильно содержащие *Berriasella (B.) jacobii* Maz., *B. (Picteticeras) evoluta* Le Hegarat, *Pseudosubplanites eurinus* (Ret.), *P. ponticus* (Ret.), *Delphinella cf. delphinensis* (Kil.) D. ex gr. *crimense* (Burekh.), *D. garnieri* (Maz.), *Retowekiceras andrusewici* (Ret.), *R. retowskii* Kvant., *Tirnovella cf. allobrogensis* (Maz.), *Himalayites cortazari* (Kil.), *Ptychophyl-*

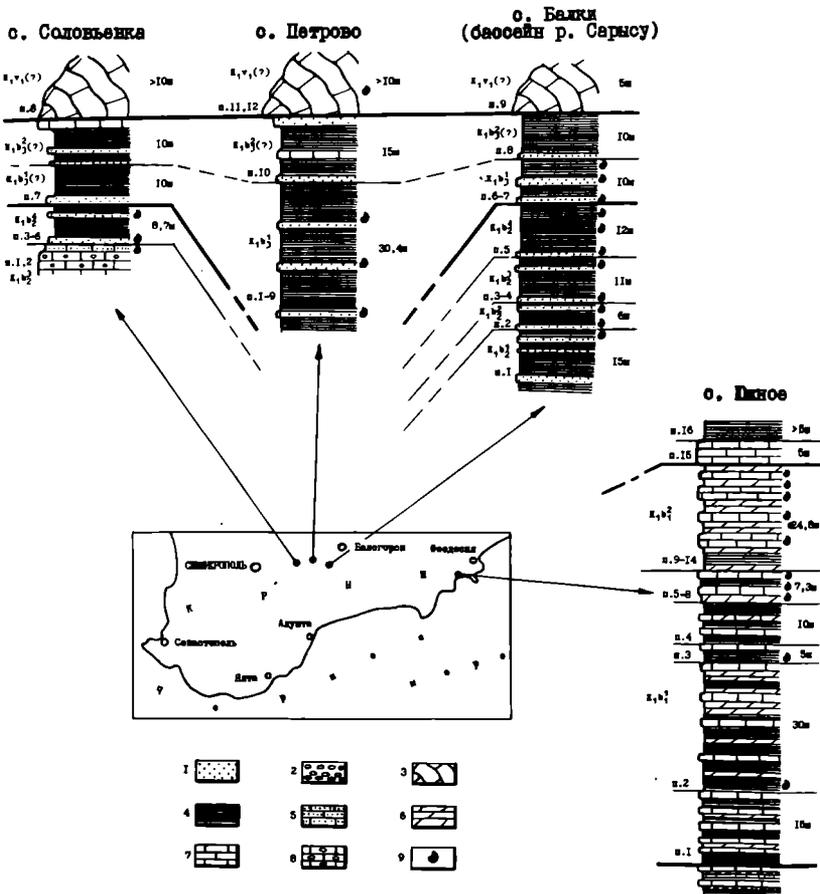


Рис. 79. Корреляция некоторых разрезов берриаса Крыма.
 1 - песчаники; 2 - конгломераты; 3 - кораллово-водорослевые биогермы; 4 - глины, песчаные глины, глинистые песчаники; 5 - песчаные известняки; 6 - мергели; 7 - известняки; 8 - гастроподовые известняки; 9 - уровень отбора фауны

losceras ptychoicum (Quenst.), *Spticeras orientale* (Kil.), *Narloceras gradualum* (d'O r b.), *N. elimatum* (Opp.), *Lytoceras sutile* (O p p.) и др., мощность примерно в 25 м, выделяется в подзону *Pseudosubplanites ponticus-Pseudosubplanites eukimus*. Раннеберриасский возраст этих пород в основном определяется по встречающимся по всему разрезу представителям родов *Pseudosubplanites*, *Delphinella* и *Verticella*. Описанные отложения перекрываются тонкослоистыми известняками и мергелями, а еще выше - глинами, не содержащими фауну.

В бассейне р. Сарису, в ущелье р. Енисарай нижний берриас представлен глинистыми известняками и мергелями мощностью около 100-110 м (видимая мощность 60 м). В них Т.Н. Богданова и др. (1981) обнаружили раннеберриасский

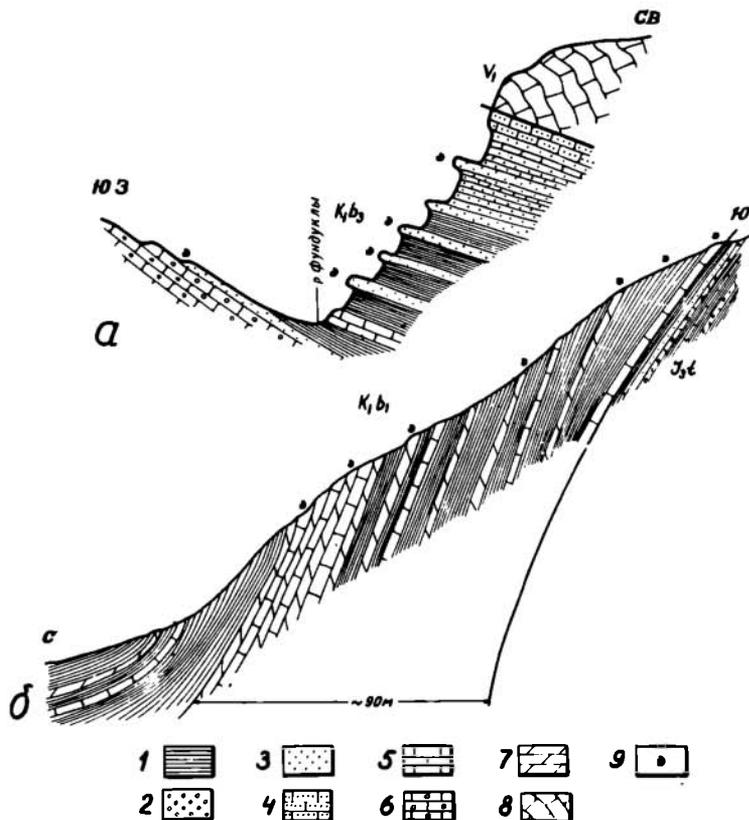


Рис. 80. Схематические геологические разрезы берриаса Крыма: а - в окрестностях с. Петрово, б - в окрестностях с. Кужное.
 1 - глины, песчанистые глины, глинистые песчаники; 2 - конгломераты; 3 - песчаники; 4 - песчанистые известняки; 5 - известняки; 6 - гастроподовые известняки; 7 - мергели; 8 - кораллово-водорослевые биогермы; 9 - уровень отбора фауны

P. ponticus. Эта часть разреза вполне сопоставима с нижним берриасом окрестностей с. Кужное.

Описанные отложения хорошо коррелируются с синхронными отложениями Юго-Восточной Франции (Le Négarat, 1973). Для зоны *jacobi* сравнимого региона характерны *Berriasella* (B.) *jacobi*, B. (B.) *subcallisto*, B. (B.) *moreti*, B. (P.) *aurouzei*, *Delphinella delphinensis*, *D. obtusendocoea*, *D. garnieri*, *D. barthei*, *D. cf. subchaperi*, *D. crimensis*, *Protacanthodiscus chaperi*, *P. aizuensis*, *Pseudosubplanites lorioli*. В зоне *P. grandis* распространены *Pseudosubplanites grandis*, *P. combesi*, *P. berriasensis*, *P. lorioli*, *P. euxinus*, *P. ponticus*, *Berriasella paramacilentia*, B. (B.) *subcallisto*, *Delphinella berthei*, *D. ellenica*, *Fauriella schipkovensis*, *P. floquensis*, *Tirnovella subalpina*.

В низах берриаса Юго-Восточного Крыма встречается почти тот же самый комплекс аммонитов, что и в Юго-Восточной Франции, причем *P. grandis* встречается в самых низах, а в *jacobi*-и совместно с *P. grandis* и выше. Оба

названных вида имеют коррелятивное значение для самых низов берриаса обширной территории впадины Европы, Северной Африки, а теперь и для впадины СССР. Комплекс аммонитов нижней зоны берриаса Крыма в общем сопоставим с комплексом зоны *P. ponticus* Центральной части Северного и Северо-Восточного Кавказа (Сахаров, 1976), однако, в этом последнем регионе отсутствуют виды *P. grandis* и *B. jacobii*. Поэтому у нас остается впечатление, что зона *B. jacobii*-*P. grandis* здесь отсутствует, а более молодые отложения зоны *Protacanthodiscus malbosii* (рис. 81, 82) несогласно (Друщиц, Михайлова, 1966; Сахаров, 1979) залегают на породах титона.

З о н а *Protacanthodiscus malbosii*. Отсутствие аммонитов в перекрывающихся отложениях в разрезе окрестностей с. Кичное не позволяет судить об остальных верхних зонах берриаса. Поэтому для описания более высоких биостратиграфических зон обращаемся к другим разрезам Крыма. Зоны среднего и верхнего берриаса хорошо представлены в Центральном (окрестности сс. Петрово, Соловьевки, горы Чатырдаг, бассейн р. Сарысу и др.) и Западном (бассейн р. Бельбек, Байдарская котловина и др.) Крыму.

По степени обнаженности и фаунистической насыщенности отложений для биостратиграфического расчленения среднего и верхнего берриаса интересным представляется разрез ущелья р. Енисарай (бассейн р. Сарысу) и его продолжение в окрестностях с. Балки. Этот разрез, ранее описанный В. В. Друщицем (1960), позднее был переописан (Кванталиани, Лисенко, 1979; Богданова и др., 1981; Богданова, Кванталиани, 1983).

Стратиграфически выше зоны *B. jacobii*-*P. grandis* без каких-либо следов несогласия залегают песчаники и алевролиты с двустворчатыми, брахиоподами и одиночными корралами. В кровельной части, в конкреционных известняках (Кванталиани, Лисенко, 1979) был обнаружен *Protacanthodiscus malbosii* (Pict.). Мощность этой толщи 10-15 м (по замерам Т. Н. Богдановой и др., 1981 - 28 м). К сожалению, зона весьма бедно охарактеризована аммонитами. В стратиграфической схеме В. В. Друщица (Друщиц, Вахрамеев, 1976) этот уровень не имеет собственного названия и отмечается вопросительным знаком. Т. Н. Богданова и др. (1981) предлагают назвать его слоями с *Malboviceras* (?) sp. Данная зона по стратиграфическому положению, вероятно, соответствует подзоне *Subalpina* французской схемы, которая характеризуется следующими аммонитами *Berriasella* (*B.*) *paramacilentia*, *B.* (*B.*) *privasensis*, *Tirnovella subalpina*, *Delphinella ellenica*, *D. boisseti*, *D. berthai*, *D. sevenieri*, *Fauriella schipkovensis*, *F. floquensis*, *Neosomoceras sayni*. Перечисленный комплекс по своему составу очень близок к комплексу нижележащей зоны *P. grandis* и, возможно, его следовало бы отнести к этой последней, а не к зоне *T. occitana*. На Северо-Восточном Кавказе, в бассейне р. Ассон (Сахаров, 1979), в нижнем берриасе выше подзоны *P. ponticus* выделяется верхняя подзона - *Malboviceras malbosii* (= *Protacanthodiscus malbosii* в нашей транскрипции), которая содержит преимущественно виды этого рода и с которой сопоставляем рассматриваемую зону (рис. 82).

З о н а *Spiticeras spitiense*. Стратиграфически выше, но уже в окрестностях с. Балки, следуют все те же песчаники и алевролиты мощностью примерно 4-6 м. Здесь было обнаружено множество *Spiticeras* (*S.*) *spitiense* (Bl.), *S.* (*S.*) *obliquenodosum fauriensis* Djan.; *Ptychophylloceras ptychoicum* (Quen.), *Naploceras grasianum* (D'Orb.), *Protetragonites municipale* (Opp.), *Burbylloceras serum* (Opp.), *Sonobelus* sp., мелкие эфеи, гастроподы, двустворчатых и брахиопод. Эта часть разреза нами сопоставляется с зоной *B. privasensis*-*S. spitiense* схемы В. В. Друщица (Друщиц, Вахрамеев, 1976). Корреляция ее с синхронными зонами других регионов несколько затрудняется,

р. Белая (Северо-Западный Кавказ)		
Химпиашвили, 1976	Сахаров, 1979	Кванталая, 1980
ярус, п./ярус, зоны	ярус, п./ярус, зоны	ярус, п./ярус, зоны
готерив	готерив	готерив
Berriasella boissieri	Riasanites rjasanensis	Riasanites rjasanensis
	Euthyriceras euthymi	
	Tirnovella occitanica	
	Pseudosub- planites ponticus	
титон	нижний титон	<u>Дрская система</u> титон

Рис. 81. Корреляция некоторых схем биостратиграфического расчленения берриаса по р. Белая (Северный Кавказ)

так как в ней отсутствуют общие руководящие виды. Несмотря на это, ее с определенной долей условности все-таки можно сопоставить с подзоной *B. privasensis* Франции подзоной *T. occitanica* s. str. Северо-Западного Кавказа. Во Франции комплекс подзоны *B. privasensis* резко отличается от комплекса сопоставляемой зоны *S. spitiense* в Крыму. Во Франции в ней встречаются представители рода *Delphinella*: *D. delphinensis*, *D. ellenica*, *D. severnieri*, а также *Pseudosubplanites lorioli*, *P. combesi*, *Berriasella (B.) privasensis*, *Fauriella gauthieri*, *Tirnovella berriasensis*, *T. occitanica*, *Dalmasiceras dalmasi* и др. В перечисленном списке присутствуют в основном виды самых низов берриаса, в то же время появляются более молодые элементы - *B. (B.) privasensis* и *D. dalmasi*, а также *Neocosmoceras sauni*. Зону *S. spitiense* трудно сопоставить с подзоной *T. occitanica* s. str. на Северном Кавказе, которая содержит аммониты *Tirnovella occitanica*, *T. cf. nikolovi*, *Neocomites cf. vasseurii*. Корреляция зоны *S. spitiense* Крыма с подзонами *B. privasensis* Франции и *T. occitanica* s. str. Северо-Западного Кавказа, скорее всего возможна благодаря лежащей выше зоне *D. dalmasi*,

хорошо выделяемой в названных регионах. Как видим, по набору аммонитов зона *Spiticeras spitiense* выделяется несколько условно и ее дальнейшая судьба будет зависеть от новых фактических данных.

З о н а *Dalmaniceras dalmasi*. В окрестностях с.Балки, стратиграфически выше зоны *S. spitiense*, в аналогичных породах мощностью 10-12 м встречены: *Dalmaniceras punctatum* Djan., *D. crassicoatum* Djan., *D. sp.*, *Buthyloceras segum* (Opp.), *Naploceras grasiatum* (d'Orb.), *Protetragonites tauricus* Kulj.-Vor., *P. municipale* (Opp.), *P. quadrisulcatus* (d'Orb.), *Ptychophylloceras ptychicum* (Quenst.), *P. semisulcatum* (d'Orb.), *Spiticeras sp. ind.*, *Himalayites luyphasis* (Blanf.), *Berriassella sp. ind.*, *Fauriella sp.* и др. В разрезе окрестностей с.Соловьевки на этом же стратиграфическом уровне, кроме перечисленных в разрезе с.Балки, были обнаружены *Dalmaniceras dalmasi* (Pict.) и *D. botellae* (Kil.); в разрезе р.Бельбек - *Dalmaniceras mazenoti* Kvant., **D. elegans* Kvant., *D. abkhasica* Kimch., *D. dalmasi* (Pict.). Поскольку комплекс аммонитов рода *Dalmaniceras* всегда четко обособлен от комплекса аммонитов в выше залегающих отложениях, представленного преимущественно видами родов *Neosomoceras* и *Buthyloceras*, охарактеризованная часть описанного разреза нами выделена в зону *Dalmaniceras dalmasi*. Она сопоставляется с нижней частью зоны *E. euthymi*-*D. dalmasi* схемы В.В.Друщица (Друщиц, Вахрамеев, 1976), а также с частью зоны *Dalmaniceras crassicoatum* схемы Т.Н.Богдановой и др. (1981). Думаем нерационально менять название данной бистратиграфической единицы на *Dalmaniceras crassicoatum* (Богданова и др., 1981), так как название *Dalmaniceras dalmasi* уже укоренилось в литературе, а в разрезах вид-индекс на этом уровне встречается довольно часто не только в Крыму, но и на Кавказе и во Франции (рис. 82, табл. 8). Описанная зона характеризуется одним и тем же составом аммонитов; вместе с *Dalmaniceras dalmasi* и *D. punctatum* в Крыму встречаются также *Dalmaniceras crassicoatum*, а на Северо-Восточном Кавказе - *D. crassicoatum* и *Tirnovella occitanica*. В Грузии, по р.Галидзга, нами обнаружены аммониты - *Dalmaniceras cf. dalmasi* (Pict.), *D. sp.*, *Neosomoceras sp.* Имеющиеся их отложения, очевидно, являются аналогами этой зоны.

З о н а *Buthyloceras euthymi*. Аналогичная по литологическому составу толща в разрезе окрестностей с.Балки, залегающая стратиграфически выше, мощностью 12 м, содержит ожелезненные ядра аммонитов - *Buthyloceras cf. euthymi* (Pict.), *E. sp.*, *Naploceras grasiatum* (d'Orb.), *Ptychophylloceras semisulcatum* (d'Orb.), *Protetragonites tauricus* Kulj.-Vor., *Berriassella sp.*, *Balkites nerodenkoi* Bogd. et Kvant.; *B. bidichotoma* Bogd. et Kvant., *B. balkensis* Bogd. et Kvant. В окрестностях с.Соловьевки - *Buthyloceras cf. transfigurabilis* (Bogosl.). На основании многочисленных представителей рода *Buthyloceras*, выдерживавшихся на одном стратиграфическом уровне, эта толща выделяется в зону *Buthyloceras euthymi*. Она охватывает верхнюю часть зоны *Buthyloceras euthymi*-*Dalmaniceras dalmasi* схемы В.В.Друщица (Друщиц, Вахрамеев, 1976) и соответствует слоям *Buthyloceras*-*Neosomoceras* схемы Т.Н.Богдановой и др. (1981). Данную зону, благодаря присутствию в ней представителей рода *Buthyloceras*, мы параллелизуем с нижней подзоной *T. paraimmulum* зоны *F. boissieri* схемы Юго-Восточной Франции (Le Negadat, 1973). По составу аммонитов эта зона очень близка к одноименной зоне Северо-Восточного Кавказа (Сахаров, 1976, 1979) и поэтому их легко сопоставить друг с другом.

З о н а *Tauricoceras crassicoatum*. Представители нового рода *Tauricoceras* встречается в окрестностях сс.Балки, Петрово и в Байдарской котловине, в бассейне р.Тонас (в окрестностях с.Красноселовка) и на Северном

Кавказе по р.Урух, совместно с многочисленными рязанитами.

Охарактеризованная выше зона *E. euthymi* в окрестностях с.Балки перекрывается песчано-глинистыми породами мощностью 10 м, которые в подошве содержат *Tauricoceras* cf. *crassicostratum* Kvant. et Lyss., *Protetragonites* cf. *tauricus* Kulj.-Vor.; *Naploceras* *grasianum* (d'Orb.), а в верхней части — ожелезненные ядра аммонитов *Riasanites* sp. ind., *Fauriella* sp., *Berriassella* sp., *Naploceras* *grasianum* (d'Orb.), *Ptychophylloceras* *semisulcatum* (d'Orb.), *Macrphyloceras* *ptychostoma* (Ven.), *M.* sp., *Spiticeras* sp., белемниты *Conobelus* *conicus* Bl., множество гастропод и брахиопод.

Учитывая присутствие на этом уровне рязанитов (практически редковстречаемых в берриасе Крыма), данную толщу относим к верхам берриаса и предлагаем дать ей новое зональное название по наиболее часто встречаемому в Крыму аммониту — *Tauricoceras crassicostratum*.

Зона *Tauricoceras crassicostratum* обнажается также в 15–20 км восточнее г.Семферополя в окрестностях с.Петрово, в балке Фундуклы (левый приток р.Зук). Здесь она также представлена терригенными осадками — линзами конгломератов с хорошо окатанными гальками различного размера кварца, плотными известковистыми песчаниками, алевролитами общей мощностью 30 м. На разных уровнях этой зоны, в плотных песчаных породах встречается довольно много аммонитов: *Tauricoceras crassicostratum* Kvant. et Lyss., *T. lyssenkoi* Kvant., *T. irregulatum* Kvant. et Lyss., *T. tuberculatum* Kvant. et Lyss., *T. petrovensis* Kvant. et Lyss., *T. angulicostatum* Kvant. et Lyss., *T. drushitsei* Kvant., *T. obscurum* Kvant., *Berriassella* sp., *Spiticeras* (*Negrelliceras*) *negreli* (Math), *S.* (*N.*) *paranegreli* Djan., *S.* (*Spiticeras*) cf. *tenuicostatum* Djan., *Naploceras* *elimatum* (Opp.), *N.* cf. *grasianum* (d'Orb.), *Protetragonites* *quadrisulcatum* (d'Orb.), *Ptychophylloceras* *ptychoicum* (Quenst.) и др., а также *Eutrechoceras* *cyclotus* (Opp.), *Conobelus* *conicus* (Bl.).

Зона *T. crassicostratum* Крыма хорошо сопоставляется с зоной *Riasanites rjasanensis* Северного Кавказа, в составе которой помимо рязанитов нами по р.Урух были обнаружены *Tauricoceras crassicostratum*. В свою очередь подзона *Riasanites rjasanensis* Северного Кавказа (табл.8) сопоставляется с подзоной *P. picteti* зоны *Fauriella boissieri* Юго-Восточной Франции (Сахаров, 1976, 1979).

Возможные аналоги зоны *Fauriella boissieri*. В разрезе окрестностей с.Петрово, как и в разрезе окрестностей с.Балки, выше зоны *T. crassicostratum* следуют те же терригенные породы мощностью примерно 10–15 м, не содержащие аммонитов. Они условно относятся к выделяемой почти повсеместно зоне *Fauriella boissieri*. К сожалению, руководящие аммониты названной зоны нами не были обнаружены ни в Крыму, ни на Кавказе.

Возможные аналоги зоны *Thurmanniceras thurmanni-Kilianella roubaudiana*. Условно выделяемая в Крыму зона *F. boissieri* в свою очередь перекрывается горизонтом кораллово-водорослевых биогермов (8–10 м) с *Calamophyllia compressa* (d'Orb.), *Stylina multisepta* Kuzm., *Diplocoenia polygonalis* Kuzm., *D. octoseptata* Kuzm. (определения Е.И.Кузмичевой) и зоогенных неринеевых известняков (15–20 м) с *Ptygmatis longa* Pcel., *Multiptyxis airigulensis* Fogdt, *Phaneroptyxis gemmellaroi* Pcel., *Urella urens* Fogdt и др. (определения Н.И.Лисенко). Фауна, найденная в этой части разреза, не позволяет уверенно датировать вмещающие породы и поэтому их возраст как валанджиский определялся нами несколько условно — преимущественно на основании стратиграфического положения между готериевом и верхним берриасом и сопоставлялся с зоной *Kilianella roubaudiana*. Возможно, эти представления в будущем изменятся, тем более, что, по данным Т.Н.Богдановой и др.

(1981), в соседнем разрезе стратиграфически выше, как утверждают авторы, были обнаружены берриасские аммониты.

Северный Кавказ. Для Северного Кавказа нами принимается следующая схема расчленения берриаса:

1. Нижний берриас - зона *Pseudosubplanites ponticus*,

2. Средний берриас - зона *Protacanthodiscus malboei*,
зона *Tirnovella occitanica*,
зона *Dalmasiceras dalmasi*,
зона *Euthymiceras euthymi*,

3. Верхний берриас - зона *Riasanites riasanensis*.

Приведенная схема составлена по литературным материалам (Сахаров, 1976, 1979) с учетом наших данных и несколько отличается от схемы, разработанной А.С.Сахаровым (1976), прежде всего трехчленным подразделением яруса, а также названиями некоторых зон.

На Северо-Западном Кавказе берриас представлен флишевыми отложениями мощностью от 20-30 до 800 м. Они представлены песчаниками, глинами, конгломератами и глинами и содержат в ряде мест руководящие аммониты. В центральной части Северного Кавказа рассматриваемые отложения обнаружены от р.Баксан и восточнее, а также на Северо-Западном Кавказе - от р.Белая до р.Хокодзь и западнее. Местами они представлены плитчатыми мергелями, переслаивающимися с пелитоморфными известняками, песчанистыми и оолитовыми известняками. В междуречье Белая-Большой Зеленчук они отсутствуют и вновь появляются только на левом берегу р.Белая, где представлены зоной *Riasanites riasanensis*, трансгрессивно залегающей на породах титона (см.рис.81). В восточных разрезах берриас по литологическим особенностям четко подразделяется на нижнюю, алевро-глинистую толщу и верхнюю с чередованием пачек глин, глинистых и органических известняков флишеподобного облика. В пределах Чечено-Ингушетии и Западной части Дагестана (р.Чанты-Аргун) берриас представлен мергелями с прослоями алевролитов, известняков, местами доломитизированными известняками. Еще восточнее эти отложения то исчезают, то вновь появляются и представлены лагунными осадками доломитовой свиты с берриасскими аммонитами (р.Каракоксу). Разрез берриаса по р.Асса (ущелье р.Маг-Сенябир), в котором выделены обостратиграфические зоны и подзоны, рассматривается как опорный для Северного Кавказа (Сахаров, 1976).

Осенью 1987 г. было проведено Международное полевое совещание по "Проблеме границы яра-мел на Северном Кавказе". Маршрут экскурсий пролегал от г.Минеральные Воды (Ставропольский край) до г.Орджоникидзе (Северо-Осетинская АССР) с осмотром разрезов верхней яры и берриаса по долинам рек Баксан и Урux (Сахаров и др., 1987). В подготовке разрезов участвовал большой отряд геологов под руководством М.С.Месежникова, А.С.Сахарова и В.А.Захарова. От Грузинской ССР участие принимали Н.Г.Химшиашвили, В.М.Киласония, Д.В.Ткешелашвили и автор настоящей работы.

Из названных двух разрезов по обилию фауны и степени обнаженности наибольший интерес представляет разрез по р.Урux (Сахаров, 1976, 1978), который на протяжении многих лет изучался и нами. Результаты этих исследований, с учетом данных других геологов (Сахаров и др., 1987 и др.), сводятся к следующему.

По р.Урux берриас трансгрессивно залегает на титоне (рис.82). Титонский возраст пород установлен в разрезах рр.Баксан и Чегем по виду-индексу *Virgatosphinctes transitorius* (Сахаров, 1984). В самом ущелье р.Урux разрез имеет следующий вид:

р. Урус (Центральная часть Северного Кавказа)						Бассейн р. Асси (Северо-Восточный Кавказ)			
Друшиц, Михайлова, 1966		Сахаров, 1979, 1987			Квапталаяна, 1979, 1988		Сахаров, 1976, 1978		
ярус	подъярус, слой	п/я	зоны	подзоны	п/я	зоны	ярус	зоны	подзоны
м	средний валандж	глинистый валандж			глинистый валандж		глинистый валандж		Thurmannioceras thurmanni
	—	верхний берриас	Riasanites rjasanensis s.lato		верхний берриас	Riasanites rjasanensis s.lato		Fauriella boissieri	
	—		E. euthymi s.str. T. berri- asensis			Euthymioceras euthymi		Euthymioceras euthymi s.str. T. berri- asensis	
	слой с Euthymioceras euthymi	нижний берриас	Tirnovella occitanica (?)		средний берриас	Dalmasioceras dalmasi		Dalmasioceras dalmasi	
	—		Pseudosubplanites ponticus			Tirnovella occitanica		Tirnovella occitanica s.str.	
—	—		Protacanthodiscus malbosi			Malbosciceras malbosi			
—	—	—		—	P. ponticus		Pseudosub- planites ponticus		
тагоцкий	—	—		—	—		тагоцкий	Virgatosphinctes transitorius	

Рис. 82. Корреляция некоторых схем биостратиграфического расчленения берриаса по рр. Урус и Асси. Северный Кавказ

- J_3^t 1. Тонкослоистые плотные серого цвета известняки на поверхности с розоватым оттенком. В них на левом берегу был обнаружен фрагмент *Phylloceras* sp. > 5 м
- $K_1 b_2^1$ 2. На размытой неровной, волнистой поверхности предыдущей пачки трантрессивно залегает брекчия-конгломерат, состоящий из обломков мелкозернистого известняка с многочисленными обломками фауны иглокожих и двустворчатых моллюсков 0,2 м
3. Песчанистые глины с многочисленными аммонитами - *Protacanthodiscus malbosi* (Fict.), *P. sp.*, *Pomeliceras* sp., *Retowskiceras malbosiforme* (Le Nègarat). Этот последний встречается как на правом, так и на левом берегу реки ~2 м
- $K_1 b_2^2$ 4. Песчанистые глины, в которых на левом берегу реки были обнаружены фрагменты аммонитов плохой сохранности - *Spiticeras* sp. 8 м
- $K_1 b_2^3$ 5. Глины, песчанистые глины, с многочисленными, плохой сохранности аммонитами - *Dalmasioceras sublovis* Maz., *D. cf. punctatum* Djan., *D. sp.* ~10 м
- $K_1 b_2^4$ 6. Пачка равномерного, ритмичного чередования известковистых глин,

песчаных известняков и известняков. Пачка начинается маркирующим слоем (слой №104) известняка мощностью 0,20-0,25 м, который хорошо прослеживается и на левом берегу реки. Этот слой расположен среди темно-серых песчаных глин. Мощность известняков и количество их прослоев вверх по разрезу увеличиваются. В основании пачки (5 м), в глинах, были обнаружены - *Euthymiceras euthymi* (Pict.), E. sp., *Tauricoseras* sp., *Berriasella* sp. Аммониты были обнаружены и в средней и в верхней части пачки - *Euthymiceras transfigurabilis* (Bogosl.), E. *euthymi* (Pict.), E. *druschitei* Kvant. sp. nov., E. sp. 30 м

- К₁ b₃¹ 7. Нижняя часть пачки представлена песчанистыми известняками, в которых нами обнаружены - *Riasanites rjasanensis* (Nik.), R. sp., *Tauricoseras crassicostratum* Kvant. et Lyee., многочисленными мелкими ежи. Верхняя часть пачки представлена чередованием тонкослоистых, почти черного цвета, глин и песчаных известняков серого цвета (мощность отдельных прослоев 0,15-1,5 м и более). Отдельные слои переполнены фауной. В средней части пачки также были обнаружены ризаниты. В самых верхних слоях известняков были найдены *Negeliceras* cf. *vubnegreli* Djan., а также множество ежей 25 м
- К₁ b₃² 8. Чередование песчаных карбонатных глин голубоватого цвета, известняков и темно-серых песчаных глин 5 м
- К₁ v₁ 9. Известняковый брекчия-конгломерат 0,1-0,15 м
10. Известняки плотные, серого цвета > 10 м
- Отложения, соответствующие зоне *V. jacobi*-*F. grandis* размыты.

Пачка I исследователями условно относится к верхам титона. Пачка 2 представляет собой базальное основание следующей пачки 3 и вместе с ней по руководящим видам аммонитов относится к зоне *Protacanthodiscus malbosii*. Что же касается *Retowkiceras malbosiforme*, то, по данным Ле Эгара (Le Nègarat, 1973), он встречается как в отложениях подзоны *Subalpina* зоны *Occitanica*, так и подзоны *Paramioplum* зоны *Voissierei* французской схемы и выводу об отнесении рассматриваемой пачки к названной зоне не противоречит. Выше пачка 4 содержит многочисленные аммониты, в том числе вид-индекс *Tirnovella occitanica* (Pict.) (Сахаров, 1976; Сахаров и др., 1987), на основании которого на Северном Кавказе выделяется одноименная зона - *Tirnovella occitanica*. Эта часть разреза должна быть сопоставлена с зоной *Spiticeras spitiense*, выделяемой нами в Крыму (Кванталиани, Лысенко, 1979). Пачка 5 - бесспорно относится к зоне *Dalmaticeras dalmasi*, а пачка 6 - к зоне *Euthymiceras euthymi*. Пачка 7 obviously содержит руководящие аммониты, характерные для зоны *Riasanites rjasanensis*, а пачка 8 по стратиграфическому положению условно относится к этой же зоне. Следует отметить, что представители рода *Riasanites* М.С.Месечниковым и его коллегами были обнаружены стратиграфически ниже зоны *Riasanites rjasanensis* - в зоне *Euthymiceras euthymi*. Самая верхняя часть берриаса (пачка 8) со следами размыва перекрывается брекчия-конгломератовым слоем (слой 9) - основанием вышележащей мощной толщи известняков нижнего валанжина, начинающегося пачкой 10.

Таким образом, в приведенном разрезе выделяются почти все известные зоны, за исключением самой нижней - *Pseudosubplanites ponticus*, которая отсутствует из-за перерыва в осадконакоплении в фазу *jacobi-grandis*, но установлена в бассейне р.Ассы (Сахаров, 1976).

Мощность берриаса в целом на Северном Кавказе колеблется от 0 до 800 м. Г р у з и я. В отложениях, соответствующих берриасскому ярусу, не все-

гда можно встретить фауну, позволяющую датировать вмещающие породы. Поэтому в большинстве случаев берриас выделяется условно, по стратиграфическому положению.

Берриас согласно залегает на породах титона в Западной Абхазии и в Раче (на Мамисонском перевале), а в остальных пунктах — трансгрессивно на различных стратиграфических горизонтах средней и верхней юры. За свою историю исследований этих отложений были найдены единичные экземпляры аммонитов, часто плохой сохранности.

Немногочисленная фауна позволяет разделить берриас лишь на две части. Нижний берриас со слоями *Pseudosubplanites ponticus* и верхний — со слоями *Negrelliceras negrelli* и *Euthymiceras transfigurabilis*.

В Туапсе—Новороссийской зоне берриас представлен чередованием тонко- и среднеслоистых аргиллитов, песчаных известняков и песчаных мергелей, содержащих *Berriassella subrichteri* Ret., *Pseudosubplanites cf. ponticus* (Ret.), *Eptliceras* sp., *Thysanolytoceras* sp. В среднем течении р. Псоу, на правобережной стороне р. Арквы, недалеко от пересечения старой автодороги с р. Арква, выше брекчиевых известняков с титонской фауной *Divalia ensifer* Opp., *Conobelus conophorus* Opp., *C. strangulatus* Opp. (Эристави, 1963) залегает пачка чередования тонко- и среднеслоистых, иногда мергелистых известняков, тонкослоистых песчаных и мергелей. В нижней трети этих пород (30–40 м) нами обнаружены *Delphinella retowekyi* (Sar. et Shond.). В средней части — *Berriassella subrichteri* (Ret.), *B. sp.*, *Protetragonites tauricus* Kulj.—Vor. (40–50 м). В самой верхней части — *Berriassella sp. ind.* вся толща берриаса имеет мощность не менее 100 м (Кванталиани, Квернадзе, 1978).

В Местийско—Тинетской зоне развиты флишевые образования известняков и мергелей, в которых были обнаружены *Himalayites ex gr. seideli* Opp., *Berriassella subrichteri* (Ret.). Мощность отложений 350–400 м.

В Гагрско—Джавской зоне, в Абхазии (в ее северо-западной части, в окрестностях г. Гагра и бассейне р. Бзыбь) отложения берриаса согласно залегают на титоне. В окрестностях г. Гагра в глинистых и песчаных известняках мощностью 40–50 м были найдены *Olcosterphanus cf. druzhenisi* (Sapn.), *Dalmaniceras* sp. (Эристави, 1952, 1955). В районе Голубого озера, в самом ущелье р. Бзыбь, от правобережной стороны до левобережной, в северном направлении от Голубого озера, на протяжении почти 1,6 км, в пределах Ачмардской синклинали, нами установлен непрерывный разрез нижнемеловых отложений (Кванталиани и др., 1961). В берриасе были найдены аммониты *Fauriella incomposita* (Ret.), *F. shirkovensis* (Nik. et Mand.), *Dalmaniceras cf. crassicoxatum* Djan., *D. sp.*, *Neosomoceras* sp., *Ropelliceras* sp. В междуречье Западная Гумиста и Джампал, в пределах Келасурского массива, берриас выпадает из разрезов, и на средне- и верхнеюрских породах трансгрессивно залегают отложения баррема (Друшиц и др., 1959, 1962), что подтверждается и нашими наблюдениями. На востоке, в разрезах рр. Улис, Мокви, Галидзга, Окуми и Кодори отложения берриаса начинаются монотонной толщей доломитизированных известняков и доломитов с прослоями мелкообломочной доломитовой брекчии. В подошве этих слоев выделяется маломощный (до 1 м) пласт песчаных доломитизированных известняков с микрогалечниковым конгломератом в основании. Галька образована песчаниковыми породами пестроцветной свиты верхней юры, почти повсеместно подстилаемыми меловыми отложениями. В бассейне р. Галидзга в известняках берриаса были обнаружены *Negrelliceras negrelli* (Math.), *Euthymiceras transfigurabilis* (Bogovl.) (Качарав, 1933; Нупубидзе, 1945). Нами стратиграфически ниже были найдены *Dalmaniceras cf. dalmani* (Pict.), *D. sp.*, *Neosomoceras* sp. Поро-

и, вмещающие эти ископаемые, должны быть аналогами зон *Dalmaniceras dalmani* и *Euthymiceras euthymi*.

На периферии Дзиркульского массива берриас отсутствует, и на гранитном фундаменте, и на породы яру трансгрессивно залегают отложения баррема.

А з е р б а й д ж а н. На рассматриваемой территории берриас местами с.Конахкэнд) трансгрессивно залегаея на глинисто-песчанистых сланцах средней яру (?), до р.Дагячай — на верхнюю яру (тигон?) и представлен плотными тремистыми, доломитизированными, а также, органогенными известняками. Местами верхняя часть берриаса представлена карбонатно-терригенной фаццией. Мощность колеблется от 130 до 900 м. Этот ярус редко содержит фауну, в том числе и аммониты: *Euthymiceras transfigurabilis* (Vogel.), *Spiticeras obliquilobatus* (Uhl.), *Holosephyloceras tauricum* (Ret.), *Berriassella pontica* (Ret.), *B. subrichteri* (Ret.), *B. callisto* (d'Orb.).

На Малом Кавказе берриас выявлен в Юго-Восточной и Центральной частях — Гоурагачайском, Кафанском антиклинориях и Гадрутском, Хузабирском, Гочаском синклинориях. Он представлен преимущественно в карбонатной фацции с редкими пропластками туффитов и туфопесчаников и примесью песчанистого материала. На верхнюю яру ложатся согласно или трансгрессивно с базальным конгломератом в основании. Мощность отложений 50—120 м. В них иногда встречаются *Berriassella ranyanai* (Pom.), *B. ex gr. callisto* (d'Orb.), *B. sp., Protetragonites cf. quadrifurcatus* (d'Orb.).

А р м е н и я. На территории Армении берриасские отложения, по-видимому, отсутствуют, или аммонитами не подтверждены.

В а л а н ж и н

На Лионском коллоквиуме в 1963 году (Colloque Cretacs inferieur, 1965) в связи с отсутствием в стратотипе рассматриваемого яруса аммонитов, было рекомендовано в качестве парастратотипа выбрать разрез в Воконтской впадине (Юго-Восточная Франция). В результате детального комплексного палеонтологического и литологического исследований нового разреза (Vignard et al., 1979), выше берриаса (выше зоны *Pariella boissieri*) снизу вверх были выделены два подъяруса валанжина с шестью зонами:

1. Нижний валанжин — зона *Thurmanniceras atopeta*,
зона *Thurmanniceras pertransiens*,
зона *Thurmanniceras samyloctum*,
2. Верхний валанжин — зона *Sauroceras verrucosum*,
зона *Himantoceras trinodosum*,
зона *Teschentites callidiscus*.

Ярус перекрывается зоной *Acanthodiscus radiatus* нижнего готерива. Эта схема в настоящее время является самой детальной.

Отложения валанжина Крыма и Кавказа весьма бедны аммонитами и поэтому составить схему зонального биостратиграфического расчленения данного яруса практически невозможно (Друщиз, Горбачий, 1979; Нижний мел..., 1985) и вопрос этот остается пока открытым. По данным некоторых разрезов Северного Кавказа, на основании аммонитов, нами (Сахаров, Саламатин, Кванталиани, 1983; Кванталиани, Сахаров, 1986) валанжин делится на две части:

1. Нижний валанжин — зона *Thurmanniceras thurmanni-Kilianella goubaudiana*,
2. Верхний валанжин — зона *Neocomites neocomiensis-Sauroceras verrucosum*.

К р ы м. Отложения валанжина, представленные в терригенной и карбонатной фациях, распространены от г.Феодосии (на востоке) до р.Черная (на юго-

западе). В степной части Крыма они вскрыты многочисленными буровыми скважинами. На участке от р.Салгир до р.Кача валанжин отсутствует. За всю историю исследований нижнего мела в СССР в Крыму были обнаружены лишь единичные аммониты, на основании которых ярус подразделяется на две части - нижнюю с *Thurmanniceras thurmanni* и *Kilianella goubaudiana* и верхнюю - с *Neocomites neocomiensis*. Мощность отложений от 0 до 160 м.

В рассматриваемых отложениях в районе г.Феодосии встречаются аммониты - *Thurmanniceras cf. thurmanni* (Pict.), *Ptychophylloceras semisulcatum* (d'Orb.), белемниты *Conobelus conicus* (Bl.), *Pseudobelus bipartitus* (Bl.), алтихи и др. На юго-западе, на левобережье р.Черная и в Байдарской и Варнаутской котловинах, в глинах и мергелях с конкрециями сидеритов были отмечены находки *Thurmanniceras thurmanni* (Pict.), *Kilianella goubaudiana* (d'Orb.) и др.

В окрестностях с.Балки, в пограничных слоях берриаса и валанжина В.В. Друщичем (1960, с.59) были обнаружены *Kilianella goubaudiana* (d'Orb.), *Thurmanniceras thurmanni* (Pict.) и др., на основании которых слои датировались средним и поздним валанжином (ранний и поздний валанжин в современном понятии). Нашими исследованиями установлено, что эти виды определены ошибочно и поэтому с другими многочисленными аммонитами из тех же слоев обособлены в новый род *Balkites*. В действительности выяснилось, что комплекс аммонитов, обнаруженный нами в этих отложениях, типично берриасский (Богданова, Кванталиани, 1983).

Северный Кавказ. Отложения валанжина представлены как в терригенной, так и карбонатной фациях. На Северном Кавказе они широко распространены от р.Большой Зеленчук до р.Баксан и условно выделяются на р.Хокдз; местами ярус выклинивается (правобережье р.Большой Зеленчук). Мощность отложений колеблется от 0 до 200 м, а иногда и более.

Валанжинские отложения кое-где содержат брахиоподы, двусторчатые моллюски, ежи, редко головоногие. В.П.Ренгартеном (1951) в окрестностях г.Кислородска был обнаружен аммонит *Thurmannia thurmanni* (Pict.) и до недавнего времени остававшийся единственной находкой. Позднее были найдены единичные аммониты *Kilianella cf. rexytycha* Uhl., *Neocomites ex gr. neocomiensis* (d'Orb.), белемниты - *Conobelus conicus* (Bl.), *S. extinctorius* Rasp. (Друщич, 1960; Зривастви, 1962).

По р.Сунже в глинистых известняках верхнего валанжина отмечаются одиночные находки "*Thurmanniceras*" aff. *campylotoxum* (Uhl.) (Саламатин, Фролова-Багреева, Мосякин, 1964), а также "*Thurmanniceras*" *campylotoxum* (Uhl.), *Valanginites perinflatus* Math., *Lyticoceras* sp., *Saynoceras* sp. в малгобекской свите верхнего валанжина по р.Майрамадаг и *Valanginites* sp. и *Thurmanniceras* sp. в подошве пахмерской свиты нижнего готерива по р.Урух (Саламатин, 1979).

В Северной Осетии, по западному истоку р.Майрамадаг (рис.83), у водопада, стратиграфически выше толщи крепких грубослоистых органогенно-обломочных известняков валанжинского возраста согласно следует пачка среднеслоистых глинистых известняков. В ней были обнаружены многочисленные аммониты (Сахаров, Саламатин, Кванталиани, 1983; Кванталиани, Сахаров, 1986), в большинстве случаев хорошей сохранности, даже с приустевыми ушками - *Valanginites wilfridi* Kar., *V. ventrotuberculatus* Nik., *Saynoceras verrucosum* (d'Orb.), *S. hirsutum* Fall. et Term., *Neocomites neocomiensis* (d'Orb.), *Teschenites teschenensis* Uhl., *Neolissoceras grasianum* (d'Orb.), *Buznardoites concordie* Kvant. et Sakh., *Lyprowella superba* (Sayn) (~3 м). В вышележащих аналогичных породах (2-3 м) были обнаружены *Valanginites ventrotuberculatus* Nik. и *V. wilfridi* Kar. Еще выше, в органогенно-обломочных известняках - Thur-

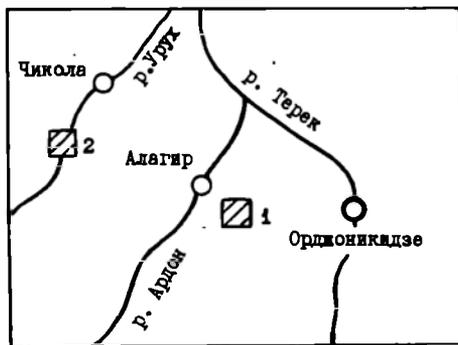


Рис. 83. Схема расположения изученных разрезов валанжина на Северном Кавказе.

□ - пункты местонахождений поздневаланжинских аммоноидей: 1 - разрез по р. Майрамадаг; 2 - разрез по р. Урух

thurmanniceras sp. ind., *Valanginites* sp. ind. (2-2,4 м), который согласно перекрывается песчанистыми алевролитами готерива. В целом весь комплекс аммонитов несомненно поздневаланжинский и известен в соответствующих отложениях Западной Европы.

Второй разрез, в котором были обнаружены многочисленные поздневаланжинские аммониты, расположен на западе Северной Осетии, в бассейне р. Урух. На правом ее берегу, у дороги хорошо обнажены среднеслоистые известняки серого и голубовато-серого цвета малгобекской свиты (верхний валанжин, мощность >5 м). На размытой, волнистой их поверхности залегает маломощная пачка переслаивания алевролитов, алевролитистых

известняков и глин с базальными слоями пахмерской свиты готеривского возраста (Саламатин, 1979). В самой нижней части глинистого алевролита с неясно выраженной слоистостью содержатся окатыши известняка. В слое мощностью 0,2-0,3 м в значительном количестве обнаружены хорошей сохранности и окатанные аммониты, двустворчатые моллюски, морские ежи. Изредка встречаются ростры белемнитов. Удалось определить следующие аммониты: *Olcostephanus convolutus* (Koen.), *O. sayni* Kil., *O. psiloetomus* (Neum. et Uhl.), *Rogersites atherstoni* (Scharpe), *R. atherstoni densicoetatus* (Wegner), *Valanginites wilfridi* Kar., *V. ventrotuberculatus* Nik., *Saynoceras verrucosum* (d'Orb.), *Neocomites neocomiensis* (d'Orb.), *N. subquadratus* Sayn, *Buanardoites* aff. *campylotoxus* (Uhl.), *Karakaschiceras trevanensis* (Lory), *K. heteroptychum* Pavl., *Neohoplaceras arnoldi* (Pict. et Camp.). Отдельные виды перечисленного комплекса характеризуют как верхний валанжин, так и нижний готерив Болгарии, Франции и Швейцарии. Стратиграфически выше эти отложения перекрываются алевролитистыми известняками и неяснослоистыми глинистыми алевролитами (1,2 м) с готеривскими аммонитами - *Barremites devesceroides* Kar.

Таким образом, в урухском разрезе в одном слое сконцентрирован комплекс различных по возрасту групп аммонитов: поздневаланжинских, поздневаланжин-готеривских и готеривских. В нем вместе с окатышами известняков содержатся окатанные ядра моллюсков, что наводит на мысль об их возможном переотложении в основании готерива. Не исключена, правда, возможность, что описанные слои с аммонитами конденсированы. В то же время разрез р. Майрамадаг указывает на нормальные условия седиментации. Общая мощность валанжина в этом районе порядка 150-180 м.

Г р у з и я. В Туапсе-Новороссийской (20-80 м) и Местийско-Тянетской (200-350 м) зонах валанжин выделяется условно, по стратиграфическому положению в разрезе.

В Гагрско-Джавской зоне валанжин вместе с готеривом слагается педитоморфными известняками. В окрестностях г. Гагра в них отмечаются единичные находки - *Thurmanniceras thurmanni* (Pict. et Camp.); в Цханари и по р. Ксани - *Kilianella* cf. *rextiptucha* (Uhl.), *Thurmanniceras* cf. *campylotoxum* (Uhl.),

Neosomites cf. tresapensis Lory, *N. cf. neosomiensis* (d'Orb.). Мощность валанжина незначительна — от нескольких до 50 м.

А з е р б а й д ж а н. На территории Азербайджана, в пределах Большого Кавказа, валанжин развит в ряде разрезов. Местами он представлен чередованием известняков, мергелей и известковистых песчаников, а местами — отложениями карбонатно-терригенного флиша. Мощность колеблется в пределах 100–105 и более метров. В отложениях редко встречаются головоногие, в основном белемниты — *Conobelus conicus* (Bl.), *C. orbignyana* (Duv.-Jouv.), *Duvalia binervia* (Rasp.), *Pseudobelus bipartitus* (Bl.), *P. giziltschaensis* Ak-Aliz, но встречаются и другие беспозвоночные.

На Малом Кавказе валанжин, представленный кристаллическими и песчанистыми известняками с примесью туфогенного материала, туфами, туфобрекчиями, известен в Севано-Карабахской и Мисхано-Кафанской зонах. Здесь рассматриваемый ярус условно выделяется между фаунистически обоснованными берриасом и готеривом. Мощность их примерно до 100 м.

А р м е н и я. На территории Армении валанжин известен в Кафанском районе и представлен вулканогенной свитой, различными порфиритами и их пирокластолитами с крупными линзами известняков. Аммониты отсутствуют. Возраст яруса определяется в основном по двустворчатым моллюскам. Мощность приблизительно 500–700 м.

Г о т е р и в

Для готеривских отложений юга СССР нами принята следующая общая схема (Какабадзе, 1982):

1. Нижний готерив — зона *Acanthodiscus radiatus*-*Endoceras amblygonium*, зона *Crioceratites sablieri*,
2. Верхний готерив — зона *Speoniceras inversum*-*Subsaxynella sayni*, зона *Pseudothurmannia mortilleti*-*Craspedodiscus discofalcatus*.

К р ы м. Отложения, относимые к готериву, распространены значительно шире, чем валанжина. Они отсутствуют в бассейнах рр.Сарысу и Бодрак. В Восточном Крыму, от г.Феодосии до р.Тонас они представлены глинами; в Центральной части Крыма, в междуречье Бурульча и Бештерк — песчаниками, песками, конгломератами с подчиненными прослоями глин; в Юго-Западном Крыму, по р.Большой Салгир и Бельбек — песчаниками, конгломератами и глинами; на крайнем юго-западе — глинами. Рассматриваемый ярус подразделяется на два подъяруса — нижний и верхний. Фауна, особенно головоногие, в большинстве разрезов, отсутствует. Она встречается в основном в западных разрезах, в долинах рр.Кача и Бельбек. Здесь в нижнем подъярусе можно встретить аммониты *Leopoldia leopoldi* (d'Orb.), *L. biassalensis* Kar., *Olcostephanus astieri* (d'Orb.), *Valanginites nucleus* Roem., *Lyticoceras amblygonium* (Neum. et Uhl.). В верхнем — *Crioceratites duvali* Lev., *Balearites balearis* Nol., *B. tauricus* Eichw., *Oosterella cultrata* (d'Orb.), *Suboosterella hellacus* (d'Orb.), *Varramites democeroideus* Kar., попадаются белемниты, двустворчатые и другие ископаемые. Мощность готеривских отложений от нескольких до 250–300 м.

С е в е р н ы й К а в к а з. Отложения готерива на Северном Кавказе распространены почти повсеместно, но отсутствуют на участке от р.Малый Зеленчук до р.Губс. Они представлены песчано-глинистыми алевролитами, содержащими подчиненные прослой известняков, иногда встречаются валуны и глыбы, вверх переходящие в известняки (Северо-Западный Кавказ) и на подстилающих породах залегают с отчетливым разрывом.

В большей части восточных разрезов, в Чечено-Ингушетии и Дагестане на

валанджинских слоев готерив залегает без видимых следов перерыва. В районе Цудахар-Аматерк-Махи и на северо-западе они трансгрессивно залегают на породах от валанджина до средней вры включительно. В литологическом отношении в полных разрезах в нагорном Дагестане они представлены тремя толщами: нижняя и верхняя - песчаниками и глинами, средняя - известняками. Характерной особенностью является ничтожная роль известняков в составе готерива Западной части Дагестана и Чечено-Ингушетии. Рассматриваемый ярус также, как и валанджин, беден аммонитами. В нижнем готериве встречаются (иногда единичные) аммониты *Acanthodiscus radiatus* Brug., *Olcosterphanus astierianus* (d'Orb.), *Lyticoseras bifalcatum* Koen., *Leopoldia leopoldi* (d'Orb.), *Crioceratites duvali* Lev., *C. nolani* Kil. и др. Верхний готерив местами (в основании) содержит *Spreetoniceras versicolor* Traut., *S. inversum* M. Pavl., *S. cognatiforme* M. Pavl., *S. cf. subinversum* M. Pavl. и *Pseudothurmannia angulicostata* (d'Orb.), *P. cf. renevieri* Sar. et Schond., *Sibirskites decheni* Roem. и др.

В опорном разрезе Центрального Предкавказья, по р.Баксан (Друщиц, Михайлова, 1966; Нижний мел..., 1985) подразделение готерива несколько отличается от общепринятого для юга СССР и делится на следующие стратоны:

- Нижний готерив - зона *Lyticoseras noricum*-*L. amblygonium*,
 зона *Acanthodiscus radiatus*-*Leopoldia leopoldiana*,
 Верхний готерив - зона *Spreetoniceras inversum*-*Subsaxnella sauni*,
 зона *Pseudothurmannia angulicostata*-*Craspedodiscus discofalcatus*.

Мощность готерива колеблется от нескольких до 320 м.

Г р у з и я. На территории Грузии, в Туапсе-Новороссийской зоне, в мергелях и глинисто-песчанистых известняках готерива обнаружены *Spreetoniceras ex gr. elegantum* Glas. и *S. auerbachi* Eichw.

В Местийско-Тянетской зоне, в глинисто-мергелистых сланцах, чередующихся с прослоями известковистых песчаников, песчаников, мергелей и глинистых известняков мощностью 250-500 м, отмечается единственная находка *Spreetoniceras cf. subinversum* M. Pavl., *Bulytoseras cf. densifimbriatum* (Uhl.). В полосе Орхевского надвига в окрестностях сс.Цханари и Фасраго встречены *Olcosterphanus cf. jeannoti* (d'Orb.), *Rogersites cf. attherstoni* Scharpe, *Pseudothurmannia angulicostata* (d'Orb.), *P. cf. picteti* Sark.

