

ОНТОГЕНЕЗ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *COLOMBICERAS SPATH*

И. А. Михайлова

Содержание. В статье рассматривается вопрос о систематическом положении рода *Colombiceras*, широко распространенного в аптских отложениях Северного Кавказа. Изучение онтогенеза родов *Colombiceras* и *Cheloniceras* показало, что они должны быть отнесены к разным семействам.

Чем большее внимание уделяется вопросу систематики аммоноидей, тем становится яснее, что разрешение его возможно только на основе использования онтогенетического метода. Хотя важность подобных исследований не вызывает сомнений, однако систематика большинства мезозойских аммоноидей до сих пор основывается только на рассмотрении последних оборотов раковины, без учета тех изменений, которые претерпевает раковина в процессе развития особи.

Хороший по сохранности и обильный по количеству материал из верхнеаптских отложений Северного Кавказа позволил именно в таком свете подойти к рассмотрению состава и объема семейства *Parahoplitidae* Spath [2]. Среди всех родов парагоплитид наиболее неясное систематическое положение занимает род *Colombiceras* Spath, выделенный из рода *Acanthohoplites* и отнесенный Л. Спэтом к семейству *Cheloniceratidae* [4]. В дальнейшем род *Colombiceras* включался как в первое, так и во второе семейство.

В процессе работы был изучен онтогенез нескольких видов. Полученные данные свидетельствуют о несомненной близости родов *Acanthohoplites* и *Colombiceras* (различие между которыми по существу затрагивает лишь скульптуру) и в то же время о совершенно различных типах развития *Colombiceras* и *Cheloniceras*. Так как подробное описание онтогенеза *Acanthohoplites abichi* Anth и *Acanthohoplites subangulicostatus* Sinz. было дано ранее [3], целесообразно остановиться на описании индивидуального развития *Colombiceras sinzowi* Kasansky.

Онтогенез *Colombiceras sinzowi* Kasansky

Colombiceras sinzowi Kasansky широко распространен в нижней зоне верхнего апта Дагестана и центрального Предкавказья. Впервые он был описан П. Казанским в 1914 г. [1] как синоним *Acantho-*

hoplites tobleri var. *discoidalis* Sinz., однако на самом деле значительно отличается от последнего и не может с ним идентифицироваться. Этот вид является характерным представителем рода, имеющим полуэволютную раковину, украшенную четкими сильными ребрами, часто несущими бугорки, как правило, уплощающимися на сифональной стороне.