В Гагрско-Джавской зоне и на Грузинской глыбе готерив представлен слоистыми пелитоморфными, доломитизированными известняками, местами с кремнистыми стяжениями, а также ургонскими или им подобными известняками. В нижней части разреза ярус содержит следующие аммониты: *Leopoldia bargamensis dubiisensis* Kil., *Crioceratites duvali* Lev., *C. nolani* Kil., а в верхней - *Olcosterphanus jeannoti* (d'Orb.), *Pseudothurmannia angulicostata* (d'Orb.), *P. mortilleti* Pict. et Lor., *P. renevieri* Sar. et Schond., *Rogersites cf. attherstoni* Scharpe, *Spreetoniceras versicolor astarte* Glas., *S. inversum* M. Pavl. и др. Мощность отложений колеблется от 10 до 200 м. На подстилающих породах готерив местами на верхнеюрских известняках залегает согласно, а местами - трансгрессивно.

В нижнем готериве, в разрезе р.Риони (рис.84, пачка 2), в теснине Хидикари, в тонкослоистых известняках, помимо известных аммонитов впервые для Грузии (Кванталиани, Квахадзе, 1981) были обнаружены *Barloceras granianum* (d'Orb.) (этот вид нами также был обнаружен в барреме р.Ксанк, Восточная Грузия), *Bulytoseras rotundum* Drush. В верхнем готериве, в аналогичных породах (совместно с М.В.Какабадзе и Н.Н.Квахадзе) повторно были найдены *Spreetoniceras auerbachi* (Eichw.), *S. sp.* - в нижней части, а в верхней, в пелитоморфных

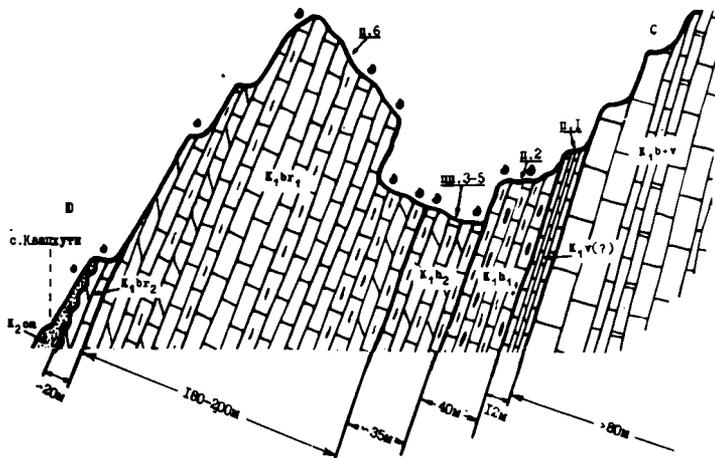


Рис. 84. Схематический геологический разрез правобережья р. Риони в теснине Лиджари (Рача, Западная Грузия)

известняках (рис. 84, пачки 3-5) - *Pseudothurmannia angulicostata* (d'Or g b.), P. sp. (Кванталиани, Квахадзе, 1981). По нашим замерам мощность нижнего готерива в этом разрезе ~ 40 м, а верхнего - 30-35 м.

На Малом Кавказе, на востоке Храмского массива нами в верхней части готеривских толстослойных сланцеватых известняков мощностью 6 м (Папавя, 1970) обнаружен белемнит *Duvalia* cf. *binervia* Rasp. и несколько брахиопод - *Musculina acuta* (Quenst.), *Velbekella* sp. и др., характерные для этого яруса беспозвоночные (определение Н.Н.Квахадзе). Еще выше следуют известняки мощностью ~ 2 м, но более мергелисто-песчанистые в верхней части и не содержащие фауну, которые относим условно к готериву. Эти последние, по нашему мнению, с признаками размыва, трансгрессивно перекрываются глинистыми породами альбского возраста. Таким образом, в описанном разрезе, по-видимому, отсутствуют два яруса - баррем и алт.

А з е р б а й д ж а н. Отложения готерива развиты в Хизинском синклинии, Тенгинско-Бешбармакском антиклинории и других местах. Данный ярус представлен, в основном, карбонатно-глинистой фацией, местами аргиллитами и мергелями, мощность которых колеблется в пределах 280-580 м. В нем сравнительно часто встречаются *Speetoniceras* cf. *inostranzevi* Kar., *S. suezbachi* (Eichw.) и др., белемниты, аптхи и другие беспозвоночные.

На Малом Кавказе присутствие фаунистически охарактеризованных отложений готерива доказано в Юго-Восточной и Центральной частях региона, где он представлен в карбонатной фации с редкими пропластками туффитов и залегает согласно или местами трансгрессивно (на кимеридже ?) на подстилающих породах с базальным конгломератом в основании. В этих отложениях иногда встречается аммониты *Subsaxnella saxni* Paq., *Crioceratites duvali* Lev., *Phylloprachyssea* cf. *katschaensis* (Drus.), белемниты, аптхи и др. беспозвоночные. Мощность готерива колеблется в пределах 90-120 м.

А р м е н и я. Отложения готерива также, как и предыдущего яруса, имеют ограниченное распространение и известны в Кафанском районе, где представлены карбонатными фациями, согласно залегающими между валагинским и барремом. Аммониты отсутствуют. Возраст пород определяется преимущественно двусторонними моллюсками и брахиоподами. Мощность незначительная, порядка 100 м.

Нижняя граница баррема проводится по кровле зоны *Pseudothurmannia mortilleti-Sarpedodiscus discofalcatus* верхнего готерива. Спорной является верхняя граница яруса, которая связана со стратиграфическим положением колхидитовых слоев и зоны *Turkmeniceras turkmenicum*.

Вопрос о стратиграфическом положении колхидитовых слоев подробно рассматривается в некоторых работах (Друшиц, 1963б; Друшиц, Михайлова, 1966; Котетишвили, 1970; Какабадзе, 1971, 1982). Мы считаем, что по развитию аммонитов, условиям осадконакопления и взаимоотношения алтских и барремских отложений колхидитовые слои должны быть отнесены к барремскому ярусу.

После того, как в пограничных отложениях баррема и алта над слоями с *Colchidites* была установлена новая зона *Turkmeniceras turkmenicum* (Товбина, 1963), часть исследователей границу проводит над этой зоной и алт начинается с подошвы зоны *Deshayesites tauryricus* (Товбина, 1963, 1979б, 1982; Луппов и др., 1972; Богданова, 1971, 1977, 1978; Постановление МСК, 1977 и др.). Другая часть исследователей зону *Turkmeniceras turkmenicum* относит к алту, так как аммониты рода *Turkmeniceras* являются наиболее древними членами семейства *Deshayesitidae* и непосредственными предками рода *Deshayesites* (Михайлова, 1970, 1979, 1983; Друшиц, Михайлова, 1979).

Анализируя существующий фактический материал и литературные источники (Прозоровский и др., 1961; Товбина, 1965, 1979, 1982, 1983; Михайлова, 1970, 1979, 1983; Богданова, 1971, 1978; Какабадзе, 1982 и др.) приходим к выводу, что зону *T. turkmenicum* следует отнести к алтскому ярусу, так как в комплексе аммонитов этой зоны указывается наиболее молодой представитель семейства *Deshayesitidae* - род *Turkmeniceras*. Граница между барремом и алтом должна быть проведена по подошве зоны *T. turkmenicum*, что, на наш взгляд, правильно отражено в ряде работ и в постановлении МСК (1981).

На основании анализа литературных данных (Эристави, 1951; Котетишвили, 1979, 1982; Какабадзе, 1981, 1987) в работе принята следующая схема расчленения барремского яруса:

1. Нижний баррем - зона *Holcodiscus caillaudi-Parascioceras rondischiense*,
2. Верхний баррем - зона *Subpulchellia plana-Heinzia matura*,
зона *Nemihoplites soulieri-? Silesites seranonia*,
зона *Imerites giraudi*,
зона *Colchidites securiformis*.

Однако вопрос зонального подразделения окончательно еще не решен.

К р и м. В отложениях верхнего баррема в Крыму отсутствуют аммониты, характерные для самых верхов этого яруса - *Nemihoplites khwamliensis*, *Imerites giraudi*, *Colchidites securiformis* и др. и поэтому вряд ли можно целиком распространить приведенную выше схему на этот регион.

Отложения баррема развиты прерывистой полосой и не везде выделяются четко. В полосе г. Феодосия-с. Курское они представлены однообразными глинами. Между рр. Кучук-Карасу и Тонас к баррему отнесены конгломераты с огромными глыбами известняков верхней юры и метаморфических сланцев. Западнее в конгломератах появляются прослой глины и песчаников. В окрестностях деревни Новокленовка, на р. Сарысу, отложения баррема отсутствуют. Западнее поселка Зеленогорска глины верхнего баррема ложатся на конгломераты готерива, выполняя эрозионную котловину. Начиная от р. Бурульча, с небольшими перерывами, от рр. Большой Салгир, Бодрак, с. Партизанское до с. Высокое развиты буровато-красные глинистые известняки. У с. Цветочное на породах верхнего готерива залегают песчанистые известковистые глины, содержащие прослой буровато-красных оли-

товых известняков. На участке от р.Бодрак до южной окраины с.Партизанское, отложения баррема отсутствуют. Далее они вновь появляются около обсерватории Академии наук и прослеживаются до р.Качи (с.Верхоречье), несогласно залегая на глинах верхнего готерива. В них встречаются как барремские, так и перестолженные готеривские аммониты. Выше залегают красно-бурые известняки (I, 5-2 м). На известняках нижнего баррема залегают темно-серые и буровато-серые глины с верхнебарремскими аммонитами. В нижнем барреме встречаются преимущественно *Holcodiscus gastaldinus* (d'Orb.), *Spitidiscus seunesi* Kil., *Barremites difficilis* (d'Orb.), *Phylloporhyceras crassum* Drush., а в верхнем - *Phylloporhyceras infundibulum* (d'Orb.), *Silesites seranonis* (d'Orb.), *Barremites subdifficilis* Kar., *B. strettostoma* (Uhl.) и др. Мощность от нескольких метров до 200-300 м.

В другом разрезе, южнее г.Симферополя, в окрестностях с.Партизанское, рядом со средней школой, имеется хорошее обнажение нижнего мела, содержащее богатую ассоциацию фауны. Здесь на неровную размытую поверхность диоритов урн (рис.85, пачка I) трансгрессивно налегают песчанитые известняки (рис. 85, пачка 2) с обильными железистыми конкрециями и аммонитами нижнего баррема - *Barremites difficilis* (d'Orb.), *B. sp.* и др. (0,5 м). Стратиграфически выше залегают глины (3,0 м) с многочисленными аммонитами и белемнитами *Phylloporhyceras infundibulum* (d'Orb.), *Salfeldiella milaschewitschi* Kar., *Biaaloceras subaequens* Kar., *Barremites difficilis* (d'Orb.), *B. pilotatus* Uhl. (рис.85, пачка 3). Еще выше - слой известняка (0,3 м) с обилием фауны, главным образом, аммонитов - *Barremites difficilis* (d'Orb.), *Valdeorsella crassidorsata* Kar., *Holcodiscus caillaudianus* (d'Orb.), *H. gastaldinus* (d'Orb.), *H. ziczac* Kar., *Spitidiscus andruszewi* Kar., *S. seunesi* K i l., *Phylloporhyceras infundibulum* (d'Orb.) (рис.85, пачка 4). Пачки 3 и 4 по фауне относятся к нижнему баррему. Непосредственно на указанный известняк с размывом залегают брекчия-конгломерат (рис.85, пачка 5) с глинистым цементом, обильно содержащим фауну - *Costidiscus nodosocostatum* Kar., *Euphylloceras ponticuli*, Rouss., *Phylloporhyceras infundibulum* (d'Orb.), *Holcodiscus gastaldinus* (d'Orb.), *H. caillaudianus* (d'Orb.), *Spitidiscus fallaciol* Coq., *Eulytoceras phestum* Math., *Barremites difficilis* (d'Orb.), *B. charrierianus* (d'Orb.), *Fulchellia sp.* Этот слой (0,2 м) несогласно залегает на пачке 4 (рис.85) и содержит окатанные гальки нижележащих пород и фауну. Создается впечатление, что эта пачка является базальным основанием вышележащей пачки 6. Она содержит аммониты как нижнего, так и верхнего баррема. В самой верхней части конгломератного слоя (рис.85, пачка 5) нами также были найдены два небольших фрагмента аммонитов, по сечению оборотов и скульптуре очень напоминающих представителей *Epiclonoceras*. В связи с этим до получения новых материалов, аналогично данным в некоторых разрезах Северного Кавказа (Какабадзе и др., 1978), пачку 5 условно относим к основанию аптских глин (рис.85, пачка 6), допуская ее трансгрессивное залегание на отложениях баррема. Пачку глин (рис.85, пачка 6) М.С.Эристави (1957) подразделял на нижний и верхний апт и нижний альб.

Из анализа приведенного материала для Крыма целесообразнее принять следующую схему деления баррема:

- I. Нижний баррем - зона *Holcodiscus kiliani*,
зона *Holcodiscus caillaudianus*,
2. Верхний баррем - зона *Silesites seranonis*.

Северный Кавказ. Отложения баррема развиты от р.Баксан до р.Малый Зеленчук и от р.Фарс до р.Хокотзь. Они представлены преимущественно песчаниками, алевролитами, оолитовыми и песчанитыми известняками и в меньшей степени глинами. Нижняя граница неясная, условная, в то время, как верхняя повсеместно отделена от апта поверхностью размыва. В нижнем барреме

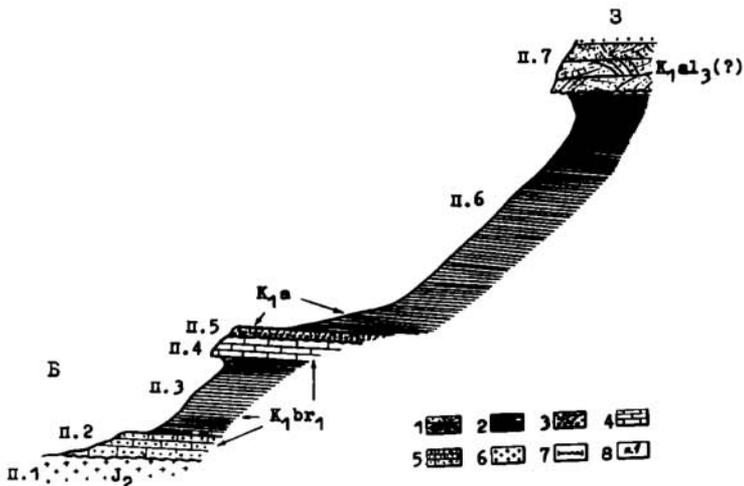


Рис.85. Схематический геологический разрез окрестностей с.Партизанское (Юго-Западный Крым).
 1 - косослоистые песчаники; 2 - песчанистые глины; 3 - брекчия-конгломерат; 4 - известняки; 5 - песчанистые известняки; 6 - андезитовый лакколлит; 7 - несогласие; 8 - номера пачек

редки аммониты - *Holcodiscus cailliaudianus* (d'Orb.), *Barremites difficilis* (d'Orb.), *Silesites vulpes* (Coq.). В верхней части - *Phylloporachyseras infundibulum* (d'Orb.), *Barremites cf. strettostoma* (Uhl.), *Nemihoplites* (*Matheronites*) *scouleri* (Math.), *Colchidites ex gr. costatus* Rouoh., *Tropaeum bowerbanki* Sow., *T. hillsi* Sow. и др.

В Дагестане, в пределах Кадарской антиклинали и в большей части Мугринской зоны отложения баррема с явными признаками размыва трансгрессивно залегают на разных стратиграфических горизонтах от готерива до средней юры включительно. На остальной территории Чечено-Ингушетии и в Дагестане на подстилающие породы они залегают согласно. Здесь нижний баррем представлен известняками, а верхний - терригенными отложениями. Аммониты встречаются редко. Мощность отложений доходит до 250 м.

Г р у з и я. В Местийско-Тянетской зоне баррем, лишенный фауны, представлен терригенным флишем. Эти отложения слагают свиты геске (в Раче) и пасанаурскую (в районе Военно-Грузинской дороги и восточнее). Мощность от 250 до 400-500 м.

В Туапсе-Новороссовской зоне, в бассейне р.Псоу к баррему относятся среднеслоистые известняки и глинисто-песчанистые мергели мощностью 15-40 м. В них обнаружены *Nemihoplites* (*N.*) *feraudi* (d'Orb.), *Barremites difficilis* (d'Orb.), *Heterocerat* sp., белемниты, брахиоподы и др.

В Гагрско-Джавской зоне и на Грузинской глыбе баррем представлен тремя фашиями. В Западной Абхазии и на Северном крыле Рачинско-Лечхумской синклинали распространены пелитоморфные известняки с головоногими. В Центральной Абхазии и на Грузинской глыбе преобладают ургонские известняки с реквиениями. Между аммонитовой и ургонской фашиями распространена смешанная - в одних горизонтах известняки с реквиениями, в других - с относительно редкими головоногими. По мощности нижний подъярус баррема во многих разрезах значительно превосходит верхний и колеблется в широких пределах - от неско-

льких до 500 м и более. Большая его нижняя часть почти лишена ископаемой фауны или присутствует спорадически — *Holcodiscus callaudi* (d'Orb.), *H. fallax* (Coq.), *Spiritidiscus fallaciosus* (Coq.), *S. seunesi* (Kil.), *Barremites difficilis* (d'Orb.) и др. Верхняя часть баррема относительно богато охарактеризована фауной, причем в ней в большом количестве встречается руководящие виды головоногих — *Imerites giraudi* (Kil.), *Colchidites securiformis* (Sim.), *C. leenhardti* (Kil.), *Silesites serapanis* (d'Orb.) и др. Мощность верхнего подъяруса может варьировать в пределах нескольких десятков метров.

В Западной Абхазии, по нашим наблюдениям, в ущельях рр. Жюпсе и Сандришш баррем представлен толстослойными плотными известняками со стяжениями кремня черного цвета. Нижняя часть охарактеризована толстостенными аммонитами (р. Жюпсе), а верхняя — колхидитами (р. Сандришш).

Аналогичная последовательность наблюдалась нами и другими исследователями (Какабадзе, Квернадзе, 1970) и на левобережной стороне, в ущелье р. Хашупсе, севернее с. Хашупсе. Сходные фауны можно проследить и несколько восточнее, в нижнем течении р. Бзыбь, у старого Бзыбского моста, у с. Аквара (Харатишвили, Кванталиани, Квернадзе, 1971).

Северо-восточнее, на правобережной стороне р. Бзыбь, выше слияния р. Гегги с р. Бзыбь, вдоль новой автодороги, идущей в сторону села Псху, наблюдается несколько структур. Здесь нами на основании фауны было доказано присутствие верхнего баррема (Харатишвили, Кванталиани, Квернадзе, 1971). Позднее М. В. Какабадзе (1978) эти отложения расчленил более детально.

В Рача-Лечхуми и на Дзврульском массиве встречается богатый комплекс барремских аммонитов, на основании которых произведено биостратиграфическое подразделение этого яруса (Эристави, 1951; Котетишвили, 1979, 1982; Какабадзе, 1981). В нижнем подъярусе баррема, в зоне *Holcodiscus callaudi* встречаются — *Holcodiscus callaudi* (d'Orb.), *H. fallax* (Coq.), *H. perezi* (d'Orb.), *Spiritidiscus fallaciosus* (Coq.), *S. seunesi* Kil., *Barremites difficilis* (d'Orb.), *Parascioceras rondishienae* Kakab.

В нижней зоне верхнего подъяруса встречаются — *Subpulchellia plana* Kot., *Heinzia mathura* Quatt., *H. ouachensis* (Coq.), *Pulchellia galeata* Buch., *Parascioceras* cf. *elegans* (Koen.) и др. Во второй зоне — *Nemihoplites soulieri* (Math.), *N. khvamlensis* Rouch., *Barremites difficilis* (d'Orb.) и др.; в третьей — *Imerites giraudi* Kil., *I. favrei* Rouch., *I. sparsicostatus* Rouch., *Eristavia varnensis* Nik. и др.; наконец, в четвертой зоне — *Colchidites securiformis* Sim., *C. colchicus* Djan., *C. shaoriensis* Djan., *C. eristavii* Kotet., *Paraimerites planus* Rouch., *Barremites strettoetoma* Uhl. и др. Общая мощность баррема колеблется от нескольких десятков до трех с лишним сот метров.

В сложных геотектонических условиях изолированные выходы баррема обнажаются в полосе Орхевского надвига в Восточной Грузии. Они в бассейне р. Ксани представлены ургонской фауной, но мощность их здесь невелика и колеблется в пределах 20–30 м.

А з е р б а й д ж а н. В пределах Большого Кавказа баррем представлен известняками, чередованием глин с известняками, местами с пропластками песчаников и мергелей. Они согласно залегают между готеривом и аптом. Мощность колеблется в пределах 210–610 м. На отдельных участках региона в отложениях баррема встречаются аммониты: *Eulytoceras auctum* (Trautsch.), *Phylloceras infundibulum* (d'Orb.), *P. ectocostatum* Drush., *Desmoceras crassidorsatum* (Kar.), *Euphyloceras ponticuli* (Reuss), *E. cf. sabliense* (Kar.), *Barremites* cf. *difficilis* (d'Orb. i g n y), белемниты и другие беспозвоночные.

На Малом Кавказе отложения баррема известны в пределах Кафанского антиклинория в бассейне рр.Базарчай и Охичай, в районе горы Бартаз, в Гочаском, Хузабиртинском и Матрунинском синклинориях и в Агдамском антиклинории. Этот ярус почти повсеместно представлен в карбонатной фации, иногда с примесью глинисто-песчанистого материала с прослоями в низах мергелей, аргилли - тов и туфопесчаников. В отдельных случаях в основании имеются базальные конгломераты. Мощность колеблется от нескольких десятков до 600 м. Здесь они содержат следующие позднебарремские аммониты: *Phylloceras milaschewitschi* Kar., *Barremites difficilis* (d'Orb.), *B. subdifficilis* (Kar.), *B. strettostoma* (Uhl.), *B. psilotatus* (Uhl.), *Silesites seranonis* (d'Orb.), *Costidiscus cf. reticostatus* (d'Orb.), *Protetragonites crebrisulcatus* (Uhl.) и др., встречаются также белемниты и другие представители беспозвоночных.

А р м е н и я. Баррем на территории Армении развит в Кафанском районе и представлен крупно- и мелкозернистыми тонкослоистыми известняками со стяжениями и линзами кремня мощностью 120 м. Аммонитами охарактеризована верхняя часть баррема, где встречаются - *Pulchellia nicklesi* Hyatt, *P. chagnieri* Sayn., *P. armenica* Nacob., *Barremites difficilis* (d'Orb.), *B. subdifficilis* (Kar.), *B. psilotatus* (Uhl.), *Holcodiscus perezianus* (d'Orb.), *Phylloceras infundibulum* (d'Orb.), *Crioceratites cf. dissimilis* (d'Orb.), *Astieridiscus elegans* (Kar.) и др. Эта ассоциация аммонитов встречается в районах сс.Агарак, Евард и Саралы Хаштаб. Самые верхи баррема охарактеризованы следующими аммонитами - *Imerites cf. planus* Rouch., *Heteroceras (Argvetites) lashensis* Rouch., *Costidiscus reticostatus plana* Kil. и др.

А п т

В настоящее время большинством исследователей апт подразделяется на три подъяруса. Дискуссионными, как отмечалось, остаются нижняя его граница, а также границы и объемы подъярусов.

Объем **нижнеаптского подъяруса** (бедуль) разными исследователями определяется по-разному. Мы считаем, что аптский ярус должен начинаться с зоны *Turkmeniceras turkmenicum*.

В Туркмении выше названной зоны была выделена зона *Deshayesites tuarkyricus* (Богданова, 1971). Большинство ее видов, встречаемых в этой зоне, новые - *Deshayesites tuarkyricus*, *D. oglanlensis*, *D. antiquus* и др. Указанный комплекс аммонитов всегда находится между зонами *Turkmeniceras turkmenicum* и *Deshayesites weissii* и выдерживается по площади. Вместе с этим он довольно резко отличается от комплексов подстилающих и перекрывающих зон. В связи с этим реальность существования этой зоны в Туркмении у нас не вызывает сомнений.

Зонам *Turkmeniceras turkmenicum* и *Deshayesites tuarkyricus* на Северном Кавказе должен соответствовать интервал между слоями с *Matheronites ridzewski* верхнего баррема и слоями с *Deshayesites*, по мощности примерно около 1,5 м (Дагестан). В Грузии, в окрестностях с.Бетлеви - 4,5 м (Котеташвили, 1986); в Гореша-Харагоульской синклинали, в разрезах Габоурасгеле, р.Корнеба и с.Хорити, выше зоны *Colchidites securiformis* - интервалу по мощности в 1-1,5 м (Шарикадзе, 1975). Что же касается Крыма, то эти интервалы изучены плохо из-за отсутствия хороших обнажений с соответствующей аммонитовой фауной или наличия частых перерывов в осадконакоплении.

Стратиграфически выше последовательно выделяются зоны *Deshayesites weissii* и *Deshayesites deshayesi*. Завершается нижний апт зоной *Dufrenoyia furcata*.

Таким образом, для юга СССР нижеаптский ярус рассматриваем в объеме пяти зон.

Зональное подразделение среднего апта (гаргаз) определяется преимущественно распространением представителей семейств - *Douvilleiceratidae*, *Parahoplitidae* и *Acanthohoplitidae*. Граница с нижним аптом оббивается довольно четко - по исчезновению представителей семейства *Deshayesitidae* и появлению родов *Epicheloniceras* (семейство *Douvilleiceratidae*) и *Colombiceras* (семейство *Acanthohoplitidae*). Верхняя граница, по нашему мнению, должна определяться прежде всего по исчезновению родов *Parahoplites* и *Colombiceras* и по появлению представителей родов *Diadoshoceras*, *Paracanthohoplites* и *Acanthohoplites*.

Верхний апт (клянсей). В настоящее время, по единодушному соглашению стратиграфов, клянсей относится к аптскому ярусу, а граница между аптом и альбом проводится по кровле зоны *Nuracanthoplites jascobi*.

В 1968 году в основании клянсей Туркмении была выделена зона *Acanthohoplites prodromus*, сопоставляемая с нижней частью зоны *Acanthohoplites nolani* Северного Кавказа - с зоной *Acanthohoplites aschiltzensis* (Товбина, 1968). В 1971 году нами была предпринята попытка установить в клянсее Грузии названную зону (Квантадзани, 1971). Позднее зона *Acanthohoplites prodromus* была включена в Унифицированную схему меловых отложений запада Средней Азии (постановления МСК, 1977). Однако, по мнению В.В. Друщица и И.А. Михайловой (1979), вид-индекс этой зоны не обоснован и с трудом отличается от вида *Acanthohoplites nolani*; вместе с тем в непрерывном разрезе комплекс аммонитов зоны *Parahoplites melchioris* сменяется комплексом аммонитов вышележащей зоны *Acanthohoplites nolani*, практически без перерыва и для какой-либо промежуточной зоны не остается реального места.

Суммируя изложенное для Крыма и Кавказа принимаем следующее подразделение апта:

1. Нижний апт - зона *Deshayesites weissii*,
зона *Deshayesites deshayesi*,
зона *Dufrenoyia furcata* (помимо перечисленных для юга СССР нами принимаются еще две зоны снизу - *Turkmeniceras turkmenicum* и *Deshayesites tuarkyricus*),
2. Средний апт - зона *Epicheloniceras subnodosocostatum*,
зона *Parahoplites melchioris*-*Colombiceras tobleri*,
3. Верхний апт - зона *Acanthohoplites nolani*,
зона *Nuracanthoplites jascobi*.

К р ы м. Аптские отложения простираются от г.Феодосии до р.Бурульча непрерывной полосой и отсутствуют на участке от р.Бурульча до р.Большой Салгир. Южнее г.Симферополя аптские глины вскрыты скважинами в Салгирской котловине. Местами они полностью размыты, а местами выполняют интгрессионные котловины. Во всех изученных разрезах апт представлен глинами с конкрециями буровато-красных сидеритов; в верхней части появляются песчаники.

В нижней части апта редко встречается руководящие аммониты *Deshayesites cf. deshayesi* Leuz., в средней - *Aconeceras nisum* (d'Orb.), *Colombiceras* sp., а в верхней - *Acanthohoplites trautscholdi* Sim., Vac., Sor., *Nuracanthoplites* sp. Недалеко от поселка Зеленогорск наряду с барремскими аммонитами и глинами известняков и песчаников (видимая мощность 10-15 м) аптские аммониты находятся в перетломленном состоянии. Помимо известных в литературе (Друщиц, 1960), нами были обнаружены *Varremites cf. strettotoma* Uhl., *Cheloniceras* sp., *Phylloporchyceras infundibulum* (d'Orb.), *Spitidiscus*

cf. fallacios (Coq.), Holcodiscus sp., Deshayesites sp., Epicheloniceras sp., Bivaloceras sp., Narloceras sp., Sumatoceras neocomiensis (d'Orb.), Duvalia sp. Аммониты названных родов весьма редки или неизвестны в Крыму и поэтому представляют большой интерес. Возможно, эти слои соответствуют нижнему клансею (верхний, очевидно, размит), выше которого следует трансгрессивный нижний альб.

Недавно в междуречье Альма и Салгир (Юго-Западный Крым) в глинах были обнаружены аптские аммониты - представители родов Acanthohoplites, Colombiceras, Deshayesites и впервые - Parahoplites (Друщиз, Михайлова, Нероденко, 1981). Эти находки позволили выделить в аптских отложениях Крыма несколько зон. В нижнем апте - зону Deshayesites deshayesi, в среднем - зоны Colombiceras crassicosatum и Parahoplites melchioris, в верхнем - зону Acanthohoplites nolani. На указанных участках мощность отложений колеблется от нескольких десятков до 80-90 м. Максимальные мощности в Крыму доходят до 200 м.

Северный Кавказ. Аптские отложения развиты на большей части территории Северного Кавказа и трансгрессивно залегают на подстилающих породах. Местами из разреза выпадает нижний апт, местами - отложения всего яруса (район с.Ахметовская) и в этом случае нижний альб непосредственно залегают на буро-красных глинах титона. Рассматриваемые отложения представлены в нижней части преимущественно глинами, но встречаются и прослой песчаников. Верхняя часть сложена алевролитами и песчаниками, содержащими горизонты известковистых конкреций.

Нижнеаптские глины содержат ожелезненные аммониты - Deshayesites weissi (Nesb. et Uhl.), Procheloniceras albrechtiaustriacae (Nob.), Cheloniceras seminodosum Sinz., стратиграфически выше появляются Deshayesites dechyi Papp, D. latilobatus Sinz. Присутствие верхней зоны Dufrenouya furcata нижнего апта фаунистически подтверждено в разрезах рр. Малый и Большой Зеленчук и Кубань. Здесь встречены Dufrenouya furcata (Sow.), D. subfurcata Kas.

В более восточных районах, в Чечено-Ингушетии и Дагестане, средний и верхний апт представлен мощной толщей серых и желтовато-серых алевролитов или черных сланцеватых глин. Для этих отложений характерно наличие конкреций известковистых алевролитов и алевролитовых мергелей различной формы и размеров (до 3-4 в диаметре). В них совместно с видом-индексом в обилии встречаются характерные для зоны Epicheloniceras subnodosocostatum аммониты - Epicheloniceras subnodosocostatum Sinz., E. pusillum Sinz., E. burtorfi Jac., Colombiceras crassicosatum (d'Orb.), реже Colombiceras tobleri (Jac. et Tobl.) и др. Для верхней зоны среднего апта Parahoplites melchioris характерны: P. melchioris Anth., P. schmidti (Jac. et Tobl.), P. transitans Sinz., Salfeldiella guettardi Rasp., реже некоторыми исследователями отмечаются находки Acanthohoplites aschiltaensis (Anth.) (Хосни Хамдан Хамама, 1985).

В песчанниках верхнего апта часто рассеяны шаровидные конкреции с аммонитами нижней зоны клансея Acanthohoplites nolani-A. bigoureti (Seun.), A. bergeroni (Seun.), Paracanthohoplites multispinatus (Anth.), Diadochoceras nodosocostatum (d'Orb.).

В верхней зоне клансея Nuracanthoplites jacobii помимо вида-индекса встречается N. tscharlokenensis Glas., N. compressus Kas., N. anthulai Kas и др. Впервые были обнаружены представители рода Chaschpuresceras (Кванталаны, Шаркадзе, 1983; см. табл. I П). На границе зон Acanthohoplites nolani и Nuracanthoplites jacobii часто наблюдается небольшой размыв пород. Общая

мощность аптских отложений на Северном Кавказе колеблется в пределах 0–500 м и более.

Ниже вкратце приведем некоторые новые данные по стратиграфии аптских отложений Северо-Западного и Северо-Восточного Кавказа.

На Северо-Западном Кавказе рассматриваемые отложения наиболее полно и богато охарактеризованы аммонитами в бассейнах рр. Кубань, Пшеха и Хокодзъ. Существуют разногласия о взаимоотношениях средне- и верхнеаптских отложений по р. Хокодзъ и стратиграфическом распространении *Parahoplites* и *Colombiceras* в отложениях клансея (Егоян, 1965, 1969; Друшиц, Михайлова, 1966). Детальный анализ нашего фактического материала показал, что в разрезе по р. Хокодзъ клансейские отложения, как это утверждалось и ранее (Друшиц, 1960; Друшиц, Михайлова, 1966), несогласно залегают на подстилающих слоях гаргаза. В основании клансея, в брекчия-конгломератовом слое наблюдается меланк клансейских и гаргазских конкреций, объясняемый нами переотложением последних и вместе с ними представителей родов *Parahoplites* и *Colombiceras* (Кванталиани, Шарикадзе, 1978).

В Дагестане над слоями с *Nemihoplites* (*Matheronites*) *ridzewskyi* расположена нижняя зона нижнего апта *Deshayesites weissii-Procheloniceras albrichtlaustriacae* и следующая за ней зона *Deshayesites dechyi-D. deshayesi*. Зона *Dufrenoyia furcata* в разрезах окрестностей сс. Леваша, Ходжалмахи, Цудахар, Мекеги, Акула, Нижнее Чутли, г. Ботлиха и др. отсутствует из-за ее размыва (рис. 86). Наряду с этим получены новые данные о среднеаптском возрасте "сгруженного" горизонта, залегающего со стратиграфическим несогласием на подстилающих породах нижнего апта (Какабадзе, Кванталиани, Шарикадзе, 1978). "Сгруженный" горизонт мощностью несколько десятков сантиметров представляет собой скопление обломочного материала, разнообразной и разновозрастной (среднего, нижнего апта) фауны со следами окатанности. Лишь Н. П. Кудрявцев (1960) и Т. А. Мордвилко (1956, 1962) условно, но правильно относили его к гаргазу. Несмотря на это, всеми предшествующими исследователями "сгруженный" горизонт почему-то относился к нижнему апту. Непосредственно над "сгруженным" горизонтом в глинистых алевролитах мощностью ~ 60 м нами были обнаружены многочисленные фрагменты аммонитов нижней зоны гаргаза *Eicheloniceras subnodosostatum*. Следовательно, возраст как "сгруженного" горизонта, так и залегающих выше пород нами по аммонитам определяется как среднеаптский. В районе г. Ботлиха, в окрестностях с. Тандо, на северном крыле одноименной с селением антиклинали в "сгруженном" горизонте нами были обнаружены представители родов *Nemihoplites* (*Matheronites*), *Deshayesites*, *Cheloniceras* и *Eicheloniceras*. Следовательно надо допустить, что размыв подстилающих средний апт пород на этом участке шел довольно глубоко, затрагивая и баррем.

Мощность нижней части апта (включая "сгруженный" горизонт) в окрестностях сс. Леваша и Ходжалмахи, по В. П. Ренгартену (1961), — 2–4 м. По нашим же данным от кровли верхнего баррема с Н. (М.) *ridzewskyi* Kar. до "сгруженного" горизонта включительно не менее 18–25 м. Мощность же среднего апта над "сгруженным" горизонтом ~ 60 м.

Новые данные нами были получены также на Южном склоне Большого Кавказа в Сочинском районе (Кванталиани, Квернадзе, Шарикадзе, 1982). В ущелье р. Агуры, у подножья Орлиной Скалы (рис. 87), в ядре и на крыльях Ахунской антиклинали, на размытой поверхности плотных известняков с фауной баррема (> 10 м) трансгрессивно залегают пестроцветный, преимущественно красного цвета брекчия-конгломератовый слой (2 м). Встречаемая в этом слое фауна и гальки известняков настолько окатаны, что некоторые из ископаемых очень тру-

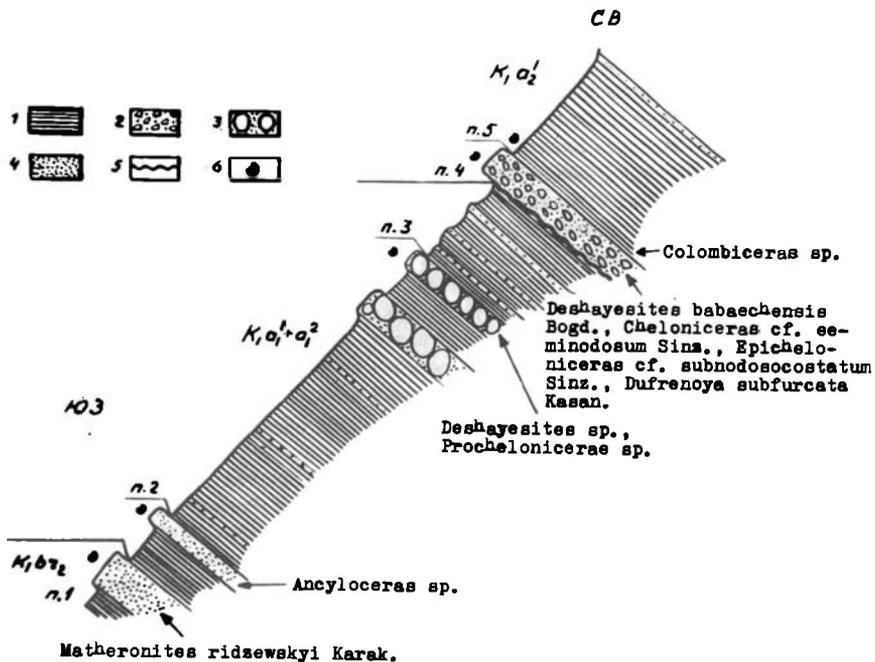


Рис. 86. Схематический геологический разрез в окрестностях с. Пудухар (Дагестан).

1 - глины, алевролиты с прослоями тонкослойных песчаников; 2 - брекчия-конгломератовый слой с разновозрастной фауной; 3 - горизонт с конкрециями; 4 - песчаники; 5 - несогласие; 6 - уровень отбора фауны. K_1br_2 - верхний баррем; $K_1a_1+a_2$ - нижняя и средняя зоны нижнего алта; K_1a_2 - средний алт

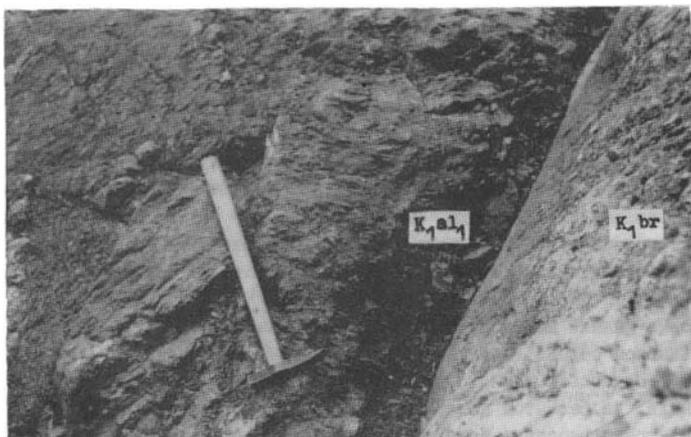


Рис. 87. Трансгрессивное залегание альба на барреме в разрезе р. Агура (Сочинский район)

дно определять даже до рода. Это обстоятельство, на наш взгляд, позволя-
 сделать заключение, что виды клансей (*Acanthohoplites nolani* Seun., *A.*
chi Anth., *A. bigoureti* Seun., *Diadochoceras rotundum* Eg. и др.) и
 железяшки отложений апта (*Salfeldiella guettardi* Rasp., *Euphylloceras*
ensis Seun и др.) находятся во вторичном залегании в основании альба
 довольно, по нашему предположению, время формирования брекчия-конгло-
 матового слоя совпадает с временем образования отложений зоны *Leumeriella*
rdefurcata (рис.87,88). Таким образом, на барреме трансгрессивно за-
 гает не клансей, как это предполагалось ранее (Ренгартен, 1927), а нижни
 альб. Этот слой представляет базальное основание трансгрессивно залегающ
 мощной (до 90 м) песчано-глинистой толщи альба. Разрыв пород в рассматри
 мом районе, по-видимому, происходил в фазу *Nuracanthohoplites jacobii*.

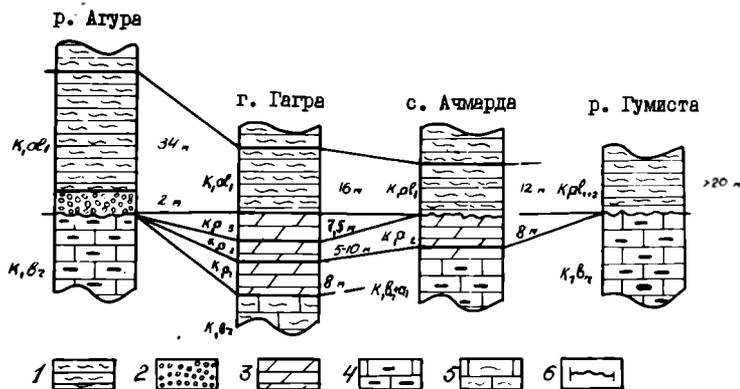


Рис.88. Схема сопоставления апт-альбских отложений неко-
 торых разрезов Северо-Западной Абхазии и Сочинского района.

1 - альб. Слоистые глины и мергели; 2 - брекчия-конгло-
 матовый слой; 3 - апт. Мергели; 4 - баррем. Слоистые извест-
 няки с кремнистыми стяжениями; 5 - баррем. Глинистые извест-
 няки; 6 - несогласие

Г р у з и я. В Туапсе-Новороссийской зоне, в бассейне р.Псоу апт пр-
 дставлен чередованием мергелистых сланцев, известковистых, глинистых и пес-
 чанистых мергелей мощностью около 80 м. В них в нижней части отмечаются *S-*
tidiscus microcostatus Sim., Vac., Sor., *Deshayesites dechy* Papp, *D. cf. la-*
tilobatus Sinz., *Chelonicer* cf. *meundorff* (d'O r b.), *Ancyloceras st-*
imanni Sim., средний апт содержит - *Colombiceras rectangularis* Kas., а
 верхний - *Paracanthohoplites cf. multispinatus* (Anth.), *Acanthohoplites ex-*
gr. bigoti (Seun.).

В Местийско-Трианетской зоне аптские отложения представлены глинисты-
 ми сланцами и аргиллитами с прослоями мергелей и мелкозернистых песчаников
 мощностью до нескольких сот метров (500-600 м). В Трианетском районе и на
 Кахетинском хребте распространены выделенные Н.Б.Вассоевичем свита тетрахе-
 вы (апт) и навтисхеви (альб), мощность которых измеряется до 500-600 м. Под-
 робное описание этих свит будет дано далее.

В Гагрско-Джавской зоне и на Грузинской глыбе почти повсду апт пред-
 ставлен известково-мергелистой фацией; иногда присутствуют песчанистые мер-
 гели, в ряде случаев глауконитовые и известковистые алевролиты; обычно при-

месь терригенного материала возрастает снизу вверх. Аптские отложения богаты аммонитами, позволяющими произвести зональное деление яруса. Общая мощность отложений колеблется от нескольких до 50 м.

В нижней части апта (бадуль) встречаются *Deshayesites weissii* (Neum. et Uhl.), *Procheloniceras albrechtiaustriacae* Noth., стратиграфически выше - *Deshayesites deshayesi* Leym., *D. dechyi* Papp, *Cheloniceras seminodosum* Sinz., а еще выше - *Dufrenoyia furcata* Sow. В средней части апта (гаргаз) обнаруживаются - *Epicheloniceras tschernyschewi* Sinz., *E. of. martini orientalis* Jacob, выше - *Colombiceras tobleri* Jac. et Tobl., *C. caucasica* Lupp. Верхний апт (клансей), часто представленный розовыми и серыми мергелями, содержит в нижней части *Acanthoplites nolani* (Seun.), *A. aschiltzensis* (Anth.), *Diadochoceras nodosostatium* (d'Orb.), а в верхней - *Нурасантоплитес ноланиформис* Glaser и др. Обычно этот ярус представлен всеми зонами. Однако имеются разрезы, где весь апт или верхняя зона клансея частично, или полностью размыты (Центральная Абхазия, Северное крыло Рачинско-Лечхумской синклинали), а его фауна (Абхазия) находится во вторичном залегании в основании трансгрессивного альба. Детальное описание этих разрезов приведено в наших некоторых работах (Кванталиани, Девдариани, 1967; Харатишвили, Кванталиани, Квернадзе, 1971; Кванталиани, 1971).

В пределах восточной Абхазии, в междуречье Галидзга и Ингури, в среднем апте по аммонитам нами впервые установлены зоны *Epicheloniceras subnodosostatium* и *Colombiceras tobleri*, а в верхнем - нижняя зона клансея - *Acanthoplites nolani* (Кванталиани, Назаршвили, 1968).

Не менее интересные разрезы можно наблюдать, двигаясь далее на восток, в Мегрелию, Лечхуми и Рачу. Богатая ассоциация фауны в некоторых разрезах содержит впервые обнаруженные неизвестные для Грузии виды головоногих (Кванталиани, Назаршвили, 1975). Новые данные, касающиеся апт-альбских отложений, были получены также на Северном крыле Рачинской синклинали в промежутке между сс. Тола и Цеси на протяжении 25-30 км (рис. 89-91).

В разное время многие исследователи (Мефферт, 1930; Джанелидзе, 1940; Эристави, 1952; Гамкрелидзе, 1966 и многие другие) указывали на непрерывный

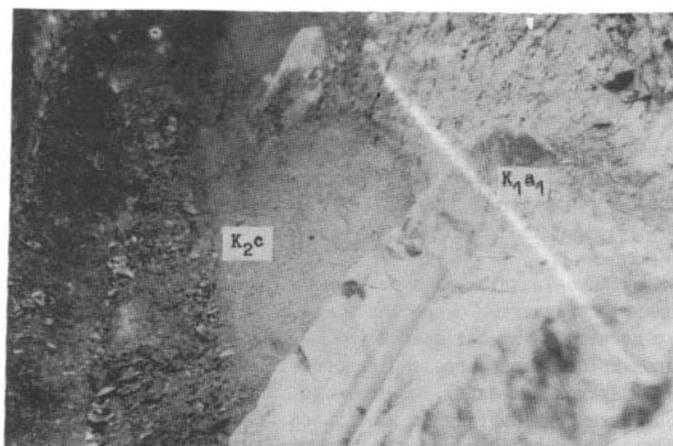


Рис. 89. Контакт сеномана с аптом по р. Рицеула - в известняках апта (справа) видны "гарманы", заполненные песчаниками трансгрессивного сеномана (слева)



Рис. 90. Трансгрессивное залегание сеномана на отложениях верхнего баррема в окрестностях с.Квацхути (Рача, Западная Грузия)

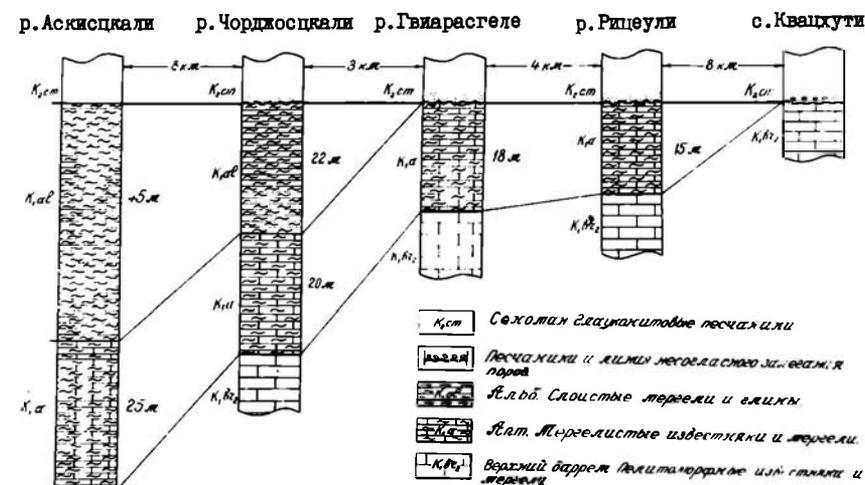


Рис. 91. Схема сопоставления меловых отложений северного крыла Рачинской синклинали (Западная Грузия)

переход нижнего мела в верхний. Лишь в неопубликованной работе Е.К.Вахания и Д.Ю.Палава (1955) отмечается трансгрессивное залегание сеномана "на альбе", то есть и эти исследователи полагали, что в пределах рассматриваемой полосы нижний мел представлен всеми ярусами и если имеется разрыв в самых его верхах, то масштаб его незначителен и затрагивает только верхи альба. Нашими исследованиями впервые на данной площади (см. рис. 89-91) доказано трансгрессивное залегание сеномана на различных ярусах нижнего мела, вплоть до баррема включительно (Кванталиани, Квахадзе, 1971а, б). Здесь апт-альбс-

кие отложения были размывы в предсенноманское время, в результате проявления австрийской фазы тектогенеза.

На Грузинской глыбе, в пределах Дзиркульского массива имеются многочисленные разрезы аптских отложений, которые детально были изучены рядом исследователей, выделивших почти все известные зоны данного яруса (Эристави, 1952, 1955; Котетилидзе, 1961; Лобжанидзе, 1964; Шарикадзе, 1975 и др.). В ряде разрезов апт начинается брекчия-конгломератовым слоем мощностью 1,5-2 м. В некоторых же (с. Молити) апт слагается чередованием известковистых, глауконитовых и туфогенных песчаников, песчанистых глин и мергелей. Эта фашия содержит большое количество туфогенного материала, исчезающего в северо-западных и северо-восточных разрезах. Появление туфогенного материала связывается с активной вулканической деятельностью в области Аджаро-Триалетской геосинклинали. Особенно богата аммонитами верхняя часть апта, наиболее детально изученная нами в разных районах Грузии (Кванталиани, 1970, 1971б, 1974а, б; Кванталиани, Шарикадзе, 1974; Шарикадзе, Кванталиани, Квернадзе, 1974; Кванталиани, Магалашвили и др., 1976).

А з е р б а й д ж а н. Аптские отложения обнажены от бассейна р. Велвелчай вплоть до Каспийского моря. Они в результате позднемерловых размывов отсутствуют в бассейне р. Гагирдзачай, на горе Шахдаг, в нижнем течении р. Кызылкамачай, в районе сс. Угах, Мешриф, Гюлах и др. В названных пунктах отложения апта представлены преимущественно терригенными отложениями. В них встречаются главным образом белемниты: *Neohibolites montanus* Ak. Aliz., *N. inflexus* Stol., *N. sairicus* Natz., *N. ewaldi* (Stromb.), *N. strombecki* Mil., *N. wollemanni* Stol., *Mesohibolites brevis* Schwetz., *M. abkhasiaensis* (Krimh.) и другие беспозвоночные. Мощность яруса колеблется в пределах 22-200 м.

На Малом Кавказе аптские отложения известны на крайнем юге - в пределах Кафанского антиклинория, Гочасского и Хузабиртского синклинориев. Они согласно залегают на барреме и представлены глинами, мергелями, туфопесчаниками, туфогравелитами, реже туфобрекчиями с прослоями песчанистых и органогенных известняков, пелитоморфными известняками. На основании руководящей фауны апт подразделяется на три подъяруса. В нижней части встречается характерные аммониты для нижнего подъяруса - *Deshayesites weissii* (Neum. et Uhl.), *D. dechyii* Papp, *Cheloniceras seminodosum* Sinz., *C. cornuelli* (d'Orb.), *Procheloniceras albrechtiaustriacae* Hoh. В среднем апте можно встретить руководящие виды среднего подъяруса - *Eicheloniceras martini* (d'Orb.), *E. martini caucasica* (Anth.), *Colombiceras tobleri* Jac. et Tobl., *C. tobleri discoidalis* Sinz., *C. subtobleri* Kasan., *C. crassicostratum* (d'Orb.), *C. gargaensis* (A n t h.). Верхний подъярус содержит следующие характерные аммониты - *Paracanthoplites multispinatus* (Anth.), *Acanthoplites bigoti* (Seun.), *A. aschiltsaensis* (Anth.), *A. trautscholdi* (Sim., Bac., Sor.) и *Nuracanthoplites* cf. *jacobi* presnala Gl. По всему аптскому ярусу попутно встречаются также белемниты и другие беспозвоночные. Мощности на Малом Кавказе колеблются в пределах 15-600 м.

А р м е н и я. Аптские отложения распространены в Кафанском районе, в тех же местах, где и валанджин-готеривские. Нижний апт сохранился в ядрах синклинальных складок, на северо-восточном крыле Кафанской антиклинали (сс. Агарак, Егвард, Кахнут) и представлен в основном терригенно-карбонатными образованиями общей мощностью 50-60 м; верхний - трансгрессивный апт к западу, на водоразделе Кашуни и Воротан (Окузаратский хребет) и в ущелье р. Воротан (район с. Гатев) достигает максимальной мощности - 300 м и слагается окузаретской свитой осадочных и вулканогенных пород.

Разрез верхнеаптских отложений, изученный В.П. Ренгартеном (1959) и

нами (Кванталиани и др., 1982), наблюдается в районе с. Давидбек (Зейва) на левом склоне ущелья р. Кашуни. Отложения с типичным клансейским аммонитом (*Racanthoplites multispinatus* Anth.), найденный в указанном разрезе В. П. Ренгартен отнес к верхнему алту (т.е. к гаргазу), а не клансею (В. П. Ренгартен клансей относил к альбу). В. Т. Акопян (1970), опираясь на данные В. П. Ренгартена (1959), также отнес эти слои к верхней зоне верхнего алта (в их понятии гаргаз) — *Acanthoplites aschiltaensis*. Учитывая вышеизложенное и сопоставляя факты, приходим к заключению, что на территории армянской части Малого Кавказа (несмотря на присутствие типично клансейского аммонита) клансей не выделялся.

Проведенные нами стратиграфо-палеонтологические исследования (Кванталиани, Шарикадзе, Какабадзе, 1982) алтских отложений Кафанского района позволяют в окрестностях с. Давидбек (Зейва) установить клансейские отложения (зону *Acanthoplites nolani*) мощностью 20 м. Вопрос о наличии вышележащей зоны клансея (*Racanthoplites jacobii*) и его верхней границы в этом разрезе остается пока открытым.

А л ь б

Вопрос о проведении границы между алтом и альбом был освещен в ряде работ, в том числе и наших (Кванталиани, Девдариани, 1967; Кванталиани и др., 1971). В настоящее время положение этой границы среди исследователей не вызывает возражений и проводится в основании зоны *Leumeriella tardefurcata*; верхняя — по кровле зоны *Stoliczkaia dispar*.

Общая схема зонального расчленения альбских отложений для Крыма и Кавказа, принятая нами в данной работе, приводится с незначительными изменениями существующих схем (Друщиц, Михайлова, 1966; Друщиц, Горбачик, 1979; Постановления ИСК, 1981):

1. Нижний альб — ? зона *Proleumeriella schrammeni*,
зона *Leumeriella tardefurcata*,
зона *Douvilleiceras mammillatum* (для юга СССР между названными двумя последними зонами принимается еще одна зона — *Mathoceras regularis*),
2. Средний альб — зона *Hoplites dentatus*,
зона *Anahoplites intermedius*,
зона *Anahoplites daviesi*-*Daghestanites dagestanensis*,
3. Верхний альб — зона *Anahoplites rossicus*,
зона *Mortoniceras inflatum*-*Hysterocegas orbigny*,
зона *Stoliczkaia dispar*.

К р ы м. Альбские отложения протягиваются без перерыва от г. Феодосии до р. Бурульча, где представлены черными глинами с подчиненным содержанием прослоев песчаников. Между рр. Зуя и Малый Салгир отложения альба отсутствуют. В юго-западной части Крыма (юго-западнее р. Альма) они представлены мало мощными песчаниками, мощность которых увеличивается только в бассейне р. Черная. Южнее г. Симферополя, по р. Большой Салгир и около с. Партизанское альбские отложения выполняют крупные ингрессионные котловины. Повсеместно рассматриваемые отложения от подстилающих пород отделены отчетливой границей размыва и в основании содержат окатанную гальку. Необходимо отметить, что альб Крыма, по сравнению с другими регионами юга СССР, сравнительно беден головоногими и в особенности аммонитами. Известны единичные находки нижнеальбских *Leumeriella* sp. в скважине около Белогорска и север-

нее поселка Планерское в толще глин. Чаще всего аммониты встречаются в среднем и верхнем альбе. Из среднего альба указываются *Kosmatella agassiziana* Pict., *Hoplites dentatus* Sow., *Latidorsella latidorsata* Mich.; в верхнем редко можно встретить *Mortoniceras inflatum* (Sow.), *Husteroceras varicosum* (Sow.), *Eripholites gibbosus* Spath. Встречаются также белемниты, двустворчатые моллюски, аптики, ежи и др. (нижний мел..., 1985).

Интересный разрез нижнего альба можно наблюдать в окрестностях с. Зеленогорска, представленный глыбовыми конгломератами и брекчиями известняков (> 10 м), в которых нами были найдены *Nechibolites minor* Stoll., характерный вид для зоны *Leumeriella tardefurcata*. Этот горизонт трансгрессивно залегает на породах апта (возможно, нижнего клансея). Мощность альбских отложений в Крыму, на дневной поверхности колеблется от 10 (с. Высокое) до 250 м (с. Курское), в буровых скважинах — от 200 до 800 м.

Как видно из списка фауны, в Крыму прослеживаются не все аммонитовые зоны, выделяемые в других регионах нра СССР.

Северный Кавказ. Здесь отложения альба имеют значительное распространение на поверхности и вскрыты буровыми скважинами. Они отсутствуют на участке от р. Губса до р. Белой. В некоторых местах нижний альб отсутствует и в Дагестане и в Чечено-Ингушетии. На отдельных участках нижний и верхний альб на подстилающих породах залегает с признаками несогласия. Нижняя часть альба представлена алевритами, верхняя — черными слюдистыми глинами с небольшими конкрециями пирита; глины местами переходят в алевриты, пески, рыхлые глауконитовые песчаники. Нижний альб относительно беден фауной и по аммонитам устанавливается в разрезах рр. Большой Зеленчук, Кубани, Кумы, Урупа и западнее Большой Лабы. В нижней зоне нижнего альба *Leumeriella tardefurcata* — редко встречаются руководящие аммониты — *L. bogdanovitchi* Gl., *L. reureurensis* Jac., *Proleumeriella schrammenni* Jac. и др. (Друщиц, 1968). Особого внимания заслуживает *Proleumeriella schrammenni* Jac., который в Западной Европе является видом-индексом самой нижней зоны нижнего альба (Савельев, 1973). В Советском Союзе элементы этой зоны имеются только на Северном Кавказе (Друщиц, 1968). Аммониты верхней зоны нижнего альба — *Douvillieceras mammillatum* обнаружены в районе г. Кисловодска и на рр. Большой Зеленчук и Щедок. Лучше обосновывается средний альб на участке г. Кисловодск — р. Большая Лаба, где встречаются *Hoplites dentatus* (Sow.), а в бассейне р. Хокодзь — *Kosmatella agassiziana* (d'Orb.), *Tetragonites timotheanus* Mayou, *Hoplites dentatus* (Sow.), *Puzosia mayoriana* (d'Orb.). Верхний альб установлен на рр. Хокодзь, Лаба, Щедок на основании находок *Husteroceras orbigny* Spath, *H. varicosum* (Sow.), *Mortoniceras inflatum* (Sow.), *Ostlingoceras puzosianum* (d'Orb.). Нижняя зона верхнего альба *Husteroceras orbigny* установлена в бассейне р. Хокодзь. Отложения вышележащей зоны *Mortoniceras inflatum* ложатся с размывом на подстилающие породы среднего альба. Мощность отложений колеблется от 0–250 до 400 м и более. Ниже кратко коснемся новых данных по трем разрезам. Два из них расположены в Дагестане, один — в центральной части Северного Кавказа.

В северных предгорьях Большого Кавказа отложения верхнего мела в целом согласно налегают на нижний мел, но в ряде районов подобное взаимоотношение нарушено. Так, западнее р. Урух породы альба и среднего апта несогласно перекрываются отложениями сеномана. В разрезах, расположенных западнее бассейна р. Асса, вплоть до р. Урух, перед туроном наблюдается размыв. Здесь известняки этого яруса несогласно залегают на различных зонах верхнего альба (рр. Асса, Флагдон, Урух) и даже на верхнем апте (р. Гизельдон). В разрезе р. Ардон наблюдается перерыв большого стратиграфического диапазона. По дан-

ным М.М.Москвица (1959) здесь кампан непосредственно налегает на верхнюю зону альба - *Pervinquieria inflata*. Позднее В.В.Друшиц и И.А.Михайлова (1966, с.161) привели разрез одного из левых притоков р.Ардон, где обнажаются самые верхи альба, представленные глинами с иноцерамами, которые, судя по схеме сопоставления, несогласно перекрываются мергелями сеномана. Наши данные (Гамбашидзе, Шарикадзе, Кванталмани, 1980) подтверждают прежние представления (Москвица, 1959).

Дагестанские разрезы окрестностей сс.Мекеги и Акуши интересны прежде всего тем, что в них отсутствует нижний альб и на отложениях клансея (зона *Nuracanthoplites jacobii*) со стратиграфическим несогласием залегает средний альб (зона *Noplites dentatus*). Эти данные вполне согласуются с данными предшествующих исследователей (Кудрявцев, 1960, с.33; Мордвилко, 1956, 1962, с.174). Отсутствие нижнего альба объясняется предполагаемым перерывом в осадконакоплении в раннеальбское время. Указания на находки в Акушинском разрезе аммонитов нижнего альба - *Leumeriella bogdanovitschi* Glav., L. cf. *revilli* J a c. (Мордвилко, 1962, с.78) и отсутствие нижнеальбских отложений, Н.П.Кудрявцевым (1960, с.33) и нами ставится под сомнение. Мы полагаем, что средний альб трансгрессивно залегает на отложениях апта (рис.92). Аммониты, определенные как представители рода *Leumeriella*, в действительности являются деформированными ядрами аммонитов рода *Noplites*.

Г р у з и я. В Туапсе-Новороссийской зоне альб представлен верхней частью аргиллитов-известняковой толщи. В бассейне р.Псоу ярус сложен глинистыми сланцами и мергелями с преобладанием в верхней части глины с белемнитами среднего и верхнего альба - *Neohibolites minimus* List., N. *stylioides* Rehnlg. Мощность яруса 70-115 м. В Местийско-Тянетской зоне альб представлен терригенной фацией - свитой павлеури, сложенной пестроцветными глинистыми сланцами и аргиллитами с прослоями песчаников и мергелей. В Тянетском, Ахметском и Гурджаанском районах и на Кахетинском хребте навтисевская свита, аналог свиты павлеури, представлена чередованием пестрых глин или сланцев с прослоями мергелей и реже песчаников. Эти отложения весьма бедны ископаемыми остатками. Мощность - от 60 до 150 м.

На одних геологических картах территория Тянетского района в окрестностях с.Толенджи (балка Мелиасхеви) относилась к палеогену и неогену с показом небольшого выхода нижнемеловых отложений (Н.Канделаки, И.Кахадзе, 1947). На других - рассматривалась как поле наибольшего распространения меловых отложений (Имерляшвили, Хатискаци и др., Чичуа и др.). Возраст флишевых отложений этого района (в равной степени это касается и обнажения по р.Тхилисхеви Гурджаанского района) без каких-либо веских фаунистических доказательств определялся по сходству литологических признаков апт-альбским. По нашим данным эти, так называемые "апт-альбские" отложения, по фауне в действительности оказались верхнеэоценовыми, а значительное обнажение известняков нижнего мела - не что иное, как глыба, включенная в эти отложения (Татаршвили, Сепашвили, Годердзишвили, 1982). Ниже приводятся те данные, которые не вошли в цитируемую статью.

В балке Мелиасхеви, в нижней части разреза, у Орхевского надвига обнажаются глины темно-серого до черного цвета, датируемые прежними геологами альбом. Вверх по разрезу глины начинают переслаиваться с тонкослоистыми песчаниками, число прослоев которых увеличивается вместе с их мощностью и зернистостью. Мощность этой песчано-глинистой толщи измеряется тремя-четырьмя сотнями метров. В верхней части толщи наблюдаются конгломерато-глыбовые отложения, в которых можно встретить отдельные крупные глыбы верхнеюрских известняков, среднеюрских порфиритов, гранитов, верхнемеловых кремней и ниж-

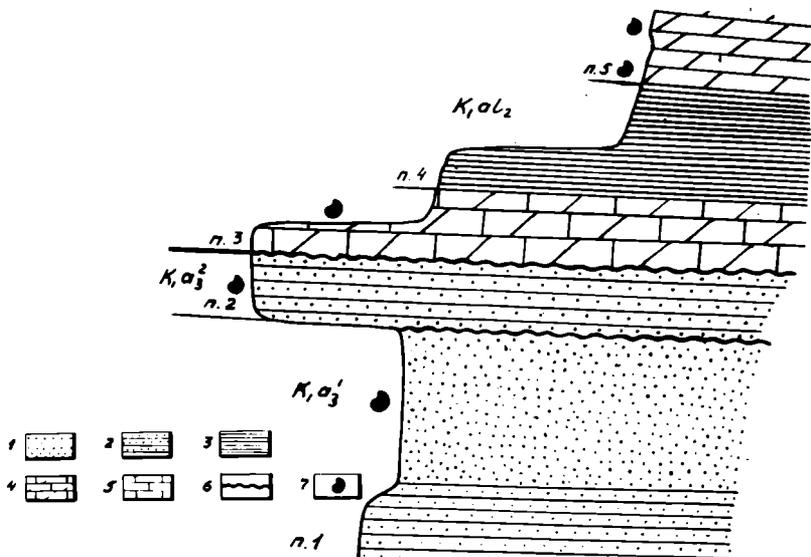


Рис. 92. Схема трансгрессивного залегания среднеальбских отложений на зоне клансей Нурасanthorplites Jacobi в окрестностях с. Мекети (Дагестан).

1 - песчаники; 2 - слоистые песчаники; 3 - глины и алевролиты; 4 - мергелистые известняки; 5 - известняки; 6 - несогласие; 7 - уровень отбора фауны

немеловых известняков. На основании находок аммонитов, аптихов и других ископаемых, в нижней части последних нами были обнаружены *Lamellartychus didayi* (Coq.), L. sp. (готерив, неполная мощность 10 м), а в верхней - *Phylloporchyceras cf. infundibulum* (d'Orb.), *Spitidiscus cf. seunesi* Kil., *Aetieridiscus* sp., *Inoceramus neocomiensis* (d'Orb.), *Opis neocomiensis* (d'Orbigny) и др. (нижний баррем, неполная мощность 30 м). Эти и другие разновозрастные глины, мы полагаем, представляет олястоциты в отложениях верхнего эоцена, образованные в процессе седиментации. Позднеэоценовый возраст пород, вмещающих указанные глины, установлен на основании микрофауны, обнаруженной почти по всему разрезу - *Murchulites* sp., *Pseudoplanulina meskhetica* M. Katsch., *Gyroidina mardensis* M. Katsch., *Alabama achalzhichensis* M. Katsch., *Anomalina grossirugosa* (Gumb.), *A. granosa* (Hant.), *Globigerina officinalis* Subb., *Rotalia georgiana* M. Katsch., *Bulimina ovata* (d'Orb.), *Subbotina eosaeonica* (Terq.) и др. (определения Г.Годердзшвили). Наряду с перечисленными видами позднего эоцена, в некоторых образцах попадаются переотложенные раннеэоценовые и меловые фораминиферы - *Globorotalia aragonensis* Nutt., *G. marginodentata* Subb., *G. caucasica* Glaess., *G. lensiformis* Subb., *Ascarinina pseudotopilensis* Subb., *Anomalina danica* (B r o t z.) (нижний эоцен), *Textularia trochus* (d'Orb.), *Anomalina tenuis* Buk., *A. binvoluta* Mjat., *A. plana* Said., *A. agalarovae* Vas., *Lenticulina nuda* Reus., *L. multicus* Загр., *Gyroidina micheliana* (d'O r b.) (мел). Стратиграфически выше отложения эоцена переходят в свиту кинта (майкоп). Таким образом, те отложения, которые ранее датировались как апт-альбские (свиты "навтискеви" и "тетрахеви"), нашими данными относятся к верхнему эоцену.

В Гагрско-Джавской зоне альб представлен преимущественно мергелями, иногда глинами с прослоями песчаников, туфопесчаников, песчано-мергелистыми

известняками и в ряде разрезов венчается пачкой глауконитовых алевролитов. В некоторых разрезах они трансгрессивно залегают на породах баррема и разных горизонтах апта. В Окрибе и на Дзиркульском массиве рассматриваемый ярус представлен глинисто-известковистыми алевролитами или в нижней части туфогенными песчаниками.

В нижнем альбе встречаются аммониты: *Leumeriella tardefurcata* Leym., *Mathoceras regularis* (Brug.), *M. consuetata magna* (Casey), *M. intermedia* (Spath), *M. crassa* (Spath), *M. rudis* (C a s e y). Обращает на себя внимание вид *Mathoceras regularis*, который в Западной Европе используется в качестве вида-индекса самостоятельной зоны, расположенной выше зоны *Leumeriella tardefurcata* (Савельев, 1973). В Грузии этот вид встречается совместно с аммонитами зоны *Leumeriella tardefurcata*. Стратиграфически выше встречаются - *Douvilleiceras mammillatum* Schloth., *D. monile* Sow., *D. orbigny* Hyatt, многочисленные двустворчатые и др. В окрестностях сс.Чумателети и Биджниси в нижнем альбе нами впервые были обнаружены несколько видов рода *Gabbiceras*. Помимо неизвестных ранее в Грузии белемнитид, были обнаружены 9 видов литоцератид неизвестных в СССР, но широко распространенных в нижнемеловых отложениях Средиземноморской палеозоогеографической области (Шарикадзе, Кванталиани, Квернадзе, 1974; Кванталиани, Назаршвили, 1975; Шарикадзе, Кванталиани, 1975).

В среднем альбе встречаются *Hoplites dentatus* Sow., *H. danubiensis* Pauc et Patr., *Kosmatella rensurelensis* Jac., *Oxytropidoceras roissyanum* (d'Orb.); в верхнем - *Anisoceras perarmatum perarmatum* Pict. et Camp., *A. armatum* Sow., *A. picteti* Spath, *Stoliczkaia* (S.) *dispar* (d'Orb.), *S. (S.) cf. clavifera* Neum., *Mortoniceras rostratum* Sow.

Общая мощность альбских отложений колеблется от нескольких до 50-60 м и возрастает от 150-180 м в буровых скважинах.

Богатая ассоциация фауны позволяет альб Грузии расчленить на drobные биостратиграфические единицы (Эристави, 1962, 1964; Котетшвили, 1982, 1986 и др.). Схема расчленения альбских отложений Грузии, учитывая данные названных исследователей, в конечном итоге представляется в следующем виде:

1. Нижний альб - зона *Leumeriella tardefurcata*,
зона *Douvilleiceras mammillatum*,
2. Средний альб - зона *Hoplites dentatus*,
зона *Oxytropidoceras roissyanum*,
3. Верхний альб - слой с *Actinoceramus sulcatus*,
зона *Hysterocheras orbigny-Mortoniceras inflatum*,
слой с *Aucellina gryphaeoides*,
зона *Stoliczkaia dispar-Mortoniceras rostratum*.

На Малом Кавказе, на восточной периферии Храмского массива, как было сказано при описании готеривского яруса, на готерив трансгрессивно налегают глины альба.

На северном склоне Триалетского хребта, в ущельях рр.Тедзама, Дзама и Хведуретискала альб представлен вулканогенно-терригенными породами с редкими двустворками. По данным буровых скважин, их мощность достигает 2000м(?)

А з е р б а й д ж а н. Альбские отложения распространены в Хизинском синклинии, в окрестностях с.Конахкенд, в бассейнах рр.Агачай, Халчай, Гидарчай и др. В Кубинско-Прикаспийской области они вскрыты буровыми скважинами. В бассейне р.Тагирджалчай и в западной части Шахдагской зоны отложения альба отсутствуют. Подразделение на три подъяруса основано преимущественно на наличии в разрезах белемнитов. В нижней части альба встречаются

Neohibolites wollemani (Stoll.), *N. minor* (Stoll.), *N. andrussovi* Natz., *Parahibolites fragilis* Ak. A l i z; для среднего альба характерны *Neohibolites minimus* (List.), *N. pinguis* (Stoll.), *N. stylicoides* R e n n g., в верхнем альбе можно встретить *Parahibolites pseudoduvalia* S i n z. По всему разрезу альба встречаются также двусторчатые и др. беспозвоночные. Мощность отложений данного яруса колеблется от 40 до 300 м и более.

На Малом Кавказе альбские отложения широко распространены в прогибах Сомхето-Агдамской, Севано-Карабахской и Мисхано-Кафанской зон, причем нижнеальбские отложения имеют ограниченное распространение и известны в пределах Кафанского антиклинория, Гочасского и Сарыбабянского синклиналиев. В нижнеальбских отложениях отсутствуют типичные руководящие аммониты — представители родов *Leuermiella* и *Douvilleoceras*. В районе горы Сарыбаба нижний альб, представленный слоистыми пелитоморфными известняками (6 м), залегает на карбонатных отложениях готерива, охарактеризован преимущественно, двусторчатыми моллюсками — *Aucellina aptiensis* (d'Orb.), *A. passibiantzi* Sok., *A. saucosica* Buch.

Средний и верхний альб представлен в основном чередованием глин, мергелей, аргиллитов, туфопесчаников и туфоконгломератов, причем доминируют глины и аргиллиты. В среднем альбе в Гочасском и Хузабиртском синклиналиях встречены руководящие аммониты — *Noplites hexagonalis* Lupp., *Turrillites caetatus* (d'Orb.), *Puzosia quenstedti* (P a r. et B o n.), белемниты — *Neohibolites stylicoides* Reng., *N. cf. spiniformis* Krimh., *N. cf. minimus* (List.). Верхний альб содержит *Mortoniceras inflatum* (Sow.), *M. symmetrica* Fitt., *Husteroceras binum* (Sow.), *H. orbigny* Spath, *H. carinatum* S p a t h, многочисленные двусторчатые моллюски и др.

Мощность альба на Малом Кавказе варьирует в довольно широких пределах — от 30 до 645 м.

А р м е н и я. В Сомхето-Карабахской зоне альбские отложения распространены в районах сс.Котигех, Кохб, Верин-Агдан и представлены чередованием известняков, песчаников, туфопесчаников и туффитов общей мощностью более 100 м. Возраст отложений как средне- и позднеальбский определяется по находкам аммонитов — *Kosmatella agassiziana* Pict., *Husteroceras orbigny* Spath, *H. carinatum* Spath, *Anisoceras ex gr. armatum* S o w. В пределах присеванской зоны наиболее полный разрез наблюдается в верховьях р.Дзорaget, где алевролиты содержат аммониты — *Puzosia sharpei* Spath, *P. ex gr. planulata* Sow., *Anisoceras* sp., *Kosmatella agassiziana* Pict.' и др. На Иджеванском (Далидегском) хребте альб представлен песчанистыми известняками и известковистыми песчаниками с глинистым цементом, песчанистыми мергелями и алевролитами, содержащими средне- и верхнеальбские — *Anisoceras armatum* Sow., *A. pictati* Spath, *Kosmatella agassiziana* Pict., *Turrillites hugardianus* (d'Orb.) и др.

Ограниченные выходы альбских отложений имеются также в пределах Еревано-Ордубадской зоны в районе с.Гнишек, где они в основном представлены базальными конгломератами палеозойских известняков, а выше — мергелями, мергелистыми песчаниками, чередующимися с глинистыми песчаниками, мергелистыми алевролитами и содержат верхнеальбские *Baculites gaudini* Pict. et Camp., *Scaphites meriani* Pict. et Camp., *Mortoniceras ex gr. bipunctatum* Spath. Мощность до 200 м. В целом мощности альбских отложений в регионе колеблется в довольно широких пределах — от нескольких до 700 м.

Подводя итог биостратиграфическим исследованиям в Крыму и на Кавказе можно сделать следующие основные выводы.

Берриас относится к меловой системе и рассматривается в ранге яруса с тремя подъярусами. Впервые в Крыму в этом ярусе установлена зона *Euthymice-*

gas euthymi и зона *Tauricoceras crassicoatum*, адекватная зоне *Riasanites rjasanensis*.

В Крыму (окрестности с.Балки) отложения, ранее относимые к валанжину, на основании богатого комплекса аммонитов, отнесены к бермису. На Северном Кавказе (р.Урух) в одном слое мощностью 0,2-0,3 м сконцентрированы поздневаланжинские, поздневаланжин-готеривские и готеривские аммониты. Это явление объясняется перестроением валанжинских аммонитов в основание готерива.

В Крыму, южнее г.Симферополя, в окрестностях с.Партизанское, предполагается трансгрессивное залегание среднего апта на отложениях нижнего баррема.

На Северо-Западном Кавказе, по р.Хокодзь, уточнен диахазом стратиграфического несогласия между клансеем и гаргазом. В Дагестане на основании комплекса аммонитов установлен среднеаптский возраст "сгруженного" горизонта (ранее он относился к нижнему апту) и непосредственно залегающих над ними слоев глинистых алевролитов. Уточнены биостратиграфические границы нижнеаптского яруса на данной территории. В Центральном Дагестане установлено трансгрессивное залегание среднего апта на нижнем с выпадением из разрезов зоны *Dufrenoyia furcata*, а в более западных разрезах (окрестности г.Ботлиха) - на отложениях баррема. В восточной Абхазии (Грузия) впервые установлены зоны *Colombiceras tobleri* среднего (гаргаз) и *Acanthoplites nolani* верхнего апта (клансеей). В Армении (Кафанский район, с.Давидбек) установлена нижняя зона клансея - *Acanthoplites nolani*.

На Северном Кавказе, в разрезе р.Ардон подтверждено трансгрессивное залегание отложений кампана на нижнюю зону верхнего альба - *Eustroceras orbigny*. В Дагестане и, возможно, в Чечено-Ингушетии, отложения нижнего альба отсутствуют, а средний альб непосредственно залегает на клансее. В Сочином районе уточнен возраст брекчия-конгломератового слоя, основания глинистой толщи, как раннего альба, коррелируемого с зоной *Leumeriella tardefurcata*. Указанный слой залегает непосредственно на отложениях баррема. В Грузии, на Малом Кавказе, на восточной периферии Храмского массива, отложения апта и баррема отсутствуют и на готерив трансгрессивно налегают глины альба. В Восточной Грузии, в бассейне р.Иори, в окрестностях с.Толеджи и по р.Тхилдсхеви, в Гурджаанском районе отложения, ранее датированные аптальбскими, чашими данными относятся к верхнему водену. В Гагрском районе впервые установлено трансгрессивное залегание альба на разных зонах апта и баррема. На Северном крыле Рачинской синклинали, в пределах сс.Тола и Цеск, доказано трансгрессивное залегание сеномана на отложениях баррема с постепенным выпадением из разрезов двух ярусов - аптского и альбского.

О С Н О В Н Ы Е В Ы В О Д Ы

Изучение в растровом и сканирующем электронном микроскопах (РЭМ и СЭМ) внутренних и внешних признаков раковин раннемеловых аммонитид позволило выявить ряд новых, неизвестных структур и сделать следующие основные выводы.

Типы протоконок, их форма и размеры, строение стенки раковины, длина жилой аммонителлы, первичный валик, форма и длина фиксатора, изменение диаметра сифона в онтогенезе, форма и размеры цекума и, наконец, положение сифона в фрагмоне не могут быть использованы для определения семейственных и более низких таксономических категорий; размеры протоконка, цекума, аммонителлы и последующих оборотов в пределах одной системы (семейства) в процессе филогенеза увеличиваются.

В доральной стенке некоторых аммонитов на поздних стадиях онтогенетического развития впервые установлены четыре слоя - внутренний призматичес-

кий, морщинистый, перламутровый и наружный призматический. Внутри конуса фиксатора выявлены новые структуры.

Первые установлены муральные гребни, участвующие в процессе образования септ; изменение числа септ в онто- и филогенезе направлено от мало- (анцестральные представители) к многосептальному (потомковые представители) типу и является, по всей вероятности, общей тенденцией в эволюции головоногих моллюсков.

Общая форма раковины и форма поперечного сечения оборотов, рассматриваемые в совокупности с другими признаками, являются в е д у щ и м и при установлении низших систематических категорий - родов и видов. Скульптура, в сочетании с другими признаками, рассматривается как один из в е д у щ и х таксономических признаков при определении видовых, родовых, а также семейственных категорий.

На фоне внешних и внутренних морфологических признаков строения раковины аммонитид, септальная линия, рассматриваемая в онто-филогенезе, имеет доминирующее значение над всеми остальными признаками при установлении семейственных категорий и выше и является о с н о в о й классификации аммонитидей.

Изучение септальной линии в онтогенезе, с учетом формы и скульптуры раковины, позволило пересмотреть систематику и филогению некоторых таксонов семейственного ранга. В частности показано, что надсемейство *Perisphinctoidea* гетерогенное и должно быть разделено на два надсемейства - собственно *Perisphinctoidea*, у которого развивается лопасть I_3 и *Olcostephanoidea*, у которого эта лопасть отсутствует. Пересмотрены вопросы систематики и филогении - *Berriasellidae*, *Leumeriellidae*, *Venezuellidae*, *Douvilleisceratidae*, *Acanthoplutidae* и *Deshayesitidae*, стратиграфическое распространение которых лежит в основе расчленения нижнемеловых отложений.

Рассмотрены некоторые вопросы биостратиграфии нижнего мела Крыма и Кавказа и проведена корреляция этих отложений с некоторыми регионами Европы и Азии. Уточнен объем и границы отдельных стратонев и аммонитовых комплексов; установлено несогласное залегание отдельных стратиграфических подразделений. Дана схема зонального расчленения нижнего мела этих регионов.

Постановления МКК СССР (1981)		Стратотип берриаса, Юго-Восточная Франция (Vignard, 1984)			Савельев, Васильев, 1963	Сазонова, 1972	Сапо, Пудыгина, 1972		
зрус. / лрус.	зоны	лрус. / лруо.	зоны	подзоны	Матгашили	Русская платформа	Северная Сибирь		
Нижний являющим (K ₁ v ₁)	<i>Kilianella roubaudiana</i>	K ₁ v ₁	ЗОНА Thurnmannioeris otopeta		<i>Echinopygus rostratus</i>	<i>Pseudogarnieria undulaticatilis</i>	<i>Neotelia klimovskiensis</i>		
БЕРРИАССКИЕ (K ₁ b)	<i>Fauriella boissieri</i>	БЕРРИАССКИЕ (K ₁ b)	верхняя	Boissieri	Callisto	<i>Riasanites rjasanensis</i> <i>Euthymiceras euthymi</i>	<i>Surites spasskensis</i>	<i>Bojarkia mesashnikovi</i>	
					Picteti				<i>Surites analogus</i>
					Paraimonunus				
	<i>Tirnovella occitanica</i>	средняя	Occitanica	Dalmasi	<i>Riasanites rjasanensis</i>		<i>Riasanites rjasanensis</i>	<i>Neotoceras kochi</i>	
				Privasensis					
				Subalpina					
	<i>Pseudosubplanites ponticus-P. grandis</i>	нижняя	Jacobi-Grandis	Grandis	Craspedites kaschpericus		<i>Craspedites kaschpericus</i>	<i>Chetaites sibiricus</i>	
				Jacobi					
Верхний титон (J ₁ t)		Верхний титон (J ₁ t)				<i>Craspedites kaschpericus</i>	<i>Chetaites shetas</i>		

Ренеvier (Renevier, 1873-1897)		Лорн (Lory, 1898)		Килман (Killian, 1907-1913)		
отдел, ярус	с л о ж	ярус, п/ярус	зоны, слои	ярус, п/ярус	з о н ы	
Н е о е н с к и н (K_1)	K_1h	Hoplites radiatus	K_1h		K_1b_1	Acanthodiscus radiatus и L. castellanensis
	В а л а н ж и н с к и н н	Duvalia lata Hoplites neocomiensis Aptychus didayi	(K ₁ v)	K_1v_2	K_1v_2	Duvalia emericl и Sauroceras verrucosum
		Hoplites roubaudi Hoplites thurmanni H. norious		K_1v_1	K_1v_1	Duvalia conica и Killianella roubaudiana
	Берр.		Hoplites boissieri	K_1b	Hoplites boissieri	K_1b

Сорней (Sorney, 1957)		Егоян, 1964, 1968		Льонский коллоквиум (Colloque..., 1965)		Друшиц, Михайлова, 1966	
						Северный Кавказ	
ярус, п./ярус	зоны	под- ярус	зоны	под- ярус	зоны	под- ярус	зоны и слои
K ₁ h ₁	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	K ₁ h ₁	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	K ₁ h ₁	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	K ₁ h ₁	<i>Acanthodiscus radiatus</i>
					"Lytioceras"		
K ₁ v ₃	<i>Sauroceras verrucosum</i>	K ₁ v ₂₊₃	<i>Sauroceras verrucosum</i> (или <i>Neocomites</i> <i>neocomiensis</i> , 1968)	K ₁ v ₂	<i>Verrucosum</i>	K ₁ v ₃	СЛОИ С <i>Neocomites neocomiensis</i>
K ₁ v ₂	<i>Kilianella roubaudiana</i>		<i>Kilianella roubaudiana</i>	K ₁ v ₁	<i>Roubaudiana</i>	K ₁ v ₂	СЛОИ С <i>Kilianella roubaudiana</i> и <i>Thurganniceras thurganni</i>
K ₁ v ₁	<i>Subthurmannia</i>	K ₁ v ₁	<i>Subthurmannia boissieri</i>			K ₁ v ₁	СЛОИ С <i>Subthurmannia boissieri</i>

В а л а н ж и н

Продолжение таблицы 9

Николов, 1969		Буснардо, Тилуа, Муллад и др. (Busnardo, Thieuley, Moullade е. а., 1978, 1979)		Котеташвили, 1979	
Б о л г а р и я		Юго-Восточная Франция		Г р у з и я	
под- группы	зоны	под- группы	зоны	под- группы	зоны и слои
K ₁ b ₁	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	K ₁ b ₁	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	K ₁ b ₁	<i>Lyticoceras ambignonium</i> и <i>Leopoldia bargamensis</i> <i>dubisiensis</i>
K ₁ v ₂	<i>Saynoceras verrucosum</i>	K ₁ v ₂	<i>Teschonites callidiscus</i>	K ₁ v ₂	СЛОИ С <i>Neocomites neocomiensis</i> и <i>Thurmannioceras</i> <i>campitoxus</i>
			<i>Himantoceras trinodosum</i>		
			<i>Saynoceras verrucosum</i>		
K ₁ v ₁	<i>Kilianella roubaudiana</i>	K ₁ v ₁	<i>Thurmannioceras</i> <i>campitoxum</i>	K ₁ v ₁	СЛОИ С <i>Thurmannioceras thurmanni</i> и <i>Neocomites tresanensis</i>
			<i>Thurmannioceras</i> <i>pertransiens</i>		
			<i>Thurmannioceras otopeta</i>		
K ₁ b	<i>Subthurmannia boissieri</i>	K ₁ b	<i>Fauriella</i> <i>boissieri</i>	K ₁ b	СЛОИ С <i>Negrelliceras negreli</i> и <i>Euthymioceras</i> <i>transfigurabilis</i>

Друщиц, Горбачук, 1979		Постановления МСК СССР (1981)		Кванталман, 1985	
Юг СССР					
под- ярус	зоны, слои	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны
K ₁ b ₁	Acanthodiscus radiatus- Leopoldia leopoldiana Lyticoceras noricum - L. amblygonium	K ₁ b ₁	Acanthodiscus radiatus	K ₁ b ₁	Acanthodiscus radiatus
	СЛОЙ С Neocomites neocomiensis, Olcostephanus astierianus	K ₁ v ₂	Sauroceras verrucosum- Neocomites neocomiensis	K ₁ v ₂	Neocomites neocomiensis- Sauroceras verrucosum
K ₁ v ₁	СЛОЙ С Kilianella roubaudiana, Thurmanniceras thurmanni	K ₁ v ₁	Kilianella roubaudiana	K ₁ v ₁	Thurmanniceras thurmanni- Kilianella roubaudiana
J ₃ b	Fauriella boissieri	K ₁ b	Fauriella boissieri	K ₁ b	Fauriella boissieri

Киллиан (Killian, 1907-1913)		От (Naug, 1911)		Мюллер, Шенк (Müller, Schenk, 1943)		Ренгартен, 1951	
Средиземноморская провинция							
ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны
К ₁ br	<i>Pulchellia pulchella</i> и <i>Holcodiscus caillaudianus</i>	К ₁ br	<i>Pulchellia pulchella</i> и <i>Holcodiscus caillaudianus</i>	К ₁ br	<i>Paracrioceras emeric</i>	К ₁ br ₁	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i> , <i>Simbirskites kovalewskii</i> , <i>Craspedodiscus subphillipsi</i>
	<i>Parahoplites angulicostatus</i>		<i>Parahoplites angulicostatus</i>		<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>		
	<i>Desmoceras sayni</i>	<i>Desmoceras sayni</i>	<i>Subsaynella sayni</i>				
	<i>Crioceras duvali</i>	<i>Crioceras duvali</i>	<i>Crioceras duvali</i>				
Готеривский (К ₁ h)	<i>Hoplites (Leopoldia) castellanensis</i> , <i>L. leopoldina</i> , <i>Hoplites radiatus</i>	К ₁ h	<i>Acanthodiscus radiatus</i> , <i>Leopoldia castellanensis</i>	К ₁ h	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	К ₁ h ₂	<i>Simbirskites subinversus</i>
							<i>Crioceratites nolani</i> <i>Cr. sablieri</i>
К ₁ v	<i>Duvalia emeric</i> и <i>Saynoceras verrucosum</i>	К ₁ v	<i>Saynoceras verrucosum</i>	К ₁ v	<i>Kilianella roubaudiana</i>	К ₁ h ₁	<i>Leopoldia leopoldi</i>
							<i>Acanthodiscus radiatus</i>
							<i>Dichotomites bidichotomus</i>
						К ₁ v	<i>Astieria astieri</i>
							<i>Thurmannia cf. thurmanni</i>

Дуппов, 1956		Сорней (Sorney, 1957)		Райт (Wright, 1957)		Эристави, 1962	
						Альпийская и Средиземно-морская области	
ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны
K ₁ br ₁	<i>Holcodiscus caillaudianus</i>	K ₁ br ₁	<i>Pulchellia pulchella</i> , <i>Holcodiscus caillaudi</i>	K ₁ br	<i>Crioceratites emericianus</i>	K ₁ br ₁	<i>Pulchellia pulchella</i> и <i>Holcodiscus caillaudi</i>
	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K ₁ h ₂	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K ₁ h	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K ₁ h ₂	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>
		<i>Subsarynella sayni</i>		<i>Subsarynella sayni</i>	K ₁ h ₁	<i>Crioceratites duvali</i>
K ₁ h ₂	<i>Crioceratites nolani</i>	<i>Crioceras duvali</i>	<i>Crioceratites duvali</i>				
K ₁ h ₁	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	<i>Acanthodiscus radiatus</i>				
K ₁ v ₂₊₃	?	K ₁ v ₃	<i>Saynoceras verrucosum</i>	K ₁ v	<i>Kilianella roubaudiana</i>	K ₁ v ₃	<i>Saynoceras verrucosum</i>
	<i>Thurmannites thurmanni</i>	K ₁ v ₂	<i>Kilianella roubaudiana</i>				

Лионский коллоквиум (Colloque..., 1963, 1965)		Друщиц, Михайлова, 1966		Егоян, 1968		Николов, 1969	
						Болгария	
Ярус, п/я	зоны	Ярус, п/я	зоны	Ярус, п/я	зоны	Ярус, п/я	зоны
K ₁ br ₁	<i>Nicklesia pulchella</i>	K ₁ br ₁	<i>Holcodiscus caillaudianus</i>	K ₁ br ₁	<i>Holcodiscus caillaudianus</i>	K ₁ br ₁	<i>Crioceratites emerici</i>
K ₁ h ₂	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K ₁ h ₂	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K ₁ h ₂	<i>Speetonicerias subinversum</i> И <i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K ₁ h ₂	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>
	<i>Subsainella sayni</i>		<i>Craspedodiscus phillipsi</i>		<i>Subsainella sayni</i>		
K ₁ h ₁	<i>Crioceratites duvali</i>	K ₁ h ₁	<i>Crioceratites duvali</i> - <i>Speetonicerias versicolor</i>	K ₁ h ₁	<i>Crioceratites nolani</i>	K ₁ h ₁	<i>Oosterella cultrata</i>
	<i>Acanthodiscus radiatus</i>		<i>Acanthodiscus radiatus</i>		<i>Acanthodiscus radiatus</i>		<i>Acanthodiscus radiatus</i>
	<i>Lyticoceras s. l.</i>						
K ₁ v ₂	<i>Sainoceras verrucosum</i>	K ₁ v ₂₊₃	<i>Thurmannicerias thurmanni</i>	K ₁ v ₂	<i>Neocomites neocomiensis</i>	K ₁ v ₂	<i>Sainoceras verrucosum</i>

Котетшвили, 1979		Друшиц, Горбачик, 1979		Постановления МСК СССР (1981)		Кванталиани, 1985	
Г р у з и я		Юг СССР					
ЯРУС, П/Я	зоны и слои	ЯРУС, П/Я	зоны	ЯРУС, П/Я	зоны	ЯРУС, П/Я	зоны
K ₁ br ₁	Holcodiscus caillaudi и Emericiceras	K ₁ br ₁	Holcodiscus caillaudianus- Holcodiscus kiliani	K ₁ br ₁	Holcodiscus caillaudianus, Nicklesia pulchella	K ₁ br ₁	Holcodiscus caillaudi
K ₁ h ₂	Pseudothurmannia angulicostata	K ₁ h ₂	Pseudothurmannia angulicostata- Cras. discofalcatus	K ₁ h ₂	Pseudothurmannia angulicostata- Craspedodiscus discofalcatus Subsajnella sayni- Speet. subinversum	K ₁ h ₂	Pseudothurmannia mortilleti
	СЛОИ С. Speetoniceras subinversum		Speetoniceras inversum- Subsajnella sayni				Speetoniceras inversum
K ₁ h ₁	СЛОИ С Crioceratites duvalli и Cr.nolani	K ₁ h ₁	Acanthodiscus radiatus- Leopol.leopoldiana	K ₁ h ₁	Crioceratites nolani Acanthodiscus radiatus	K ₁ h ₁	Crioceratites sablieri
	СЛОИ С Lyticoceras amblygonium и Leopoldia bargamensis dubisiensis		Lyticoceras noricum- L. amblygonium				Acanthodiscus radiatus - Endemoceras amblygonium
K ₁ v ₂	СЛОИ С Neocomites neocomiensis Thurmanniceras camplitoxus	K ₁ v ₂	зоны не выделены	K ₁ v ₂	Saynoceras verrucosum Neocomites neocomiensis	K ₁ v ₂	Neocomites neocomiensis - Saynoceras verrucosum

Ог (Naug, 1911)		Мюллер, Шенк (Müller, Schenk, 1943)		Дуппов, 1956		Сорней (Sorney, 1957)	
ярус, П/я	зоны	ярус, П/я	зоны	ярус, П/я	зоны	ярус, П/я	зоны
апт- ский (K ₁ a)	Parahoplites deshayesi Ancyloceras matheroni	K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi	K ₁ a ₁	Deshayesites ex gr. deshayesi	K ₁ a ₁	Parahoplites weissii Procheloniceras albrechtiaustriacae
барремский (K ₁ br)	Heteroceras astierianum	K ₁ br	Costidiscus recticostatus	K ₁ br ₂	Heteroceras ex gr. astierianum	K ₁ br ₂	Heteroceras astieri Macroscephites yvani
	Macroscephites yvani		Heteroceras astierianum		Imerites giraudi		
	Pulchellia pulchella и Holcodiscus caillaudianus		Paraerioceras emerici	K ₁ br ₁	Holcodiscus caillaudianus	K ₁ br ₁	Pulchellia pulchella, Holcodiscus caillaudi ИЛИ Crioceras emerici
	Parahoplites angulicostatus	Pseudothurmannia angulicostata	Pseudothurmannia angulicostata		K ₁ h ₂		Pseudothurmannia angulicostata
	Desmoceras sayni	K ₁ h	Subsaynella sayni	K ₁ h ₂		Crioceratites nolani	Subsaynella sayni
готер- рив- ский (K ₁ h)	Crioceras duvali		Crioceras duvali		K ₁ h ₁	Crioceras duvali	

Баррем

Продолжение таблицы II

Эристави, 1962		Лионский коллоквиум (Colloque..., 1963, 1965)		Егоян, 1964, 1968		Друшиц, Михайлова, 1966	
Альпийская и Средиземно-морская области				Северо-Западный Кавказ		Северный Кавказ	
ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны и слои
K _{1a1}	<i>Deshayesites weissii</i> и <i>Cheloniceras albrechtiaustriacae</i>	K _{1a1}	<i>Deshayesites deshaysesi</i>	K _{1a1}	<i>Deshayesites weissii</i> и <i>Procheloniceras albrechtiaustriacae</i>	K _{1a1}	<i>Deshayesites weissii</i> . <i>Procheloniceras albrechtiaustriacae</i>
K _{1br2}	<i>Heteroceras astieri</i> и <i>H. leenhardti</i>	K _{1br2}	<i>Silesites seranonis</i>	K _{1br2}	<i>Heteroceras astierianum</i>	K _{1br2}	СЛОИ С <i>Colchidites securiformis</i> и др.
K _{1br1}	<i>Pulchellia pulchella</i> и <i>Holcodiscus caillaudi</i>	K _{1br1}	<i>Niklesia pulchella</i>	K _{1br1}	<i>Holcodiscus caillaudianus</i>	K _{1br1}	СЛОИ С <i>Holcodiscus caillaudianus</i> и др.
K _{1h2}	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K _{1h2}	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>	K _{1h2}	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i> (ИЛИ <i>Speetoniceras subinversum</i> <i>Pseudothurmannia angulicostata</i> ; 1968)	K _{1h2}	<i>Pseudothurmannia angulicostata</i>
K _{1h1}	<i>Crioceratites duvali</i>		<i>Subsaxynella sayni</i>				<i>Craspedodiscus phillipsi</i> <i>Lamellaptychus angulicostatus</i>
	<i>Acanthodiscus radiatus</i>	K _{1h1}	<i>Crioceras duvali</i>	K _{1h1}	<i>Crioceratites duvali</i>		

Баррем

Продолжение таблицы II

Николов, 1969		Запад Средней Азии (Постановления МСК, 1977)		Товоина, 1979		Котетивили, 1979	
Болгария				Туркмения		Грузия	
Ярус, П/Я	зоны	Ярус, П/Я	зоны и слои	Ярус, П/Я	зоны и слои	Ярус, П/Я	зоны и слои
K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi	K ₁ a ₁	Desh.tuarkyricus	K ₁ a ₁	Desh.tuarkyricus	K ₁ a ₁	Procheloniceras albrecti- austriacae и Deshayesites weissi
			Turkmeniceras turkmenicum		Turkmeniceras turkmenicum		
K ₁ br ₂	Heteroceras astierianum	K ₁ br ₂	СЛОИ С Colchidites, Imerites и Heteroceras	K ₁ br ₂	СЛОИ С Colchidites nicortsmindensis	K ₁ br ₂	Colchidites securiformis
					Imerites ex gr. giraudi (слои с тетероператидами)		Imerites giraudi
K ₁ br ₁	Crioceratites emerici	K ₁ br ₁	СЛОИ С Orbitolina sp.	K ₁ br ₁		K ₁ br ₁	Subpulchellia plana и Heinzia matura
							Moicodiscus caillaudi и Emericiceras emerici
K ₁ h ₂	Pseudothurmannia angulicostata	K ₁ h ₂	СЛОИ С Glosseudesia semistriata	K ₁ h ₂		K ₁ h ₂	Pseudothurmannia angulicostata
	Subsarynella sayni						СЛОИ С Speetoniceras subinversum
K ₁ h ₁	Oosterella cultrata	K ₁ h ₁	СЛОИ С Cyclothyris irregularis	K ₁ h ₁		K ₁ h ₁	СЛОИ С Crioceratites duvali и Crioceratites nolani

Друшиц, Горбачик, 1979		Постановления МСК СССР (1981)		Кванталаян, 1985	
Юг СССР					
ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/я	зоны
K ₁ a ₁	Turkmeniceras turkmenicum	K ₁ a ₁	Turkmeniceras turkmenicum	K ₁ a ₁	Deshayesites tuarkyricus
					Turkmeniceras turkmenicum
K ₁ br ₂	Colchidites securiformis	K ₁ br ₂	Colchidites securiformis	K ₁ br ₂	Colchidites securiformis
	Imerites giraudi		Silesites seranonis-		Imerites giraudi
	Silesites seranonis		Barremites strettostoma		Hemihoplites soulieri- Silesites seranonis
K ₁ br ₁	Holcodiscus caillaudianus	K ₁ br ₁	Holcodiscus caillaudianus	K ₁ br ₁	Subpulchellia plana
	Holcodiscus kiliani		Nicklesia pulchella		Holcodiscus caillaudi
K ₁ h ₂	Pseudothurmannia angulicostata-Craspedodiscus discofalcatus	K ₁ h ₂	Pseudothurmannia angulicostata Craspedodiscus discofalcatus	K ₁ h ₂	Pseudothurmannia mortilleti- Craspedodiscus discofalcatus
	Speetoniceras inversum- Subsaynella sayni		Subsaynella sayni- Speetoniceras subinversum		Speetoniceras inversum - Subsaynella sayni
K ₁ h ₁	Acanthodiscus radiatus- Leopoldia leopoldiana	K ₁ h ₁	Crioceratites nolani Acanthodiscus radiatus	K ₁ h ₁	Crioceratites sablieri

Килман (Kilian, 1907-1912)		Ог (Oug, 19011)		Мюллер, Шенк (Müller, Schenk, 1943)		Кастани (Castany, 1951)		
Средиземноморская провинция						Восточный Тунис		
	зоны	ярус	зоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/ярус	зоны	
Гольфет (зона по Фрэнзу) (K _{1al})	Hoplites tardefurcatus, H.regularis	K _{1al}	Hoplites tardefuroatus	K _{1al}	Leumeriella tardefurcata	K _{1al}	Leumeriella tardefurcata	
	Parahoplites nolani и Douvilleiceras nedosocostatum, D.bigoureti	K _{1a}	Douvilleiceras nedosocostatum		Acanthoplites jacobi	K _{1a}	калсак	Douvilleiceras nedosocostatum - Acanthoplites bigoureti
а п т (K _{1a})	Douvilleiceras subnedosocostatum и D.buxtorfi		Douvilleiceras subnedosocostatum, Oppelia nisus	Cheloniceras subnedosocostatum	K _{1a}			гаргаз
	Hoplites furcatus и Oppelia nisus		Parahoplites deshayesi и Ancyloceras matheroni	Cheloniceras martini			Hoplites furcatus	
	Parahoplites deshayesi, Ancyloceras matheroni			Parahoplites deshayesi и Ancyloceras matheroni			Deshayesites deshayesi	бедуль
Баррем (K _{1br})	Heteroceras astierianum		K _{1br}	Heteroceras astierianum- Macroscaphites yvani	K _{1br}		(K _{1br})	

Ренгарген, 1951		Лушова, 1956		Сорней (Sorney, 1957)		Эрстван, 1962				
						Альпийская и Средиземно-морская области				
ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/я	зоны			
K ₁ a ₁	<i>Leumeriella tardefurcata</i> , <i>L. bogdanovitchi</i>	K ₁ a ₁	<i>Leumeriella tardefurcata</i>	K ₁ a ₁	<i>Leumeriella tardefurcata</i>	K ₁ a ₁	<i>Leumeriella tardefurcata</i>			
	<i>Hypacanthoplites jacobi</i> , <i>Hyp. tscharloakensis</i>		<i>Acanthoplites jacobi</i>		классе		<i>Acanthoplites bigoureti</i> - <i>Diadochoceras nodosocostatum</i>	K ₁ a ₂	<i>Acanthoplites bigoureti</i> - <i>Diadochoceras nodosocostatum</i>	Hyp. jac. Ac. nolani
	<i>Hypacanthoplites nolani</i>		<i>Acanthoplites nolani</i>							
K ₁ a ₂	<i>Acanthoplites aschiltaensis</i>	K ₁ a ₂	<i>Acanthoplites aschiltaensis</i>	классе	<i>Cheloniceras subnodosocostatum</i> - <i>Ch. buxtorfi</i>	K ₁ a ₂	<i>Colombiceras tobleri</i>			
	<i>Parahoplites melchioris</i>		<i>Parahoplites melchioris</i>				Dufrenoya furcata - Aconeceras nisum	K ₁ a ₁	<i>Deshayesites deshayesi</i>	
	<i>Colombiceras gargasense</i>		<i>Acanthoplites tobleri</i> - <i>Cheloniceras subnodosocostatum</i>							Deshayesites deshayesi
K ₁ a ₁	<i>Dufrenoya subfurcata</i>	K ₁ a ₁	<i>Deshayesites ex gr. deshayesi</i>	классе	<i>Parahoplites weissii</i> - <i>Procheloniceras albrechtiaustriacae</i>	K ₁ a ₁	<i>Deshayesites weissii</i> - <i>Cheloniceras</i>			
	<i>Deshayesites dechyii</i> , <i>D. weissii</i>						Deshayesites deshayesi	Deshayesites weissii - Cheloniceras		
									<i>Matheronites ridzewskyi</i> , <i>Imerites densecostatus</i>	K ₁ br ₂
<i>Heteroceras astieri</i> , <i>Paracrioceras emericii</i>	<i>Heteroceras astieri</i> - <i>Macroscaphites yvanti</i>									

Лионский коллоквиум (Colloque..., 1963, 1965)		Кейс (Casey, 1965)		Друшиц, Михайлова, 1966		Еголин, 1968	
		А н г л и я		Северный Кавказ		.	
ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны, подзоны	ярус, п/я	зоны	ярус, п/ярус	зоны
K ₁ al ₁	Leuermiella tardefuroata	K ₁ al ₁	Leuermiella tardefuroata	K ₁ al ₁	Leuermiella tardefuroata	K ₁ al ₁	Leuermiella tardefuroata
	Diadochoceras nodosocostatum		Н. ang- licus		Н. rub- ricosus		Н. ang- licus
K ₁ a ₂	Cheloniceræ subnodosocostatum	K ₁ a ₂	Parahoplites nutfieldensis	K ₁ a ₂	Parahoplites melchioris	K ₁ a ₂	Colombicera: tobleri- Parahoplites melchioris
	Acenoceras nisum		Cheloniceræ martinoides		Cheloniceræ subnod- osocostatum-Colombice- ras crassicostratum		Epicheloniceras tachernyschewi- Colomb. crassicostratum
K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi	K ₁ a ₁	Tropæum bowerbanki	K ₁ a ₁	Dufrenoya furcata- D. subfuroata	K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi
			Deshayesites deshayesi		Deshayesites dechy- Deshayesites deshayesi		Deshayesites deshayesi
Верхний баррем (K ₁ br ₂)	Silesites seranonis	Барремский (K ₁ br)	Deshayesites forbesi	K ₁ br ₂	Deshayesites weiss- Procheloniceras albrechtiaustriæ	K ₁ br ₂	Deshayesites weiss- Procheloniceras albrechtiaustriæ
			Prodeshayesites fissicostratus		Heteroceras astierianum- Colobidites securiformis		Heteroceras astierianum

Никалов, 1969		Кешер (Кешег, 1971, 1973, 1976)		Додманидзе, 1972		Шарикадзе, 1975, 1977	
Болгария		ФРГ		Юго-Восточная периферия Даврильского массива (Грузия)		Сыная периферия Даврильского массива (Грузия)	
ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны и слои
K ₁ al ₁		K ₁ al ₁	Leumeriella tardefurcata, Leumeriella abrahami	K ₁ al ₁	Leumeriella tardefurcata	K ₁ al ₁	Leumeriella tardefurcata
K ₁ a ₃	Diadochoceras nodosocostatum	K ₁ a ₂	Нурсanthoplites Jacobi	K ₁ a ₃	Нурсanthoplites Jacobi (?)	K ₁ a ₃	Нурсanthoplites Jacobi
			Acanthoplites nolani		Acanthoplites nolani		СЛОИ с Protacanthoplites
K ₁ a ₂	Chelonicerias (E.) subnodosocostatum	K ₁ a ₁	Parahoplites nutfieldensis	K ₁ a ₂	Colombicerias tobleri	K ₁ a ₂	Colombicerias tobleri
			E. laticostatum		Epicheloniceras subnodosocostatum - E. tschernyschewi		Epicheloniceras martini
	T. drewi		Dufrenoyia furcata (?)		Dufrenoyia furcata		
	Aconeceras nisum		Dufrenoyia furcata - T. bowerbanki		Dufrenoyia furcata (?)		Dufrenoyia furcata
K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi	K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi	K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi	K ₁ a ₁	Deshayesites deshayesi
			Deshayesites weissii		Deshayesites weissii, Procheloniceras albrechtiaustriacae (?)		Procheloniceras albrechtiaustriacae
			Prodeshayesites tenuicostatus (=fissicostatus)				
K ₁ br ₂	Heteroceras astierianum	K ₁ br ₂	Parancyloceras bidentatum - P. scalare (= E. aegoceras)	K ₁ br ₂	Colchidites securiformis	K ₁ br ₂	Colchidites securiformis
			Simancyloceras etolleyi				Imerites giraudi
							СЛОИ с Matheronites

Товбика, 1979		Котетинали, 1979		Друшци, Михайлова, 1979	
Туркмения		Г р у з и я			
ярус, п/ярус	горизонт, зона	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны
K _{1a1}	<i>Leumeriella tardefurcata</i>	K _{1a1}	<i>Leumeriella tardefurcata</i>	K _{1a1}	tardefurcata-scrampeni
K _{1a3}	<i>Hypacanthoplites jacobii</i>	K _{1a3}	<i>Hypacanthoplites jacobii</i>	K _{1a3}	jacobii
	<i>Acanthoplites nolani</i>		<i>Acanthoplites nolani</i>		nolani-nodosocostatum
	<i>Acanthoplites prodromus</i>				
	горизонт с <i>Protac. monilis</i>				
K _{1a2}	<i>Parahoplites melchioris</i>	K _{1a2}	<i>Colombiceras tobleri</i>	K _{1a2}	melchioris
	<i>Epicheloniceras subnodosocostatum</i>		<i>Epicheloniceras subnodosocostatum</i>		crassicostratum-subnodosocostatum
K _{1a1}	<i>Dufrenoyia furcata</i>	K _{1a1}	СКОМ С <i>Dufrenoyia furcata</i>	K _{1a1}	furcata
	<i>Deshayesites deshayesi</i>		<i>Deshayesites deshayesi</i>		deshayesi
	<i>Deshayesites weissii</i>		<i>Procheloniceras albrechtiaustriacae</i> - <i>Deshayesites weissii</i>		weissii - albrechtiaustriacae
	<i>Deshayesites tuarkyrusii</i>				
K _{1br2}	<i>Turkmeniceras turkmenicum</i>	K _{1br2}	<i>Colchidites securiformis</i>	K _{1br2}	turkmenicum
	<i>Colchidites Imerites</i>				securiformis

Дружин, Горбачик, 1979		Постановления МКК СССР (1981)		Кванталаян, 1985	
Вг СССР					
ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны
K ₁ al ₁	<i>Leumeriella tardefurcata</i>	K ₁ al ₁	<i>Proleumeriella schrameni</i>	K ₁ al ₁	<i>Proleumeriella schrameni</i>
K ₁ a ₃	<i>Hypacanthoplites jacobi</i>	K ₁ a ₃	<i>Hypacanthoplites jacobi</i>	K ₁ a ₃	<i>Hypacanthoplites jacobi</i>
	<i>Acanthoplites nolani- Diadochoceras nodosocostatum</i>		<i>Acanthoplites nolani</i>		<i>Acanthoplites nolani</i>
K ₁ a ₂	<i>Parahoplites melchioris</i>	K ₁ a ₂	<i>Parahoplites melchioris</i>	K ₁ a ₂	<i>Parahoplites melchioris- Colombiceras tobleri</i>
	<i>Colombiceras crassicosatum- Epichel. subnodosocostatum</i>		<i>Colombiceras crassicosatum- Epichel. subnodosocostatum</i>		<i>Epicheloniceras subnodosocostatum</i>
K ₁ a ₁	<i>Dufrenoya furcata</i>	K ₁ a ₁	<i>Dufrenoya furcata</i>	K ₁ a ₁	<i>Dufrenoya furcata</i>
	<i>Deshayesites deshayesi</i>		<i>Deshayesites deshayesi</i>		<i>Deshayesites deshayesi</i>
	<i>Deshayesites weissii- Procheloniceras albrechtiaustriacae</i>		<i>Deshayesites weissii- Procheloniceras albrechtiaustriacae</i>		<i>Deshayesites weissii</i>
	<i>Turkmeniceras turkmenicum</i>		<i>Turkmeniceras turkmenicum</i>		<i>Deshayesites tuarkyricus</i>
K ₁ br ₂	<i>Colchidites securiformis</i>	K ₁ br ₂	<i>Colchidites securiformis</i>	K ₁ br ₂	<i>Colchidites securiformis</i>

Киллиан (Kilian, 1907-1913)		Ог (Og, 1911)		Спат, Кейси, Оуэн (Spath, 1930-1941; Casey, 1961; Owen, 1971)		Мюллер, Шенк (Müller, Schenk, 1943)		
Средиземноморская провинция				А н г л и я				
ярус	зоны	ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны	
Орбония (ярус) О р б о н и я (я р у с) Т е т т о л	Schloenbachia (Mortoniceras) inflata	Средний (2 зона)	Mortoniceras inflatum	K _{1a1}	Dispar (Pleurohoplitan)	K _{1a1}	Stoliczkaia dispar	
	Hoplites dentatus и Acanthoceras lyelli		Mortoniceras hugardianum		Hoplites dentatus		K _{1a2}	Inflatum (Eusteroceatan)
		Hoplites tardefurcatus и Hoplites regularis		Hoplites tardefurcatus				ПОДСОНА Dipoloceras cristatum ¹⁾
			Euhoplites lautus					
			Euhoplites loricoatus					
		Parahoplites nolani и Douvilleiceras nodosocostatum	K _{1a1}	Douvilleiceras nodosocostatum	K _{1a1}		Hoplites dentatus	Hoplites dentatus
							Douvilleiceras mammillatum	Douvilleiceras mammillatum
		K _{1a}	Douvilleiceras subnodosocostatum	Oppelia nius	K _{1a}		Leymeriella tardefurcata	Sonneratia trinitensis
							Leymeriella tardefurcata	Leymeriella tardefurcata
	K _{1a}	Douvilleiceras subnodosocostatum	Oppelia nius	K _{1a}	Hypacanthoplites jacobi		Acanthoplites jacobi	
Parahoplites nutfieldensis					A nolani			
K _{1a}	Douvilleiceras subnodosocostatum					K _{1a2}	Chelonoceras subnodosocostatum	

1) Спат включает подзону Dipoloceras cristatum в зону Euhoplites lautus и границу среднего и верхнего альба проводит по его кровле. Оуэн включает эту подзону в зону Inflatum проводя границу между подъярусами по ее подошве.