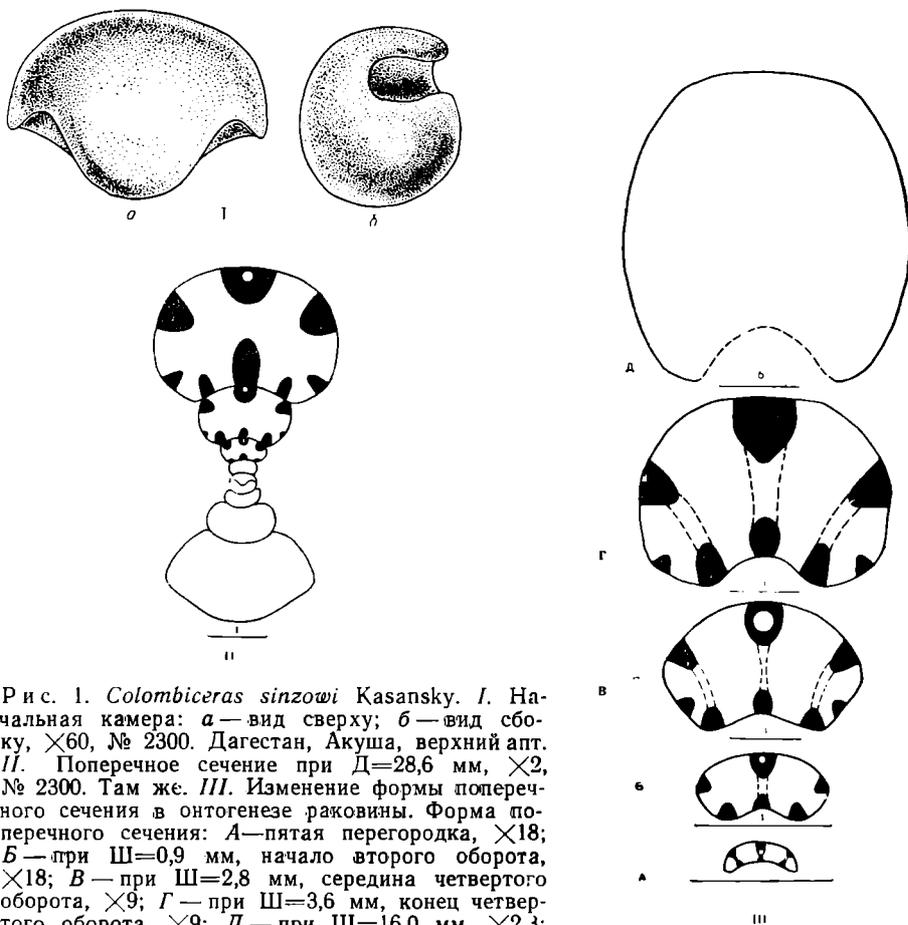


Рис. 1. *Colombiceras sinzowi* Kasansky. I. Начальная камера: а—вид сверху; б—вид сбоку, $\times 60$, № 2300. Дагестан, Акуша, верхний апт. II. Поперечное сечение при $D=28,6$ мм, $\times 2$, № 2300. Там же. III. Изменение формы поперечного сечения в онтогенезе раковины. Форма поперечного сечения: А—пятая перегородка, $\times 18$; Б—при $Ш=0,9$ мм, начало второго оборота, $\times 18$; В—при $Ш=2,8$ мм, середина четвертого оборота, $\times 9$; Г—при $Ш=3,6$ мм, конец четвертого оборота, $\times 9$; Д—при $Ш=16,0$ мм, $\times 2,3$; А, Б, В, Г—№ 2300; Д—№ 2215. Там же

Форма. Начальная камера яйцевидной формы (рис. 1, I), ее диаметр 0,36 мм и ширина 0,5 мм. Хорошо виден цекум и отходящий от первой перегородки сифон, который постепенно сужается, располагаясь в верхней трети высоты оборота и лишь постепенно приближаясь к брюшной стороне. На протяжении первых трех оборотов поперечное сечение низкое эллипсоидальное (рис. 1, II, III), обороты слабо охватывают друг друга, с четвертого оборота высота увеличивается быстрее толщины и поперечное сечение приобретает субквадратную, а затем округленно-прямоугольную форму с закругленной сифональной стороной, слабо выпуклыми боковыми и крутой пупковой стенкой, ограничивающей относительно широкий пупок.

Скульптура. Начальная камера и первый оборот гладкие,

на втором обороте, т.е. примерно с диаметра 1 мм, видны бугорки, располагающиеся на середине боковой стороны, причем пупковая лопасть охватывает бугорок. Ребра можно различать уже при диаметре 2,5 мм, они начинаются на боковой стороне от мелких или крупных бугорков. При диаметре 12,8 мм на симфональной стороне