Райт (Wright, 1957)		Эрстам, 1962			Лдонский коллоквиум (Colloque..., 1963, 1965)		Друщиц, Михайлова, 1966	
		Альпийская и Среднеевропейская области					Северный Кавказ	
ярус, п/ярус	зоны	ярус, п/ярус	зоны		ярус, п/ярус	зоны		
K _{1a3}	Stoliczkaia dispar	KON	Stoliczkaia dispar, vragonensis		K _{1a3}	Stoliczkaia dispar	K _{1a3}	Stoliczkaia dispar
	Mortonicerases inflatum		K _{1a3}	Perk pricei		P. inflata H. varicosus		Stoliczkaia blancheti
						Mortonicerases inflatum		Hysterocherases orbigny
K _{1a2}	Euhoplites lautus	K _{1a2}	Euhoplites lautus		K _{1a2}	Dipolocherases cristatum	K _{1a2}	Anahoplites intermedius
	Hoplites dentatus		Hoplites dentatus			Euhoplites lautus		
K _{1a1}	Douvilleicerases mammillatum	K _{1a1}	Douvilleicerases monile		K _{1a1}	Douvilleicerases mammillatum	K _{1a1}	Leymeriella tardefurcata
	Leymeriella tardefurcata		Leymeriella tardefurcata			Leymeriella tardefurcata		
K _{1a}	Diadochocerases nodosocostatum	K _{1a3}	Acanthohop- lites bigou- reti	Нур- jacobi	K _{1a2}	Diadochocerases nodosocostatum	K _{1a1}	Hypacanthoplites jacobi
	Parahoplites nutfieldensis		K _{1a2}	Diadochocerases nodosococostatum				A. nolani
				Colombicerases tobleri			Parahoplites melchioris	

Еголя, 1968			Добжанидзе, 1972		Савельев, 1973		Шаржадзе, 1975, 1977	
Северный Кавказ			Юго-Восточная периферия Дзгурьского массива (Грузия)		Маггьшлак		Южная периферия Дзгурьского массива (Грузия)	
ярус. п./ярус	зоны		ярус. п./ярус	зоны	ярус. п./ярус	зоны	ярус. п./ярус	зоны и слои
K ₁ al ₃	Stoliczkaia dispar		K ₁ al ₃	Perinquieria inflata ?	K ₁ al ₃	Lepthoplites cantabrigiensis	K ₁ al ₃	Mortoniceras rostratum
	Perinquieria inflata Hysterocheras orbigny					Perinquieria inflata		слои с Aucellina gryphaeoides
	Dipoloceras cristatum					Anahoplites rossicus		Mortoniceras inflatum Hysterocheras orbigny
K ₁ al ₂	Anahoplites daghestanensis Euhoplites truncatus		K ₁ al ₂	?	K ₁ al ₂	Anahoplites intermedius	K ₁ al ₂	слои с Inoceramus anglicus I. concentricus
	Hoplitites dentatus					Hoplitites dentatus		Oxytropidoceras
	Douvillieceras mammillatum		Douvillieceras monile	Hoplitites dentatus	Douvillieceras mammillatum			
K ₁ al ₁	Leymeriella tardefurcata		K ₁ al ₁	Leymeriella tardefurcata	K ₁ al ₁	Leymeriella (Neoleymeriella) regularis Leymeriella (Leymeriella) tardefurcata	K ₁ al ₁	Leymeriella tardefurcata
	классе я	Diadochoceras nodosocostatum (1965, 1969 - классей относит к ангу)		Нупсантихоплитес Якоби Acanthoplites nolani		классе я		Нупсантихоплитес Якоби (?) Acanthoplites nolani
K ₁ a ₂		пара-пара	Colombiceras tobleri Parahoplites melchioris	пара-пара	Colombiceras tobleri		пара-пара	

А л ь б

Продолжение таблицы 13

Котетнишвили, 1977, 1979		Друшвиц, Гурбачик, 1979		Постановления МСК СССР (1981)		Кванталани, 1985	
Г р у з и я		Юг СССР					
Ярус. п/Ярус	зоны и слои	Ярус. п/Ярус	зоны	Ярус. п/Ярус	зоны	Ярус. п/Ярус	зоны
K _{1al3}	Stoliczkaia dispar или Mortoniceras rostratum	K _{1al3}	Stoliczkaia dispar- Lepthoplites falcoides	K _{1al3}	Stoliczkaia dispar	K _{1al3}	Stoliczkaia dispar
	Hysterocheras orbignyi или Mortoniceras inflatum		Mortoniceras inflatum		Mortoniceras inflatum- Hysterocheras orbignyi		Mortoniceras inflatum
	Dipoloceras cristatum (= слой с Actinoceras sulcatum, 1979)		Hysterocheras orbignyi		Anahoplites rossicus		Hysterocheras orbignyi
			Dipoloceras cristatum- Anahoplites rossicus				Anahoplites rossicus
K _{1al2}	Oxytropidoceras roissyanum	K _{1al2}	Anahoplites daviesi	K _{1al2}	Anahoplites daviesi- Daghestanites daghestanensis	K _{1al2}	Anahoplites daviesi- Daghestanites daghestanensis
			Anahoplites intermedius		Anahoplites intermedius		Anahoplites intermedius
	Hoplites dentatus		Hoplites dentatus		Hoplites dentatus		Hoplites dentatus
K _{1al1}	Douvilleiceras mammillatum	K _{1al1}	Douvilleiceras mammillatum	K _{1al1}	Protohoplites archiasianus Sonneratia perinflata	K _{1al1}	Douvilleiceras mammillatum
	Leymeriella tardefurcata		Leymeriella regularis		Leymeriella regularis		Leymeriella regularis
			Leymeriella tardefurcata		Proleymeriella schrammeri		Proleymeriella schrammeri
K _{1a3}	Hypacanthoplites jacobi	K _{1a3}	Hypacanthoplites jacobi	K _{1a3}	Hypacanthoplites jacobi	K _{1a3}	Hypacanthoplites jacobi
	Acanthoplites nolani		Acanthoplites nolani- Disodocheras nodocoelatum		Acanthoplites nolani		Acanthoplites nolani
K _{1a2}	Colombiceras tobleri	K _{1a2}	Parahoplites melchioris	K _{1a2}	Parahoplites melchioris	K _{1a2}	Parahoplites melchioris- Colombiceras tobleri

Расчетная таблица для масштабной линейки бинокля МБС-1
(окуляр 8 и объективы: 4, 7, 2, 1 и 0,6)

8 x 7

(1 деление - 0,015 мм)

1=0,02	11=0,17	21=0,32	31=0,47	41=0,62
2=0,03	12=0,18	22=0,33	32=0,48	42=0,63
3=0,04	13=0,20	23=0,35	33=0,50	43=0,65
4=0,06	14=0,21	24=0,36	34=0,51	44=0,66
5=0,08	15=0,23	25=0,38	35=0,53	45=0,68
6=0,09	16=0,24	26=0,39	36=0,54	46=0,69
7=0,11	17=0,26	27=0,41	37=0,56	47=0,71
8=0,12	18=0,27	28=0,42	38=0,57	48=0,72
9=0,14	19=0,29	29=0,44	39=0,59	49=0,74
10=0,15	20=0,30	30=0,45	40=0,60	50=0,75
51=0,77	61=0,92	71=1,07	81=1,22	91=1,37
52=0,78	62=0,93	72=1,08	82=1,23	92=1,38
53=0,80	63=0,95	73=1,10	83=1,25	93=1,40
54=0,81	64=0,96	74=1,11	84=1,26	94=1,41
55=0,83	65=0,98	75=1,13	85=1,28	95=1,43
56=0,84	66=0,99	76=1,14	86=1,29	96=1,44
57=0,86	67=1,01	77=1,16	87=1,31	97=1,46
58=0,87	68=1,02	78=1,17	88=1,32	98=1,47
59=0,89	69=1,04	79=1,19	89=1,34	99=1,49
60=0,90	70=1,05	80=1,20	90=1,35	100=1,50

8 x 4

(1 деление - 0,025 мм)

1=0,025	11=0,28	21=0,52	31=0,78	41=1,02
2=0,05	12=0,30	22=0,55	32=0,80	42=1,05
3=0,08	13=0,32	23=0,58	33=0,82	43=1,08
4=0,10	14=0,35	24=0,60	34=0,85	44=1,10
5=0,12	15=0,38	25=0,62	35=0,88	45=1,12
6=0,15	16=0,40	26=0,65	36=0,90	46=1,15
7=0,18	17=0,42	27=0,68	37=0,92	47=1,18
8=0,20	18=0,45	28=0,70	38=0,95	48=1,20
9=0,22	19=0,48	29=0,72	39=0,98	49=1,22
10=0,25	20=0,50	30=0,75	40=1,00	50=1,25
51=1,28	61=1,52	71=1,78	81=2,02	91=2,28
52=1,30	62=1,55	72=1,80	82=2,05	92=2,30
53=1,32	63=1,58	73=1,82	83=2,08	93=2,32
54=1,35	64=1,60	74=1,85	84=2,10	94=2,35
55=1,38	65=1,62	75=1,88	85=2,12	95=2,38
56=1,40	66=1,65	76=1,90	86=2,15	96=2,40
57=1,42	67=1,68	77=1,92	87=2,18	97=2,42
58=1,45	68=1,70	78=1,95	88=2,20	98=2,45
59=1,48	69=1,72	79=1,98	89=2,22	99=2,48
60=1,50	70=1,75	80=2,00	90=2,25	99=2,50

8 x 2

(1 деление - 0,05 мм)

1=0,05	11=0,55	21=1,05	31=1,55	41=2,05
2=0,10	12=0,60	22=1,10	32=1,60	42=2,10
3=0,15	13=0,65	23=1,15	33=1,65	43=2,15
4=0,20	14=0,70	24=1,20	34=1,70	44=2,20
5=0,25	15=0,75	25=1,25	35=1,75	45=2,25
6=0,30	16=0,80	26=1,30	36=1,80	46=2,30
7=0,35	17=0,85	27=1,35	37=1,85	47=2,35
8=0,40	18=0,90	28=1,40	38=1,90	48=2,40
9=0,45	19=0,95	29=1,45	39=1,95	49=2,45
10=0,50	20=1,00	30=1,50	40=2,00	50=2,50

8 x 2
(I деление - 0,05мм)

51=2,55	61=3,05	71=3,55	81=4,05	91=4,55
52=2,60	62=3,10	72=3,60	82=4,10	92=4,60
53=2,65	63=3,15	73=3,65	83=4,15	93=4,65
54=2,70	64=3,20	74=3,70	84=4,20	94=4,70
55=2,75	65=3,25	75=3,75	85=4,25	95=4,75
56=2,80	66=3,30	76=3,80	86=4,30	96=4,80
57=2,85	67=3,35	77=3,85	87=4,35	97=4,85
58=2,90	68=3,40	78=3,90	88=4,40	98=4,90
59=2,95	69=3,45	79=3,95	89=4,45	99=4,95
<u>60=3,00</u>	<u>70=3,50</u>	<u>80=4,00</u>	<u>90=4,50</u>	<u>100=5,00</u>

8 x I
(I деление - 0,1 мм)

I=0,10	II=I,10	2I=2,10	3I=3,10	4I=4,10
2=0,20	I2=I,20	22=2,20	32=3,20	42=4,20
3=0,30	I3=I,30	23=2,30	33=3,30	43=4,30
4=0,40	I4=I,40	24=2,40	34=3,40	44=4,40
5=0,50	I5=I,50	25=2,50	35=3,50	45=4,50
6=0,60	I6=I,60	26=2,60	36=3,60	46=4,60
7=0,70	I7=I,70	27=2,70	37=3,70	47=4,70
8=0,80	I8=I,80	28=2,80	38=3,80	48=4,80
9=0,90	I9=I,90	29=2,90	39=3,90	49=4,90
<u>10=I,00</u>	<u>20=2,00</u>	<u>30=3,00</u>	<u>40=4,00</u>	<u>50=5,00</u>

5I=5,10	6I=6,10	7I=7,10	8I=8,10	9I=9,10
52=5,20	62=6,20	72=7,20	82=8,20	92=9,20
53=5,30	63=6,30	73=7,30	83=8,30	93=9,30
54=5,40	64=6,40	74=7,40	84=8,40	94=9,40
55=5,50	65=6,50	75=7,50	85=8,50	95=9,50
56=5,60	66=6,60	76=7,60	86=8,60	96=9,60
57=5,70	67=6,70	77=7,70	87=8,70	97=9,70
58=5,80	68=6,80	78=7,80	88=8,80	98=9,80
59=5,90	69=6,90	79=7,90	89=8,90	99=9,90
<u>60=6,00</u>	<u>70=7,00</u>	<u>80=8,00</u>	<u>90=9,00</u>	<u>100=10,00</u>

8 x 0,6
(I деление - 0,17 мм)

I=0,17	II=I,87	2I=3,57	3I=5,27	4I=6,97
2=0,34	I2=2,04	22=3,74	32=5,44	42=7,14
3=0,51	I3=2,21	23=3,91	33=5,61	43=7,31
4=0,68	I4=2,38	24=4,08	34=5,78	44=7,48
5=0,85	I5=2,55	25=4,25	35=5,95	45=7,65
6=1,02	I6=2,72	26=4,42	36=6,12	46=7,82
7=1,19	I7=2,89	27=4,59	37=6,29	47=7,99
8=1,36	I8=3,06	28=4,76	38=6,46	48=8,16
9=1,53	I9=3,23	29=4,93	39=6,63	49=8,33
<u>10=I,70</u>	<u>20=3,40</u>	<u>30=5,10</u>	<u>40=6,80</u>	<u>50=8,50</u>

5I=8,67	6I=10,37	7I=12,07	8I=13,77	9I=15,47
52=8,84	62=10,54	72=12,24	82=13,94	92=15,64
53=9,01	63=10,71	73=12,41	83=14,11	93=15,81
54=9,18	64=10,88	74=12,58	84=14,28	94=15,98
55=9,35	65=11,05	75=12,75	85=14,45	95=16,15
56=9,52	66=11,22	76=12,92	86=14,62	96=16,32
57=9,69	67=11,39	77=13,09	87=14,79	97=16,49
58=9,86	68=11,56	78=13,26	88=14,96	98=16,66
59=10,03	69=11,73	79=13,43	89=15,13	99=16,83
<u>60=10,20</u>	<u>70=11,90</u>	<u>80=13,60</u>	<u>90=15,30</u>	<u>100=17,00</u>

Таблица 15

Расчетная таблица для снимков с масштабной линейкой,
сфотографированных в РЭМ

Длина измерительной линейки в мм	Кратность увеличения											
	400 _м	200 _м	100 _м	40 _м	20 _м	10 _м	4 _м	2 _м	1 _м	1/4 _м	1/2 _м	1/1 _м
1	2,5	5	10	25	50	100	250	500	1000	2500	5000	10000
2	5	10	20	50	100	200	500	1000	2000	5000	10000	20000
3	7,5	15	30	75	150	300	750	1500	3000	7500	15000	30000
4	10	20	40	100	200	400	1000	2000	4000	10000	20000	40000
5	12,5	25	50	125	250	500	1250	2500	5000	12500	25000	50000
6	15	30	60	150	300	600	1500	3000	6000	15000	30000	60000
7	17,5	35	70	175	350	700	1750	3500	7000	17500	35000	70000
8	20	40	80	200	400	800	2000	4000	8000	20000	40000	80000
9	22,5	45	90	225	450	900	2250	4500	9000	22500	45000	90000
10	25	50	100	250	500	1000	2500	5000	10000	25000	50000	100000

- Акопян В.Т. Меловая система. Геология СССР, т.43, Армянская ССР, геол. опи-санье. М.: Недра, 1970, с.80-113.
- Барсков И.С. Изучение скелета цефалопод при помощи электронного микроскопа. - Тр. ПИН, 1971, т.130.
- Барсков И.С. Микроструктура слоев скелета сепии и спирали и их сопоставление со слоями раковины других моллюсков. - ПЖ, 1973, №3, с.3-13.
- Безносов Н.В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма (Phylloceratina и Lytoceratina). Л., Гостоптехиздат, 1958, 118 с.
- Безносов Н.В., Михайлова И.А. Эволюция юрско-меловых аммонитов. - ДАН СССР, 1983, т.269, №3, с.733-737.
- Богданова Т.Н. Новые барремские аммониты Западной Туркмении. - ПЖ, 1971, №3, с.60-71, а.
- Богданова Т.Н. Нижний апт и пограничные с ним слои Западной и Южной Туркмении (стратиграфия, аммониты). - Автореф. канд. дис., М., МГУ, 1971, 30 с., б.
- Богданова Т.Н. О некоторых дегезитах Западной Туркмении. - Ежегодн. ВПО, 1977, т.19, с.46-69.
- Богданова Т.Н. О расчленении нижнего апта Туркмении. - Ежегодн. ВПО, 1978, т.21, с.70-81.
- Богданова Т.Н. Аммониты семейства Deshayesitidae Туркмении. - Тр. XIX сесс. ВПО, 1979, с.152-169.
- Богданова Т.Н., Лобачева С.В., Прозоровский В.А., Фаворская Т.А. О расчленении берриасского яруса Горного Крыма. - Вестн. Ленинградского ун-ва №6, 1981, геол.-геогр., вып.1, с.5-14.
- Богданова Т.Н., Кванталиани И.В. Новые берриасские аммониты Крыма. - Бюлл. МОИП, т.58, вып.3, отд.геол., 1983, с.70-83.
- Боголюбовская М.Ф. Внутреннее строение раковин некоторых артезианских аммонитов. - ПЖ, 1959, №1, с.49-57.
- Браун Ф. Геофизические факторы и проблема биологических часов. - В кн.: Биологические часы. - М., 1964, с.103-125.
- Гамбашидзе Р.А., Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В. О перерыве в разрезе меловых отложений бассейна р.Ардон (Северный Кавказ). - Сообщ. АН ГССР, 1980, т.100, №1, с.125-128.
- Гамкрелидзе И.П. Строение Северного крыла Рачинско-Лечхумской синклинали. - Тр. Геол. ин-та АН ГССР, н.сер., вып.7, Тбилиси, Мецниереба, 1966, с.1-102.
- Глазунова А.Е. Аммониты апта и альба Копет-Дага, Малого и Большого Балканов и Мангышлака. - Тр. ВСЕГЕИ, М., Гостеолиадат, 1953, 156 с.
- Григорьева О.К. Фауна аммонитов нижнего валанжина из бассейна р.Белой на северном склоне Кавказа (Майкопский район). - Азово-Черноморск. геол. трест. Мат. по геол. и полезн. ископ. Ростов-на-Дону, сб.1, 1938, с.83-122.
- Давиташвили Л.Ш. Курс палеонтологии. - Изд. 2-е, М.-Л., 1949, 835 с.
- Джанелидзе А.И. Геологические наблюдения в Окрибе и смежных частях Рачи и Лечхуми. Тбилиси, изд-во Груз. фил. АН СССР, 1940, 403 с.
- Джанелидзе А.И. К вопросу о механизме образования септ в раковине Ammonoidea. - Сообщ. АН ГССР, 1946, т.7, №9-10, с.623-626.
- Догужаева Л.А. Внутреннее строение раковины и его значение для систематики раннемеловых аммонитов. - Автореф. канд. дисс., М., 1974, 28 с.

- Догужаева Л.А. Новые данные о строении стенки раковины аммонитов. - ДАН СССР, 1980, т.254, №3, с.745-748.
- Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Сифон меловых гетероморфных аммоноидей. - ДАН СССР, 1982, т.264, №4, с.965-968.
- Друщиц В.В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. М.: Изд-во МГУ, 1956, 150 с., а.
- Друщиц В.В. К вопросу о систематике семейства Parahoplitidae - Уч. зап. МГУ, геол., 1956, вып.176, с.105-114, б.
- Друщиц В.В. Нижнемеловые отложения Крыма, Центрального и Северо-Западного Кавказа. - В кн.: "Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма". - Тр. ВНИИГАЗ, М., Гостоптехиздат, 1960, с.35-74.
- Друщиц В.В. О стратиграфическом положении клансейского горизонта. - ДАН СССР, 1963, т.151, №4, с.907-910, а.
- Друщиц В.В. О стратиграфическом положении колхидитовых слоев зоны Colchidites securiformis. - ДАН СССР, 1963, т.152, №6, с.1428-1431, б.
- Друщиц В.В. Моноклиналь Северного склона Кавказа (от р.Хокодзь до р.Асса). - В кн.: Геология СССР, т. IX, Сев.Кавказ, ч. I, геол. описание, М., Недра, 1968, с.244-250.
- Друщиц В.В. Строение раковины и стадии онтогенеза аммонитов по данным электронной микроскопии. - В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных, Владивосток, 1976, с.57-60.
- Друщиц В.В., Барсков И.С., Хиами Н. Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеаптских аммонитов (*Zuercherella*, *Salfeldiella*). - Бюлл. МОИП, отд. геол., 1969, №2, с.157-158.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Догужаева Л.А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей. - ПЖ, 1976, №1, с.41-56.
- Друщиц В.В., Вахрамеев В.А. Границы пры и мела. - В кн.: Границы геологических систем. М., Наука, 1976, с.185-224.
- Друщиц В.В., Горбачик Т.Н. Зональное расчленение нижнего мела СССР по аммонитам и фораминиферам. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1979, №12, с.95-105.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Состояние изученности внутреннего строения раковины аммоноидей. - Бюлл. МОИП, отд. геол., 1973, т.48, вып.6, с.144-145.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (*Ammonoidea*). - ПЖ, 1974, №1, с.42-53.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Внутреннее строение и микроструктура раковины в связи с проблемой систематики аммонитов. (Тез. докл. Всесоюз. совещ. "Новые методы исследований и принципы систематики цефалопод (аммоноидей)"). - М., изд-во МГУ, 1979, с.12-13.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Значение ранних стадий онтогенеза для систематики аммонитид. - Палеонт. Мат. научн. засед. секц. палеонт. МОИП за 1977-1978 годы. М., Наука, 1980, с.35-36.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. М., из-во МГУ, 1981, 238 с.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Строение аммонителли и прямое развитие аммонитов. - ПЖ, 1977, №2, с.57-69.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. Особенности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов. - ПЖ, 1977, №3, с.16-29.
- Друщиц В.В., Кванталиани И.В., Кноррия М.В., Шарикадзе М.З. Некоторые результаты исследования внутреннего строения раковины алтских аммонитов *Chelonisceras* и *Epicheloniceras*. - Сообщ. АН СССР, 1981, т. 104, №3, с.649-652.

- Друшиц В.В., Кванталани И.В., Кнорина М.В., Шарикадзе М.З. Морфогенез раковины двух аптских аммонитов *Cheloniceras Kvatt* и *Ericheloniceras Casey* (Ammonoidea, Cephalopoda). - Вестн. МГУ, геол., 1982, сер.4, №3, с.51-66.
- Друшиц В.В., Кванталани И.В., Кнорина М.В. Морфогенез раковины рода *Tauricoseras* (Ammonoidea, Cephalopoda). - Изв. АН СССР, сер.биол., 1984, т.10, №6, с.394-399.
- Друшиц В.В., Кнорина М.В. Морфогенез родов *Kovsmatella Jacob*, *Ptychoceras d'Orbigny* и общая характеристика литоцератид (Ammonitea). - В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М., МГУ, 1981, с.80-101.
- Друшиц В.В., Месежников М.С., Алексеев С.Н. Строение сифонной системы у аммонитов. - ДАН СССР, 1982, т.264, №1, с.225-229.
- Друшиц В.В., Михайлова И.А. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. - М., изд-во МГУ, 1966, с.190.
- Друшиц В.В., Михайлова И.А. О систематике раннемеловых аммонитов. - ПЖ, 1974, №4, с.32-44.
- Друшиц В.В., Михайлова И.А. Аптский ярус и его зональное деление. - Изв. АН СССР, сер.геол., 1979, №4, с.47-62.
- Друшиц В.В., Михайлова И.А., Кабанов Г.К., Кнорина М.В. Морфогенез симбирских. - ПЖ, 1980, №1, с.55-71.
- Друшиц В.В., Михайлова И.А., Нероденко В.М. Зональное деление аптских отложений Юго-Западного Крыма. - Бюлл. МОИП, отд.геол., 1981, т.56, вып.1, с.95-103.
- Друшиц В.В., Муравин Е.С., Баранов В.Н. Морфогенез раковин средневолевских аммонитов родов *Virgatites*, *Lomoposocovella*, *Epivirgatites*. - Вестн. МГУ, 1983, сер.4, геол., №4, с.35-44.
- Друшиц В.В., Оленни В.Б., Соколов Б.А., Трохова А.А. Новые данные по стратиграфии нижнего мела Центральной Абхазии. - Изв. высш.зав., геол. и разв., 1959, №8, с.37-42.
- Друшиц В.В., Соколов Б.А., Бадуховский А.Н. К стратиграфии нижнемеловых отложений Центральной Абхазии. - Геол. Центр. и Зап.Кавк., тр.Кавк. эксп. ВАГТ и МГУ за 1959-1960 гг., 1962, т.Ш, с.111-120.
- Друшиц В.В., Хиами Н. О некоторых вопросах систематики раннемеловых предсавителей семейства десмоцератид. - Тез. докл. IV научн. отчетн. конф. Геол. фак-та МГУ им. М.В. Ломоносова, 1969, с.173-175а.
- Друшиц В.В., Хиами Н. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов. - Бюлл. МОИП, отд.геол., 1969, №2, с.156-157, б.
- Друшиц В.В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. - ПЖ, 1970, №1, с.35-47.
- Друшиц В.В., Шиманский В.Н. Всесоюзное совещание по систематике и филогении головоногих моллюсков. - ПЖ, хроника, 1983, №1, с.140-142.
- Егоян В.Л. О некоторых аммонитах клансея Западного Кавказа. - Тр. КФ ВНИИ, вып.16, 1965, с.112-160.
- Егоян В.Л. Нижний отдел меловой системы. Северо-Западный Кавказ. - Геол. СССР, т. IX, Сев. Кавказ, ч. I, геол. описание, М.: Недра, 1968, с.232-244.
- Егоян В.Л. Аммониты из клансейских слоев Западного Кавказа. - Тр. КФ ВНИИ Нефть, 1969, вып.19, с.126-316.
- Егоян В.Л. О границе яры и мела. - В кн.: Вопросы стратиграфии верхней яры, М., 1974, с.137-140.

- Егоян В.Д. О границе юрской и меловой систем и объеме берриваса. - Сов.геол., 1975, №4, с.33-47.
- Егоян В.Д. Определение границы юрской и меловой систем. - В кн.: "Верхняя юра и граница ее с меловой системой". Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1979, с.5-8.
- Ермакова С.П. О таксономических признаках раннетриасовых цератитов. - Тез. докл. Всесоюз. совещ.: "Новые методы исследований и принципы систематики цефалопод (аммоноидей)", 1979, с.14-15.
- Захаров Ю.Д. Биостратиграфия и аммоноидей нижнего триаса Южного Приморья. - М., Наука, 1968, 172 с.
- Захаров Ю.Д. Раннетриасовые *Olenekites* и *Keuserlingites* р.Оленек (результаты исследования цератитов в прозрачных шлифах). - В кн.: "Триасовые беспозвоночные и растения Востока СССР", Владивосток, 1970, с.5-39.
- Захаров Ю.Д. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя. - ПЖ, 1971, №1, с.27-36.
- Захаров Ю.Д. Формирование цекума и просифона у аммоноидей. - ПЖ, 1972, №2, с.64-70.
- Захаров Ю.Д. Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей. - ПЖ, 1974, №1, с.30-41.
- Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидей Востока СССР. - М.; Наука, 1978, 224 с.
- Захаров Ю.Д., Кривошапкина В.С. Особенности роста и продолжительности формирования раковины свернутых аммоноидей. - В кн.: Палеозоологический сборник. - Тр. Дальневосточного науч. центр. биол. почв. ин-та АН СССР, н.сер., 1976, т.38(141), с.34-71.
- Захаров Ю.Д., Грабовская В.С. Строение раковины и стадии развития рода *Zelandites* (*Lytoceratida*). - ПЖ, №1, 1984, с.19-29.
- Иванов А.Н. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих. - Уч. зап. Ярославского Гос. пед. ин-та, 1971, вып. 87, с.127-130.
- Иванов А.Н., Стумбур Х.А. О стадиях роста раковины у современного наутилуса. - В кн.: Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов (Сб. науч. тр. Ярославского пед. ин-та), 1975, вып. 142, с.58-69.
- Кабанов Г.К. Скелет белемнитид. Морфология и биологический анализ. - Тр. ПИНа, т.114, М., Наука, 1967, 100 с.
- Казакова В.П. Результаты изучения некоторых тоарских, ааленских и нижнебайосских аммонитов надсемейства *Hidocerataceae* Huatt. - Изд-во МГУ, 1971, 91 с.
- Казанский П.А. Описание коллекции головоногих из меловых отложений Дагестана со списком форм других классов и стратиграфическим очерком. - Изв. Томского технол. ин-та, 1914, т.32, №4, 127 с.
- Какабадзе М.В. Колхидиты и их стратиграфическое значение. - Тр. АН ГССР, нов.сер., 1971, вып. 26, Тбилиси, 117 с.
- Какабадзе М.В. Новые данные по стратиграфии нижнемеловых отложений бассейна р.Ванби. - В кн.: Проблемы геологии Грузии. - Тр. Геол. ин-та АН ГССР, н.сер., 1978, вып. 59, с.187-193.
- Какабадзе М.В. Анцилоцератиды Кга СССР и их стратиграфическое значение. - Тбилиси, Мецниереба, 1981, 196 с.
- Какабадзе М.В. Раннемеловые гетероморфные аммониты (анцилоцератиды и гетероцератиды) Кга СССР и их биостратиграфическое значение. - Автореф. докт. дисс., 1982, 45 с.

- Какабадзе М.В., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. К стратиграфии нижнего алта и смежных отложений Центрального Дагестана. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т.92, №1, с.121-124.
- Какабадзе М.В., Квернадзе А.В. Стратиграфическое расчленение баррем-аптских отложений в бассейне р.Хашупсе (Западная Абхазия). - Сообщ.АН ГССР 1970, т.57, №2, с.361-364.
- Какабадзе М.В. О стратиграфическом положении зоны *Heinzia matura* (баррем, Грузия). - Сообщ. АН ГССР, т.126, №3, 1987, с.577-580.
- Канчели В.И. Дагестан. Геол. СССР, т. IX, Сев.Кавк., ч. I, геол.описание. - М., Недра, 1968, с.250-271.
- Каракаш Н.И. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна. - Об-во естествоисп., отд. геол. и минер., 1907, т.32, вып.51, СПб, 482 с.
- Качарави И.В. Геология Ткварчельского района. - Вестн.Груз.Геол.ин-та, 1933, т. I, ч.2, с.139-163.
- Кванталиани И.В. Новый род *Shaschurvesegia* из клансейских отложений Западной Абхазии. - Тр. ПИИ им.В.И.Ленина, 1968, 2(122), с.62-71.
- Кванталиани И.В. К стратиграфии клансейских отложений южной и юго-восточной периферии Дзирульского массива. - Тр. ХУ научно-техн. конф. ПИИ им.В.И.Ленина, 1970, вып.6, с.199-206,а.
- Кванталиани И.В. К вопросу о развитии некоторых представителей семейства *Parahoplitidae*. - Изв. Геол. об-ва Грузии, 1970, т.7, вып.1, 2, с.25-30,б.
- Кванталиани И.В. К вопросу о наличии зоны *Acanthohoplites prodromus* в отложениях алта Сурамского района. - Тр. ПИИ им.В.И.Ленина, 1971, т. I (141), с.91-96,а.
- Кванталиани И.В. Аптские аммониты Абхазии. - Тбилиси, изд-во ПИИ им.В.И.Ленина, 1971, 175 с., б.
- Кванталиани И.В. О двух новых верхнеаптских аммонитах Грузии. - Тр. ПИИ им. В.И.Ленина, 1974, №4 (168), с.9-12, а.
- Кванталиани И.В. Некоторые малоизвестные аммониты зоны *Nuracanthoplites jacobii*. - Тр. ПИИ им.В.И.Ленина, 1974, №4 (168), с.25-29, б.
- Кванталиани И.В. К вопросу о систематике семейства *Parahoplitidae* Spath - Сообщ. АН ГССР, т.89, №2, 1978, с.397-400.
- Кванталиани И.В. О систематике семейств *Deshayesitidae* и *Leumeriellidae*. - Сообщ. АН ГССР, 1980, т.97, №1, с.121-124.
- Кванталиани И.В. Новые представители семейства *Leumeriellidae* (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1981, т.101, №1, с.81-84.
- Кванталиани И.В. Систематика и филогения семейств *Deshayesitidae* и *Leumeriellidae*. - Изв. Геол.об-ва Грузии, 1980 (1982), №9, с.121-124.
- Кванталиани И.В. Анализ изменения числа септ и межсептальных расстояний у некоторых мезозойских аммоноидей. - Тез. докл. научн. сесс., посв. 60-летию образования СССР, ин-т палеоботаники им.Л.Ш.Давиташвили АН ГССР, 1982, с.23-26.
- Кванталиани И.В. Некоторые особенности строения септальной системы у аммоноидей. - Сообщ. АН ГССР, 1983, т. III, №2, с.341-344.
- Кванталиани И.В. Интерпретация септограмм некоторых мезозойских аммоноидей. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1984, №5, с.124-128, а.
- Кванталиани И.В. О возможной последовательности образования септ у аммоноидей. - Сообщ. АН ГССР, 1984, т. II5, №2, с.437-440, б.
- Кванталиани И.В. Новые данные по внутреннему строению раковин некоторых позднеюрско-раннемеловых аммонитид. - Сообщ. АН ГССР, т. II6, №2, 1984, с.349-352, в.

- Кванталани И.В. Раннемеловые аммонитиды Крыма и Кавказа. - Автореф. докт. дисс., Тбилиси, 1985, 39 с.
- Кванталани И.В., Деддарияни Е.И. О взаимоотношении аптских и альбских отложений Западной Абхазии (в междуречье Псоу и Бзыби). - Сообщ. АН ГССР, 1967, т.48, №2, с.381-386.
- Кванталани И.В., Квакадзе Н.Н. О взаимоотношении нижне- и верхнемеловых отложений Северного крыла Рачинской синклинали. - Сообщ. АН ГССР, 1971, т.61, №3, с.633-636, а.
- Кванталани И.В., Квакадзе Н.Н. Палеогеография Рачи в альб-сеноманское время. - Сообщ. АН ГССР, 1971, т.63, №3, с.641-644, б.
- Кванталани И.В., Квакадзе Н.Н. Готерив теснины Хидикари (Западная Грузия). - Сообщ. АН ГССР, 1981, т.101, №3, с.617-620.
- Кванталани И.В., Квернадзе А.В. О некоторых берриаселлидах среднего течения р.Псоу. - Тр. ППИ им.В.И.Ленина, 1978, №4(205), с.34-38.
- Кванталани И.В., Квернадзе А.В., Шарикадзе М.З. К стратиграфии нижнемеловых отложений среднего течения р.Агуры (Сочинский район). - Научн.тр. ППИ им.В.И.Ленина, 1982, №3 (248), с.44-50.
- Кванталани И.В., Лисенко Н.И. Новые данные о берриасе Центральной части Горного Крыма. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т.89, №1, с.121-124.
- Кванталани И.В., Лисенко Н.И. Новый берриасский род *Tauricocegas*. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т.93, №3, с.629-632, а.
- Кванталани И.В., Лисенко Н.И. К вопросу зонального расчленения берриаса Крыма. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т.94, №3, с.629-632, б.
- Кванталани И.В., Лисенко Н.И. Новые берриасские аммониты Крыма. - Изв.Геол. об-ва Грузии, 1980 (1982), №9, с.3-12.
- Кванталани И.В., Ломинадзе Т.А. К систематике *Perisphinctina* (Ammonoidea)- Сообщ. АН ГССР, 1984, т.116, №3, с.553-556, г.
- Кванталани И.В., Магалашвили Г.И., Квернадзе А.В., Шарикадзе М.З. К вопросу о взаимоотношении сеноманских и нижнемеловых отложений в окрестностях селения Али. - Тр.НИИТИ, 1976, вып.205, с.3-8.
- Кванталани И.В., Назаршвили Т.Ю. К стратиграфии аптских отложений Восточной Абхазии (в междуречье Гализга и Ингури). - Сообщ.АН ГССР,1968, т.49, №2, с.393-398.
- Кванталани И.В., Назаршвили Т.Ю. О неизвестных нижнемеловых белемнитидях Грузии. - Тр. ГИН АН ГССР, н.сер., вып.47, сб.2, 1975, с.132-154.
- Кванталани И.В., Пайчадзе Т.А., Тодриа В.А. О берриасе у "Голубого озера" в ущелье р.Бзыбь (Грузия). - Сообщ. АН ГССР, 1981, т.102, №3, с.621-624.
- Кванталани И.В., Сахаров А.С. Валанжинские аммониты Северного Кавказа - *Geologica Balcanica*, 16,1, София, 1986, с.55-72.
- Кванталани И.В., Шарикадзе М.З. Некоторые малоизвестные аммониты зоны *Nuracanthorplites jaobi*. - Тр. ППИ им.В.И.Ленина, 1974, №4 (168), с.25-30.
- Кванталани И.В., Шарикадзе М.З. О стратиграфическом распространении некоторых средне- и позднеаптских аммонитов на Северо-Западном Кавказе. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т.91, №2, с.369-372.
- Кванталани И.В., Шарикадзе М.З. Некоторые соображения о систематике семейства парагоплатид (*Ammonoidea*). - Сообщ. АН ГССР, 1980, т.100, №2, с.369-372.
- Кванталани И.В., Шарикадзе М.З., Какабадзе М.В. О клансее окрестностей с. Давид-бек (Армянская часть Малого Кавказа). - Научн.тр.ППИ им. В.И.Ленина, 1982, №3(248), с.50-52.

- Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. К вопросу филогении семейства *Acanthoplitidae* (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1982, т.105, №1, с.89-92.
- Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Род *Chaschuresesegae* (Ammonoidea), его объем и систематическое положение. - ПЖ, 1983, №2, с.39-44.
- Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Вопросы систематики семейства *Douvilleicerasatidae*. - Бюлл. МОИП, отд.геол., т.60, вып.1, 1985, с.135.
- Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З., Харашвили О.Г., Ломинадзе Т.А. Особенности морфогенеза раннеаптского рода *Dufrenoyea* Burckhardt (*Deshayesitidae*, Ammonoidea). - Изв. АН ГССР, сер.биол., т.12, №1, 1986, с.57-61.
- Кванталиани И.В., Чубинидзе И.В., Квернадзе А.В., Цирекидзе Л.Р. О стратиграфическом положении клансея и границе между аптом и альбом. - Тр. Груз.отд. ВНИГНИ, 1971, вып.115, с.22-26.
- Котетишвили Э.В. Новые данные о стратиграфии нижнемеловых отложений периферии Дзиркульского массива. - Сообщ. АН ГССР, 1961, т.27, №4, с.427-430.
- Котетишвили Э.В. Нижнемеловые отложения Грузии. - Фонды ГИН АН ГССР, Тбилиси, 1968, 30 с.
- Котетишвили Э.В. Стратиграфия и фауна колхидитового и смежных горизонтов Западной Грузии. - Тр. Геол. ин-та АН ГССР, н.сер., 1970, вып.25, 115 с.
- Котетишвили Э.В. К биостратиграфии верхнебарремских отложений Грузии. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т.93, №2, с.389-392.
- Котетишвили Э.В. Зональная стратиграфия нижнемеловых отложений Грузии и палеобиогеография Кавказской части Средиземноморской области в раннем мелу. - Автореф. докт. дисс., 1982.
- Котетишвили Э.В. Зональная стратиграфия нижнемеловых отложений Грузии и палеооогеография раннемеловых бассейнов Средиземноморской области. - Тр. ГИН АН ГССР, н.сер., вып.91, Тбилиси; Мепцнереба, 1986, 160 с.
- Кудрявцев М.П. Нижнемеловые отложения Восточной части Северного Кавказа (Чечено-Ингушетия и Дагестан). - В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма, Гостоптехиздат, М., 1960, с.12-34, 309-355.
- Лобжанидзе Г.П. К стратиграфии аптских и альбских отложений восточной периферии Дзиркульского массива. - ГИН АН ГССР, вопр.геол., к XII сесс. МГК, 1964, с.255-271.
- Ломинадзе Т.А. Келловейские макроцефалитиды Грузии и Северного Кавказа. - Тбилиси, Мепцнереба, 1967, 208 с.
- Ломинадзе Т.А. Типы усложнения лопастной линии келловейских аммонитид. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т.94, №3, с.733-736.
- Ломинадзе Т.А. Келловейские аммонитиды Кавказа. Тбилиси; Мепцнереба, 1982, 272 с.
- Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Морфогенез некоторых позднеремских родов перисфинктоидей. - Тез. докл. научн. сесс. ин-та палеобиол. им.Л.Ш. Давиташвили, посв. 60-летию образ. СССР, Тбилиси, 1982, с.17-19.
- Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З., Харашвили О.Г. Онтогенетическое исследование раковин двух келловейских родов - *Flabellispirinctes* Mangold et Elmi и *Indosphinctes* Spath (Ammonoidea, Cephalopoda). - Geol. Balcanica, София, 1984, 14, №3, с.59-71.
- Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Харашвили О.Г. Морфогенез раковины келловейских родов *Choffatia* и *Volgaites* (Ammonoidea, Cephalopoda). - Изв. АН ГССР, сер.биол., 1985, т.11, №3.

- Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. Морфогенез раковины волжского рода *Dorsorplanites* Semenov, 1898 (Ammonoidea, Cephalopoda). - Палеонт. сб., №23, 1986, с.27-32.
- Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В. К вопросу о систематике семейства *Dorsorplanitidae* (Ammonoidea). - Сообщ. АН ГССР, 1985, №2, т.II9, с.337-340.
- Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Морфогенез раковины волжских родов аммонитов *Pavlovia Plovaisky* и *Laugelites Spath* (Ammonoidea, Cephalopoda). - Сб. тр.: Ископаемые головоногие моллюски: основные направления изучения, М.: Наука, 1985, с.121-131.
- Лущов Н.П. Нижнемеловые отложения Северо-Западного Кавказа и их фауна. - Тр. ВНИГРИ, н.сер., М.-Л.: Гостоптехиздат, 1952, вып.65, 238 с.
- Лущов Н.П. О терминологии элементов перегородочной линии аммоноидей. - Тр. ВСЕГЕИ, н.сер., 1977, т.202, с.65-85.
- Лущов Н.П., Богданова Т.Н., Прозоровский В.А. Проблема границы баррема и апта. - Тез. докл. VIII сесс. ВГО, 1972, 62 с.
- Лычагин Г.А. Меловая система. Нижний отдел. - В кн.: Геология СССР, т.VIII, Крым, ч.I, геол. описание, М.: Наука, 1969, с.155-179.
- Меледина С.В. Некоторые вопросы систематики аммонитов семейства *Cardioseratiidae*. - Тез. докл. Всесоюз. совещ.: Новые методы исследований и принципы систематики цефалопод (аммоноидей), 1979, с.18-19.
- Месекников М.С. О характере изменения границ палеозоогеографических областей и провинций. - В кн.: Палеобιοгеография Севера Евразии в мезозое, тр. ин-та Геол. и геогр. СО АН СССР, Новосибирск, 1974, вып. 80, с.77-87.
- Мефферт Б.Ф. Геологические исследования в Рачинском уезде Западной Грузии в 1928 г. (предварительный отчет). - Мат. Геол. ком-а по общ. и прикл. геол., 1930, вып.140, ч.I, П, Л., с.73-117.
- Михайлова И.А. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Debayevitidae* Stoyanov. - Вестн. МГУ, 1957, №3, с.173-182.
- Михайлова И.А. Некоторые данные о роде *Acanthohoplites* Sinzow и *Hurasanthohoplites* Spath. - Вестн. МГУ, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., 1958, №1, с.101-108.
- Михайлова И.А. Верхнеаптские парагоплитины Дагестана и Центрального Предкавказья. - Мат. по геол. и металлог. Центр. и Зап. Кавк., тр. Кавк. экп. ВАГТ и МГУ за 1959-1960 гг., 1962, т.3, с.132-148.
- Михайлова И.А. О систематическом положении и объеме рода *Diadossergas* Nyatt. - ПЖ, 1963, №3, с.65-77.
- Михайлова И.А. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* (к границе баррема и апта). - Изв. АН СССР, сер. геол., 1970, №6, с.107-113.
- Михайлова И.А. О малоизвестном роде аммонитов из клансейского горизонта (нижний мел). - ПЖ, 1972, №3, с.78-86.
- Михайлова И.А. Об онтогенезе аммонитов семейства *Leumeriellidae*. - ПЖ, 1973, №3, с.26-33.
- Михайлова И.А. Об онтогенезе некоторых представителей семейства *Hoplitidae* (Ammonoidea). - ПЖ, 1975, №2, с.46-54.
- Михайлова И.А. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. - ПЖ, 1976, №1, с.57-66, а.
- Михайлова И.А. Дувиллейцератиды, их систематика и филогения. - В кн.: Списание на Българското геологическо дружество, год XXVII, 1976, кн.3, София, с.256-273, б.

- Михайлова И.А. Эволюция аптских амmonoидей. - ПЖ, 1979, №3, с.3-11.
- Михайлова И.А. Филогения высших таксонов меловых амmonoитов. - ДАН СССР, 1980, т.251, №6, с.1500-1503.
- Михайлова И.А. Методика онтогенетического изучения амmonoидей. - Булл.МОИП, отд.геол., 1982, т.57, вып.3, с.107-114.
- Михайлова И.А. Система и филогения меловых амmonoидей. М.: Наука, 1983, 280 с.
- Мордвичко Т.А. Унифицированная схема стратиграфии нижнемеловых отложений Северного Кавказа и Предкавказья. - В кн.: Всесоюз. совещание по разраб. униф. схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л.: Гостехиздат, 1956, с.37-56.
- Мордвичко Т.А. Нижнемеловые отложения юго-восточных районов Северного Кавказа и Предкавказья. - Изд-во АН СССР, ч.1, 1960, 238 с., ч.11, 1962, М.-Л., 294 с.
- Москвин М.М. Стратиграфия верхнемеловых отложений Северного Кавказа. - Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. Тр. ВНИИГаз, 1959, 500 с.
- Нижний мел Юга СССР. М.; Наука, 1985, 224 с.
- Нупудбадзе К.Ш. Брахиоподы нижнего мела Западной Грузии. - Тр. ГИН АН ГССР, 1945, т.П(VII), с.146-240.
- Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие. М.: Госгеолтехиздат, 1958, 2, 359 с.
- Папая Д.Ю. Об открытии верхнеюрских и нижнемеловых отложений в пределах Храмского массива. - Сообщ. АН ГССР, 1970, т.58, №1, с.113-116.
- Попов Ю.Н. Биологическое и систематическое значение септы и лопастной септы амmonoидей. - ПЖ, 1959, №4, с.41-46.
- Постановления МСК и его постоянных комиссий. - Вып.19, Л., 1981, с.59-81.
- Прозоровский В.А., Коротков В.А., Мамонтова Е.В. и др. Неком Западной Туркмении. - Тр. ВСЕГЕИ, н.сер., т.51, Л.: Гостехиздат, 1961, 223с.
- Ренгартен В.П. Геологический очерк окрестностей Мацестинских и Агурских минеральных источников. - Геол.ком., по общ. и прикладн.геол., 1927, вып.56, 108 с.
- Ренгартен В.П. Палеонтологическое обоснование стратиграфии нижнего мела Большого Кавказа. - Вопр. литол. и стратигр. СССР, памяти акад. А.Д. Архангельского, 1951, с.35-66.
- Ренгартен В.П. Стратиграфия меловых отложений Малого Кавказа. - В кн.: Региональная стратиграфия СССР, 1959, т.6. 540 с.
- Ренгартен В.П. Опорные разрезы нижнемеловых отложений Дагестана. - Изд-во АН СССР, М.-Л., 1961, 87 с.
- Решения Межведомственного стратиграфического совещания по Мезозои Средней Азии (Самарканд, 1971), МСК, Л., 1977, 48 с.
- Руженцев В.Е. Эволюция и функциональное значение перегородок амmonoитов. - Изв. АН СССР, сер.биол., 1946, М.-Л., с.675-706.
- Руженцев В.Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских амmonoитов. - Тр.ПИИ, 1949, т.XX, с.183-198.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей. - Тр. ПИИ, 1960, т.83, 331 с.
- Руженцев В.Е. Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие I. Надотряд Амmonoidea. - Изд-во АН СССР, М., 1962, с.243-334.
- Руженцев В.Е. О методике исследования и описания амmonoидей. - ПЖ, 1964, №1, с.120-130.
- Руженцев В.Е., Шиманский В.Н. Нижнемеловые свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. - Тр.ПИИ, т.50, с.1-152.

- Савельев А.А. Стратиграфия и аммониты нижнего альба Мангышлака. - Тр. ВНИГРИ, 1973, вып.323, Л.: Недра, 340 с.
- Савельев А.А. Некоторые черты филогенетического развития мезозойских аммонитов на примере гоэлитид. Тез. докл. Всесоюзн. совещ.: Новые методы исследований и принципы систематики цефалопод (аммоноидей), 1979, с.24-25.
- Сазонова И.Г. Берриасские и нижневаланжинские аммониты Русской платформы. - Тр. ВНИГНИ, 1971, вып.110.
- Сазонов Н.Т. Новые данные о келловейских, оксфордских и кимериджских аммонитах. - Тр. ВНИГНИ, вып.44: Фауна мезозоя и кайнозоя Европейской части СССР и Средней Азии, 1965, с.3-99.
- Саламатин А.Е. Региональная стратиграфическая схема нижнего мела Северо-Восточного Кавказа. - Изв. Сев.Кавк. научн.центра Высшей школы. Естественные науки, 1979, №2, с.74-79.
- Саламатин А.Е., Фролова-Багреева Е.Ф., Мосьякин Ю.А. Валанжинские отложения горных районов ЧИАССР. - В кн.: Геология и нефтегазоносность Восточного Предкавказья. - Тр. ГрозНИИ, 1964, вып.17, М., М.: Наука, с.232-246.
- Сахаров А.С. Опорный разрез берриаса Северо-Восточного Кавказа. - Изв. АН СССР, сер.геол., 1976, №1, с.38-46.
- Сахаров А.С. Стратиграфическая характеристика берриасских отложений Северного Кавказа. - В кн.: Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1979, с.181-186.
- Сахаров А.С. Обоснование наличия верхнего титона на Северо-Восточном Кавказе. - ДАН СССР, 1984, т.278, №2, с.433-435.
- Сахаров А.С., Саламатин А.Е., Кванталиани И.В. Находки поздневаланжинских аммоноидей на Северном Кавказе. - Сообщ. АН ГССР, 1983, 110, №1, с.81-84.
- Сахаров А.С., Шадкин В.Н., Месежников М.С. Пограничные слои юры и мела на Северо-Восточном Кавказе (Путеводитель геол.экс.). - ВНИГРИ, Л., 1987, 64 с.
- Татаршвили Д.И., Сепашвили О.А., Годердзишвили Г.С. Новые данные о палеоцен-эоценовых отложениях Северного борта Гарекхетинской впадины. - Изв. Геол.об-ва Грузии, 1980 (1982), №9, с.132-136.
- Ткачук А.Е. Восточные районы Предкавказья. - В кн.: Геология СССР, т.IX, Сев. Кавказ, ч.I, геол.описание, М.: Недра, 1968, с.271-276.
- Товбина С.З. О верхнебарремских аммонитах Туркмении. - Тр. ВСЕГЕМ, н.сер., 1963, т.109, вып.14, с.98-119.
- Товбина С.З. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*. - ПЖ, 1965, №3, с.40-48.
- Товбина С.З. О зоне *Acanthophrites prodromus* в пограничных отложениях апта и альба Туркмении. - Изв. АН СССР, сер.физ.-техн., хим. и геол. наук, 1968, №2, с.100-108.
- Товбина С.З. Новый род семейства *Parahoplitidae*. - ПЖ, 1970, №3, с.56-65.
- Товбина С.З. К вопросу о систематике и филогении семейства *Parahoplitidae*. - В кн.: Стратиграфия нижнемеловых отложений нефтегазоносных областей СССР, тр.ВНИГРИ, 1979, с.109-122, а.
- Товбина С.З. О границе барремского и аптского ярусов юга и запада Туркмении. - Изв. АН СССР, сер.геол., 1979, №5, с.61-67, б.
- Товбина С.З. Аптские отложения Туркмении. - Сов.геол., 1982, №8, с.49-59.
- Товбина С.З. Зональное расчленение аптского и альбского ярусов Туркмении. - Изв. АН СССР, сер.геол., 1983, №2, с.62-71.

- Троицкая Е.А. Систематическое значение перегородочной линии верхнеюрских аммонитов. - Уч. зап. СГУ; 1955, т.45, с.59-62.
- Троицкая Е.А. Повышение эффективности локомоции аммонитов в процессе их исторического развития. - Тр. УП сесс. ВПО, 1964, с.91-96.
- Халилов А.Г. Нижнемеловые отложения Азербайджанской части Малого Кавказа. - Изд-во АН АзССР, 1959, Баку, 295 с.
- Халилов А.Г., Алиев Г.А. Нижний мел. - В кн.: Геология СССР, т.47, Азербайджанская ССР, геол. описание, М.: Недра, 1972, сс.82-93, 101-109.
- Халилов А.Г. О границе яры и мела и стратиграфическом положении берриаса. - Очерки по геол. Азербайджана, Баку, Элм, 1973, с.211-217.
- Харатишвили Г.Д., Кванталиани И.В., Квернадзе А.В. Новые данные по стратиграфии апта бассейна р.Взыби. - Сообщ. АН ГССР, 1971, т.62, №1, с. 101-104.
- Химшишвили Н.Г. Верхнеюрская фауна Грузии. - Изд-во АН ГССР, 1957, Тбилиси, 313 с.
- Химшишвили Н.Г. Аммоноидеи титона и берриаса Кавказа. - Изд-во АН ГССР, 1976, Тбилиси, 208 с.
- Хосни Хамдан Хамама. Систематика и филогения аптских аммоноидей Северного Кавказа (*Deshayevitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae*). - Автореф. канд. дис., 1985, 22 с.
- Цагарели А.Л. К вопросу о границах средней яры в свете материалов Люксембургских коллоквиумов. - Ежегодн. Венгер. Геол. ин-та, 1971, т.54, вып.2, с.335-344.
- Шарикадзе М.З. Стратиграфия и аммониты нижнего мела южной периферии Дзиркульского массива. - Автореф. канд. дис., 1975, 22 с.
- Шарикадзе М.З. *Procolombiceras* - новый род семейства *Parahoplitidae* из нижнеаптских отложений Грузии. - Сообщ. АН ГССР, 1979, т.94, №2, с.381-384.
- Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В., Квернадзе А.В. О неизвестных представителях рода *Jaubertella* из нижнеальбских отложений Грузии. - Тр. ПИИ им. В.И. Ленина, 1974, №4 (168), с.29-32.
- Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В. О неизвестных нижнеальбских литоцератидах Дзиркульского массива. - Тр. ВНИГНИ, 1975, вып.188, с.12-33.
- Шевырев А.А. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. - Бюлл. МОИП, отд. геол., 1960, т.35, вып.1, с.69-78.
- Шевырев А.А. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей. - ПЖ, 1962, №2, с.21-33.
- Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи юга СССР. - Тр. ПИН АН СССР, 1968, т.119, 272 с.
- Шиманский В.Н. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих. - Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина, 1948, т.52, вып.3, с.77-151.
- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. - Тр. ПИН АН СССР, т.90, 1961, 175 с.
- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А., Безносова Г.А. Вопросы терминологии. - ПЖ, 1959, №1, с.132-137.
- Шульга-Нестеренко М.И. Внутреннее строение раковин артинских аммонитов. - Бюлл. МОИП, отд. геол., н.сер., 1926, т.1У(1-2), т.34, с.81-100.
- Эристави М.С. Нижнемеловые зоны Грузии. - Ин-т геол. и минер. АН ГССР, сб. тр., 1951.

- Эристави М.С. Грузинская глыба в нижнемеловое время. - Тр. ГИН АН СССР, сер. геол., 1952, т. VI (XI), с. 137-210.
- Эристави М.С. Нижнемеловая фауна Грузии. - Тр. ин-та Геол. и минер. АН СССР, Тбилиси: Изд-во АН СССР, Монографии, № 6, 1955, 224 с.
- Эристави М.С. Сопоставление нижнемеловых отложений Грузии и Крыма. - Изд-во АН СССР, М., 1957, 83 с.
- Эристави М.С. Подразделение нижнего мела Альпийской зоны. - Изд-во АН СССР, Тбилиси, Монографии, № II, 1962, 113 с., а.
- Эристави М.С. К вопросу о границе юрской и меловой систем. - В кн.: Стратиграфия юрской системы, докл. Сов. геол. к I Междунар. колл. по юрской системе, изд-во АН СССР, Тбилиси, 1962, с. 105-119, б.
- Эристави М.С. Нижний мел Сочинского района. - Тр. ГИН АН СССР, 1963, т. XIII (XVIII), с. 51-77.
- Эристави М.С. Нижний мел. - В кн.: Геология СССР, т. X, Грузинская ССР, ч. I, геол. описание, М.: Недра, 1964, с. 112-141.
- Яковлева Н.К., Горохова Е.Н. Тафономические наблюдения по аммонитам в волжских и готеривских фосфоритах у с. Глебово Рыбинского района. - Сб. науч. тр. Ярославского пед. ин-та, 1975, вып. 142, с. 87-91.
- Anthula D. J. Über die Kreidefossilien des Kaukasus. - Beitr. Paläont. Geol. Österr. - Ung., 1899, Bd. 12, S. 55-102.
- Arkell W. J. Introduction to Mesozoic Ammonoidea. - In: Treatise on Invertebrate paleontology, part I, Mollusca, 4, Cephalopoda, Ammonoidea, 1957, p. 81-129.
- Arkell W. J., Kummel B., Wright C. W. Mesozoic Ammonoidea. - In: Moore R. C. (edit.). Treatise on Invertebrata Paleontology, part I, Mollusca. 4, Cephalopoda. - Geol. Soc. of America Univ. Kansas Press., 1957, Lawrence, p. 129-471.
- Barbier R., Thieuloy J. P. Etage berriasien; rapports (Coll. Crét. inf., Lyon, 1963). Mem. Bur. Rech. Geol., Paris, t. 34, p. 69-77, 1965.
- Basse E. Ammonoidea. - Traite de Paléontologie. - Probl. d'adaptation et de Phylogénèse, t. II, 1952, pp. 463-555, 581-681.
- Bayer U. Zur ontogenie und Variabilität des Jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum*. - Neues Jahrb. Geol. und Paläont. Abhandlungen, 1972, Bd. 140, N 3, Stuttgart, S. 306-327.
- Bayer U. Cephalopoden-Septen Teil 1: Konstruktionsmorphologie des Ammoniten-Septums. - Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1977, 154 Bd., S. 290-366.
- Bayer U. Constructional morphology of ammonite septa. - Neues Jahrb. Geol. und Paläont. Abh., 1978, Bd. 157, N 1-2, S. 150-155.
- Bidder A. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly Nautilus. - Nature, 1962, vol. 196, p. 451-454.
- Birkelund T. Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites). - Medd. Dansk. Geol. Foren., 1967, Bd. 17, N 1, p. 95-101.
- Birkelund T., Hansen H. Early shell growth and structures of the septa and the siphoncular tube in some Maastrichtian ammonites. - Medd. Dansk. Geol. Foren., 18, N 1, 1968, p. 71-78.
- Birkelund T., Hansen H. Shell ultrastructures of some Maastrichtian ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implication. - Biol. Ser. Dan. Vid. Selsk., Bd. 20, N 6, 1974, 34 p.

- Birkelund T., Hansen H. Further remarks on the postembryonic Hypophylloce-
ras shell. - Bull. Geol. Soc. Denm., 1975, 24, N 1-2, p. 87-92.
- Blind W. Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen. -
Paläont. Z., 1975, 49, N 3, p. 254-267.
- Blind W. Über Anlage und Austormung von Cephalopoden-Septum. - Neues Jahrb.
Geol. und Paläont. Abh., 1980, Bd. 160, N 2, S. 217-240.
- Bohmers J.C.A. Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammono-
ides. Apeldoorn, 1936, S. 125.
- Branco W. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. -
Palaeontogr., 1879, 1880, Bd. 26, S. 15-50; Bd. 27, S. 12-81.
- Brinkmann R. Biostratigraphie des Leymeriellenstammes nebst Bemerkungen zur
Paleogeographie des nordwestdeutschen Alb. - Mitteilungen aus dem
Geologischen Staatsinstitut in Hamburg. H. XXI, 1937, 18 S.
- Buch L. Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, Wel-
che in den älteren Gebirgsschichten vorkommen und über Goniatiten
insbesondere. - Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1832, p. 3-56.
- Busnardo R., Thieuloy J.-P., Moullade M. et al. Hypostratotype mésogée en
de l'Étage Valanginien (Sud-Est de la France). - Les stratotypes
français. Com. Français de Stratigraphie, 1979, v. 6, Paris, 143 p.
- Casey R. The Cretaceous ammonite genus Leymeriella, with a systematic ac-
count of its British occurrences. - Palaeontol., 1957, v. I, pt. 1,
London, p. 29-59.
- Casey R. The stratigraphical palaeontology of the Lower Greensand. - Palae-
ontol., 1961, v. 3, pt. 4, p. 487-621.
- Casey R. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. - Palaeontogr.
Soc., 1964, pt. 5, London, p. 289-398.
- Casey R. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. - Paleontogr.
Soc. London, 1965, pt. 6, p. 399-546.
- Chamberlain J., Westermann G. Hydrodynamic properties of cephalopod shell
ornament. - Palaeontol., v. 2, N 4, 1976, p. 316-331.
- Collignon M. Recherches sur les faunes Albiennes de Madagascar. - Ann. géol.
serv. des Mines de Madagascar. - pt. 16, 1949, 128 p.
- Colloque sur le Crétacé inférieur (Lyon, 1963). - Mem. du Bur. de Recher. géol.
et Min. 34, 1963, (1965), 840 p.
- Colloque sur la limite jurassique-crétacé, Lyon-Neuchâtel. - Mem. Bur. Rech.
Géol. Min., N 86, 1973 (1975), 380 p.
- Coquand H. Sur le klippenkalk des départements du Var et des Alpes-Mariti-
mes. - Bull. Soc. Géol. France, 1871, t. 28.
- Cowan R., Gertman R., Wiggert G. Camouflage patterns in Nautilus and impli-
cations for cephalopod paleobiology. - Lethaia, v. 6, N 2, 1976, p.
211-215.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. On the buoyancy of the pearly Nautilus. -
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1966, N 46, p. 723-759.
- Diener C. Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. - Neues J. Min. Geol.
und Paläontol., Bd. 2, H. 2, 1912, S. 67-89.
- Dimitrova N.Y. Concernant la place systematique et l'origine du genre Pro-
leymeriella Breistroffer et le genre Leymeriella Jacob. - C.R. de
l'Acad. Bulgare de Sci., 1980, t. 33, N 2, p. 241-243.
- Donovan D.T., Callomon J.H., Howarth M.K. Classification of the Jurassic
Ammonitina. - Systematics Assoc. Spec. Vol. N 18, "The Ammonoidea"
1980, p. 101-155.

- Erben H.K. Die Evolution der ältesten Ammonoidea. - Lief. I, N. Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 120, N 2, 1964, p. 107-212.
- Erben H.K. Application of the SEM in Paleobiology. - "Proceedings of the fourth Annual Scanning Electron Microscope Symposium IIT Research Institute Chihago". Illinois, 1971.
- Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Ammonoids: early ontogeny of ultramicroscopical shell structure. - Nature, 1968, v. 219, p. 396-398.
- Erben H.K., Flajs G., Siehl A. Die Frühontogenitische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochlearer Cephalopoden. - Palaeontogr., Stuttgart, 1969, Abt. A, 132, Lief. 1-3, 54 p.
- Grandjean F. Le siphon des ammonites et des belemnites. - Bull. Soc. Géol. France, 1910, ser. 4, t. 10, p. 496-519.
- Holder H. Über Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel Jurassischer Ammoniten. - Palaeontogr., Stuttgart, 1952, Bd. 102, Abt., A., Lf. 1-2, S. 18-48.
- Holder H. Zur Frage des Waschatumsendes bei Ammoniten. - Paläontol. Z., 1960, 34, N1, p. 61-68.
- Hyatt A. Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology. - Bull. of the Mus. of Comp. Zool., v. III, N 5, 1872, p. 71-102.
- Hyatt A. Phylogeny of an acquired characteristic. - Proc. Amer. philos. Soc., 1894.
- Hyatt A. Cycle in the life of the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny). - Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 1897, v. 32, N 10.
- Jacob C. Etudes paléontologiques et stratigraphiques sur la partie moyenne des terrains Crétacés dans les Alpes Françaises. - Trav. Lab. Géol. Univ. Grenoble, 1907, N 8, p. 280-590.
- John R. Über die Lebensweise und Organisation der Ammoniten. - Inaugural-Dissertation, Stuttgart, 1909, S. 53.
- Kilian W. Unterkreide (Palaeocretacium). II Teil. Das Mesozoicum. Lief. 2, 1910, p. 169-288.
- Kilian W. Unterkreide (Palaeocretacium) in Frech. - Lethaea geognostica, Teil II, Bd. III, Abt. I, Lief. 1-3, Stuttgart, 1907-1913, 398 S.
- Kulicki C. Remarks on the embryogeny and Postembryonal development of Ammonites. - Acta Palaeontol. Polonica, Warszawa, 1974, v. 19, N 2, S. 201-230.
- Kulicki C. Structure and mode of origin of the ammonite proseptum. - Acta Palaeontol. Polonica, Warszawa, 1975, v. 20, N 4, p. 535-544.
- Kulicki C. The Ammoniten shell: its structure, development and biological significance. - Palaeontol. Polonica, 1979, N 39, p. 97-142.
- Kullmann J., Wiedmann J. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. - Univ. Kansas. Palaeontol. Contr., 1970, paper, 47, 32, p.
- Kvantaliani I.V. On the systematic position of the Early Cretaceous *Mathoceratinae* Casey (Ammonoidea). - Zitteliana, N 10, München, 1983, p. 703-713.
- Le Hégarat G. Berriasien du Sud-Est de la France. - Lyon, 1973, fasc.1,2, 576 p.
- Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites. - Palaeontol. Polon., 1963, N 12, 92 p.
- Mazenot G. Les Palaeohoplitidae Tithoniques et Berriasien du Sud-Est de la France. - Mém. Soc. Géol. France, n.s., 1939, t.41, fasc.1-4, 303 p.

- Miller A.K., Unklesbay A.G. The Siphuncle of Late Paleozoic Ammonoidea. - J. Palaeontol., 1943, v. 17, N 1.
- Müller A.H. Über Lobendrückung und Ähnliches bei Ammoniten (Cephalopoda), insbesondere Geratiten. - Monatsber. des Deutschen Akad. Wiss. zu Berlin, 1970, 12, N 5, S. 374-390.
- Munier-Chalmas E.C.P. Sur le développement du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologique des Ammonites aux les Spirulidae. - Comp. Rend. Acad. Sci. France, 1873, v. 77, p. 1557-1559.
- Mutvei H. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in nautilus molluscs. - Arc. Zool., 1964, Bd. 16, N 14, S. 221-278.
- Mutvei H. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. - Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh., Stuttgart, 1967, 129 (2), p. 157-166.
- Mutvei H. On the micro- and ultrastructure of the conchiolin in the nacreous layer of some recent and fossil molluscs. - Stockholm Contrib. Geol., 1969, v. 20.
- Mutvei H. Ultrastructural studies on Cephalopod shells. Part I. The septa and siphonal tube in Nautilus. P. II, Orthoconic cephalopods from the Pennsylvanian Buckhorn Asphalt. - Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, 1972, v. 3, N 1-9, p. 237-272.
- Mutvei H. The mode of life in ammonoids. - Paläontol. Z., 1975, 49, N 3, p. 196-202.
- Nikolov T.G. Sur la présence de *Berriasella grandis* Mazonot dans le Berriasien du Prébalcan Oriental. - C.R. Acad. Bulg. Sci., 1967, XX, N 6, p. 607-608.
- Nikolov T.G. Le Crétacé inférieur en Bulgarie. - Bull. Soc. Geol. Fr., ser.7, t. XI, Paris, 1969.
- Nikolov T.G., Sapunov I.G. Sur une nouvelle sous-famille d'Ammonites - *Pseudosubplanitinae* subfam. nov. (*Berriasellidae*). - C.R. Acad. Bulg. Sci., 1977, 30, N 1, p. 101-103.
- Nikolov T.G. A new Ammonite subfamily *Argentineratitinae* subfam. nov. (*Berriasellidae*, Tithonian-Berriasian). - C.R. Acad. Bulg. Sci., 1979, t. 32, N 2, p. 197-200, a.
- Nikolov T.G. On the Ammonite genus *Pomeliceras* Grigorieva, 1938 (*Berriasellidae*, Tithonian-Berriasian). - C.R. Acad. Bulg. Sci., 1979, t. 32, N 4, p. 509-512, b.
- Nikolov T.G. Les ammonites de la famille *Berriasellidae* Spath, 1922. Tithonique supérieur-Berriasien. Edit. de Acad. Bulgare des Sci., Sofia, 1982, 252 p.
- Noetling P. Die Entwicklung von *Indoceras baluchistanense* Noetling: Ein Beitrag zur Ontogenie der Ammoniten. - Geol. und Paläont. Abh. N.F., 1906, Bd. 8, H. 1, S. 96.
- Oechsle E. Stratigraphie und Ammonitenfauna der Sonnien-Schichten des Filsgbiets unter Besondere Berücksichtigung der Sowerbizon (Mittlerer Dogger, Württemberg). - Palaeontogr., Stuttgart, 1958, Bd. III, Abt., A., Lf. 1-4, N 1-4, S. 47-129.
- Palframan G. Variation and ontogeny of some Oxfordian Ammonites: *Taramellceras richel* (de Loriol) and *Creniceras reuggeri* (Oppel) from Woodham Buckinghamshire. - Palaeontol., 1966, v. 9, pt. 2, p. 290-311.

- Palframan G. Mode of early shell growth in the ammonite *Promicroceras mars-tonense* Spath. - *Nature*, 1967, v. 216, N 5120, p. 1128-1131.
- Parona C.F., Bonarelli G. Fossili albiani d'Esoragnolles del Nizzardo e della Liguria Occidentale. - *Paleontogr. Italica*, 1897, t. II, p.53-112.
- Pavlov A.P. Ammonites de Speeton et leur rapports avec les ammonites des autres pays. - *Bull. Soc. Natur. Moscou*, 1892, t.5, p. 455-513.
- Pfaff E. Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. - *Jahresber. Niedersächs. Geol. Ver.*, 1911, Bd.4, 208 S.
- Rod E., Mayo W. Revision of Lower Cretaceous stratigraphy of Venezuela. - *Bull. Amer. Ass. Petr. Geol.*, 38 (2), p.193-283, Tulsa, 1954.
- Roman F. Les Ammonites jurassiques et crétacées. - *Essai de genera.* - Paris, fasc. I, 272 p., fasc. II, p. 273-551, 1938.
- Sayed-Snami Kazem. *Leymeriella* (Ammonoidea) aus dem unteren Alb von Zentraliran. - *Mitt. Bayer. Staatsalg. Paläont. hist. Geol.*, H. 20, 1980, p. 17-27.
- Schindewolf O.H. Zur Terminologie der Lobenlinie. - *Palaeont. Zeitsch.*, Bd. IX, H. 1,3, 1928, S. 181-186.
- Schindewolf O.H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoiten lobenlinie. - *Abh. Preuss. Geol. Landesanst.*, N. P., 1929, H. 115, 102 S.
- Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - *Abh. Math.-Nat. Kl. Wiss. und Lit.*, 1961, Lfg. I, N 10, 109 S.
- Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - *Lief. 5,N3*, S. 323-454, *Abh. Acad. Wiss. Liter.*, 1966, Mainz, *Lief. 6,N 8*, S. 643-704.
- Schindewolf O.H. Analyse eines Ammonite-Gehäuses. - *Abh. Ak. Wiss. und Liter.*, *Math.-Natur.-Wiss. Kl.*, 1967, N 8.
- Schindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. - *Abh. Math.-Nat. Kl. Akad. Wiss. und Lit.*, 1968, Lfg. 7, N 3, S. 731-901.
- Seilacher A. Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. - *Paläont. Z.*, 1975, 49, N 3, p. 262-286.
- Smith J. P. The development of *Glyphioceras* and the phylogeny of the *Glyphioceratidae*. - *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 3, sér. Geol., 1897, v.1,N3.
- Smith J. P. The larval coil of *Baculites*. - *Amer. Naturalist*, 1901, v. 35, N 409, p. 39-49.
- Solger F. Die Lebensweise der Ammoniten. - *Naturwiss. Wochenschrift*, 8, N. P. I, 1902, S. 89-94.
- Spath L.F. On cretaceous Ammonoidea from Angola, collected by proff. J. W. Gregory. - *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, v. 8, 1922, pt. 6, p.91-160.
- Spath L.F. A monograph of the Ammonoidea of the Gault. - Pt. I, v. LXXY, *Monogr. Palaeontogr. Soc.*, 1923, 72 p.
- Spath L.F. The collection of fossils and rocks from Somaliland made by Mess. Wyllie and Smellie. 7. Ammonites and aptychi. - *Monogr. geol. Dep. Hunter. Mus.*, 1, 1925, p. 111-164.
- Spath L.F. Revision of the Jurassic Cephalopod Faunas of Kachh (Cutch.). - *Palaeontol. Indica*, n. ser., 1927-1933, v. IX, mem. 2,p.I-II,945p.
- Stoyanow A. Lower Cretaceous Stratigraphy in Southeastern Arizona. - *Geol. Soc. America*, 1949, mem.,38, New York, 169 p.
- Synthese géologique du Sud-Est de la France. - *Mém. BRGM*, N 125, Nantes, 1984, 600 p.

- Tanabe K., Obata I., Fukuda Y., Putakami M. Early Shell Growth in Some Upper Cretaceous Ammonites and its Implications to Major Taxonomy. - Bull. Nat. Sci. Mus., Ser. C (Geol. et Palaeont.), Tokyo, 1979, v. 5, N 4, p. 153-182.
- Tanabe K., Fukuda Y., Obata I. Ontogenetic Development and Functional Morphology in the Early Growth-Stages of Three Cretaceous Ammonites. - Bull. Nat. Sci. Museum, Ser. C (Geol. et Palaeont.), Tokyo, 1980, v. 6, N 1, p. 9-32.
- Uhlig V. Einige Bemerkungen Über die Ammonitengattung *Hoplites* Neumayr. - Sitzungsber. d. Math.-Naturwiss. Classe d. K. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 114, Abt. I, 1905.
- Uhlig V. Himalayen Fossils. The Fauna of the Spiti Shalles. - Geol. Surv. India. Pal. Indica, 1910, s. 15, v. 4.
- Walther I. Über die Lebensweise fossiler Meerestiere. - Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Gesellschaft. XLIX, Bd. 2, 1897, S. 209-273.
- Ward P., Greenwald L., Magnier Y. The chamber formation cycle in *Nautilus macromphalus*. - Paleobiol., 1981, 7, N 4, p. 481-493.
- Ward P., Chamberlain J.A. Radiographic observation of chamber formation in *Nautilus pompilius*. - Nature, 1983, 304, N 5921, p. 57-59.
- Wedekind R. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. - Gbl. Miner., Geol. und Paläontol., 1916, N 8, S. 185-195, a.
- Wedekind R. Zur Systematik der Ammonoidea. - Zentr.-Bl. Miner., Geol. und Paläontol., 1916, N 22, S. 529-538, b.
- Westermann G.E.G. Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids. - Life Sci. Contr. Royal Ontario Museum, 1971, N 78, 39 p.
- Westermann G.E.G. Strength of concave septa and depth limites of fossil Cephalopods. - Lethaia, 1973, 6, N 4, p. 383-403.
- Westermann G.E.G. Architecture and buoyancy of simple cephalopod phragmocones and remarks on ammonites. - Paläontol. Z., 1975, 49, N 3, p. 221-234.
- Westermann G.E.G. Model for origin, function and fabrication of flated cephalopod septa. - Paläont. Z., 1975, 49, N 3, p. 235-253.
- Westermann G.E.G., Ward P. Septum morphology and bathymetry in cephalopods. - Paleobiol., 1980, 6, N 1, p. 48-50.
- Whitehouse F.W. Additions to the Cretaceous Ammonite Fauna of Eastern Australia. Part I: Simbirskitidae, Aconeceratidae and Parahoplitidae. - Mem. of Queensland Museum, 1926, v. 9, pt. I, Brisbane, p.109-206.
- Wiedmann J. The heteromorphs and ammonoid extinction. - Biol. Rev., 1969, v. 44, N 4, p. 563-602.
- Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideaen. - Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Abh., 1966, Bd. 127, H. 1, Stuttgart, p. 13-81.
- Wiedmann J. Early Cretaceous Mollusks from DSDP Hole 397 A off North-West Africa. - Init. Rep. of the deep Sea Drilling Proj. v.47/1, 1979, p. 283-286.
- Wiley A. Significance of the Siphuncle in *Nautilus pompilius*. - Quart. Microscop. Sci., n.s., 1895, v. 39, p. 145-226.
- Wright C.W. A classification of the Cretaceous Ammonites. - Journ. Palaeont., v. 26, N 2, p. 213-222, 1952.

Wright C.W. Notes on Cretaceous Ammonites. II. The phylogeny of the Desmo-
cerataceae and Oplitaceae. - Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, 1955,
v. 8, p. 561-575.

Wright C.W. Cretaceous Ammonoidea. - Systematics Association Spec. vol., 118,
"The Ammonoidea", edited by M.R. House and J.R. Senior. London-
New York. 1980, p. 157-174.

EARLY CRETACEOUS AMMONITES OF THE CRIMEA-CAUCASUS AND THEIR BIOSTRATIGRAPHIC SIGNIFICANCE

S u m m a r y

The monograph is a summarizing work on monomorphic ammonites of the Crimea and Caucasus. The complete morphogenesis of ammonites has been studied. We paid special attention to inner structure of shell, investigating it by scanning electron microscope. Structural elements unknown till now, as well as regular growth of septal number in phylogenesis have been established. Mural ridges of the Early Cretaceous ammonites are described for the first time. The possible model of successive septal formation is discussed. After moving of the body in the living chamber the formation of the mural ridge starts. The apical part of the mantle attaches to the mural ridge and secretion of septa begins on the whole surface - the first organic layer is separated first, then - naereous one and at last - the second organic layer. The dorsal wall of shell sometimes consists of four layers - inner prismatic, wrinkle, naereous and outer prismatic layers. Supports of fixator have been discovered.

Studies of inner and outer structural features of shell led us to the following major conclusions.

The types of protoconchs, their shape and size, wall structure of shell, length of living chamber of ammonitella, shape and length of the original rod and fixator, position of siphon in phragmocone can not be used for distinguishing family and lower systematic categories.

Basing on studies of numerous septograms it is suggested, that numeral change of septa within one taxon is directed from few- (ancestral representatives) to multiseptal (descendant representatives) type, that may be a general tendency in cephalopod mollusks.

The common shape of shell and ocoil section along with other morphological elements are the main features for establishing low systematic categories (genus, species).

Sculpture along with other features is very significant for identifying species, genus and family categories.

Against a background of numerous peculiarities mentioned above, the suture line in ontogenesis of its development is of great importance for establishing family and higher categories. It is the main basis for classification of ammonites.

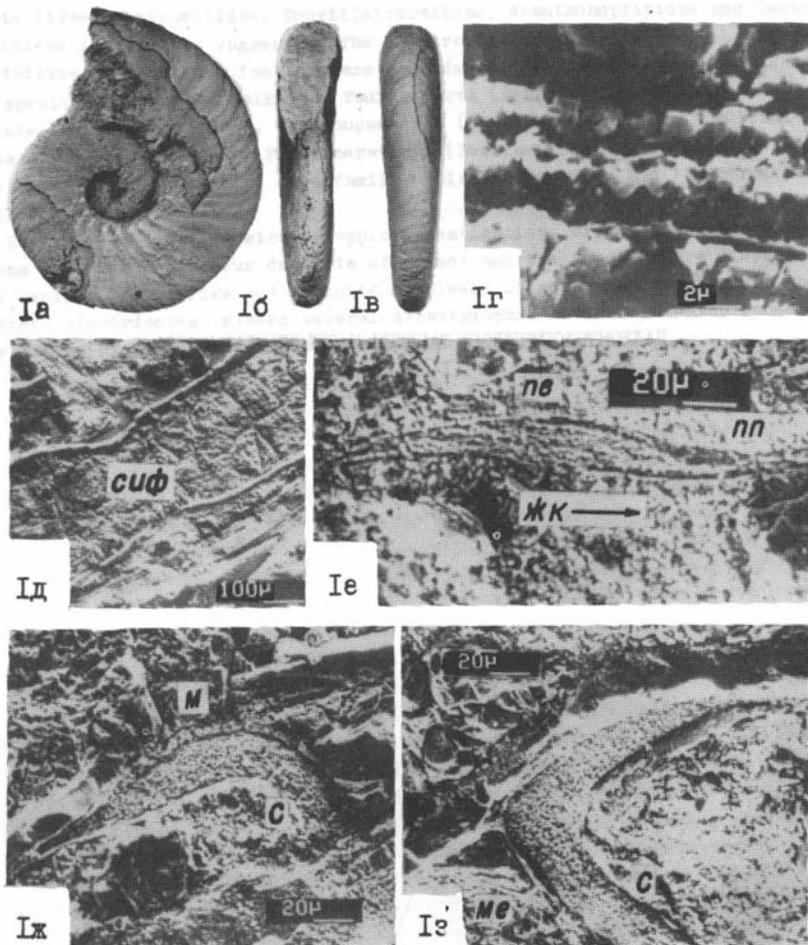
Basing on complete morphogenetic study of representatives of Perisphinctoidea, it is established, that the mentioned superfamily is heterogeneous and should be divided into two superfamilies - Perisphinctoidea and Oloostephanoidea. Ontogenesis of Perisphinctoidea superfamily suture line is characterized by creation of lobe I_3 . As for the representatives of Oloostephanoidea superfamily, the mentioned lobe is not developed.

New approach to the systematics and phylogeny of Berriasellidae, Leymeriellidae, Venezuellidae, Douvilleiceratidae, Acanthohoplitidae and Deshayesitidae families is suggested. The biostratigraphic significance of representatives of mentioned families are considered. New taxons are established: 16 species; 5 genera - Balkites, Tauricoceras (Berriasellidae), Venezuela, Renziella (Venezuellidae), Chaschupseceras (Acanthohoplitidae); 3 subfamilies - Neocosmoceratinae, Pomeliceratinae (Berriasellidae), Diadochoceratinae (Acanthohoplitidae); 1 superfamily - Olcostephanioidea and 1 suborder Douvilleiceratina.

Basing on a detailed stratigraphic investigation, biostratigraphic questions on Lower Cretaceous deposits of Crimea and the Caucasus are discussed. The volume, boundaries and ammonite complexes of separate strata are specified, discordances between several stratigraphic levels are established. The scheme of zonal subdivision of these deposits is given.

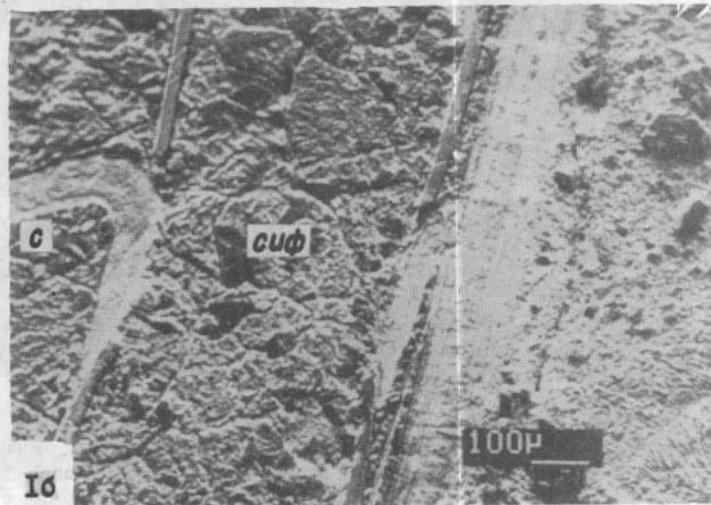
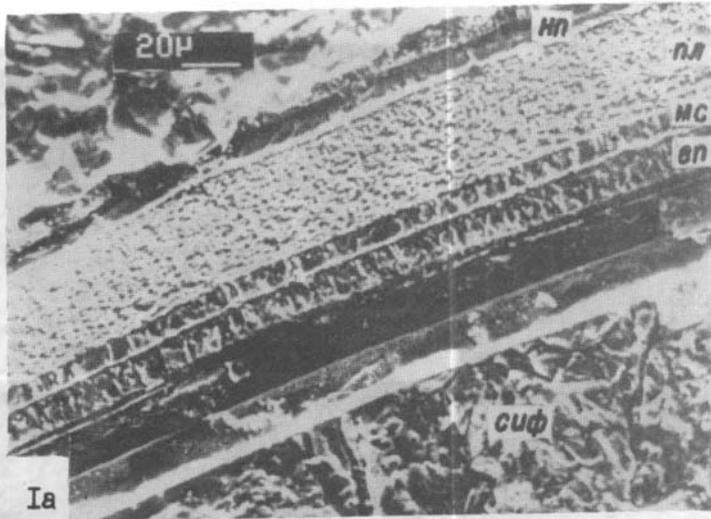
**ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ
(I- LXI)**

ТАБЛИЦА I



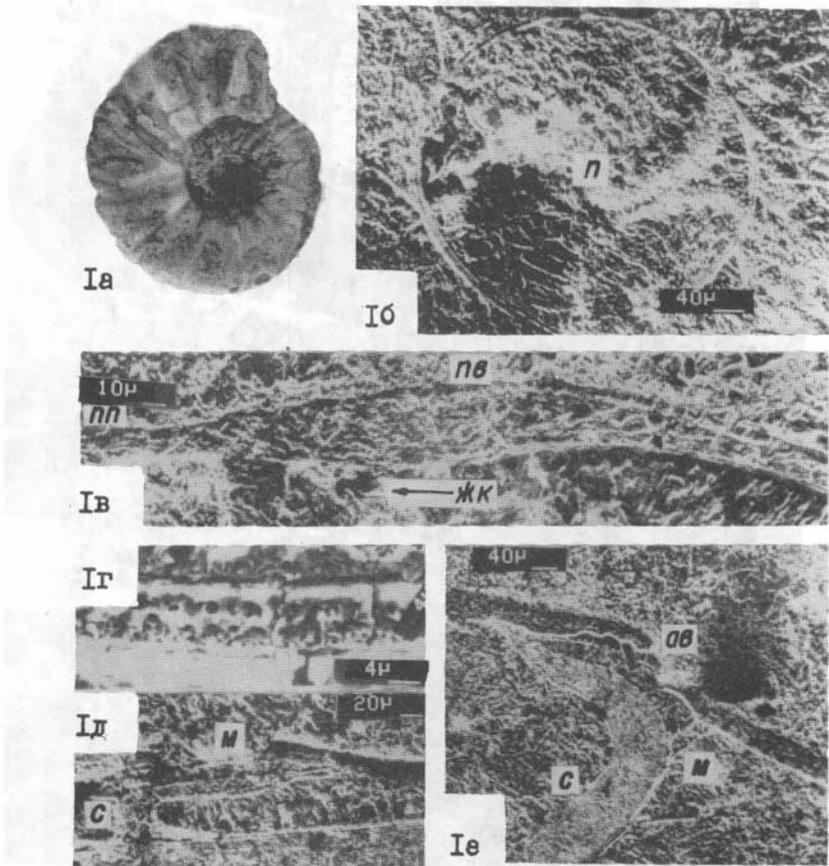
Фиг. Iа-з. *Dalmaniceras punctatum* (Djan.), экз. 4(3025/I-6): Iг - стенка протоконха (x 3000), Iд - септальная трубка в конце O_4 (x 70), Iе - первичный валок (x 450), септальная трубка: Iж - с вентральной стороны в конце O_4 (x 350), Iз - с дорсальной стороны в конце O_4 (x 350). Горный Крым, окрестности с.Балки, берриас, зона *Dalmaniceras dalmani*.

Обозначения: сиф - сифон, пв - первичный валок, пп - первичный пережим, жк - жилая камера, с - септы, м - манжеты, ме - мембраны.



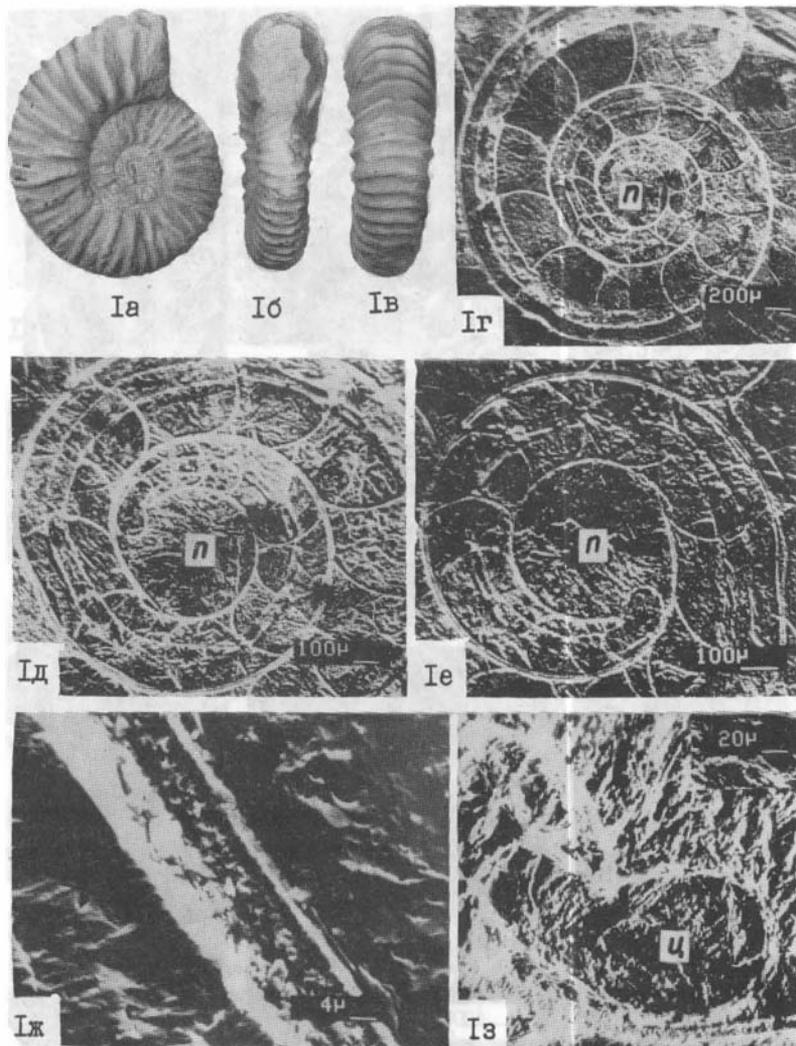
Фиг. Ia, б. *Dalmaniceras punctatum* (Djan.), экз. 4(3025/I-6): Ia - стенка раковины в конце O_4 ($\times 500$), Ib - септальная трубка в конце O_6 ($\times 100$).

Обозначения: пп - пластинчатый слой, мс - морщинистый слой, вп - внутренний призматический слой, нп - наружный призматический слой, с - септа, сиф - сифон.



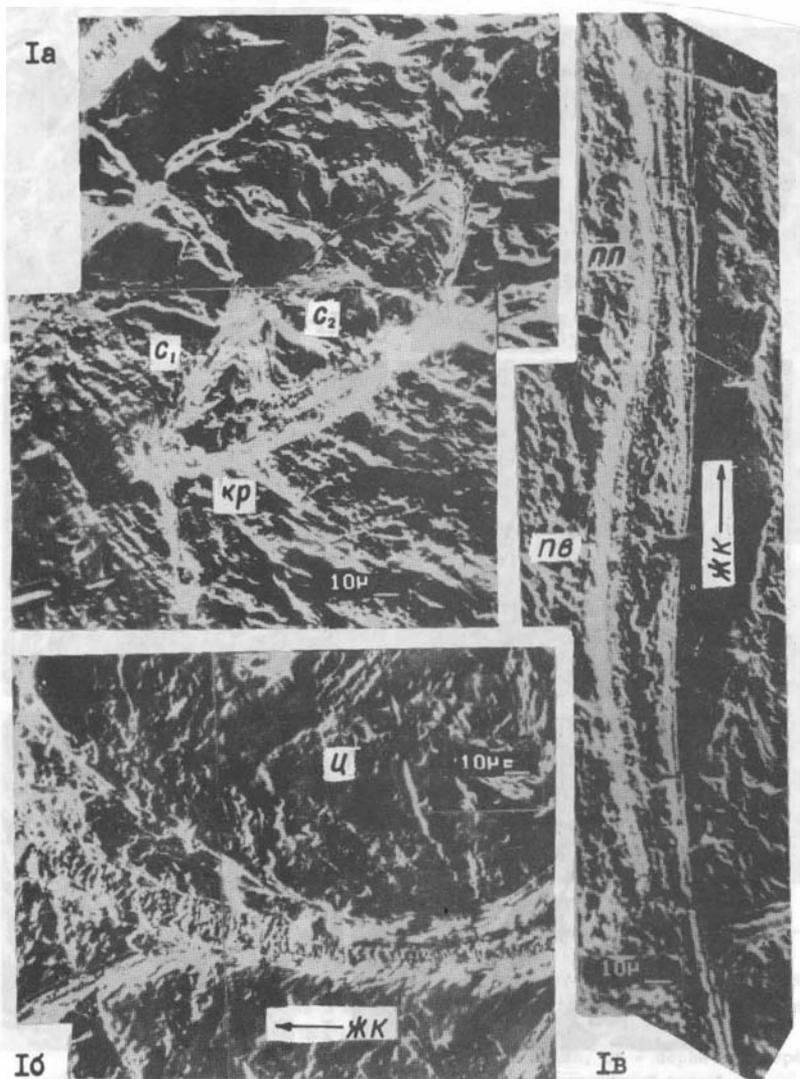
Фиг. 1а-е. *Berriasella* sp., экз. 4(3017/2-13): 1а - вид сбоку, 1б - протоконх ($\times 125$), 1в - первичный валик ($\times 300$), 1г - стенка протоконха ($\times 1250$); септальная трубка: 1д - с вентральной стороны в конце O_4 ($\times 150$), 1е - с дорсальной стороны в конце O_5 ($\times 100$). Горный Крым, окрестности с. Петрово, берриас, зона *Tauricoseras crassicoelatum*.

Обозначения: п - протоконх, пв - первичный валик, пп - первичный пережим, жк - живая камера, с - септа, м - манжета, ав - аннулярный валик.



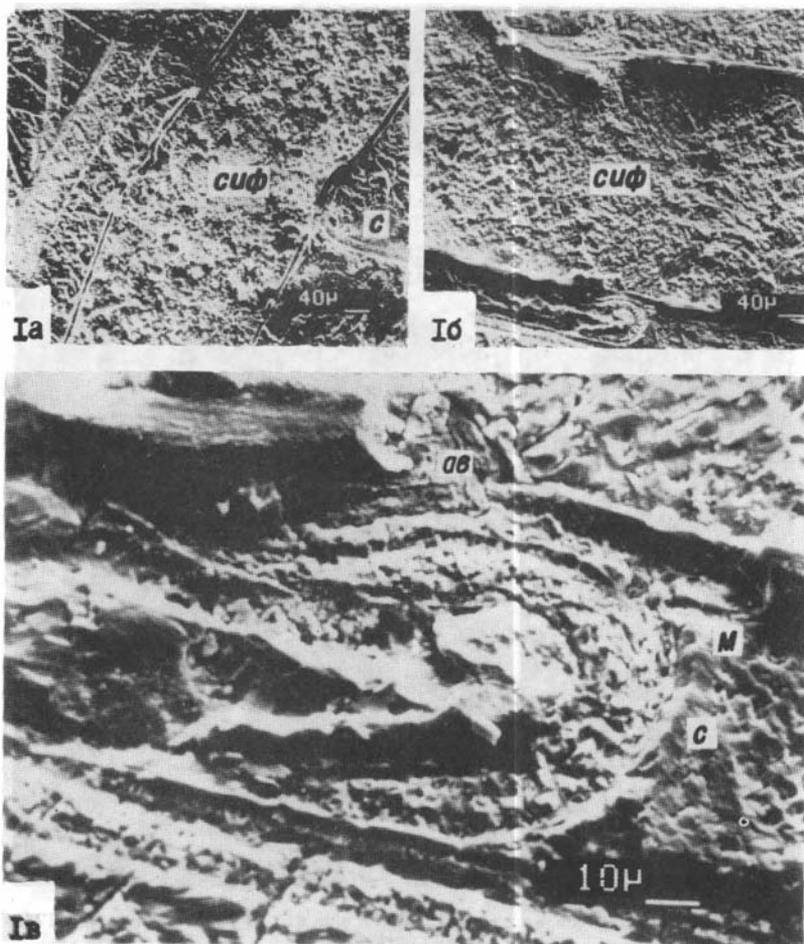
Фиг. Ia-з. *Tauricossaga lyessenkoi* К в а н т., экз. 4(30I7/I-12), голотип: Ia - вид сбоку, Ib - вид спереди, Ic - вид с вентральной стороны, Id-e - первые два с половинной оборота (Id - x 20, Id - x 40, Ie - x 60). Iж - стенка протоконха (x 1000), Iз - цекум и начало O_1 (x 200). Горный Крым окрестности с.Петрово, бассейн р.Сарысу, берриас, зона *Tauricossaga crassicaostatatum*.

Обозначения: п - протоконх, ц - цекум.



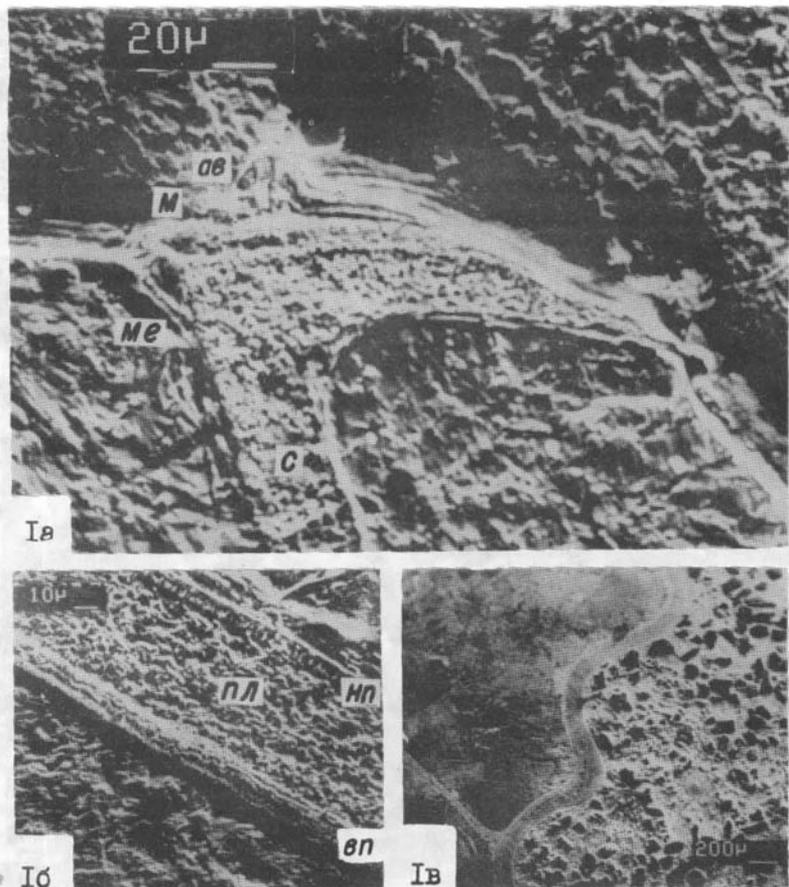
Фиг.1а-в. *Tauricoceras lyssenki* К в а н т., ♂ голотип, экз.4(3017/1-12);
 1а - кромка и первые сетты (x 400), 1б - цекум с вентральной стороны (x400),
 1в - первичный валик (x 400).

Обозначения: кр - кромка, $C_1, C_2...$ - про- и присаселта, ц - цекум, пв - первичный валик, пп - первичный пережим, жк - жилая камера.



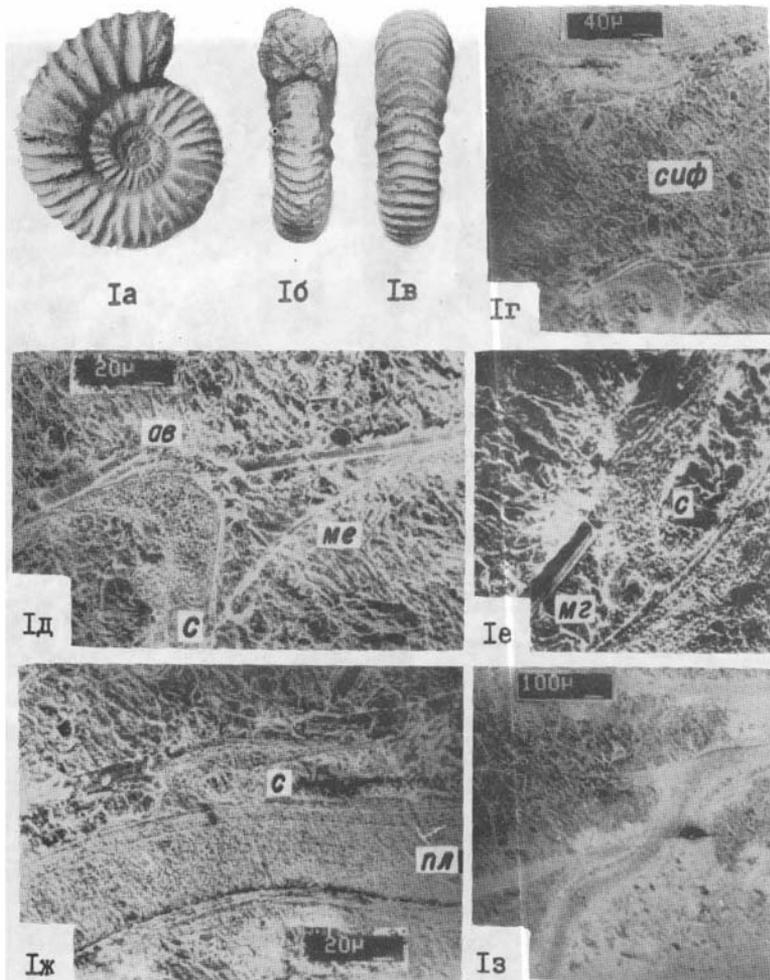
Фиг. Ia-в. *Tauricoseras lyssenkoi* К в а н т., голотип. экз. 4(3017/1-12). Септальная трубка: Ia - в конце O_3 (x 100), Ib - в конце O_4 (x 125), Iv - с вентральной стороны, деталь Ib (x 900).

Обозначения: сшф - сифон, с - сента, ав - аннулярный валик, м - манжета.



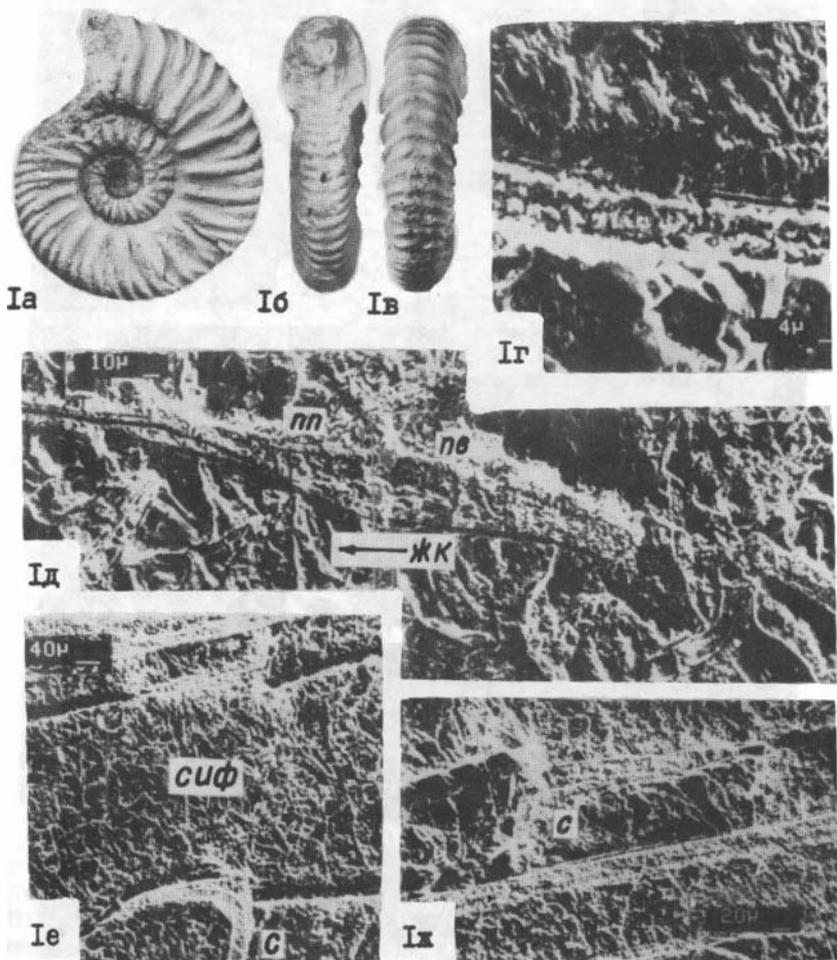
Фиг. Ia-в. *Taurosceres lyssenkoi* К в 'а п т., голотип, экз. 4 (3017/I-12): Ia - септальная трубка с дорсальной стороны в конце O_4 (x 500), Ib - стенка раковины в конце O_4 (x 300), Iv - ребристость на шестом обороте (x 25).