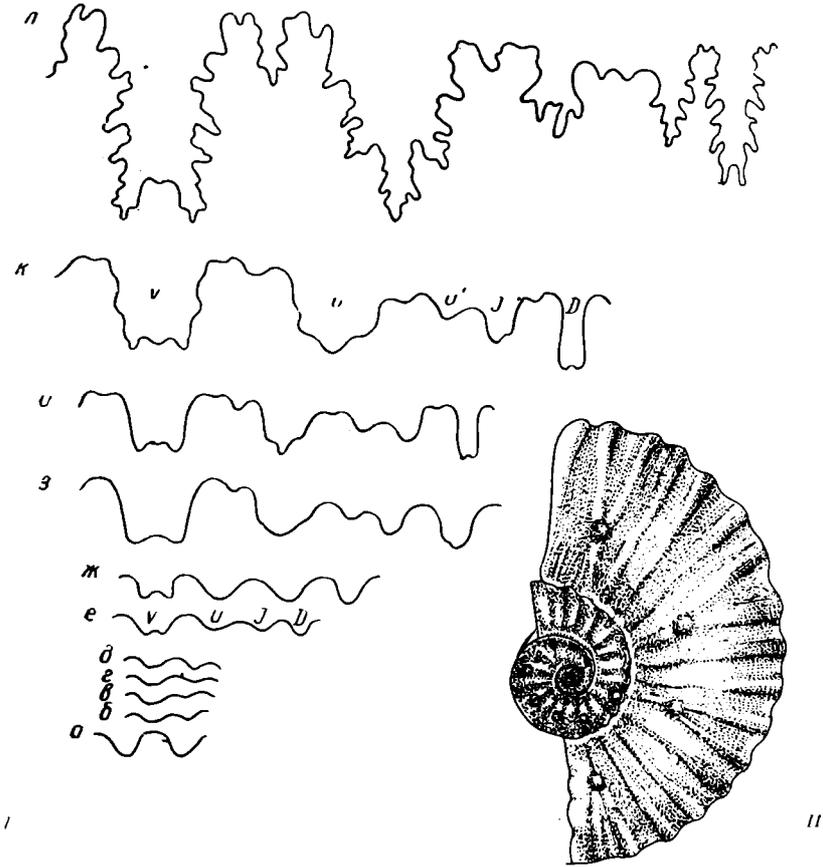


Рис. 2. *Colombiceras sinzowi* Kasansky. I. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины. Лопастные линии: а, б, в, г, д — первая, вторая, третья, четвертая, пятая, $\times 22$; е — при $D=0,85$ мм, $\times 22$; ж — при $D=1,4$ мм и $Ш=0,9$ мм, середина второго оборота, $\times 22$; з — при $Ш=1,6$ мм, конец третьего оборота, $\times 19$; и — при $Ш=2,8$ мм, середина четвертого оборота, $\times 10$; к — при $Ш=3,6$ мм, конец четвертого оборота, $\times 10$; л — при $Ш=9,0$ мм, конец пятого оборота $\times 5$; а — к № 2300; л — № 2217. Дагестан, Акуша, верхний апт. II. Вид сбоку, $\times 4,5$. № 2217. Там же

насчитывается 36 ребер, из них 12 главные, остальные — промежуточные. Главные ребра несут бугорки, от которых они могут разделяться на две или три ветви. Кроме промежуточных ребер, являющихся ветвями главных, имеются промежуточные вставные ребра, начинающиеся на одном уровне с главными, но не несущие бугорков. На сифональной стороне все ребра имеют уплощенную поверхность.

Лопастная линия. Лопастная линия со второй перегородки и до середины третьего оборота состоит из четырех лопастей: брюшной — V, пупковой — U, внутренней — I, спинной — D и трех

седел. Брюшная лопасть с четвертой лопастью линии становится двураздельной, все остальные на этом протяжении остаются цельными (рис. 2, I). В конце третьего оборота одновременно появляются два углубления в вершине наружного и пупкового седел. Наружная лопасть разделяется двураздельным срединным седлом, пупковая лопасть приобретает трехраздельные очертания, спинная лопасть становится двураздельной. Наружное и внутреннее седла приобретают дополнительные углубления, внутреннее седло на этой стадии уже является двураздельным. Позднее всего в конце четвертого оборота появляется маленький зубец на боковой стороне внутренней лопасти. В конце пятого оборота лопастная линия имеет достаточно сложное строение, с сохранением тех же элементов. Брюшная и пупковая лопасти сильно удлиняются по сравнению со спинной и внутренней. За счет расчленения пупкового седла образуется лопасть, которая должна обозначаться как U¹.

Онтогенез *Cheloniceras intermedium* Kasansky

Cheloniceras intermedium Kasansky часто встречается в верхнеаптских отложениях Дагестана, несколько реже в разновозрастных отложениях центрального Предкавказья. Впервые он был описан П. Казанским в 1914 г. [1], в работе которого можно найти достаточно

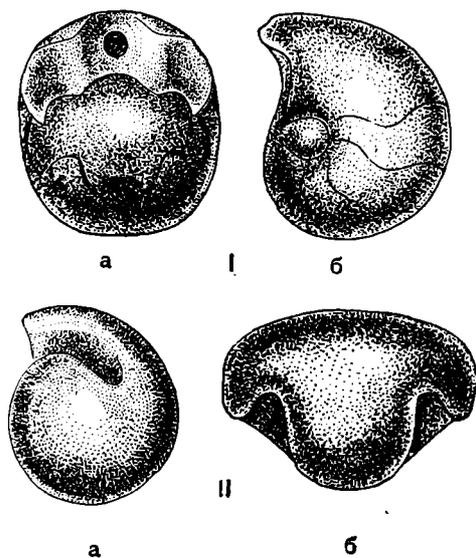


Рис. 3. *Cheloniceras intermedium* Kasansky. I. Начальная и несколько воздушных камер: а — вид со стороны устья; б — вид сбоку, $\times 38$, № 2400. Дагестан, Акуша, верхний апт. II. Начальная камера: а — вид сбоку; б — вид сверху, $\times 55$, № 2359. Там же

полное описание взрослой стадии развития. Взрослая раковина *Ch. intermedium* обладает типичными чертами рода и состоит из низких широких оборотов, перекрывающих друг друга на $\frac{1}{3}$ высоты; скульптура представлена редкими сильными главными ребрами с тремя парами бугорков, из которых нижние (умбональные) развиты очень слабо, и очень слабыми промежуточными ребрами, для которых более удобен термин «кольцеобразные полосы».