Обозначения: ав - аннулярный валик, м - манжета, ме - мембрана, с - септа, пл - пластинчатый слой, вп - внутренний призматический слой, нп - наружный призматический слой.



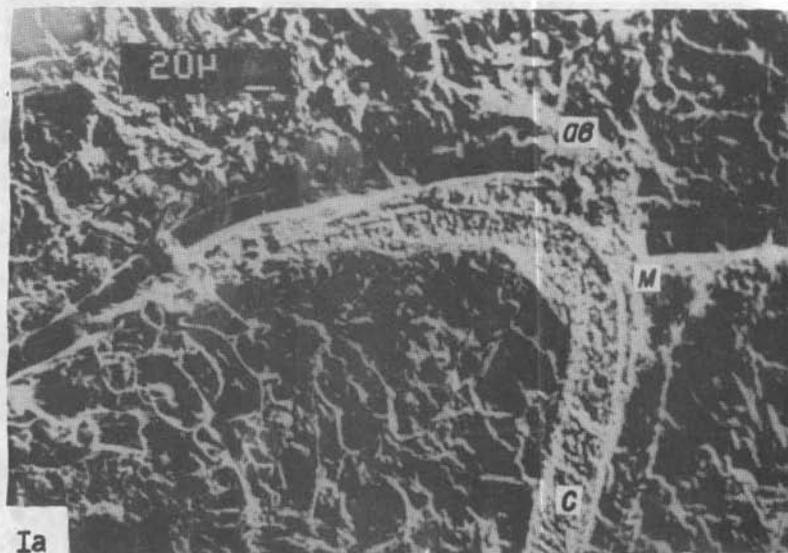
Фиг. Ia-з. *Tauricocera petrovensis* Kvant. et Lyss., голотип, акэ.
4(ЗОИ7/1-15): Ia - вид сбоку, Ib - вид спереди, Iv - вид с вентральной стороны; септальные трубки: Ig - в начале U_5 (x 75), Id - с дорсальной стороны, деталь Ig (x 150), Ie, ж - с вентральной стороны (Ie - x 250, Iж - x 150), Iz - характер ребристости между U_5 и U_6 (x 30).

Обозначения: сиф - сифон, с - септа, мг - муральный гребень, пл - пластинчатый слой, м - манжета, ме - мембрана, ав - аннулярный валик.

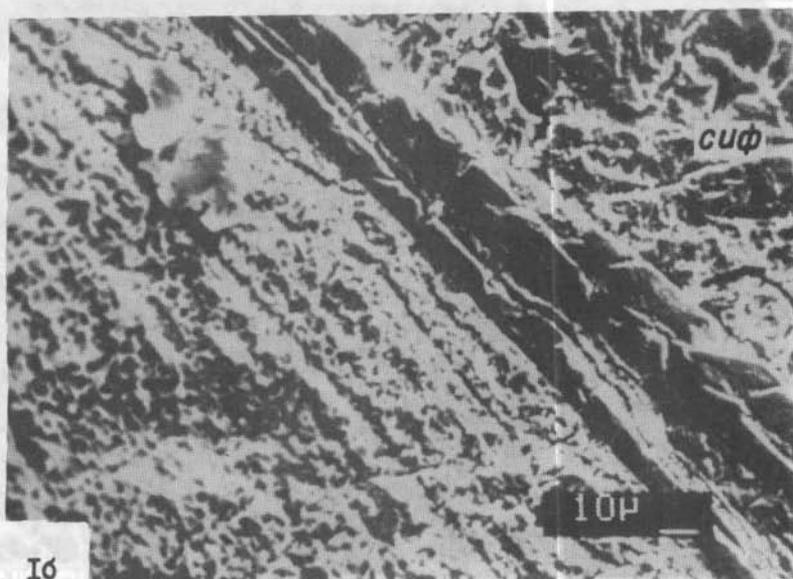


Фиг. Ia-ж. *Tauricooceras angulicostatum* Kvant. et Lyss., паратип, экз. 4(3017/I-16): Ia - вид сбоку, Ib - вид спереди, Iv - вид с вентральной стороны, Ig - стенка протоконха (x 500), Id - первичный валик (x 200); септальная трубка: Ie - в конце O_4 (x 100), Iж - с вентральной стороны, деталь Ie (x 100).

Обозначения: пв - первичный валик, пп - первичный пережим, жк - жилая камера, сиф - сифон, с - септы.



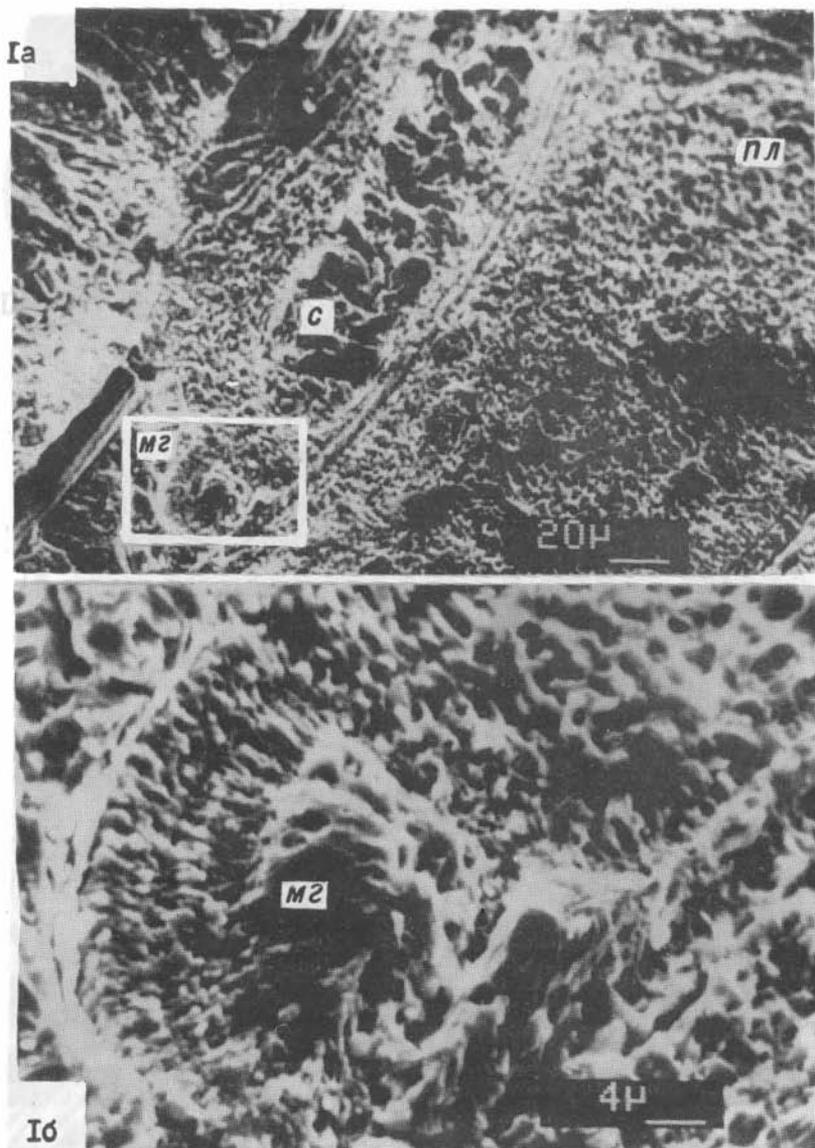
Ia



Iб

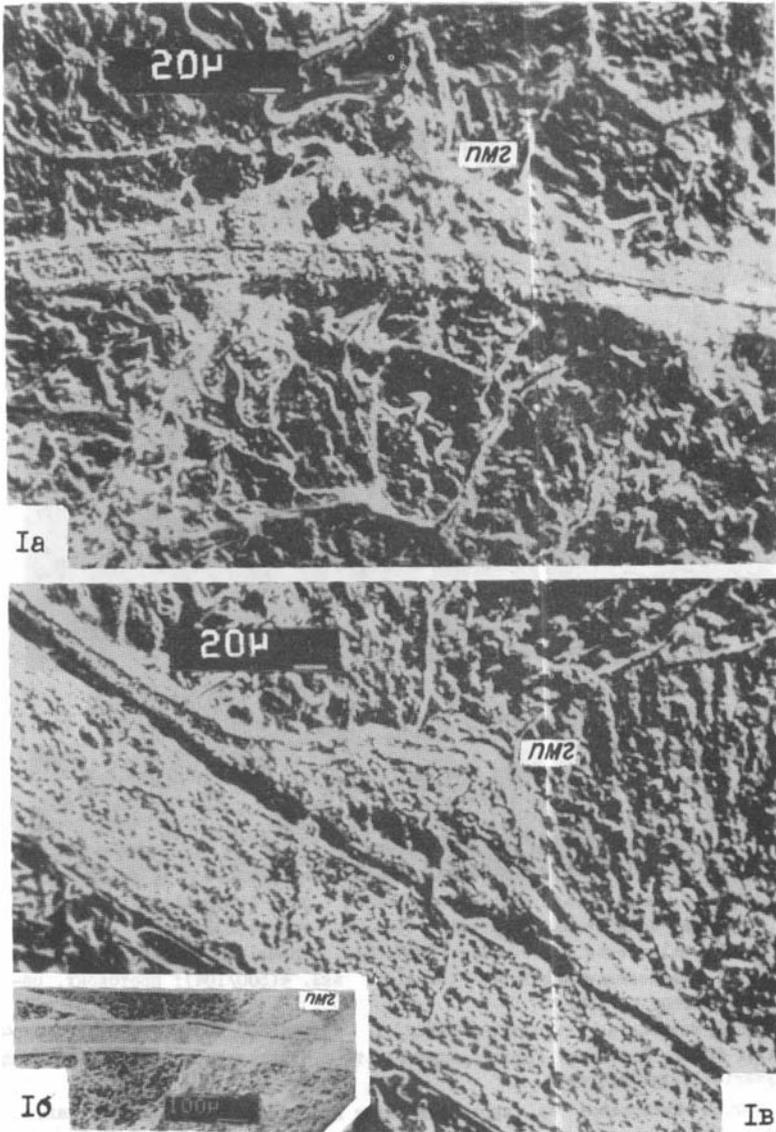
Фиг. Ia, б. *Tauricoseras angulicostatum* Kvant. et Lyss., паратип, экз. 4(3017/I-16): Ia - септальная трубка с дорсальной стороны в конце O_4 (деталь, табл. IX, фиг. Ia; $\times 250$), Ib - соприкосновение сифона со стенкой раковины в конце O_5 ($\times 600$).

Обозначения: с - септа, м - манжета, ав - аннулярный валик, сиф - сифон.

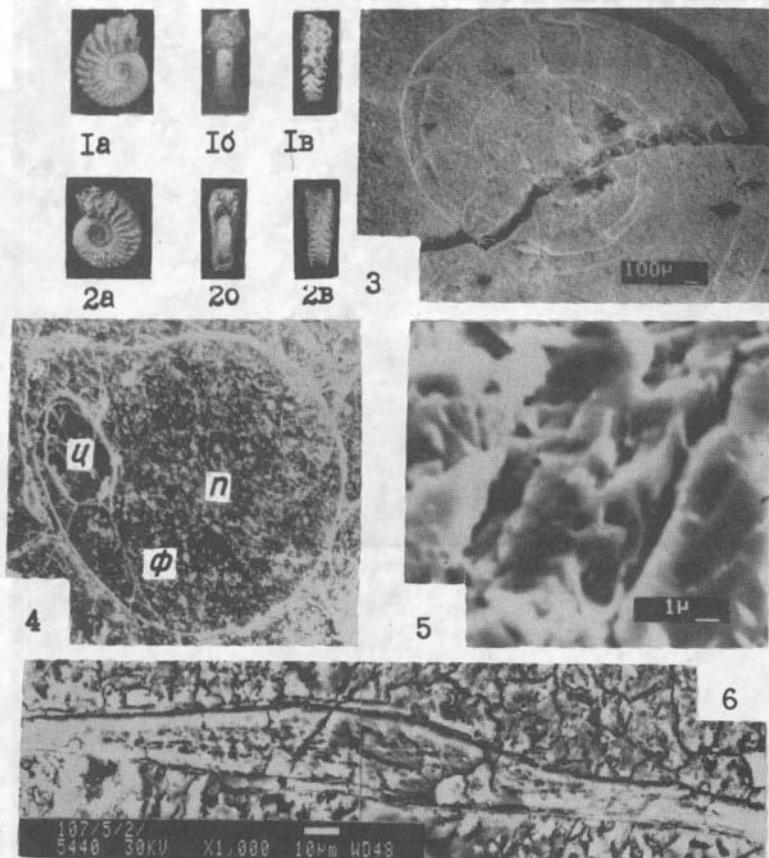


Фиг. Iа, б. *Tauricoseras petrovensis* K v a n t. e t l y s s., экз. 4 (3017/1-15): муральный гребень в начале O_4 у вентральной стороны (x 500), Iб - деталь Iа (x 2500). Горный Крым, р. Сарысу, с. Петрово, берриас, зона *Tauricoseras crassicostatum*.

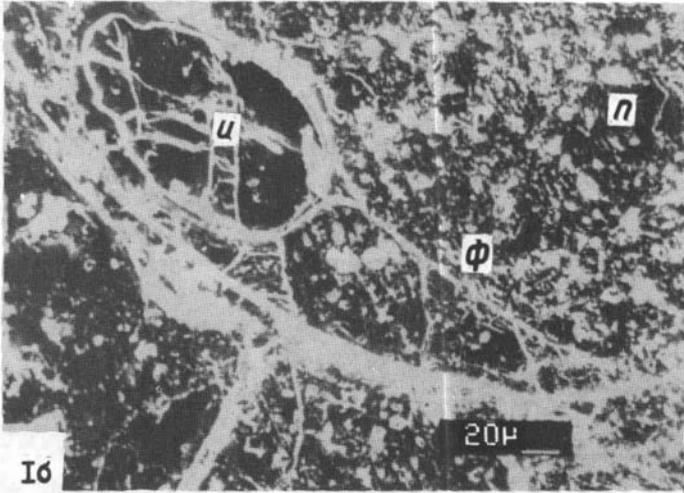
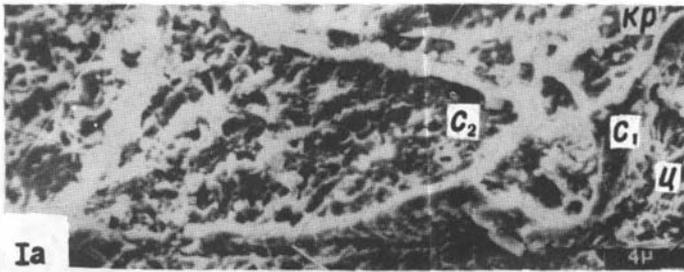
Обозначения: МГ - муральный гребень, пл - пластинчатый слой, с - септа.



Фиг. Ia-в. *Tauricoceras angulicostatum* Kvant. et Lys s., экз. 4 (3017/I-16). Промежуточные муральные гребни (ПМГ): Ia - в конце O_2 (x 300), Iб - в конце O_4 (x 50), Iв - деталь Iб (x 300). Горный Крым, р.Сармсу, с. Петрово, берриас, зона *Tauricoceras crassicostatum*.

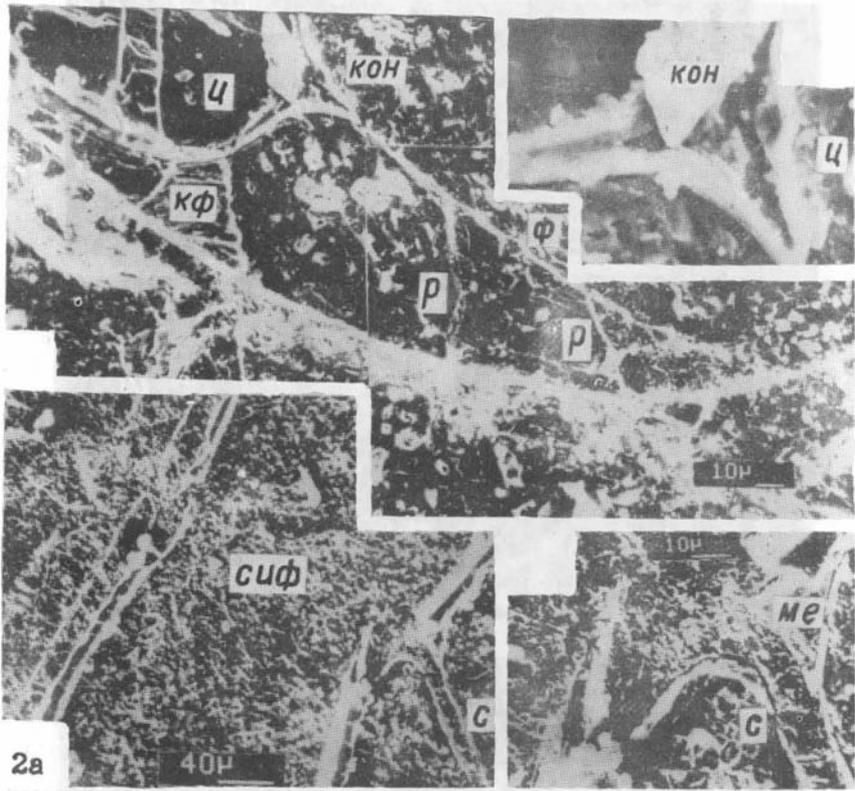


- Фиг. 1а-в. *Mathoceras diabolus* (Casey), экз. 4(500/11).
 Фиг. 2а-в. *Mathoceras regularis* (Brug.), экз. 4(500/104).
 Фиг. 3. *Mathoceras* sp., экз. 4(500/107): первые два оборота (x 20).
 Фиг. 4. *Mathoceras regularis* (Brug.), экз. 4(500/104): протоконх, це-
 кум и фиксатор (x 125).
 Фиг. 5. *Mathoceras regularis* (Brug.), экз. 4(503/2-3): стенка протоко-
 нха (x 4000). Восточная Грузия, окрестности с. Чумателети, нижний альб, зона
Leumeriella tardefurcata.
 Фиг. 6. *Mathoceras* sp. первичный валки и пережим. Западный Колетдаг,
 ущелье Чалсу, нижний альб, зона *Leumeriella tardefurcata*.



Фиг. Ia, б. *Mathoceras regularis* (Brug.); Ia - кромка и первые септы (x1000) - экз. 4(503/2-3); Ib - цекум и фиксатор (x 300) - экз. 4(500/104).

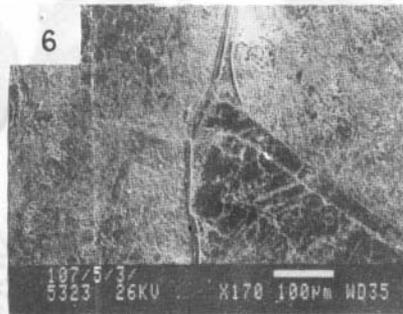
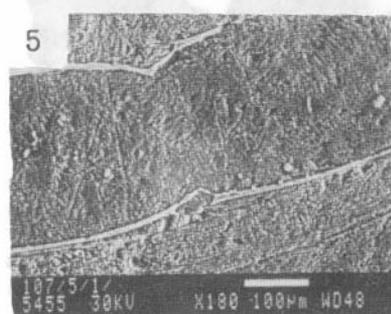
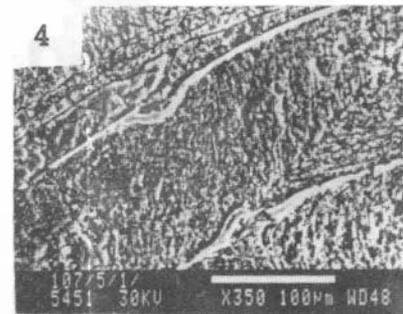
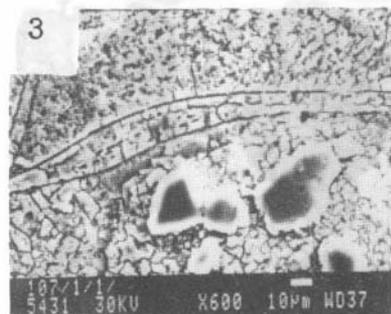
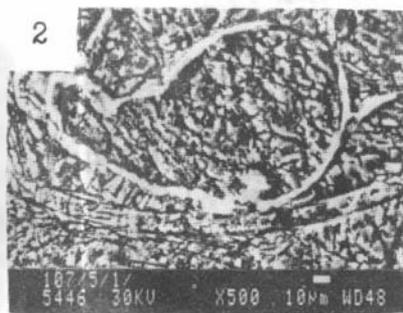
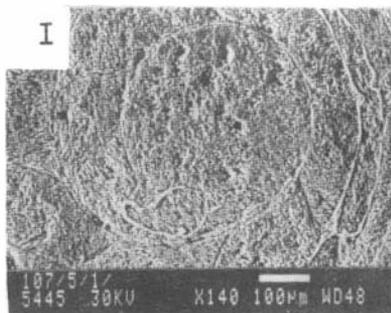
Обозначения: кр - кромка, C₁, C₂ - про- и примасепты, п - протоконх, ц - цекум, ф - фиксатор.



Фиг. 1а,б. *Mathoceras regularis* (V r u g.), экз. 4(500/104): цекум, конус, фиксатор и распорки фиксатора (1а - x 500, 1б - x 1250).

Фиг. 2а,б. *Mathoceras diabolus* (C a s e y), экз. 4(500/11): 2а - септальная трубка в конце O_2 (x 225), 2б - септальная трубка в конце O_2 с дорсальной стороны, деталь 2а (x 600).

Обозначения: кон - конус, ф - фиксатор, кф - короткая связка фиксатора(?), р - распорки фиксатора, ц - цекум, сиф - сифон, с - септы, ме - мембрана.



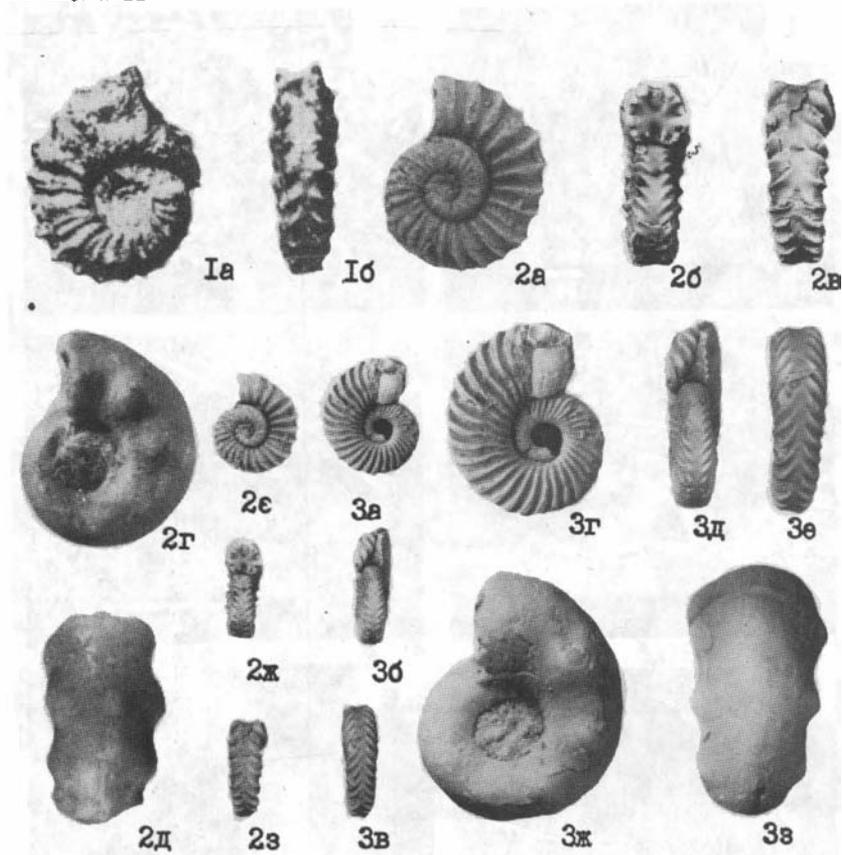
Фиг.1,2. *Leumeriella bogdanovitschi* Glas.: протоконх и цекум.

Фиг.3. Первичный валки и пережим.

Фиг.4,5. Септальная трубка: 4 - в конце O_2 , 5 - в конце O_4 .

Фиг.6. Септальная трубка с дорсальной стороны в середине O_4 .

Западный Копетдаг, ущ.Чалсу, нижний альб, зона *Leumeriella tardefurcata* (колл. В.Б.Саложникова).

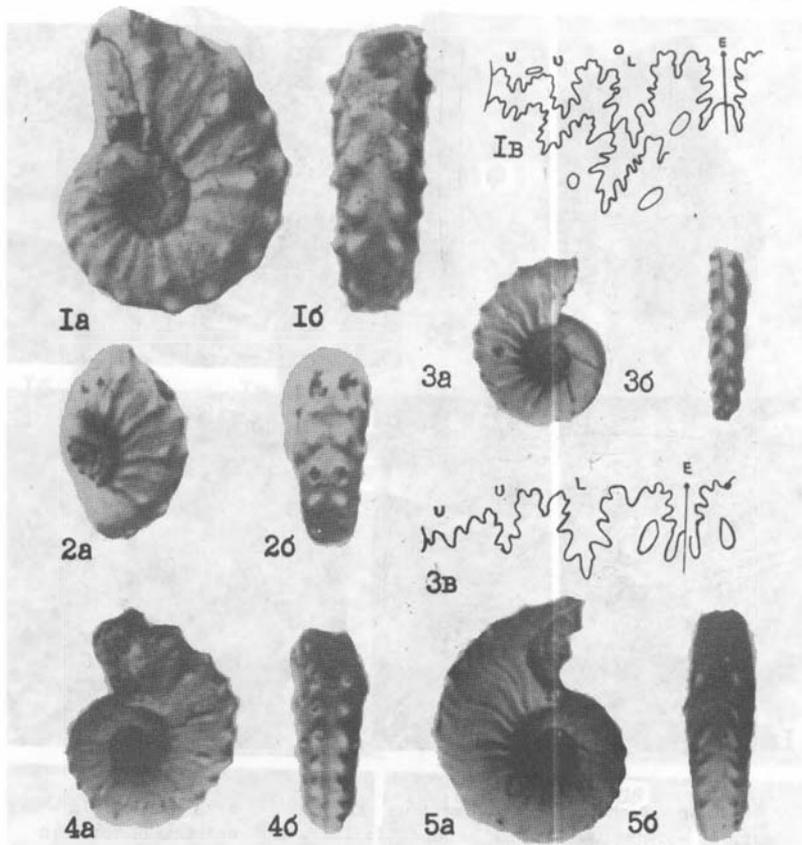


Фиг. 1а, б. Тип рода *Mathoceras* Casey, 1964 - *Hoplites* (*Killianella* ?) *mathoceras* Peruv. (Peruvinière, 1907, с. 185, табл. 7, фиг. 31).

Фиг. 2а-3. *Mathoceras* sp., экз. 107(20/6): 2а-в - увеличено в 2 раза; 2г, д - третий-четвертый обороты ($\times 7$); 2е-з - в натуральную величину.

Фиг. 3а-з - *Leumeriella tardefurcata* (Leum.), экз. 107(20/4): 3а-в - в натуральную величину; 3г-е - увеличено в 2 раза; 3ж, з - третий-четвертый обороты ($\times 8$).

Фиг. 2, 3 - Западный Нопетдаг, уш. Чалсу, нижний альб., зона *Leumeriella tardefurcata* (колл. В.Б. Сапожникова).



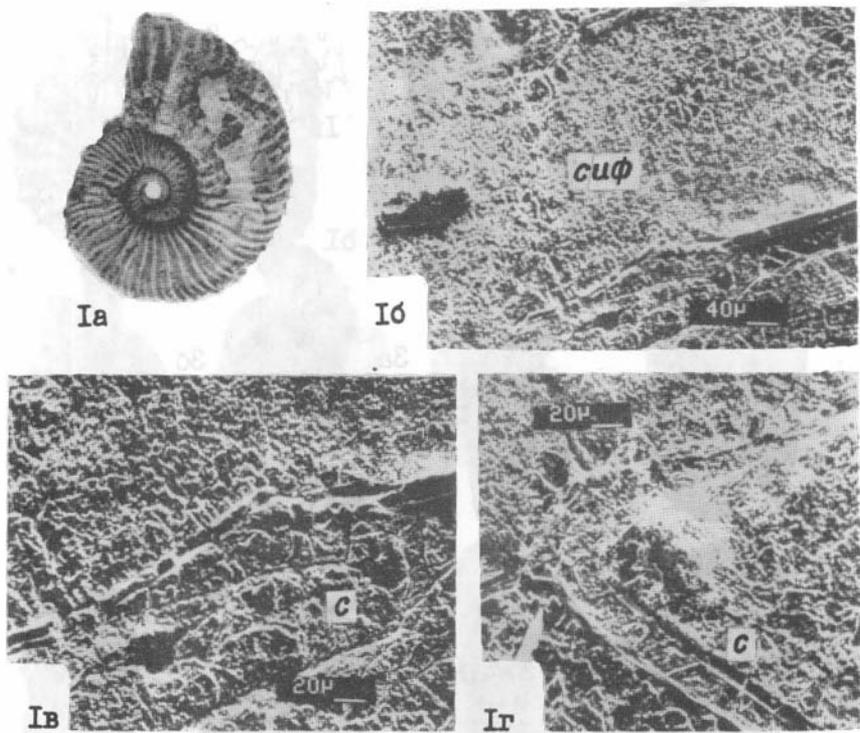
Фиг.1а-в. Тип рода *Venezuella* Kvantaliani, 1980 - *Mathoceras venezolanum* O. Renz (R e n z, 1978, с.683, ф.3а, b, 1р.684, ф.4а; х 2); Фиг.1в - септальная линия (х 4).

Фиг.2а, б. *Venezuella venezolanum* (O. Renz, 1978, х 2).

Фиг.3а-в. *Venezuella caribense* (O. Renz, 1978, х 2), Фиг.3в - септальная линия (х 8).

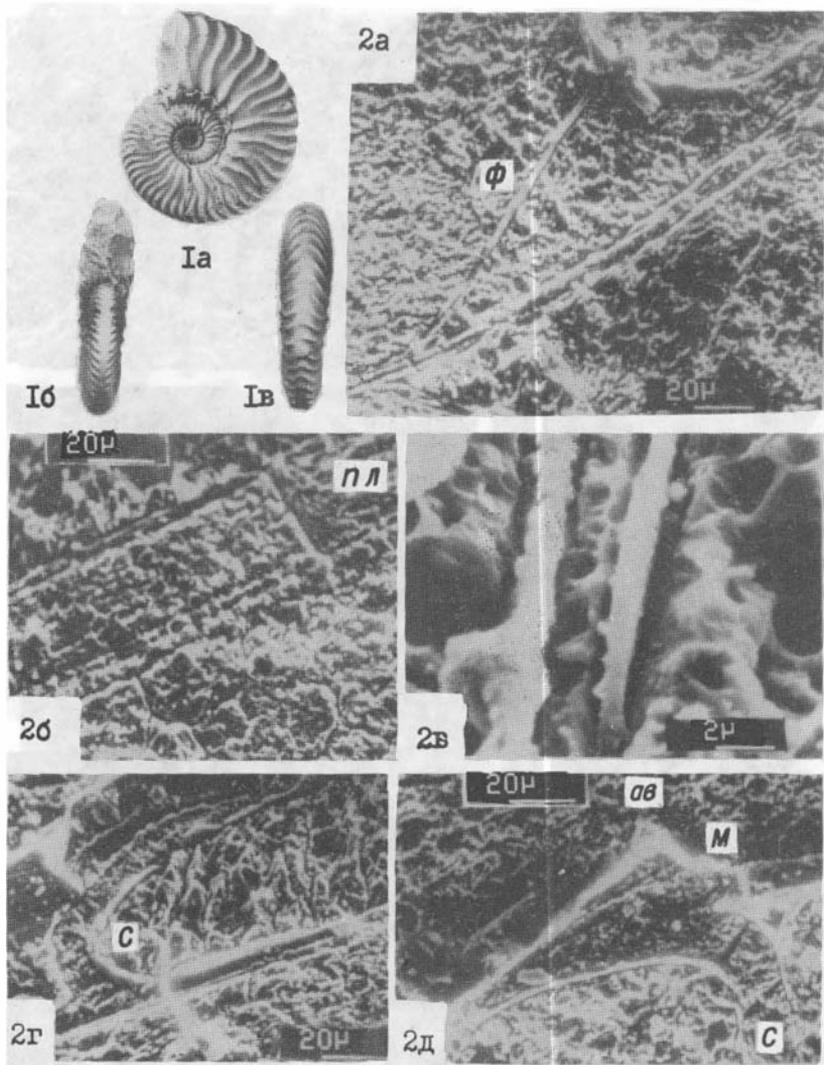
Фиг.4а, б. *Venezuella sucre* (O. Renz, 1978, х 2).

Фиг.5а, б. Тип рода *Renziella* Kvantaliani, 1980 - *Mathoceras laeve* O. Renz (R e n z, 1978, с.683, ф.3с, d, с.684, ф.4с; х 2).



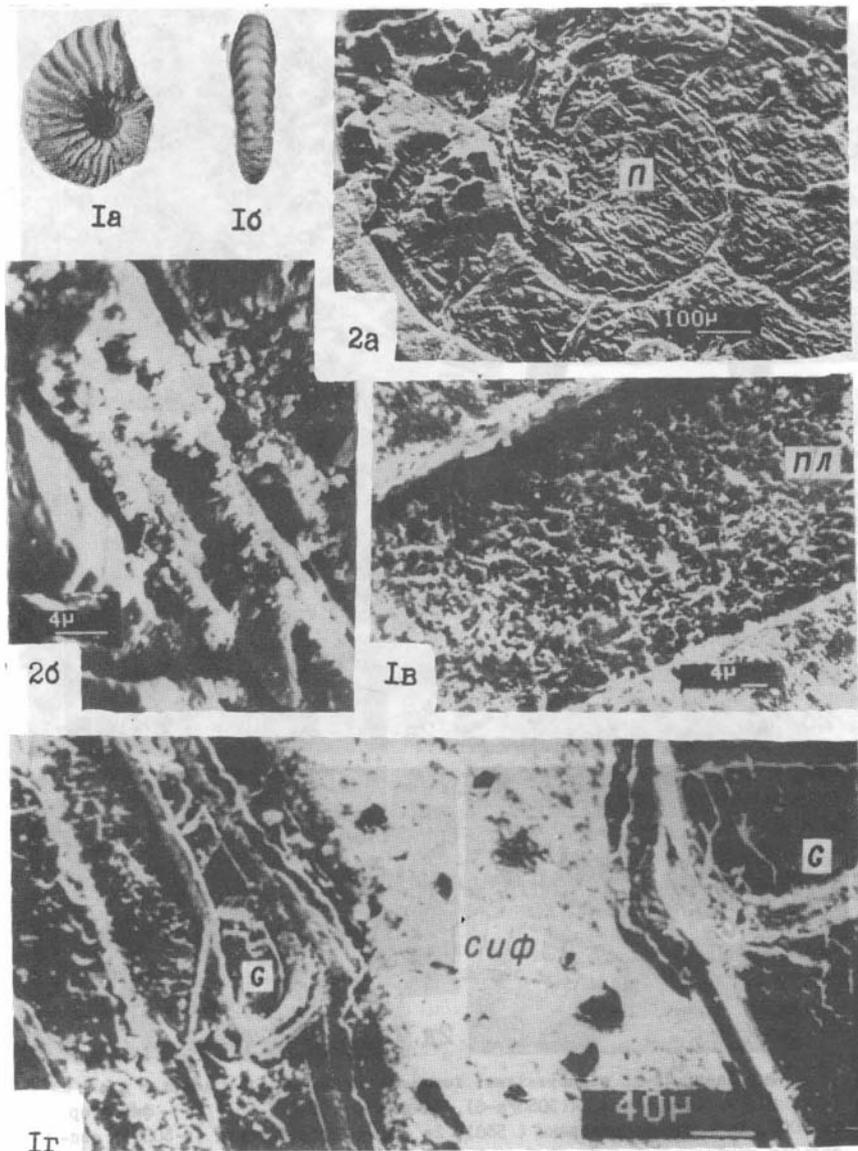
Фиг. Ia-г. *Turkmenioeras turkmenicum* Т о в б., экз. 2307/50: Ia - вид сбоку, Ib - септальная трубка ~ на O_4 (x 125), Iv - септальная трубка с вентральной стороны, деталь Ib (x 250), Iv - септальная трубка с дорсальной стороны, деталь Ib (x 250). Туаркыр, нижний апт, зона *Turkmenioeras turkmenicum*. Коллекция Т.Н.Богдановой.

Обозначения: с - септы, сиф - сифон.



Фиг. 1а-в, 2а-д. *Deshayesites formosus* Bogd., Kvant., Schag 1 к., 1а-в - экз. 4(3053/а-6), 2а-д - экз. 8(К/1-15): 2а - фиксатор (х 500), 2б - стенка раковины (х 550), 2в - станка протоконха (х 5000); септальная трубка в конце 0_3 : 2г - с вентральной стороны (х 550), 2д - с дорсальной стороны (х 550). Дагестан, окрестности с.Ходжалмахи - 4(3053/а-6) в осыпи и Северо-Западный Кавказ, р.Кубань - 8(К/1-15), нижний апт, зона *Deshayesi deshayesi*.

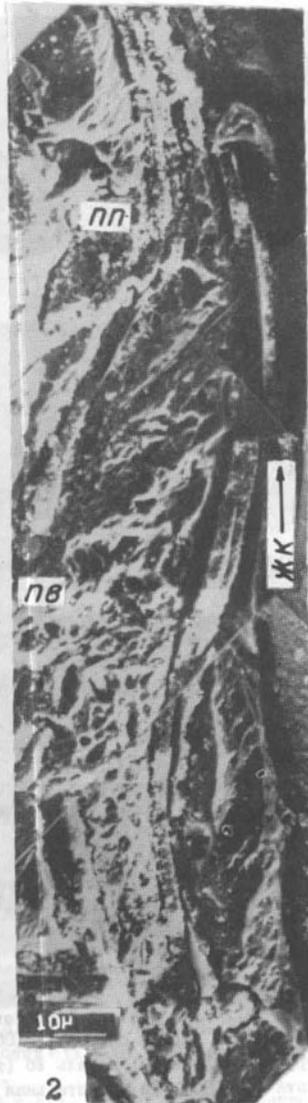
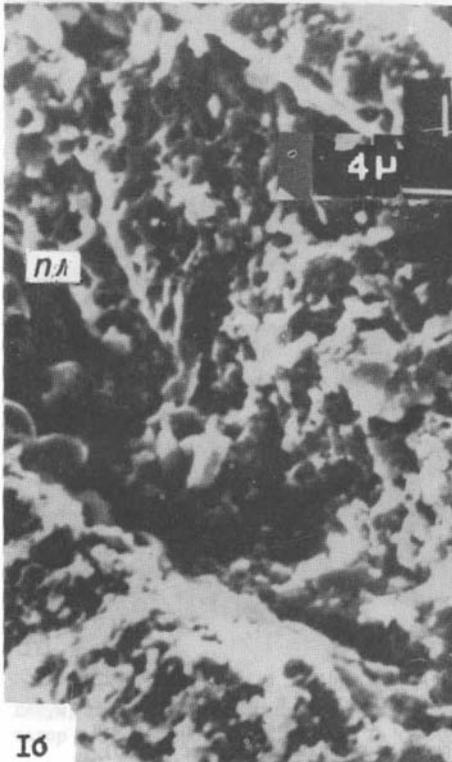
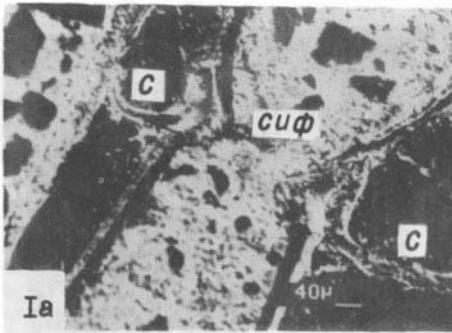
Обозначения: ав - аннулярный валик, м - манжета, пл - пластинчатый слой, с - септы, ф - фиксатор.



Фиг. Iа-г. *Dufrenoyia maskewoni* Са в е у, экз. 4(3057/5-29): Iа - вид сбоку, Iб - вид с вентральной стороны, Iв - септа в конце O_4 (x 1000), Iг - септальная трубка в середине четвертого оборота (x 250).

Фиг. 2а, б. *Dufrenoyia furcata* (S o w.) экз. 4(3057/5-6I): 2а - протоконх и начало O_1 (x 80), 2б - стенка протоконха (x 2000). Дагестан, окрестности с.Леваши, в основании среднего апта в перетолженном состоянии.

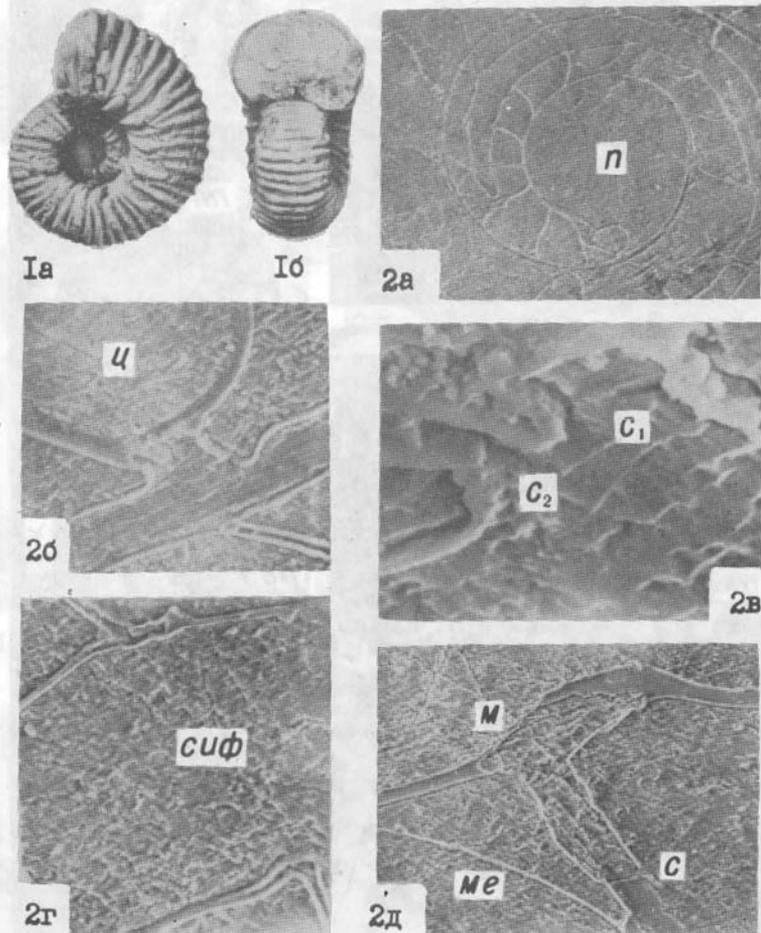
Обозначения: п - протоконх, пл - пластинчатый слой, с - септа, сиф - сифон.



Фиг. 1а, б. *Dufrenoyia maskewoni* Са в е у, экз. 4(3057/5-29): 1а - септальная трубка в конце O_4 ($\times 100$), 1б - стенка раковины в конце O_4 ($\times 2250$).

Фиг. 2. *Dufrenoyia furcata* (S o w.), экз. 4(3057/5-61): первичный валик ($\times 900$).

Обозначения: жк - жилая камера, пв - первичный валик, пл - пластинчатый слой, пл - первичный пережим, с - септа, сиф - сифон.

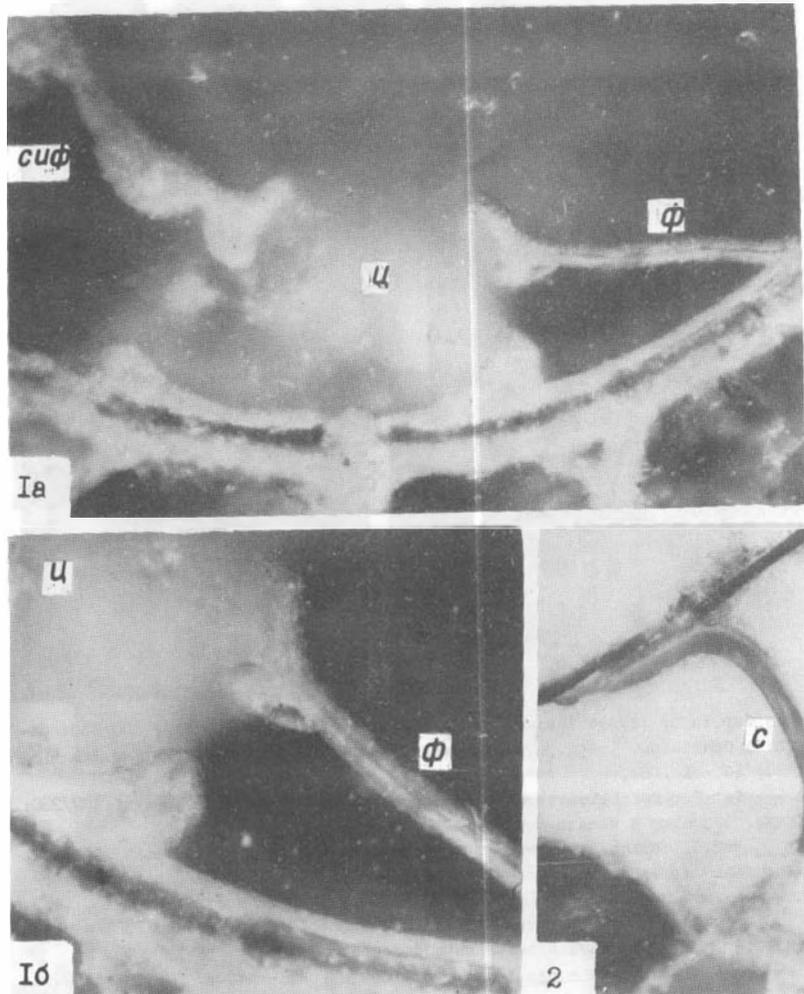


Фиг. 1а, б. *Cheloniceras seminodosum* (S i n z.), экз. 4(3055/7-1) - x 1/2.

Фиг. 2а-д. *Cheloniceras cognatellianum* (d' O r b.), экз. 400/230: 2а - протоконх и первый оборот (x 100), 2б - просепта и цекум (x 1000), 2в - структура просепты, деталь 2б (x 4000), 2г - септальная трубка и 9-я септа (x 1000), 2д - септальная трубка с дорсальной стороны (x 500).

Дагестан, окрестности с. Цудахар - экз. 400/230; с. Нижнее Чугли - экз. 4(3055/7-1), нижний алт.

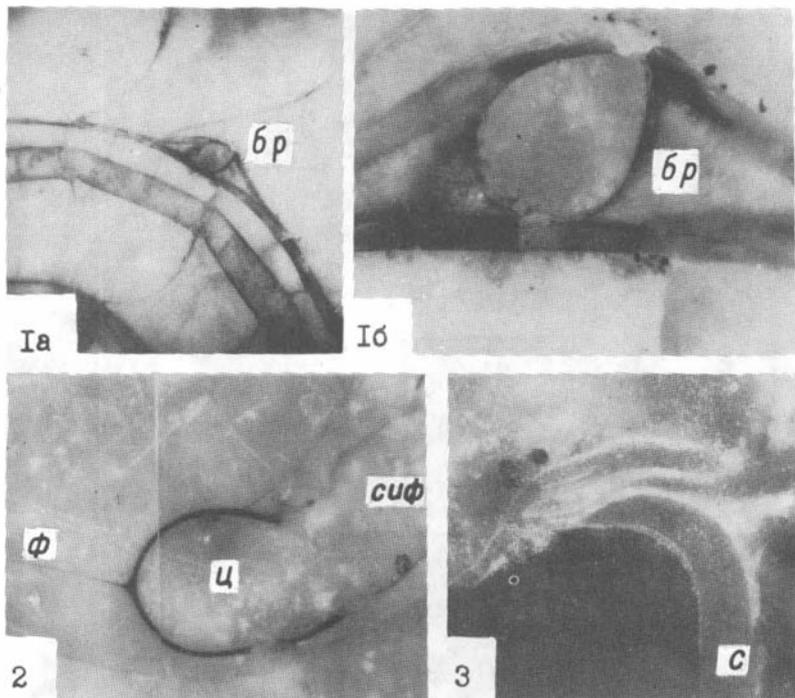
Обозначения: п - протоконх, ц - цекум, с₁, с₂ - про- и примасепты, сиф - сифон, с - септы, м - манжета, ме - мембрана.



Фиг. 1а, о. *Onchoniceras veminodosum* (S i n z.), экз. 401/230: 1а - цекум, фиксатор, стенка протоконха и первые септы ($\times 400$), 1б - цекум, фиксатор и стенка протоконха, деталь 1а ($\times 700$).

Фиг. 2. *Cheloniceras cognuelianum* (d' O g b.), экз. 400/230: септальная трубка с вентральной стороны в конце O_4 ($\times 150$). Образцы сфотографированы в микроскопе МББ-1 - 1969 г. Дагестан, окрестности с. Пудахар, нижний апт.

Обозначения: с - септы, ф - фиксатор, ц - цекум, сиф - сифон.

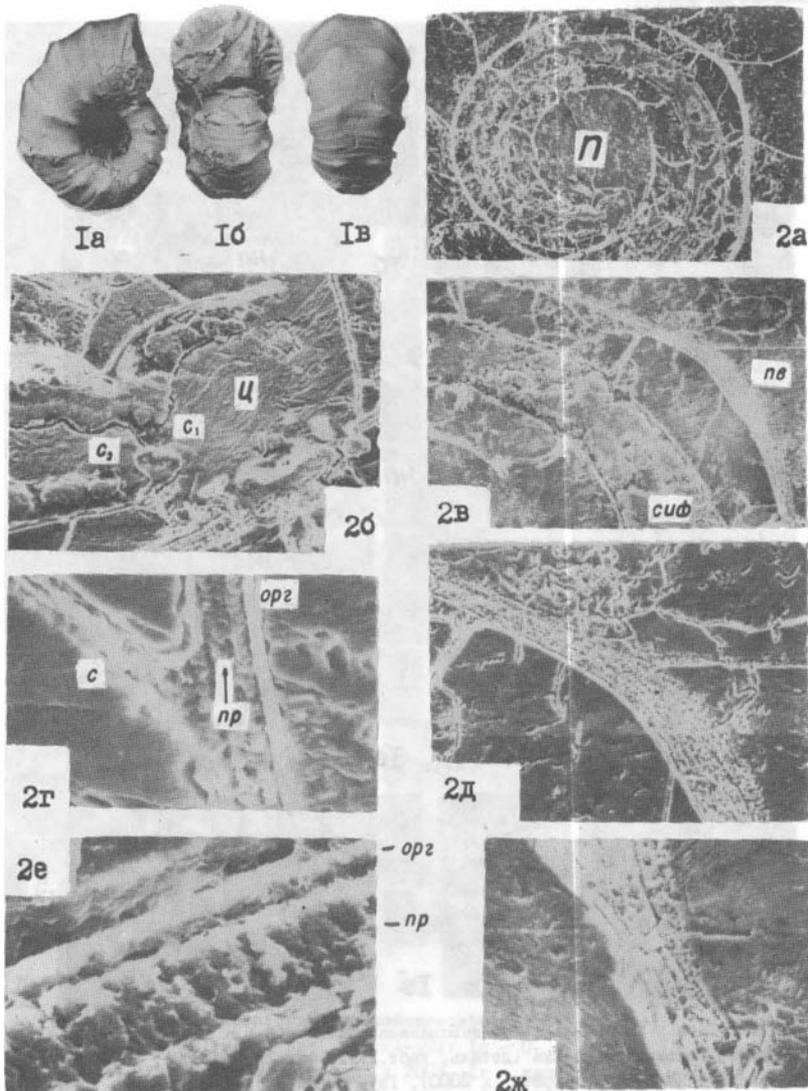


Фиг. Ia, б. *Chelonicerus cognatianus* (d'Orb.), экз. 400/230: раковина брахиоподы (теревратулиды) между четвертым и пятым оборотами (Ia - x 20; Ib - x 100).

Фиг. 2. *Ericheloniceras subnodosocostatum* (Sinz.), экз. 402/230: цекум, фиксатор и начало первого оборота (x 275).

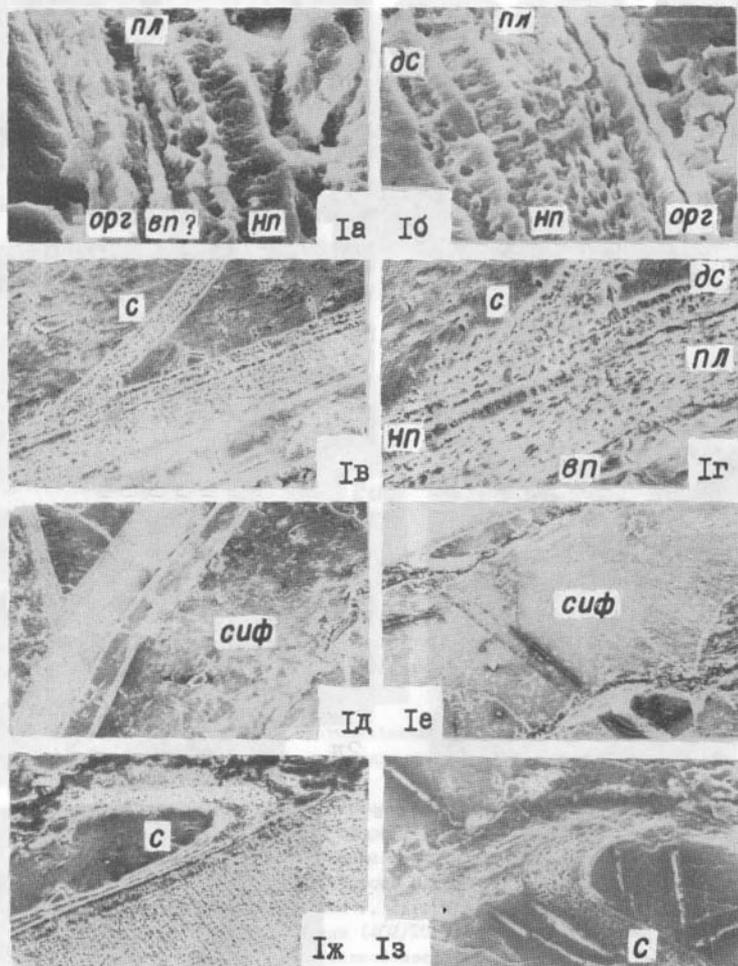
Фиг. 3. *Ericheloniceras subnodosocostatum* (Sinz.), экз. 403/230: септальная трубка с вентральной стороны в конце O_4 (x 120). Образцы сфотографированы в микроскопе МББ-1-1969 г. Дагестан, окрестности с. Цудахар, (400/230) - нижний апт, с. Нижнее Чутли (402/230), с. Ходжалмахи (403/230) - средний апт, зона *Ericheloniceras subnodosocostatum*.

Обозначения: бр - брахиопода, с - септы, сиф - сифон, ф - фиксатор, ц - цекум.



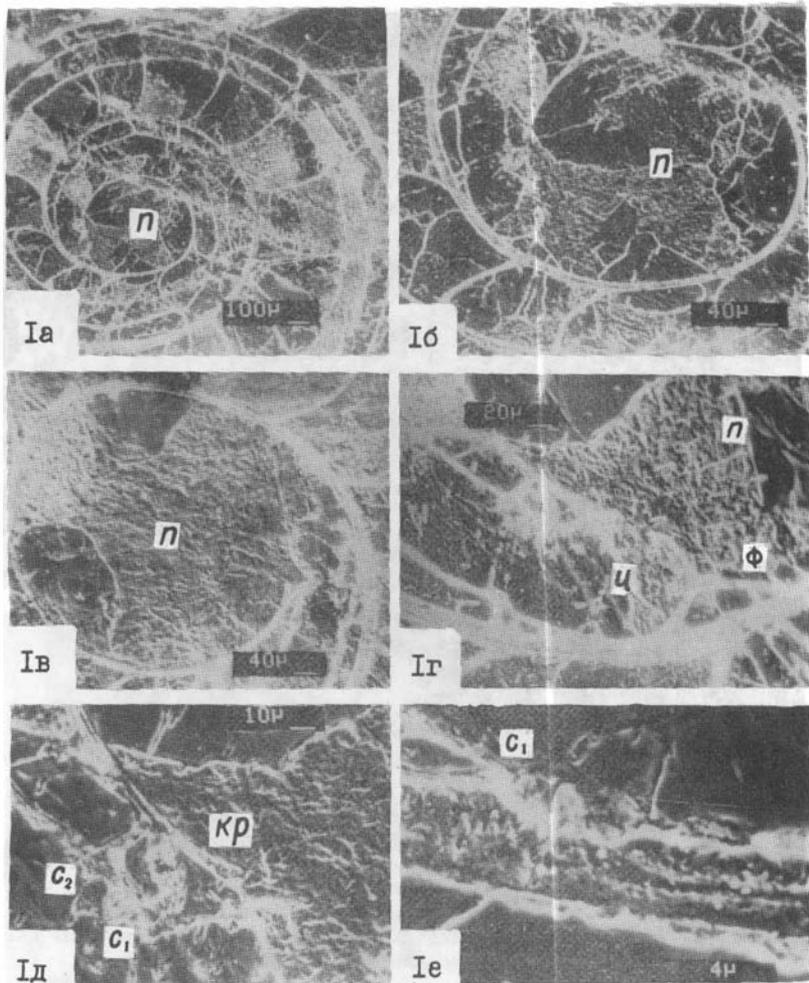
Фиг. 1, 2. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (S i n z), 1а-в - экз. 405/230, 2а-ж - экз. 407/230: 2а - протоконх и первый оборот (x 75), 2б - диафрагма и первые септы (x 500), 2в - общий вид валика (x 200), 2г - стенка протоконха и септы в конце O_1 (x 2000), 2д - начало первичного валика, деталь 2в (x 500), 2е - стенка протоконха, около S_2 (x 1000), 2ж - конец первичного валика, начало двухстенной раковины, деталь 2в (x 1000). Дагестан, окрестности с. Ходжалмахи, средний алт.

Обозначения: п - протоконх, S, S_1, S_2 - септы, про- и примасепты, ц - диафрагма, пв - первичный валик, сиф - сифон, орг - органическая пленка протоконха, пр - призматический слой.



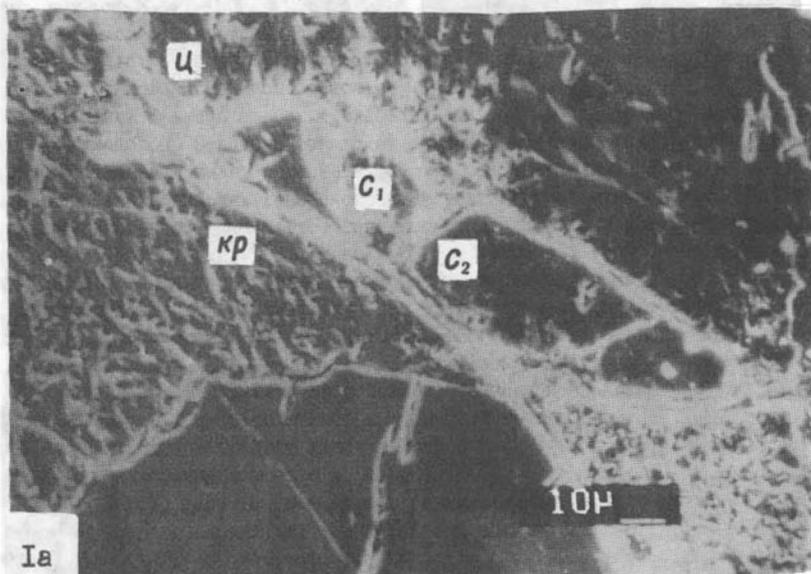
Фиг.1а-з. *Bricheloniscera subnodosovosotatum* (S i n z.), экз.407/230
 Ia - конец первичного валика (деталь, табл. XLVI, фиг. 2ж, $\times 1000$), Ib - стенка раковины на втором обороте ($\times 2000$), Iv - септа и стенка раковины в конце U_2 ($\times 500$), Ig - стенка раковины, деталь Iv ($\times 1000$); септальная трубка: Id - на U_3 ($\times 150$), Ie - на U_4 ($\times 150$), Iж - у вентральной стороны, деталь Ie ($\times 500$), Iз - у дорсальной стороны, деталь Ie ($\times 500$).

Обозначения: орг - органическая пленка протоконха, вп - внутренний призматический слой, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой, с - септы, дс - дорсальная стенка, сиф - сифон.

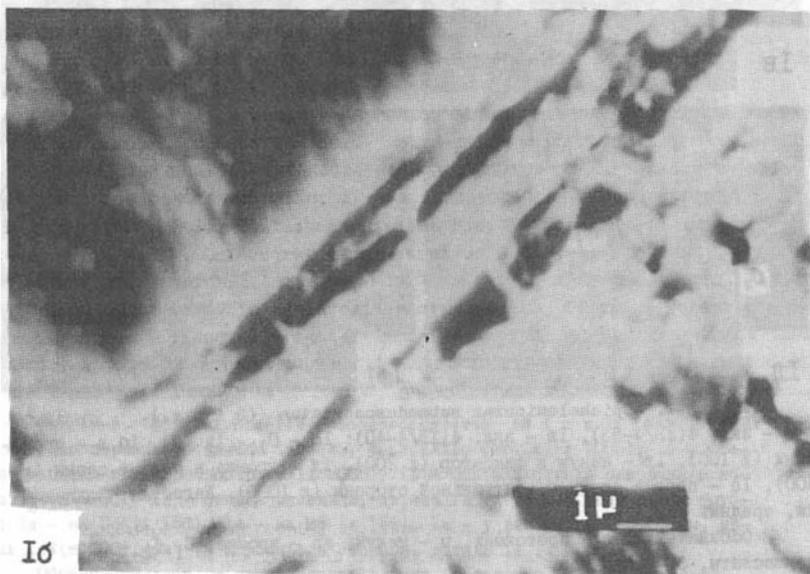


Фиг. Ia-е. *Brichelonisceres subnodosomatatus* (S i n z.), Ia, о, г-е - экз. 4(ХБ/4-93), Iv - экз. 4(ХБ/4-40): Ia - $C_{1,5}$ (x 40), Ib, в - протоконх (x 100), Ig - цекум и фиксатор (x 200), Id - кромка и первые септы (x 400), Ie - первые септы у вентральной стороны (x 1000). Дагестан, Ходжалмахи, средний апт.

Обозначения: п - протоконх, ц - цекум, кр - кромка, C_1, C_2 - про- и примасепты, ф - фиксатор.

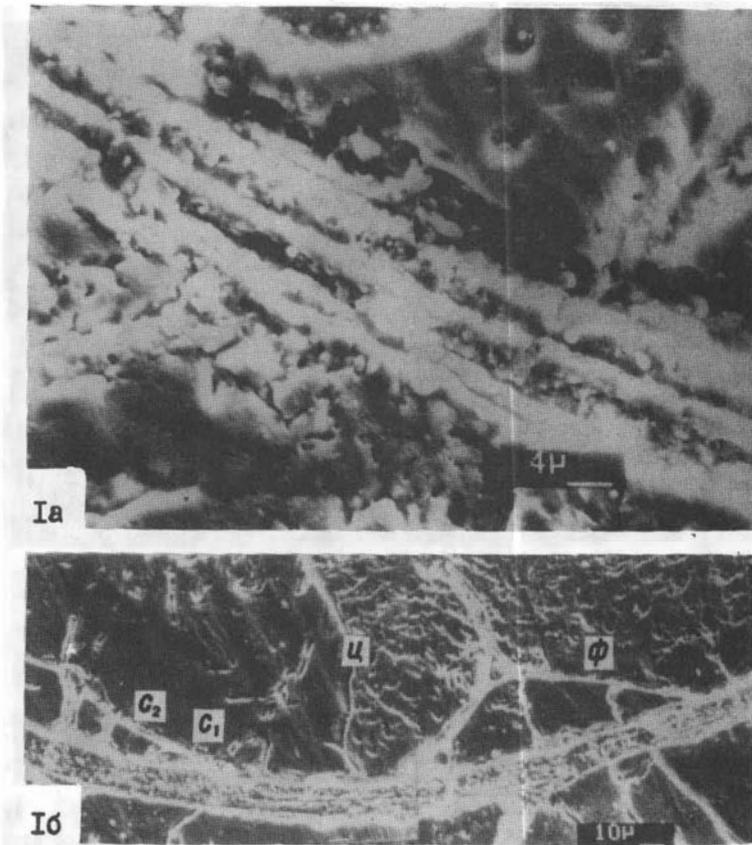


Ia



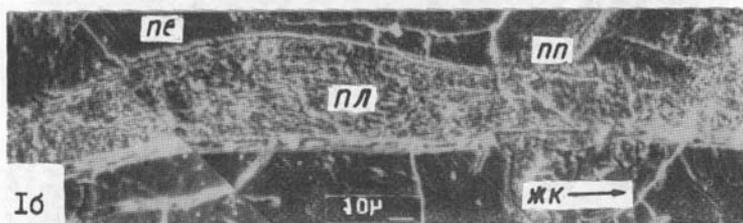
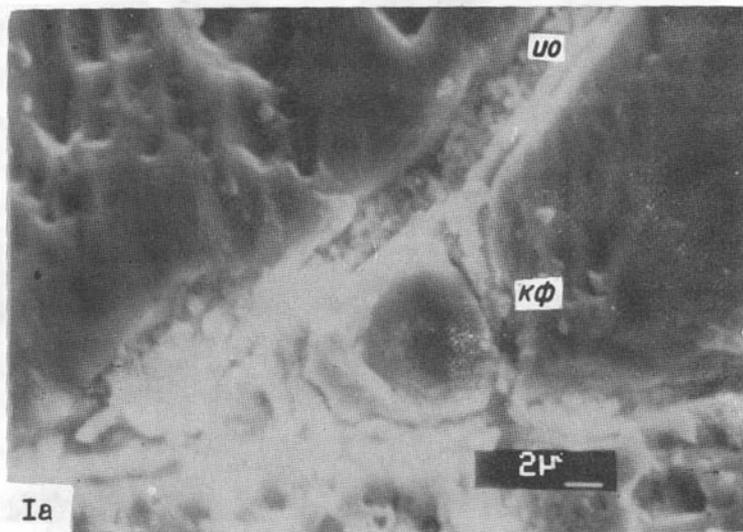
Iб

Фиг. Ia, б. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (S i n z.), экз. 4 (ХБ/4-93): Ia - кромка и первые септы (x 800), Iб - четвертая септа (x 10000).
 Обозначения: кр - кромка, C₁, C₂ - про- и примасепты, ц - цекум.



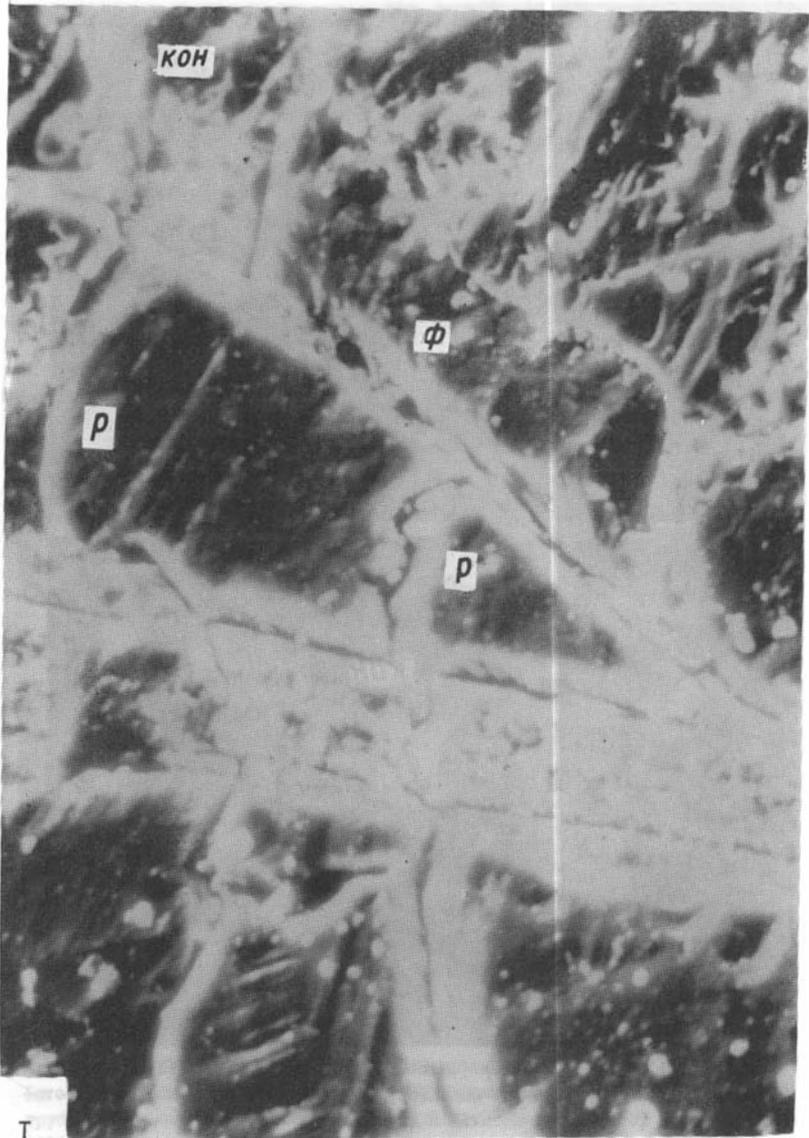
Фиг. Ia, б. *Epichelonicera subnodosocostatum* (S i n sp.), Ia - стенка протоконха (x 2000), экз. 4(ХБ/4-81), Ib - цекум, фиксатор и первые септы (x 400), экз. 4(ХБ/4-93). Дагестан, с. Ходдламахи, средний алт.

Обозначения: C_1 , C_2 - про- и примасепты, ц - цекум, ф - фиксатор.



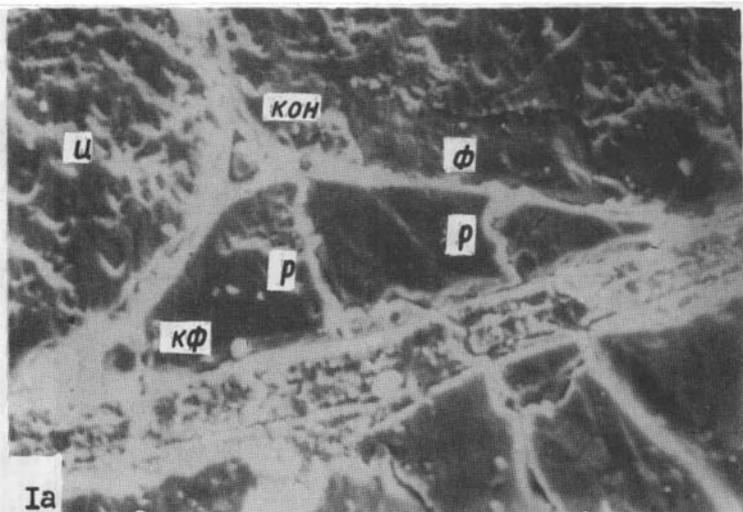
Фиг. Ia, б. *Epichelonicera subnodosocostatum* (S i n z.), акз. 4 (ХБ/4-93): Ia - короткая связка фиксатора (?), сочленение цекума со стенкой протоконха и известковая оболочка цекума, деталь, табл. XXX, фиг. Ib (x 3500), Ib - первичный валик (x 400).

Обозначения: кф - короткая связка фиксатора, ио - известковая оболочка цекума, пв - первичный валик, пп - первичный пережим, жк - жилая камера, пл - пластинчатый слой.

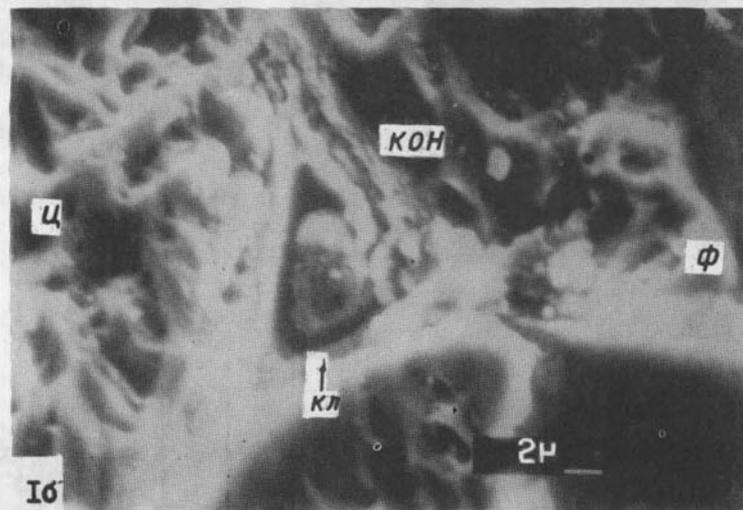


Фиг. I. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (S i n z.), экз. 4 (Хб/4-93):
 конус, фиксатор, распорки фиксатора и стенка протоконха (x 1575).

Обозначения: кон - конус, р - распорки, ф - фиксатор.



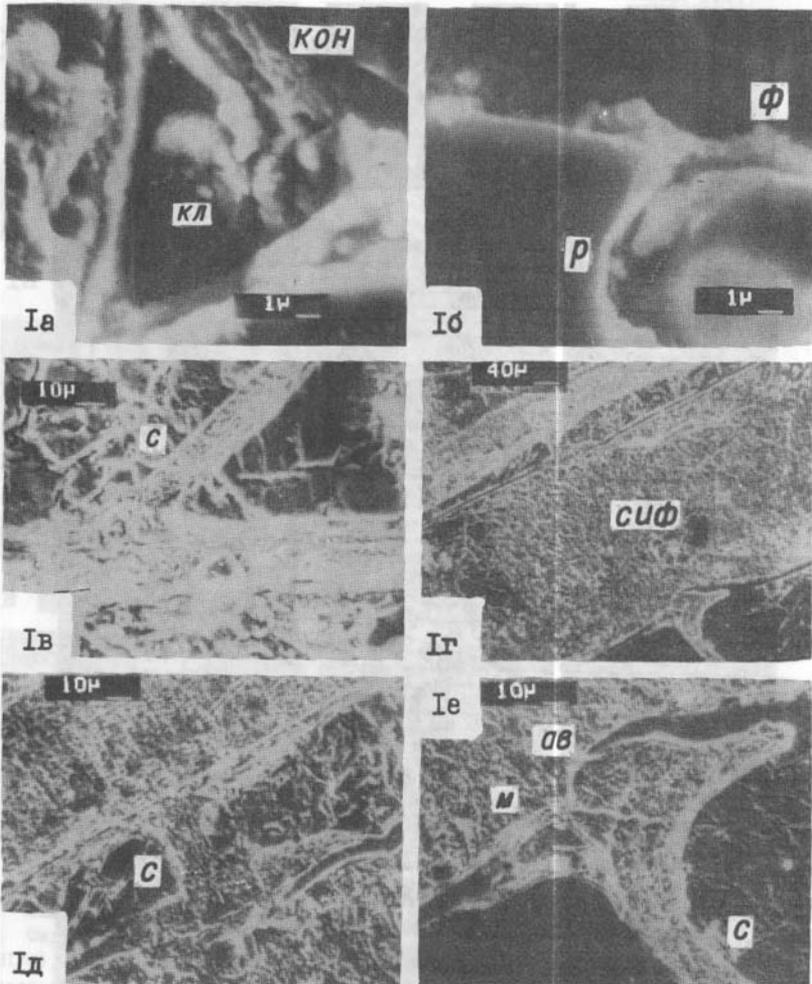
Ia



Iб

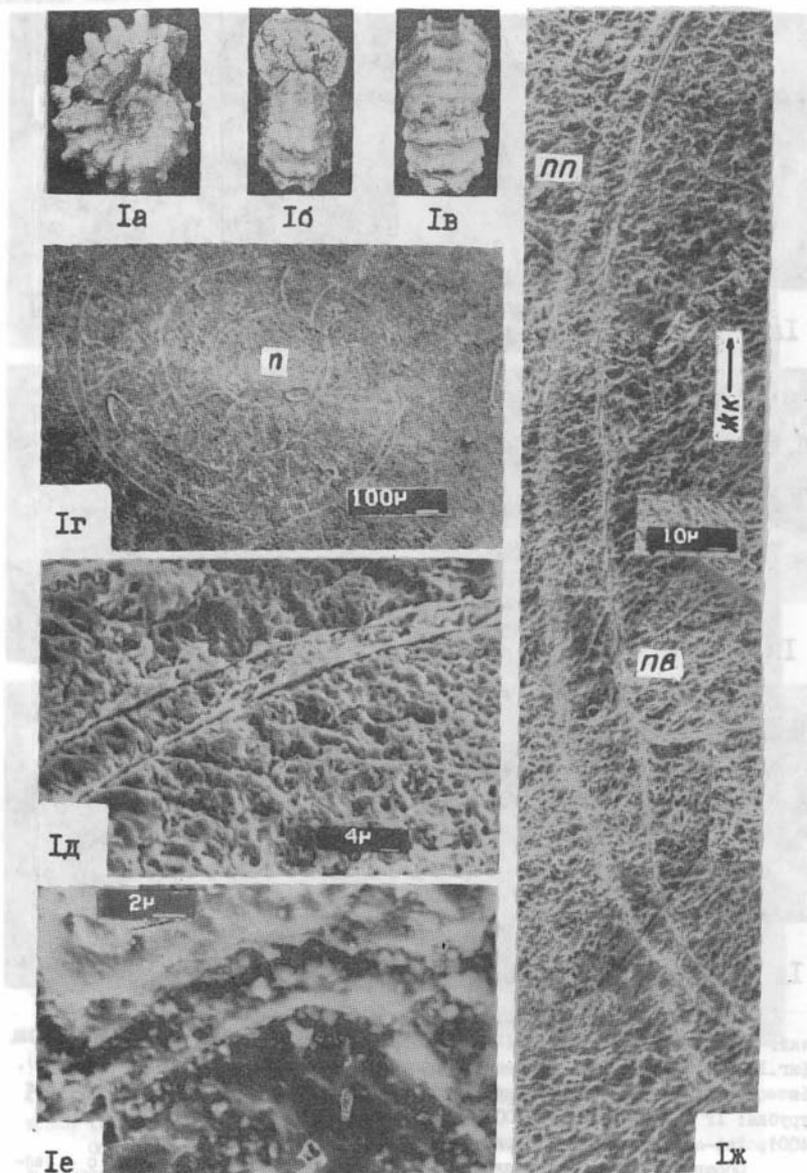
Фиг. Ia, б. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (Sinz., экз. 4 (ХБ/4-93): Ia - цекум, конус, фиксатор, распорки фиксатора и стенка прото-конка (x 900), Ib - конус, деталь Ia (x 3500).

Обозначения: кл - клапан, кон - конус, кф - короткая связка фиксатора, р - распорки фиксатора, ф - фиксатор, ц - цекум.



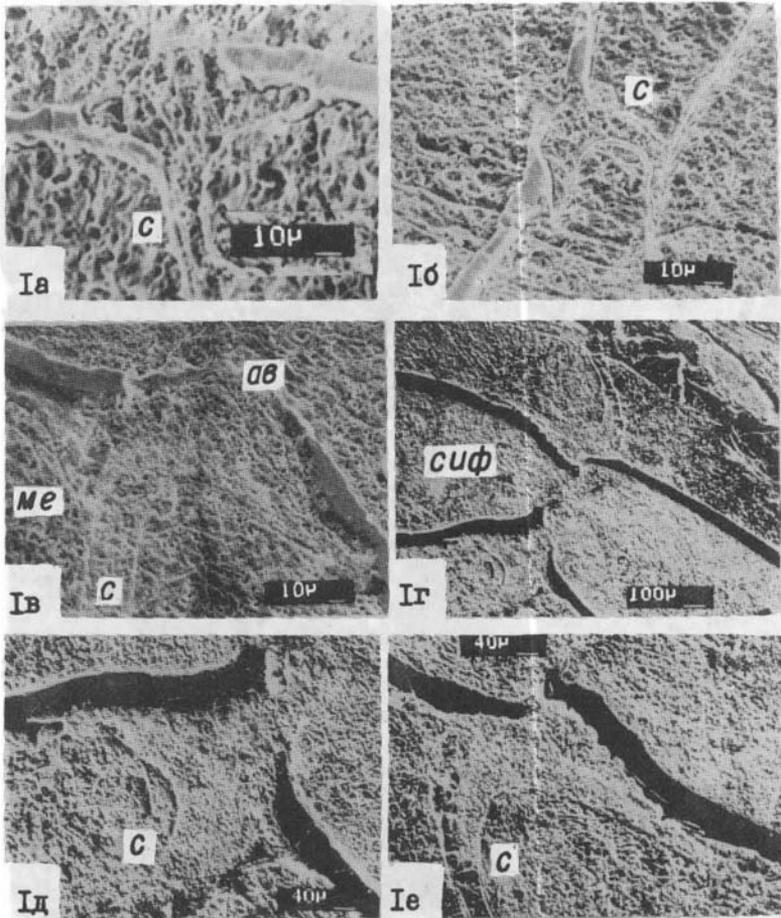
Фиг. 1а-е. *Epicheloniceras subnodosocostatum* (S i n z.). 1а, б, г-е - экз. 4 (ХБ/4-93), 1в - экз. 4 (ХБ/4-81): 1а - конус и клапан, деталь табл. XXXIII, фиг. 1а, б (x 4000), 1б - сочленение распорки фиксатора с фиксатором (x 4000), 1в - муральный гребень в конце O_2 у дорсальной стороны (x 500); септальная трубка: 1г - в конце O_3 (x 100), 1д - у вентральной стороны, деталь 1г (x 400), 1е - у дорсальной стороны, деталь 1г (x 400).

Обозначения: ав - аннулярный валик, кл - клапан, кон - конус, с - септа, сиф - сифон, р - распорки фиксатора, ф - фиксатор, м - манжета.



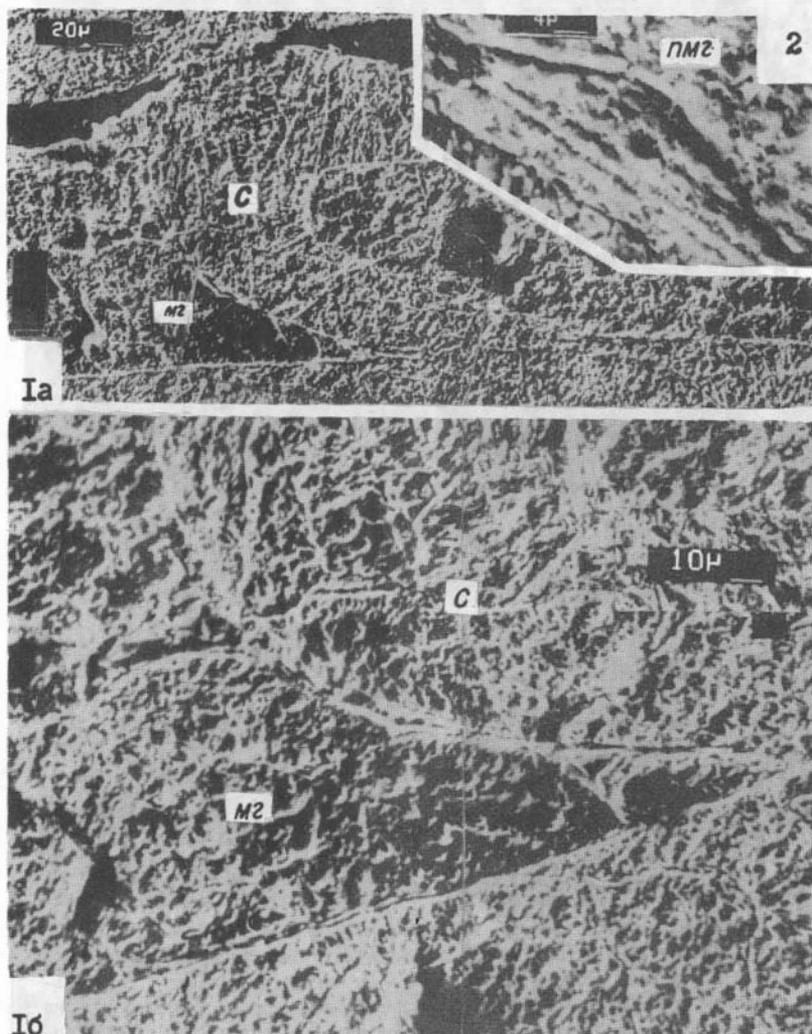
Фиг. Ia-ж. *Douvilleiceras mammillatum* (Schloth.); Ia-д, ж - экз. 4(501/4), Ie - экз. 4(110/73): Iг - протоконх и первый оборот (x 40), Id - стенка протоконха (x 750), Ie - известковая оболочка цекума (x 3000), Iж - валлик (x 300). Восточная Грузия, окрестности с. Чумателети, нижний альб, зона *Leumeriella tardefurcata*.

Обозначения: п - протоконх, pv - первичный валлик, pp - первичный пережим, жк - жидкая камера.



Фиг. Ia-e. *Douvilleiceras mammillatum* (Schloth.): Ia-в - экз. 4(501/4), Iг-e - экз. 4(1026/3а-4); септальная трубка: Ia - на четвертом обороте с дорсальной стороны (x 400), Ib - на четвертом обороте с вентральной стороны (x 300), Iv - в начале O_5 с дорсальной стороны (x 200), Iг - на четвертом обороте (x 40), Id - с дорсальной стороны, деталь Iг (x 100), Ie - у вентральной стороны, деталь Iг (x 100). Окрестности сс. Чумателети и Баджниси (Восточная Грузия), нижний альб, зона *Leuheriella tardefurcata*.

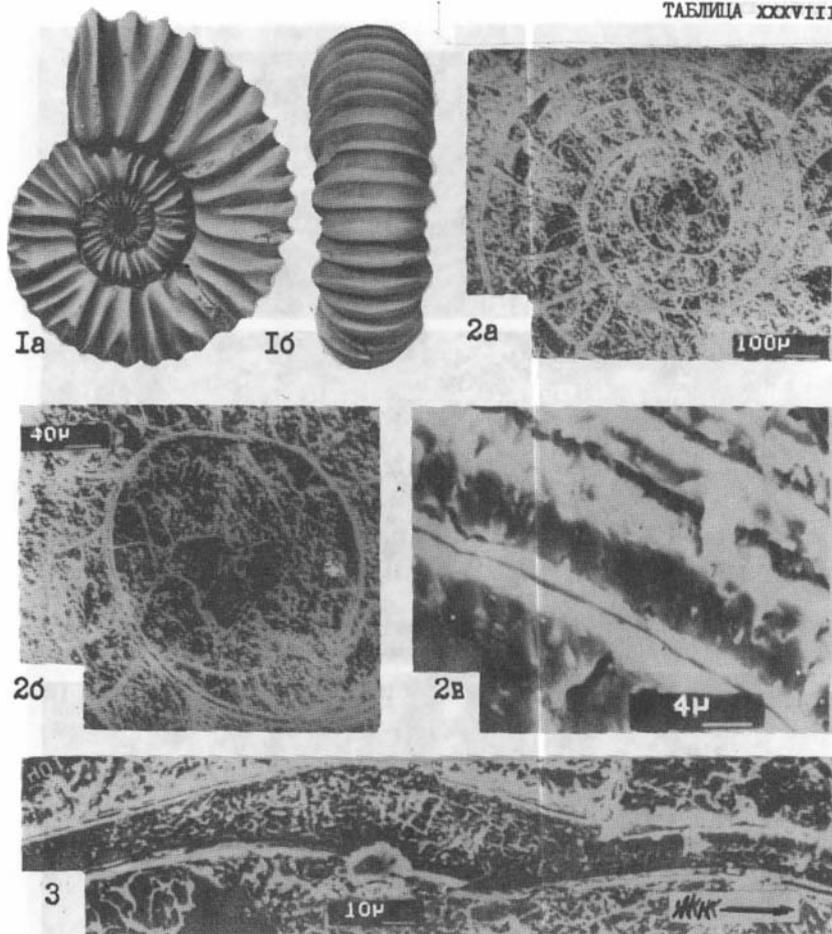
Обозначения: ав - аннулярный валик, ме - мембрана, с - септы, сиф - сифон.



Фиг. 1а, б. *Donvilleiceras mammillatum* (Schloth.), экз. 4(1026/3а-4): муральный гребень у вентральной стороны (приблизительно O_4): 1а - х 200, 1б - деталь 1а (х 500). Восточная Грузия, с. Чумателети, нижний альб, зона *Leumeriella tardefurcata*.

Фиг. 2. *Nuracanthoplites restrictus* E g o i a n, экз. 4(3059/3-5): промежуточный муральный гребень с дорсальной стороны в конце O_1 (х 1500). Дагестан, с. Муги, верхний алт, клансей, зона *Nuracanthoplites jacobii*.

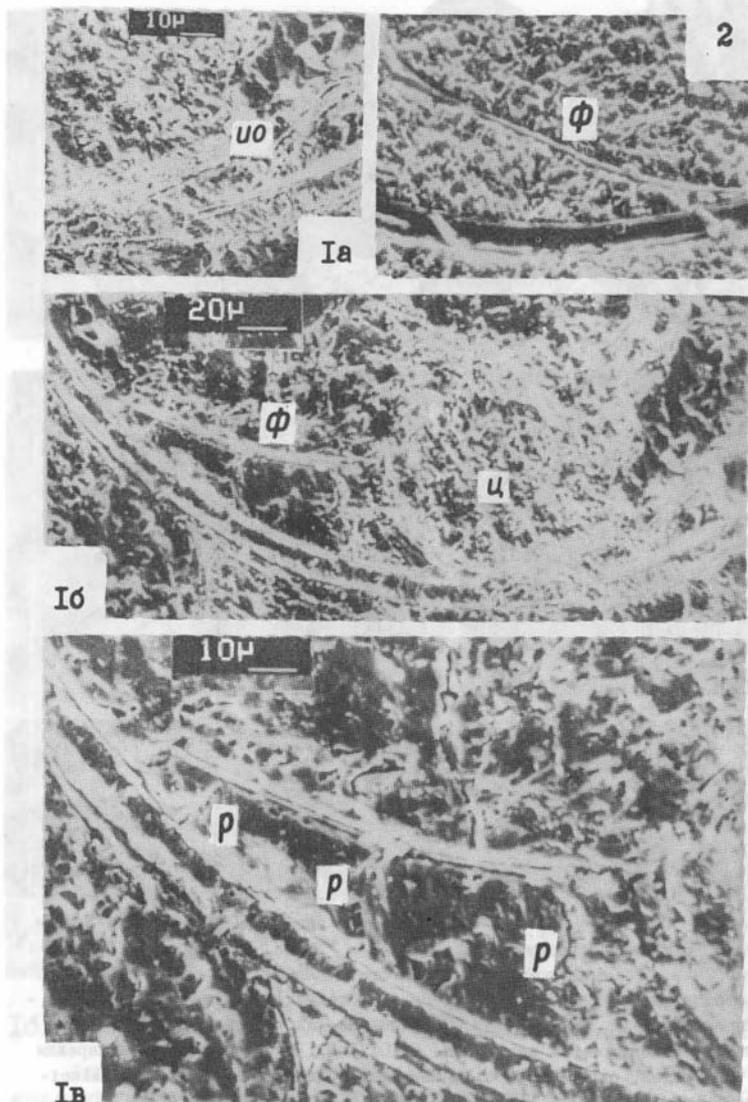
Обозначения: мг - муральный гребень, пмг - промежуточный муральный гребень, с - септа.



Фиг. 1а, б. *Colombiceras saucasicus* Lupp., экз. 4(K/7-2). Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний алт.

Фиг. 2а-в. *Colombiceras crassicosatum angulata* Eg., экз. 8(K/8-26): 2а - протоконх и 1,5 оборота (x 60), 2б - протоконх и начало O_1 (x 150), 2в - стенда протоконха (x 2000). Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний алт.

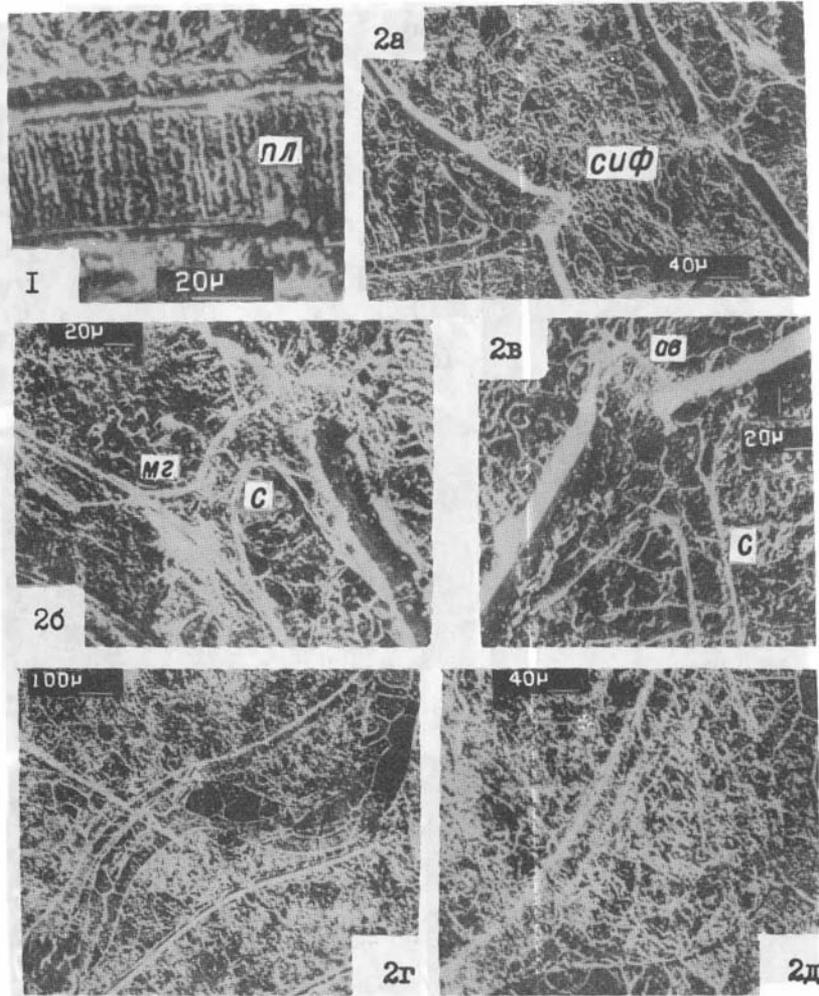
Фиг. 3. *Colombiceras* sp., экз. 8(101/359): первичный валик и пережим (x 600). Дагестан, окрестности с. Ходжалмахи, средний алт, зона *Eicheloniceras subnodosocostatum*.



Фиг. 1а-в. *Colombiceras crassicosatum angulata* Eg., экз. 8(К/8-26):
 1а - сочленение цекума со стенкой протоконха и первые септы с вентральной
 стороны (x 600), 1б - цекум, фиксатор и распорки (x 440), 1в - фиксатор и
 распорки, деталь 1б (x 450).

Фиг. 2. *Colombiceras* sp., экз. 8(101/359): фиксатор (x 800).

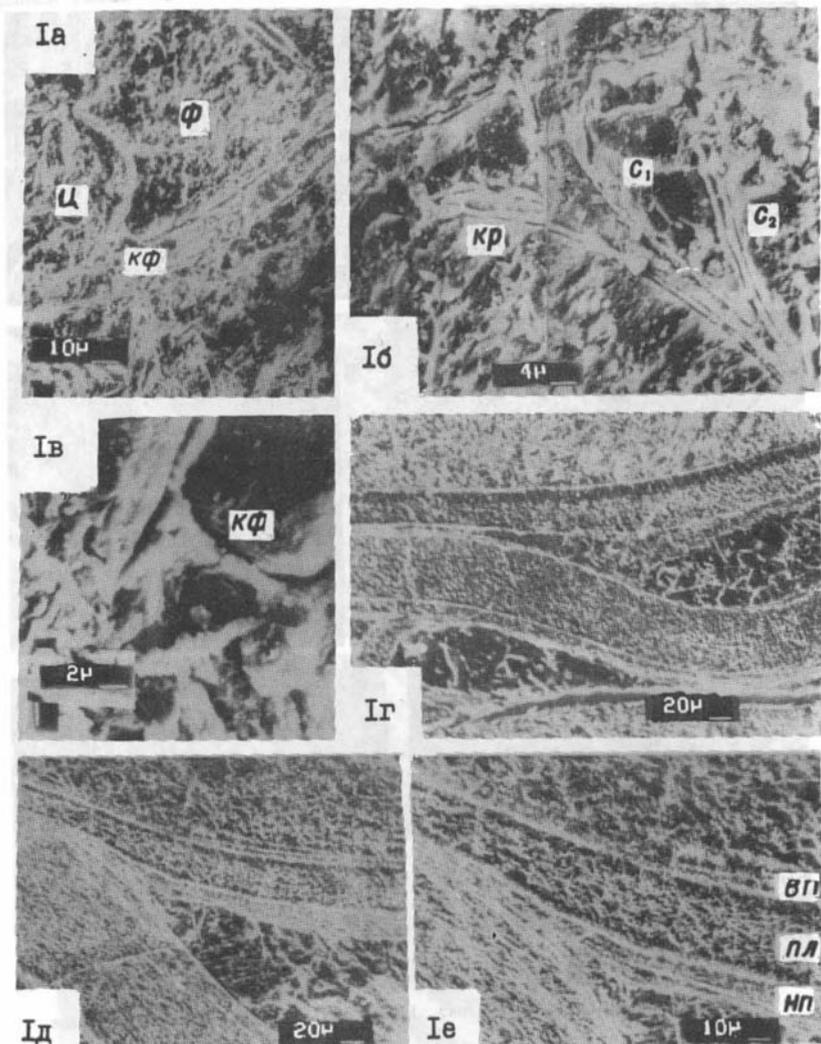
Обозначения: цо - известковая оболочка цекума, р - распорки фиксатора,
 ф - фиксатор, ц - цекум.



Фиг. I. *Colombiceras* sp., экз. 8(101/359): стенка раковины в конце O_3 (x 600).

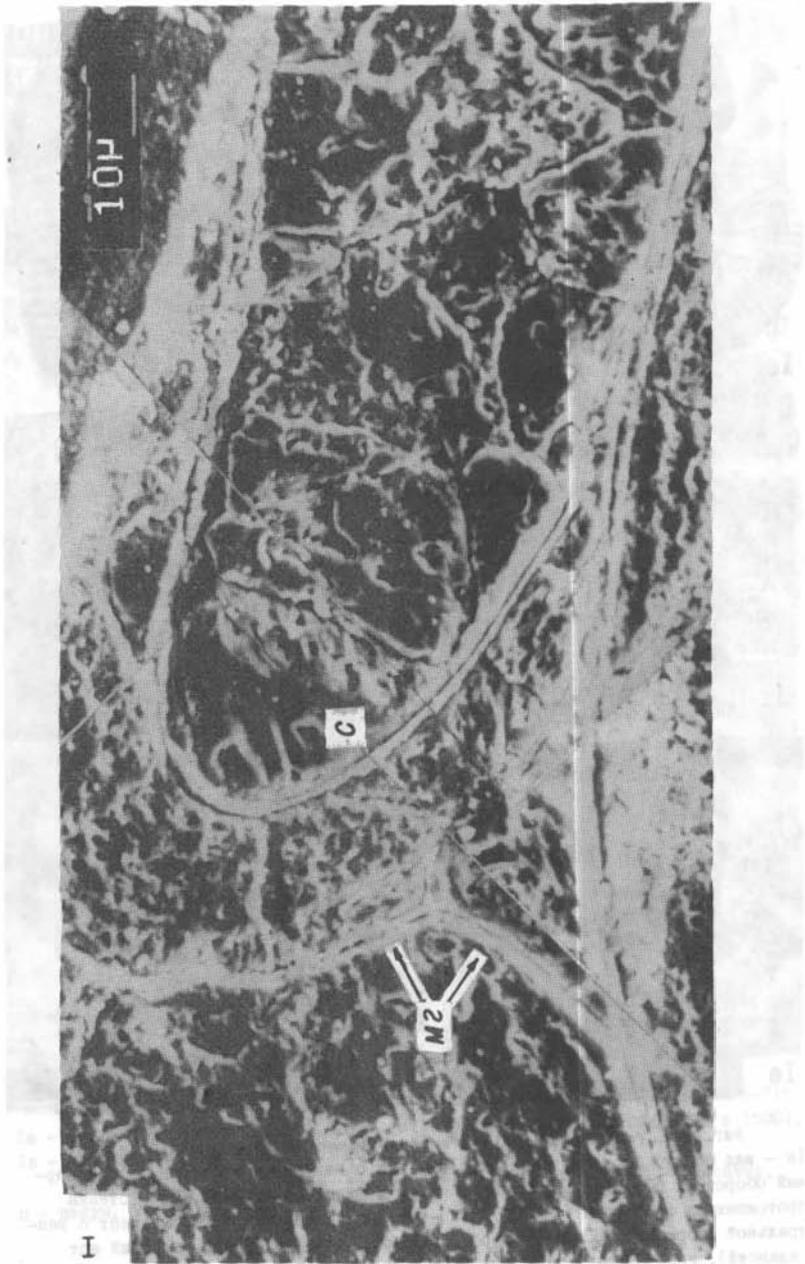
Фиг. 2а-д. *Colombiceras crassicosatum angulata* Eg., экз. 8(К/8-26): септальная трубка: 2а - в конце O_4 (x 125), 2б - у ventральной стороны, деталь 2а (x 250), 2в - с дорсальной стороны, деталь 2а (x 300), 2г - мостики на границе O_4 и O_5 (в конце O_4 и O_5 , x 60), 2д - мостик, деталь 2г (x 125).

Обозначения: ав - аннулярный валик, мг - муральный гребень, пл - пластинчатый слой, с - септа, сиф - сифон.



Фиг. Iа-е. *Colymbiceras tobleri discoidalis* (S i n z.), экз. 4 (К/2-1):
 Iа - цекум и фиксатор (x 500), Iб - кромка и первые септы (x 1250), Iв - короткая связка фиксатора, деталь Iа (x 2500), Iг-е - мостижки O_4 и O_5 (Iг - x 250, Iд - x 250, Iе - x 500). Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний апт.

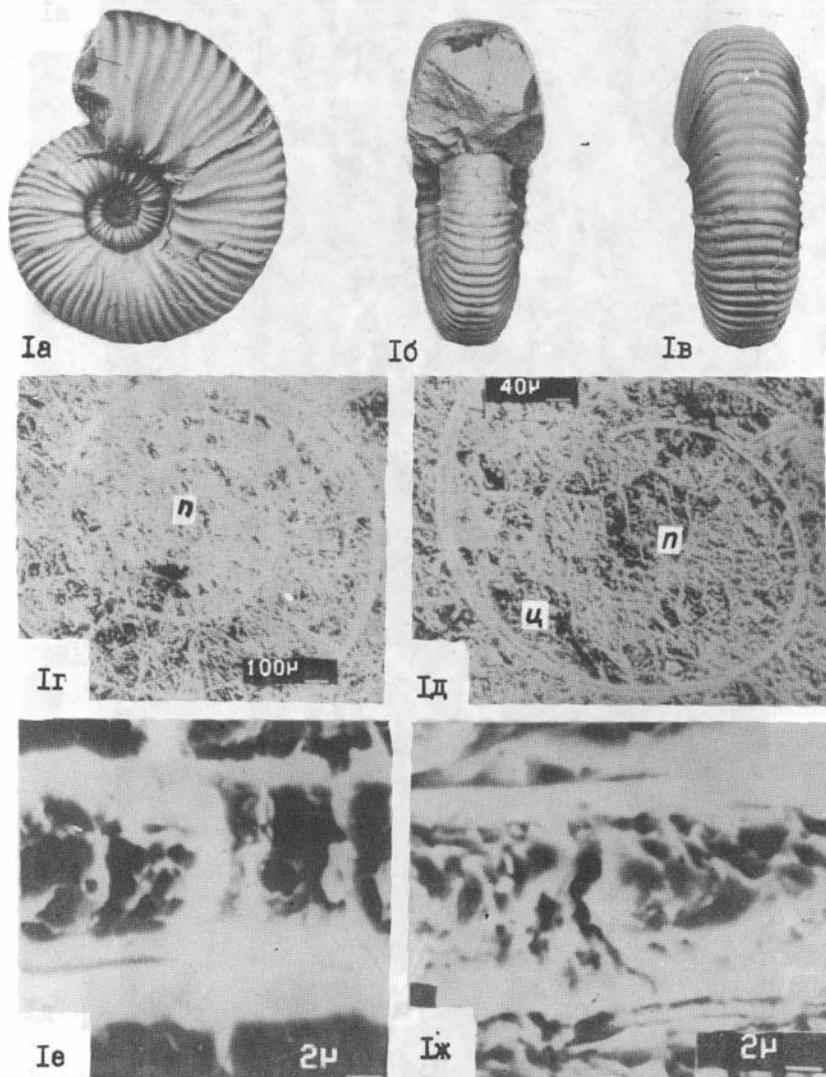
Обозначения: вп - внутренний призматический слой, кр - кромка, кф - короткая связка фиксатора, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой, C_1 , C_2 - про- и примасепты, ф - фиксатор, ц - цекум.



I

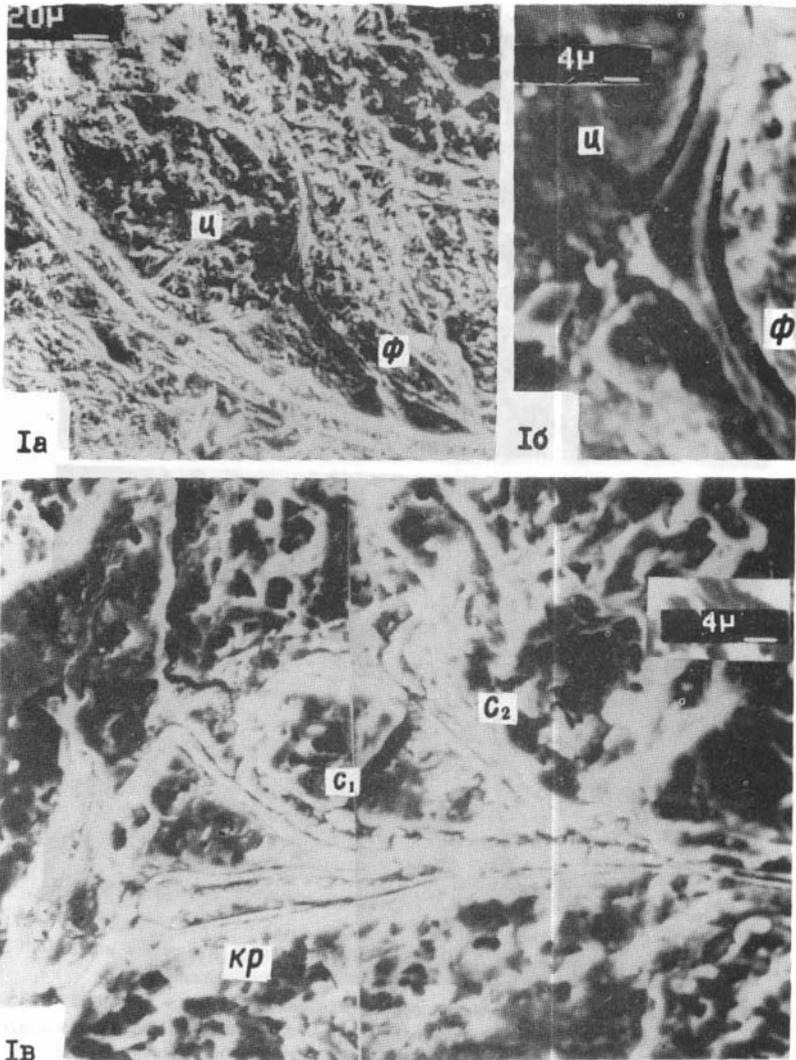
Фиг. I. *Colombiceras crassicosatum angulata* Eg., экз. 8(К/В-26): муральный гребень в конце D_4 у ventральной стороны ($\times 1100$), деталь табл. XL, фиг. 26. Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, средний алт., зона *Ericheloniceras subpodosocostatum*.

Обозначения: мг - муральный гребень, с - септа.



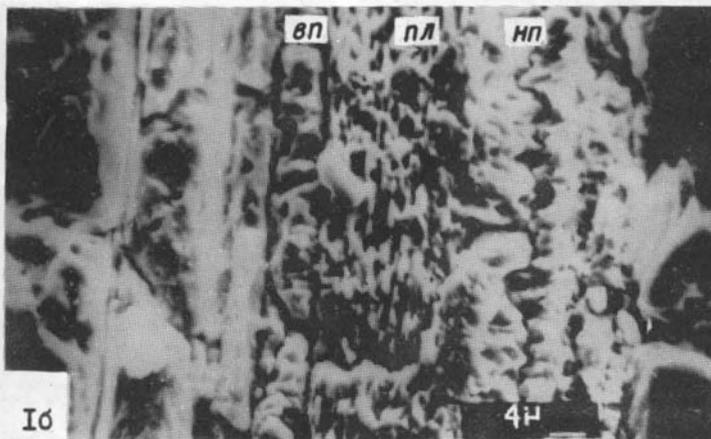
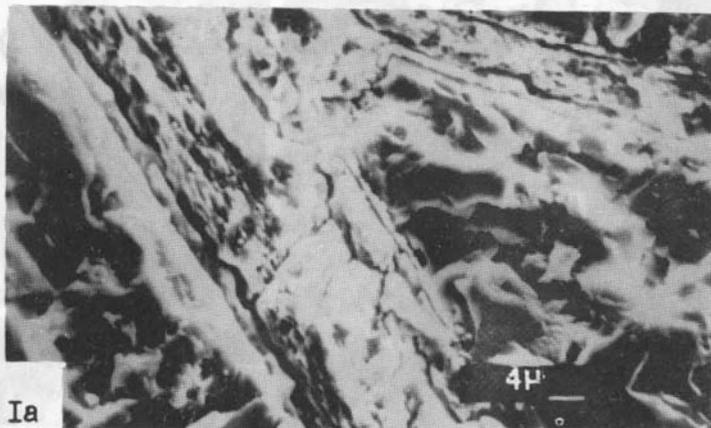
Фиг. Ia-ж. *Paracanthooplites subaeschiltaensis* (E g.), экз. 4 (K/5-7):
 Ia - вид сбоку, Ib - вид спереди, Iv - вид с вентральной стороны, Iг - первый оборот (x 50), Id - протоконх, цекум и фиксатор (x 125), Ie - стенка протоконха у фиксатора (x 3000), Iж - стенка протоконха у первых септ с вентральной стороны (x 3000). Северо-Западный Кавказ, р. Кубань, верхний алт (кдансей), зона *Acanthooplites polani*.