Ф о р м а. Начальная камера валикообразная (рис. 3, I, II), ширина ее 0,64 мм, диаметр 0,51 мм, отношение ширины к диаметру 126 : 100. Брюшное седло имеет не заостренную, а угловато-округленную форму. Виден шаровидный цекум. В конце первого оборота сифон

располагается почти в центре. Поперечное сечение на этой стадии низкое эллипсоидальное с широко закругленной наружной стороной и слабо выпуклыми боковыми, ширина оборота более чем в два раза превосходит высоту. На последующих оборотах высота увеличивается несколько быстрее, чем ширина, но тем не менее остается несколько меньше последней.

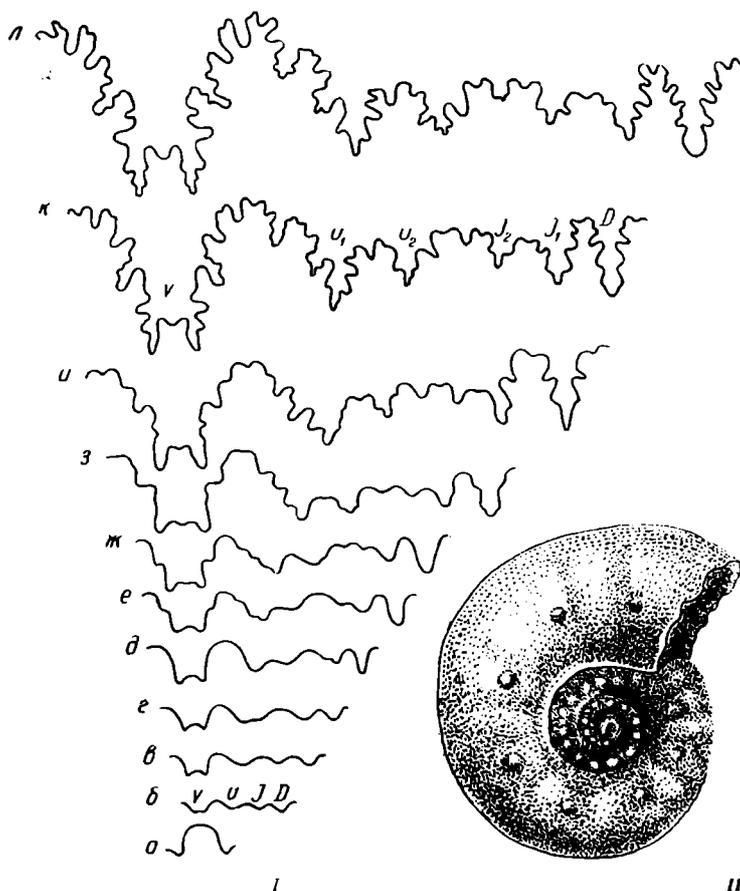


Рис. 4. I. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Chelonicerias intermedium* Kasansky. Лопастные линии: а — первая, $\times 15$; б — при $D=0,9$ мм, $\times 14$; в — при $D=1,3$ мм, $\times 15$; г — при $D=2,0$ мм, $\times 14$; д — при $D=2,6$ мм, $\times 12,5$; е — при $D=3,0$ мм, $\times 12$; ж — при $D=4,5$ мм, $\times 10$; з — при $D=6,0$ мм, $\times 10$; и — при $D=8,0$ мм, $\times 8$; к — при $D=11,7$ мм, $\times 6$; л — при $D=18,0$ мм, $\times 4$, № 2251. Дагестан, Акуша, верхний апт. II. *Chelonicerias* sp. Вид сбоку, $\times 4,5$, № 2250/1. Там же

Скульптура. Первый оборот гладкий, непосредственно после пережима на середине боковых сторон, в месте наибольшей выпуклости оборота появляются бугорки (рис. 4, II). Первые ребра можно различить при диаметре раковины около 10 мм, они возникают первоначально только на наружной стороне, протягиваясь от бугорка к бугорку. При диаметре свыше 15 мм ребра на сифональной стороне при переходе к пупковой стенке несколько утолщаются, образуя продольные вздутия. Иногда появляются слабо выраженные промежуточ-

ные ребра, для которых, как упоминалось выше, существует термин «кольцеобразные полосы».