Обозначения: п - протоконх, ц - цекум.



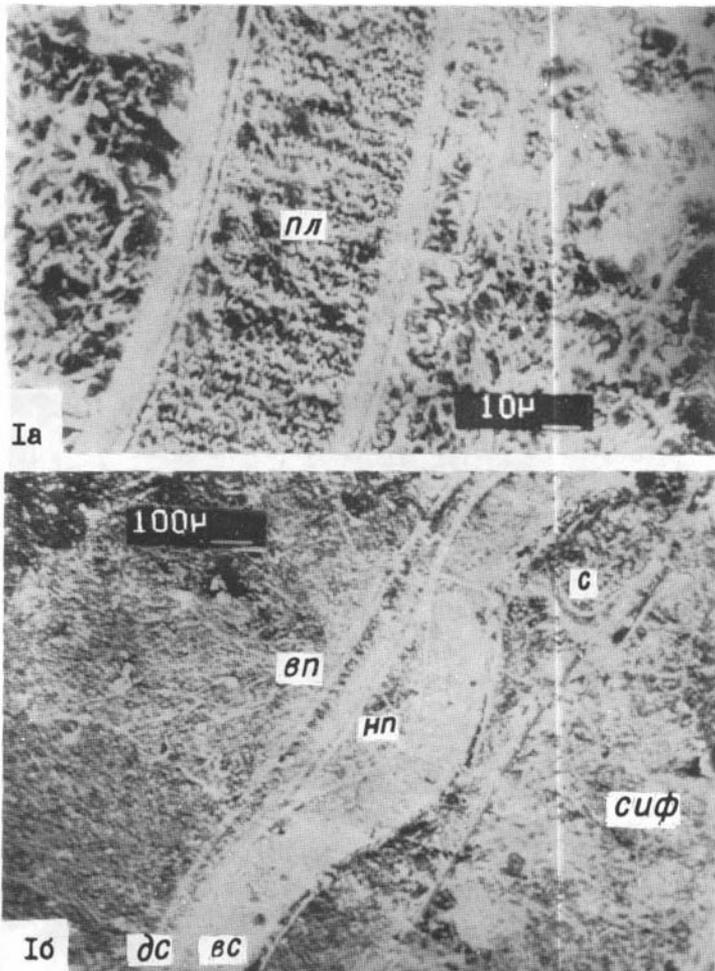
Фиг. Ia-в. *Paracanthoplates subaschiltaensis* (Е.г.), экз. 4(К/5-7):
 Ia - цекум и фиксатор (x 300), Ib - сочленение фиксатора с цекумом (x 1500),
 Iv - кромка и первые септы (x 1500).

Обозначения: кр - кромка, C_1 , C_2 - про- и примасепты, ф - фиксатор,
 ц - цекум.



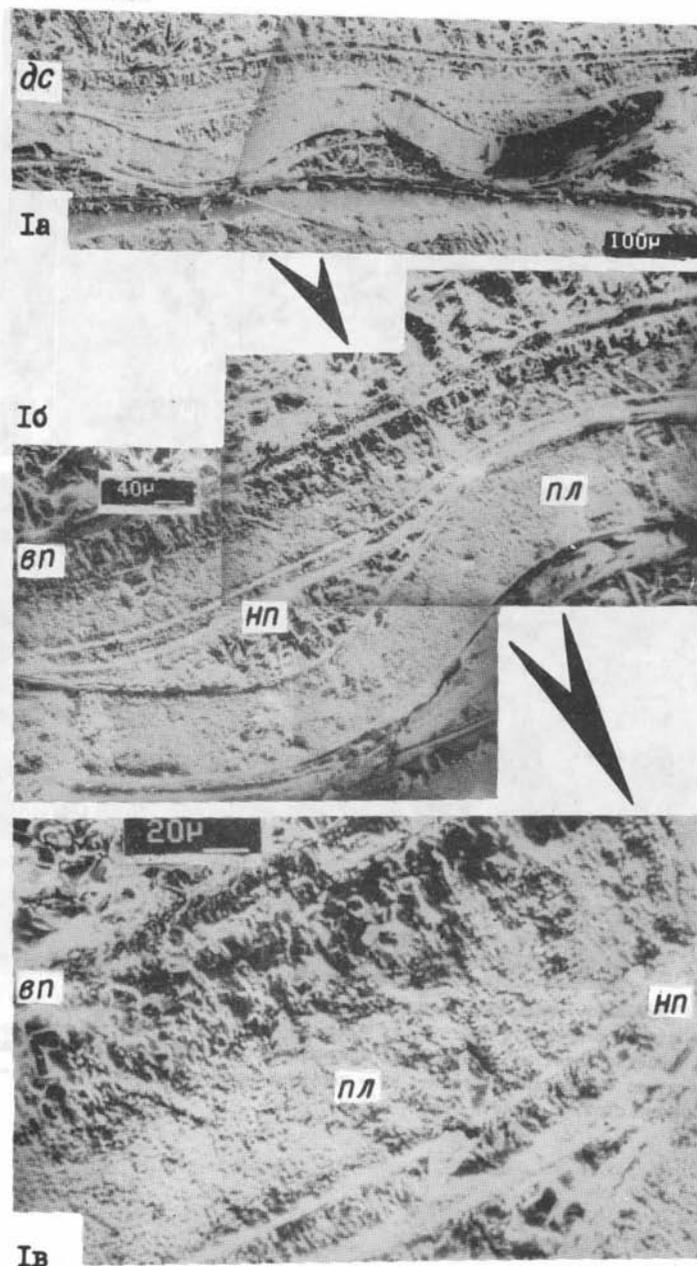
Фиг. Ia, б. *Parasanthoprites subaschiltaensis* (E g.), экз. 4(К/5-7):
Ia - стенка раковины в конце O_1 ($\times 1500$), Ib - стенка раковины в конце O_2 ($\times 1500$).

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой.



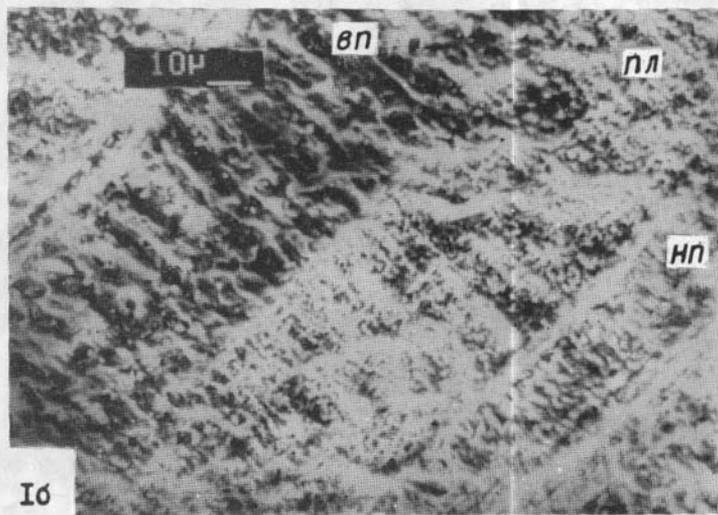
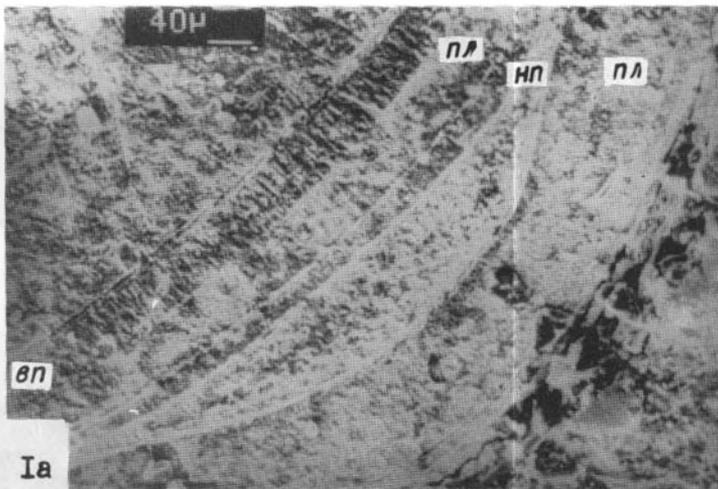
Фиг. 1а, б. *Paracanthoplites subaeschiltaensis* (Бг.), экз. 4(К/5-7):
 1а - стенка раковины в конце O_3 (x 700), 1б - мостик в конце O_4 (x 70).

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, вс - вентральная стенка, дс - дорсальная стенка, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой, с - септа, сиф - сифон.



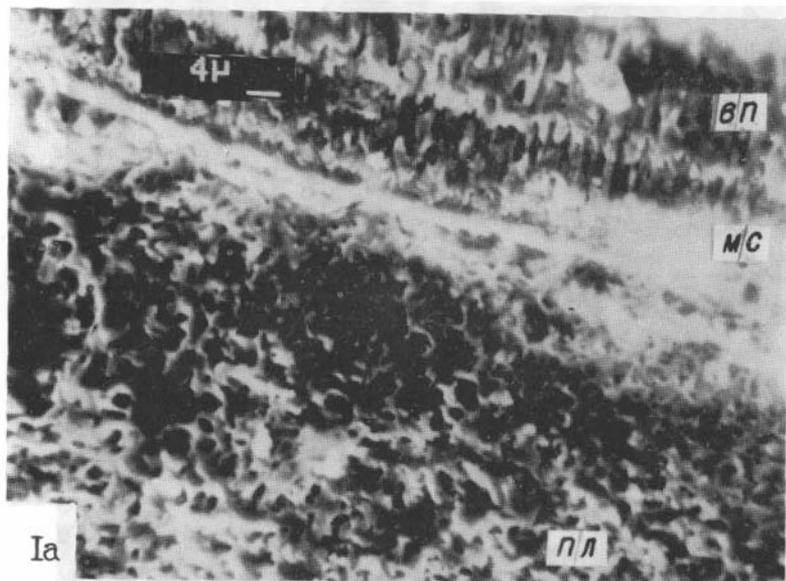
Фиг. Ia-в. *Paracanthohoplites subaschiltaensis* (Eg.), экз. 4 (K/5-7):
 Ia - мостики в конце O₄ четырехслойная дорсальная стенка (x 60), Iб - мостик,
 деталь Ia (x 150), Iв - мостик (дорсальная стенка), деталь Ia и Iб (x 400).

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, дс - дорсальная стенка,
 нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой.



Фиг. Ia, б. *Paracanthoplitis subaschiltaensis* (Eg.), экз. 4(К/5-7):
Ia - мостик в конце O_4 , видны три слоя дорсальной стенки ($\times 200$), Ib - дорсальная стенка, деталь Ia ($\times 800$).

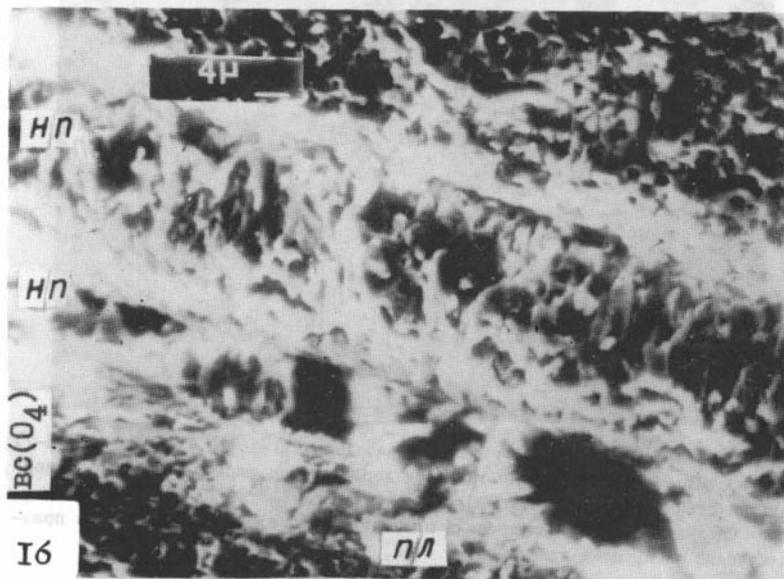
Обозначения: вп - внутренний призматический слой, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой.



Ia

пл

вп
дс(O₅)

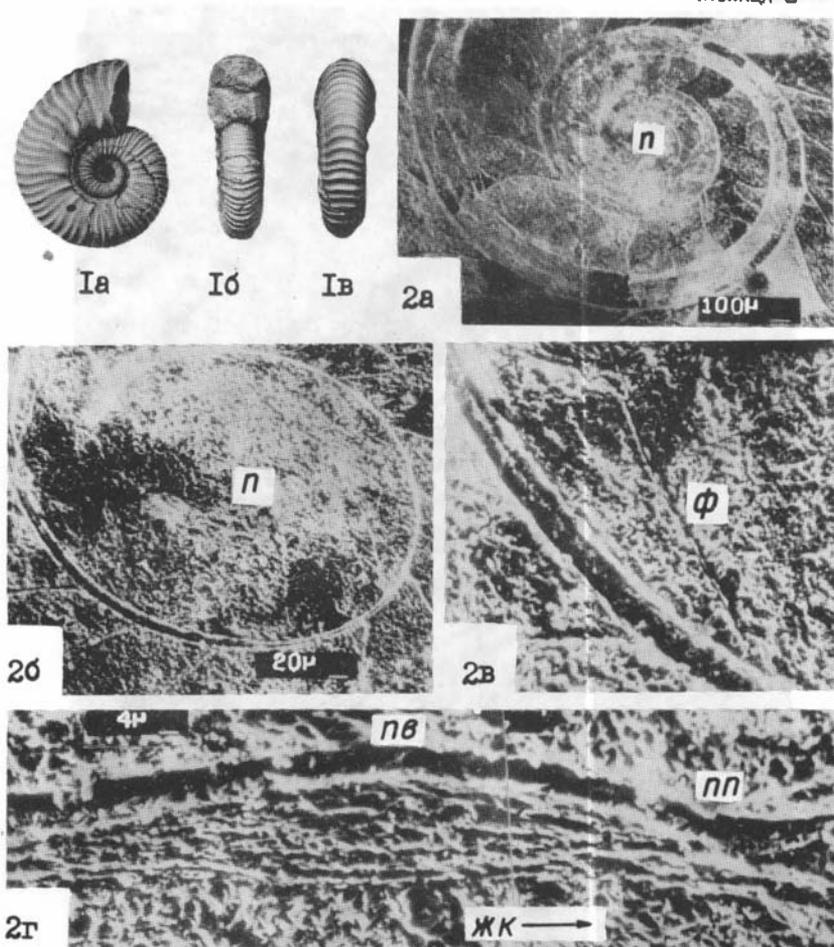


Iб

пл

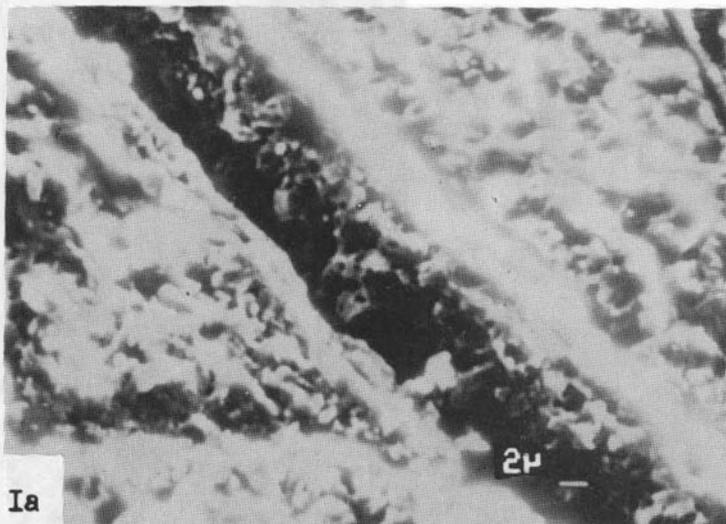
Фиг. Ia, б. *Paracanthoophlites zubaschiltaensis* (Eg.), экз. 4 (K/5-7). Дорсальная стенка в поперечном сечении в конце O₅ (x 1250).

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, вс - ventральная стенка, дс - дорсальная стенка, мс - морщинистый слой, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой.

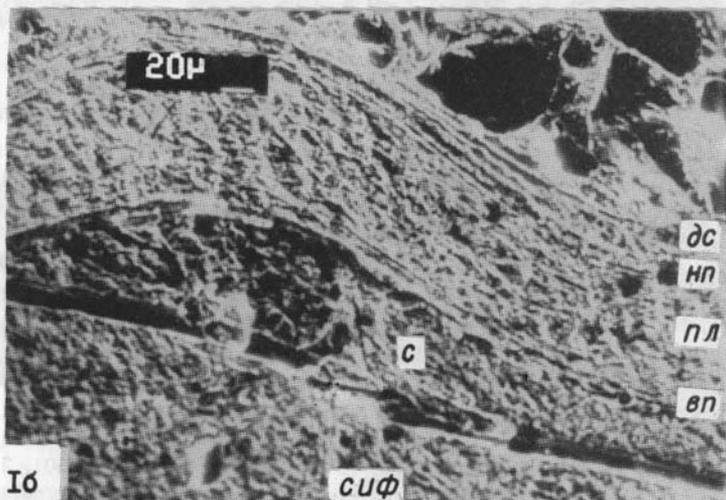


Фиг. 1а-в, 2а-г. *Acanthohippites nolani* (Seun.), 1а-в - экз. 4(ХК/5-2), 2а-г - экз. 8(Ю6/34): 1а - вид сбоку, 1б - вид спереди, 1в - вид с ventральной стороны; 2а - первые два оборота (х 30), 2б - протоконх (х 150), 2в - фиксатор (х 750), 2г - первичный валик (х 750). Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь - экз. 4(ХК/5-2) и Дагестан, окрестности с. Мекеги - экз. 8(Ю6/34), верхний апт. клансей, зона *Acanthohippites nolani*.

Обозначения: жк - жидкая камера, п - протоконх, пв - первичный валик, пп - первичный пережим, ф - фиксатор.



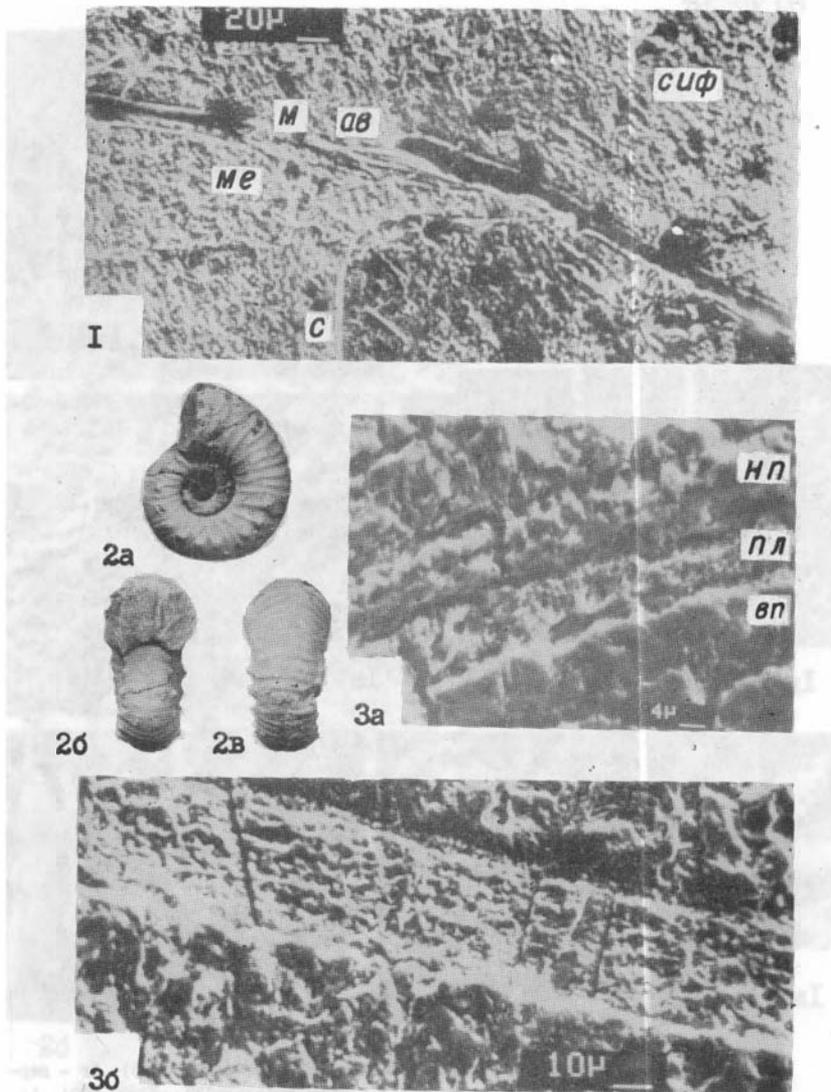
Ia



Iб

Фиг. Ia, б. *Acanthophrates nolani* (Seun.), экз. 8(106/34): Ia - стенка протоконха ($\times 2500$), Ib - септальная трубка у вентральной стороны, стенка раковины и мостик в конце D_3 ($\times 250$).

Обозначения: вп - внутренний призматический слой, дс - дорсальная стенка, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой, с - септа, сиф - сифон.

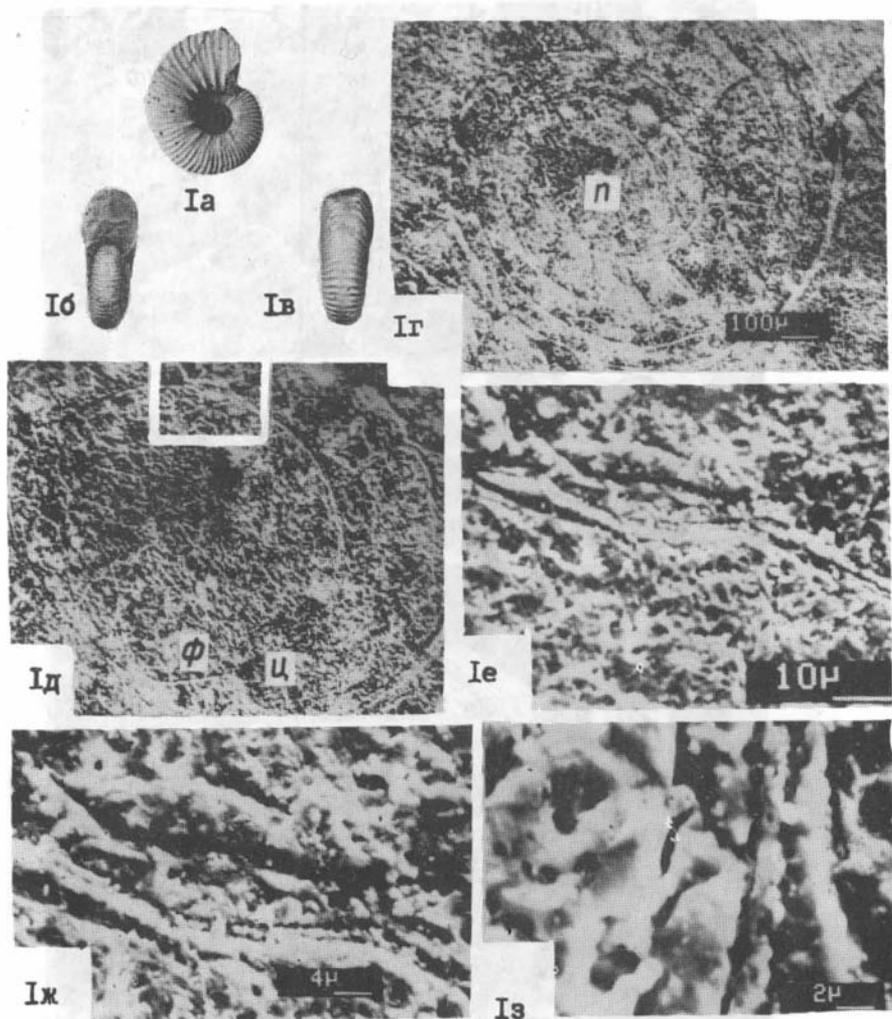


Фиг. 1. *Acanthophrates nolani* (Seun.), экз. 8 (I06/34): септальная трубка с дорсальной стороны в конце O_3 (x 250).

Фиг. 2а-б. *Chaschuresceras saucasicum* Kvant. et Scharik., ГОЛОТИП, экз. 4 (ПШ/5-I). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, верхний апт, клансей, зона *Нурасanthophrates jacobii*.

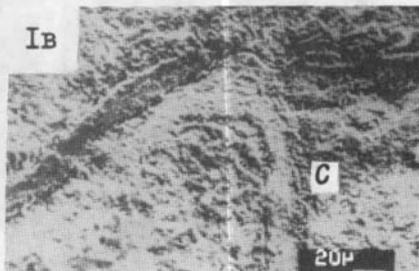
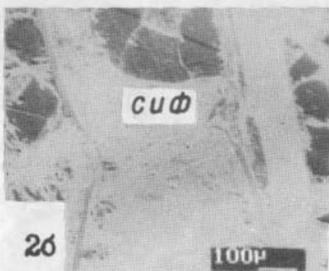
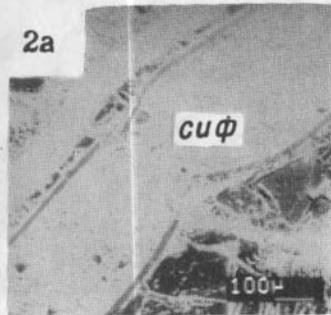
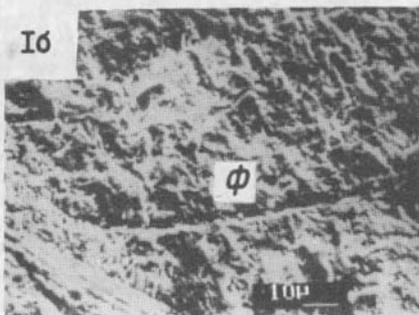
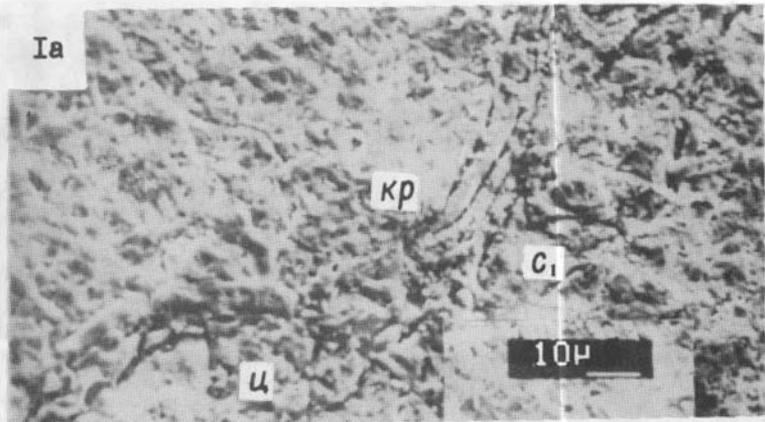
Фиг. 3а, б. *Chaschuresceras daghestanicum* Kvant. et Scharik., экз. 8 (I05/49): 3а - стенка раковины, $\sim O_4$ (x 1000), 3б - септа- O_4 (x 700). Дагестан, окрестности с. Муги, верхний апт, клансей.

Обозначения: ав - аннулярный валлик, вп - внутренний призматический слой, м - манжета, ме - мембрана, нп - наружный призматический слой, пл - пластинчатый слой, с - септа, сиф - сифон.



Фиг. Ia-з. *Nurasanthoplites restrictus* Eg., экз. 4(3059/3-5): Iг - первые два оборота ($\times 60$), Iд - протоконх и начало первого оборота ($\times 150$), Iе, ж - задатки неясного эмбрионального происхождения на протоконхе, деталь Iд (Iе - $\times 900$; Iж - $\times 1500$), Iз - стенка протоконхи ($\times 3000$). Дагестан, окрестности с.Мути, верхний янт, клансей, зона *Nurasanthoplites jacobii*.

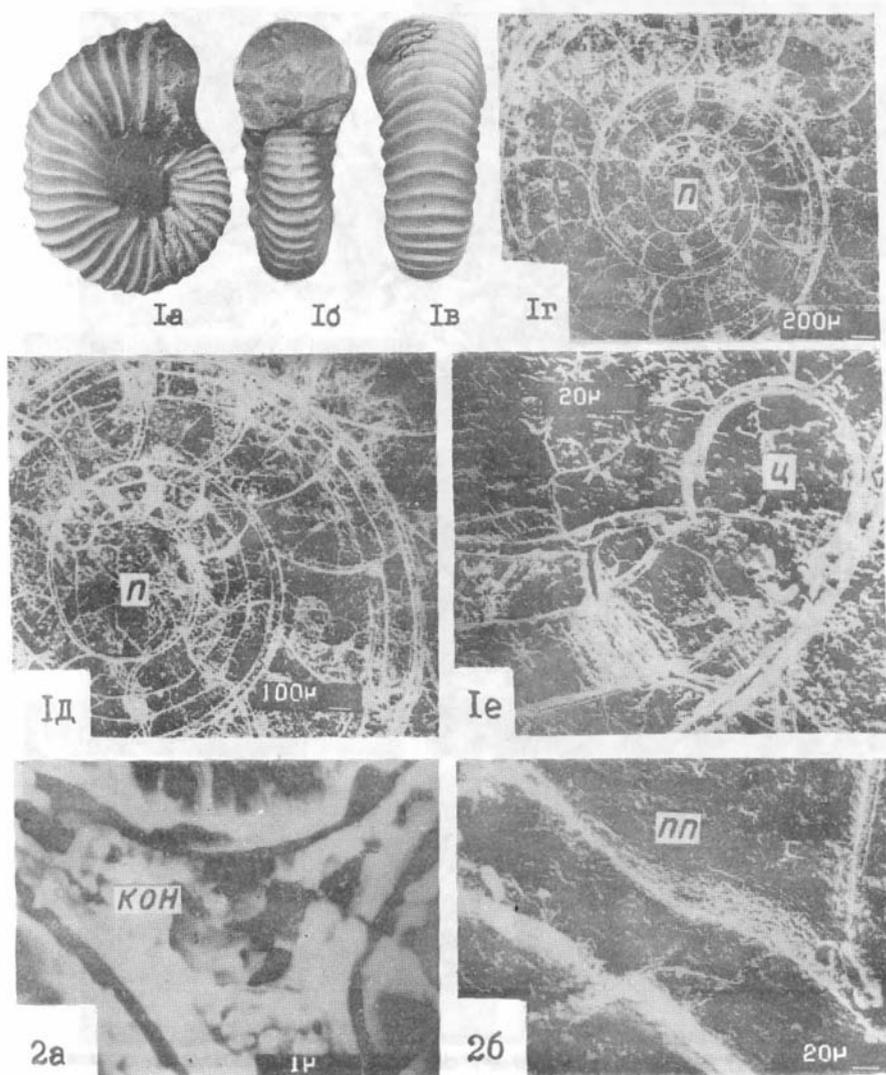
Обозначения: п - протоконх, ф - фиксатор, ц - цекум.



Фиг. 1а-в. *Nursoanthoplites restrictus* E g., экз. 4(3059/В-5): 1а - кромка и просепта (x 900), 1б - фиксатор (x 600), 1в - септальная трубка с дорсальной стороны в середине четвертого оборота (x 250).

Фиг. 2а, б. *Nursoanthoplites microtuberculatus* E g o i a n, экз. 4(ПЩ/5-8); септальные трубки: 2а - в середине O_4 (x 70), 2б - в конце O_4 (x 70). Северо-Западный Кавказ, р. Шехе, верхний алт. клансей.

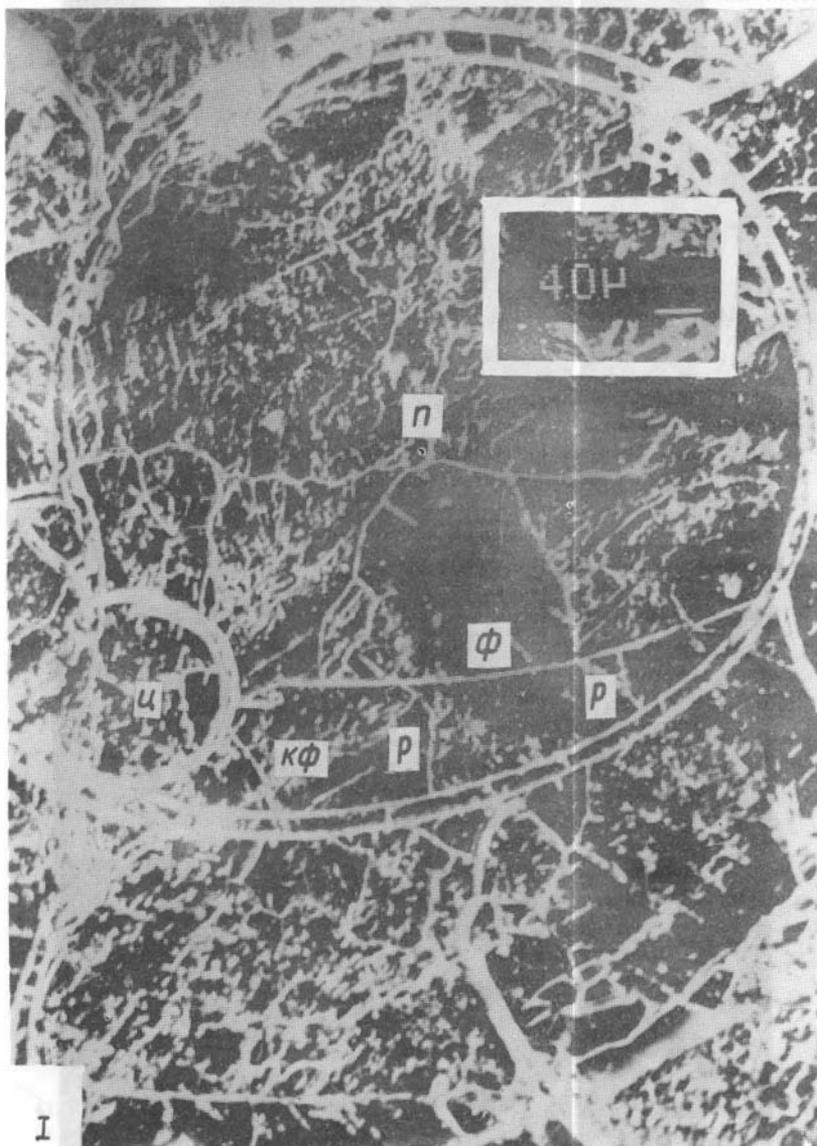
Обозначения: кр - кромка, с - септа, C_1 - просепта, сиф - сифон, ф - фиксатор, ц - цекум.



Фиг. Ia-e. *Parahoplites debilicostatus* I. Mich., экз. 4(3053/5-6): Ia - вид сбоку, Ib - вид спереди, Ic - вид с вентральной стороны, Id - два оборота (x 20), Ie - цекум и начало O_1 (x 200). Дагестан, окрестности с. Ходжалмахи, средний апт, зона *Parahoplites melchioris*.

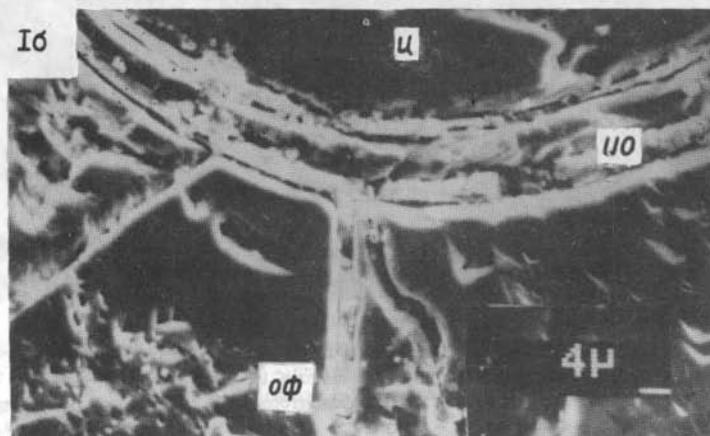
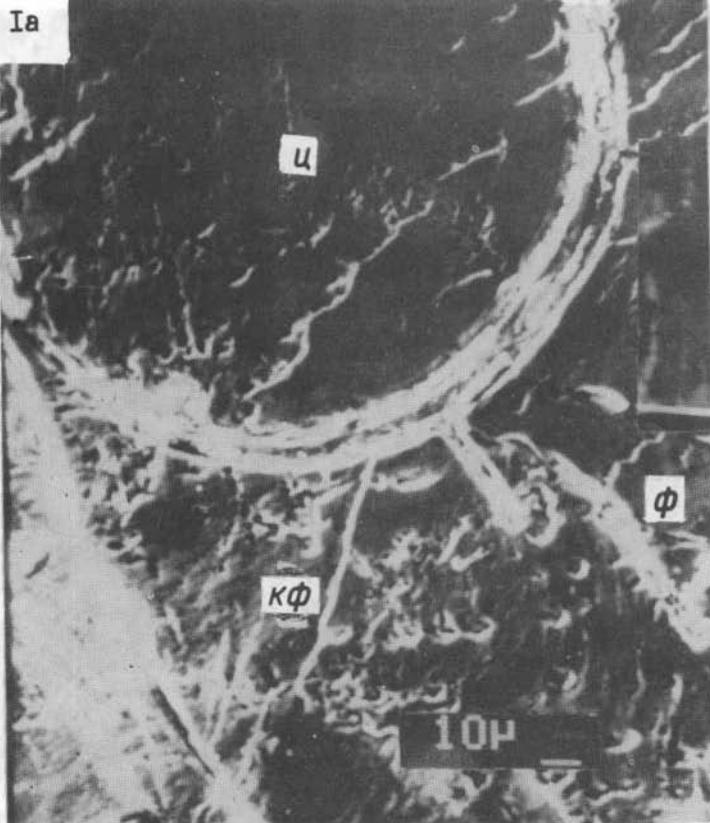
Фиг. 2a, б. *Parahoplites melchioris* Anth., 2a - конус (x 4000) - экз. 4(3081/5-15), 2б - валик (x 200) - экз. 8(XK/13-1). Северо-Западный Кавказ, р. Хододзь, в перетолженном состоянии в клансейских отложениях.

Обозначения: кон - конус, п - протококи, кп - первичный переком, ц - цекум.



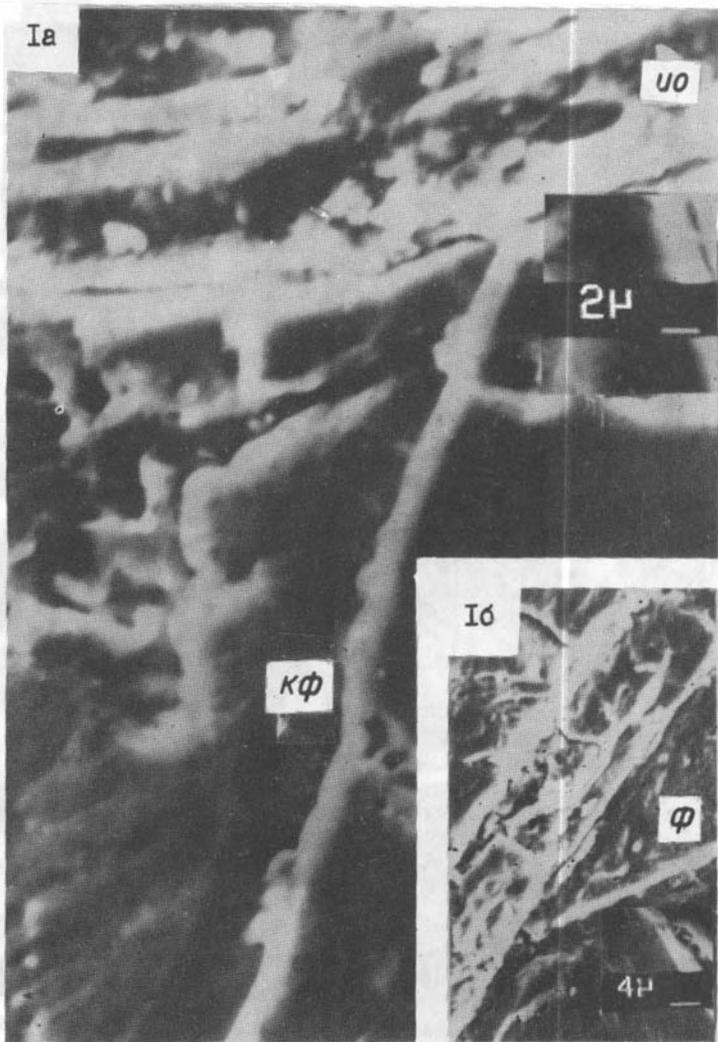
Фиг. I. *Parahoplites debilicostatus* I. M i o h., экз. 4(3053/5-6):
 протоконх, цекум, фиксатор и распорки фиксатора (x 200).

Обозначения: кф - короткая связка фиксатора, п - протоконх, р - распорки фиксатора, ф - фиксатор, ц - цекум.



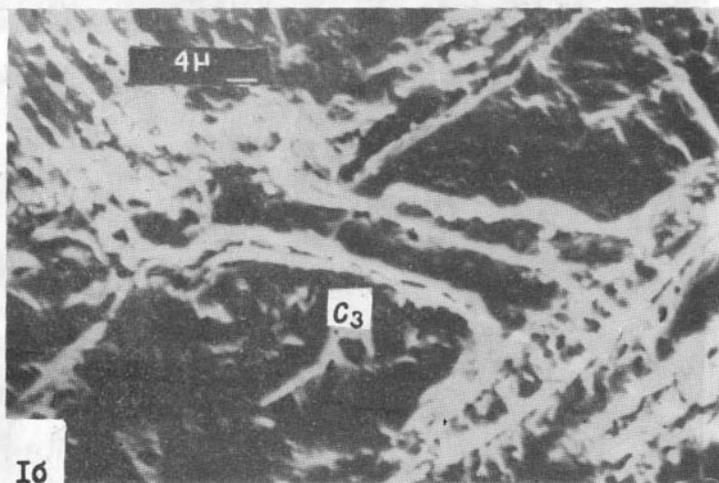
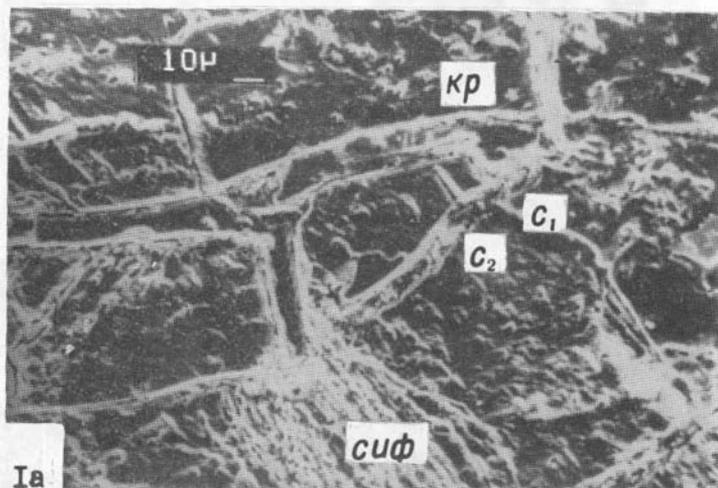
Фиг. Ia, б. *Parahoplites deblicostatus* Г. М и н. ркз. 4(3053/5-6), детали табл. LVI, фиг. I: Ia - обрыв фиксатора (ф) и короткая связка фиксатора (х 700), Ib - деталь Ia (х 1250).

Обозначения: цо - известковая оболочка цекума, кф - короткая связка фиксатора, оф - обрыв фиксатора, ц - цекум, ф - фиксатор.



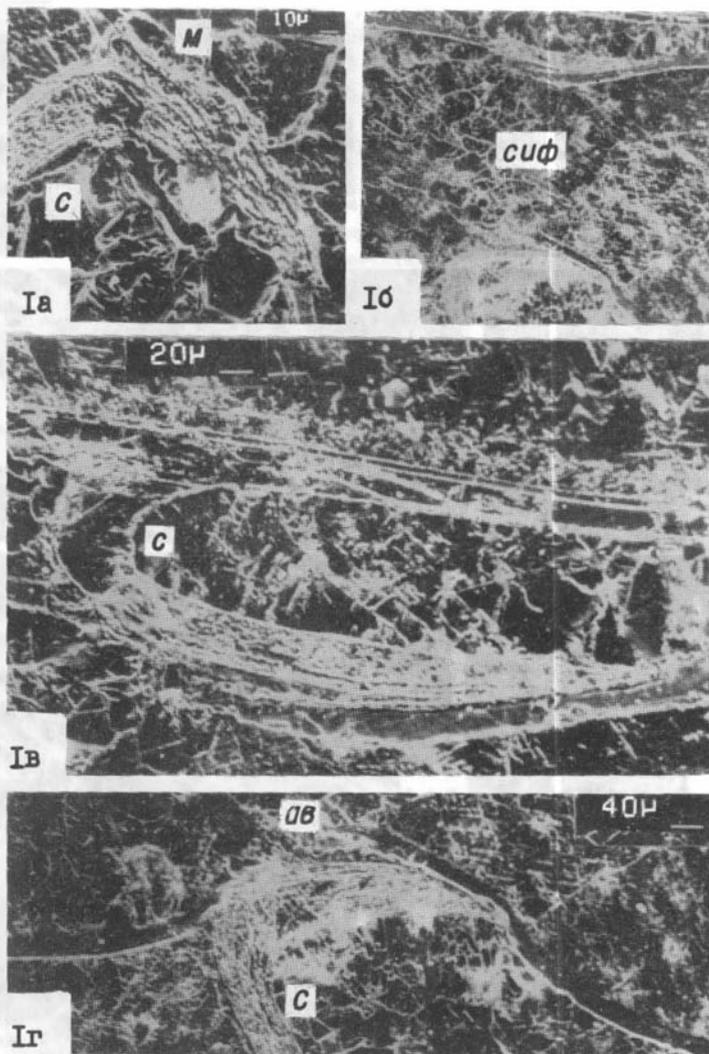
Фиг. Ia, б. *Parahoplites debilicostatus* I. M i s h., экз. 4 (3053/5-6): Ia - короткая связка фиксатора и ее сочленение с цекумом (x 3500), деталь табл. LVII, фиг. Ia, б; Ib - сочленение длинной связки фиксатора со стенкой протоконха, деталь табл. LVII, фиг. I (x 1250).

Обозначения: цо - известковая оболочка цекума, кф - короткая связка фиксатора, ф - фиксатор (длинная связка).



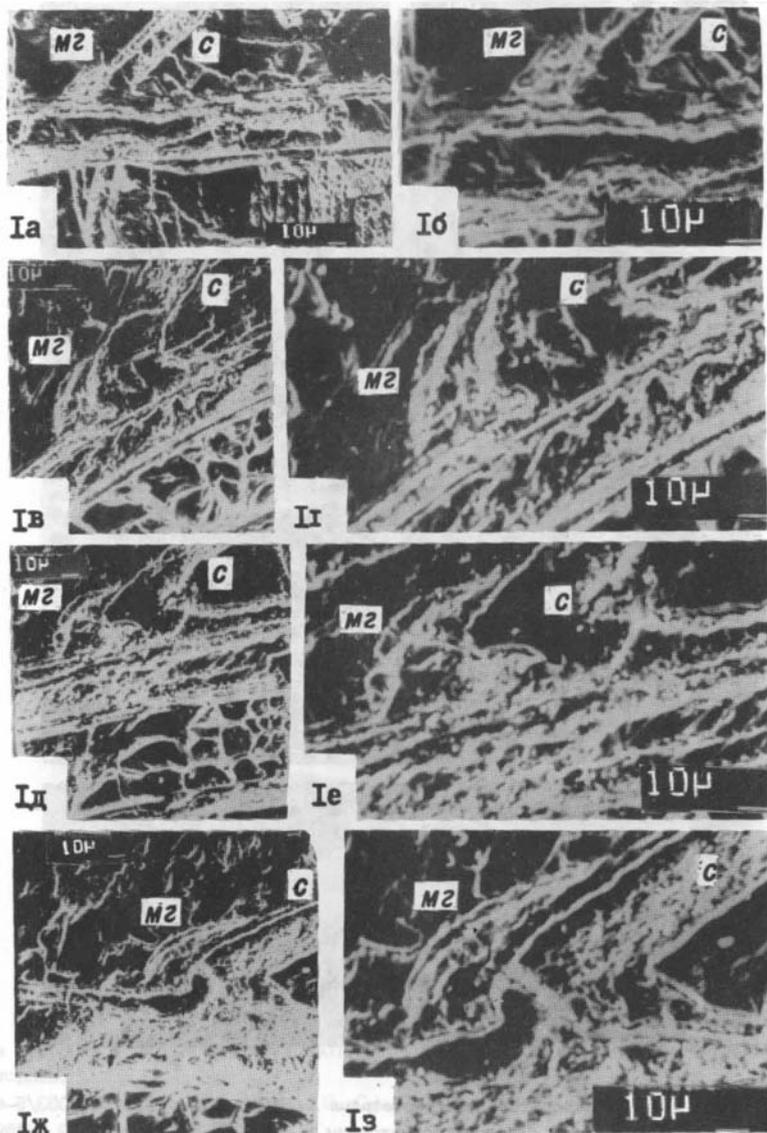
Фиг. Ia, б. *Parahoplites debilicostatus* I. Mich., экз. 4(3053/5-6):
Ia - кромка и первые септы (x 500), Ib - третья септа (x 1500) с вентральной стороны.

Обозначения: кр - кромка, С, С₁, С₂, С₃ - септы, про-, примасепта и третья септа, сиф - сифон.



Фиг. Ia-г. *Parahoplites debilicostatus* I. M i o h., экз. 4(3053/5-6).
 Септальные трубки: Ia - с дорсальной стороны в конце O₃ (x 300), Ib - в ко-
 нце O₅ (x 60), Iv - у вентральной стороны, деталь Ib (x 300), Ig - с дорса-
 льной стороны, деталь Ib (x 150).

Обозначения: ав - аннулярный валик, м - манжета, с - септа, сиф - си-
 фон.



Фиг. Ia-з. *Parahoplites debilicostatus* I. Mich., экз. 4 (3053/5-6), муральные гребни: Ia - с дорсальной стороны в конце O_2 (x 300), Iб - деталь Ia (x 600); септы следующие одна за другой: Iв, д, ж - в середине O_4 с дорсальной стороны (x 300) и Iг, е, з - их детали (x 600). Дагестан, с. Ходжалмахи, средний апт, зона *Parahoplites melchioris*.

Обозначения: мг - муральный гребень, с - септа.

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава I. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ	4
Материал	4
Методы исследований	5
Терминология	9
Глава II. МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТИДII
Отряд <i>Ammonitida</i>I2
Подотряд <i>Perisphinctina</i>I2
Надсемейство <i>Olcostephanoidea</i>	I2
Семейство <i>Berriasellidae</i>	I2
Надсемейство <i>Noplitoidea</i>20
Семейство <i>Leumeriellidae</i>	20
Подотряд <i>Apoiloceratina</i>24
Надсемейство <i>Deshayesitoidea</i>24
Семейство <i>Deshayesitidae</i>	24
Подотряд <i>Douvilleiceratina</i>	29
Надсемейство <i>Douvilleiceratoidea</i>29
Семейство <i>Douvilleiceratidae</i>	29
Семейство <i>Acanthohoplitidae</i>40
Семейство <i>Parahoplitidae</i>	50
Глава III. МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ АММОНИТИД	56
Протококх	57
Стенка раковины	59
Фиксатор	63
Цекум и сифон	65
Септы	69
Форма раковины	95
Скульптура	96
Септальная линия	98
Глава IV. СИСТЕМАТИКА И ВОЗМОЖНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИIOI
СистематикаIOI
Описания семейственных категорий и возможные филогенетические взаимосвязиIII
Отряд <i>Ammonitida</i>III
Подотряд <i>Perisphinctina</i>III
Надсемейство <i>Olcostephanoidea</i>III
Семейство <i>Berriasellidae</i>III
Филогенетические связиII4
Надсемейство <i>Noplitoidea</i>II7
Семейство <i>Leumeriellidae</i>II7
Семейство <i>Venezuellidae</i>II8
Филогенетические связиII9
Подотряд <i>Douvilleiceratina</i>I22
Надсемейство <i>Douvilleiceratoidea</i>I22
Семейство <i>Douvilleiceratidae</i>I22
Филогенетические связиI23
Семейство <i>Acanthohoplitidae</i>I26
Семейство <i>Parahoplitidae</i>I27
Филогенетические связиI28

Глава V. БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТИД	131
Глава VI. ВОПРОСЫ БИОСТРАТИГРАФИИ НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КРЫМА И КАВКАЗА	141
Берриас	141
Валанжин	154
Готерив	157
Баррем	160
Апт	164
Альб	173
Основные выводы	179
Литература	210
Early Cretaceous ammonites of the Crimea-Caucasus and their biostratigraphic significance (summary)	227
Палеонтологические таблицы и объяснения к ним	229

ИБ 3897

Редактор издательства	Г.П.Б о к у ч а в а
Художник	Н.Н.Г а б у н и я
Худ. редактор	Г.А.Л о м и д з е
Техредактор	Э.Б.Б о к е р и а
Корректор	Л.О.Ш а б у р и ш в и л и
Выпускающий	Е.Г.М а и с у р а д з е

Сдано в проиэв. 12.УП.89; Подписано к печати 4.УП.1989;
Формат бумаги 70x108 ¹/₁₆ Бумага офсетная; Печать офсетная;
Усл.печ.л. 23.45; Уч.-изд.л. 21.52; Усл.кр.отт. 23.45;
УЭ 02292; Заказ 2058 ; Тираж 500;

Цена 4 руб. 60 коп.

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, კუბუზოვის ქ., 19
Издательство "Мецниერება", Тбилиси, 380060, ул.Кутузова, 19

საქართველოს სსრ მეცნ. აკად. სტამბა, თბილისი, 380060, კუბუზოვის ქ., 19
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул.Кутузова, 19

КВАНТАЛИАНИ ИЛЪЯ ВЛАДИМИРОВИЧ
РАННЕМЕЛОВЫЕ АММОНИТИДЫ КРЫМА И КАВКАЗА И ИХ
БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Тбилиси
"Мецниереба"
1989