Лопастная линия (рис. 4, 1). Лопастная линия первоначально состоит из четырех лопастей, двураздельной брюшной и цельных пупковой, внутренней и спинной. При диаметре раковины 2 мм наблюдается уплощение основания пупковой лопасти. При диаметре 2,7 мм на внутренней стороне брюшной лопасти начинает подниматься вторичное седло, делящее эту лопасть на две части. На этой же стадии уплощается и основание внутренней лопасти. Позднее осложняется наружная и внутренняя стороны наружного седла и затем при диаметре 5,5 мм такие же изменения наблюдаются и во внутреннем седле. В дальнейшем наблюдается вторичное расчленение имеющихся седел и лопастей и их усложнение. Ведущим является образование второй пупковой и второй внутренней лопасти. Так как они возникают в результате деления лопастей, а не седел, то эти лопасти должны быть соответственно обозначены как I_1 , I_2 и U_1 , U_2 .

На раковине диаметром 18 мм лопастная линия состоит из сложных рассеченных седел и лопастей. Брюшная двураздельная лопасть значительно крупнее всех остальных. Первая пупковая лопасть асимметричная, с разновысокими сторонами. Вторая пупковая лопасть незначительно превосходит вторую внутреннюю, причем последняя расположена на наружной стороне раковины. Первая внутренняя лопасть разновысокая, асимметричная. Спинная лопасть такой же глубины, что и пупковая, никогда не бывает двураздельной. Из седел наружное гораздо выше и шире остальных. Пупковое седло низкое, но шире внутреннего, с двух сторон от него образуются два небольших вспомогательных седла.

Выводы

У родов *Acanthohoplites* и *Hypacanthoplites* [3], так же как и у рода *Colombiceras*, скульптура (в виде бугорков и позднее ребер) появляется в конце второго — начале третьего оборота. Образование вторичных лопастей у них связано с рассечением седла, расположенного между пупковой и внутренней лопастями. Конфигурация лопастной линии близка для всех акантогоплитин.

В то же время между родами *Colombiceras* и *Cheloniceras* имеется лишь некоторое поверхностное сходство взрослых стадий, которое быстро исчезает, если углубиться на два-три оборота внутрь раковины. Наиболее резко это различие проявляется при сравнении лопастной линии. У *Colombiceras* и *Cheloniceras* лопастная линия первоначально состоит из четырех лопастей, но у *C. sinzowi* вторичные лопасти возникают как результат деления пупкового седла, а у *Ch. intermedium* за счет деления пупковой и внутренней лопастей, т. е. в первом случае возникают U^1 и U^2 , а во втором I_1 и I_2 из внутренней и U_1 и U_2 из пупковой лопасти. Даже если внимательно сравнить строение лопастной линии на взрослой стадии развития, то и тогда нельзя не отметить, что лопастная линия имеет существенно иное строение для этих двух родов, что особенно проявляется в форме наружного седла и пупковой лопасти.

Скульптура у *Cheloniceras* возникает в виде бугорков несколько ранее, чем у *Colombiceras*. На взрослой стадии для *Cheloniceras* характерно наличие до трех рядов бугорков и появление чрезвычайно слабых промежуточных ребер — «кольцеобразных полос». Характерной

скульптурной особенностью рода *Colombiceras* является уплощение наружной поверхности ребер.

Несколько менее отличаются оба рода по форме раковины, хотя в общем отношении ширины оборота к ее высоте у *Chelonicerases* всегда больше, чем у *Colombiceras*.

На основании всего вышесказанного род *Colombiceras* не может рассматриваться в составе семейства *Cheloniceratidae*, а должен включаться в семейство *Parahoplitidae*. Ясно также, что для рода *Chelonicerases* характерен совершенно особый тип развития, что выражается прежде всего в способе образования вторичных лопастей. Пока трудно судить о том, насколько часто вторичные лопасти образуются именно таким путем, но уже сейчас можно сказать, что это явление гораздо более редкое, чем образование вторичных лопастей при делении пупкового седла. Хочется еще и еще раз подчеркнуть, что такие существенные признаки выявились только после изучения их в процессе развития раковины.

ЛИТЕРАТУРА

1. Казанский П. Описание коллекции головоногих из меловых отложений Дагестана. Изв. Томск. технол. ин-та, т. 32, 1914.

2. Михайлова И. А. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 3, 1957.

3. Михайлова И. А. Некоторые данные о роде *Acanthohoplites* Sinzow и *Hypacanthoplites* Spath. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 1, 1958.

4. Spath L. A. Monograph of the Ammonoidea of the Gault. Monogr. Paleontogr. Soc., pt. 1, vol. LXXV, 1923.

THE ONTOGENESIS AND THE SYSTEMATIC STATUS OF THE *COLOMBICERAS* SPATH GENUS

I. A. Mikhailova

The paper deals with the problem of the systematic status of the *Colombiceras* genus which is widely distributed in the Aptian deposits of the Northern Caucasus. The comparative study of the *Colombiceras* and the *Chelonicerases* genera revealed that the mentioned groups should be ascribed to different families.
