

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

На правах рукописи

КАКАБАДZE Михаил Владимирович

УДК [564.53:551.763.1] (-924.7+-925.2)

РАННЕМЕЛОВЫЕ ГЕТЕРОМОРФНЫЕ АММОНИТЫ (АНЦИЛОЦЕРАТИДЫ
И ГЕТЕРОЦЕРАТИДЫ) ЮГА СССР И ИХ БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ

04.00.09 - палеонтология и стратиграфия

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Тбилиси - 1982

Работа выполнена в Геологическом институте им. А. И. Джанелидзе Академии наук Грузинской ССР.

Официальные оппоненты:

Доктор геолого-минералогических наук, профессор В. В. Друшиц
Доктор геолого-минералогических наук, профессор А. Г. Халылов
Доктор геолого-минералогических наук, профессор Н. Г. Химиашвили

Ведущее предприятие:

Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт,
г. Ленинград

Защита состоится "22" декабря 1982 г.
в 14⁰⁰ часов на заседании специализированного совета
(Д.007.15.01) при Геологическом институте им. А. И. Джанелидзе АН
Грузинской ССР по адресу: 380093, г. Тбилиси, ул. Зои Рухадзе,
дом I, корпус 9, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Геологического
института им. А. И. Джанелидзе АН Грузинской ССР.

Автореферат разослан "12" ноября 1982 г.

Ученый секретарь специализированного
совета, кандидат геолого-минералогических наук

В. Кулошвили

С. И. Кулошвили

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В раннемеловых морях наряду с аммонитами, имевшими мономорфные раковины, существовали и аммониты с гетероморфными раковинами. Если первая группа достаточно хорошо изучена, то вторая исследована слабо. Существуют различные точки зрения по вопросам их систематики и филогении, а также экологии. Недостаточно изучено также биостратиграфическое значение многих их представителей.

Два очень важных семейства гетероморфных аммонитов — *Ancyloceratidae* Gill и *Heteroceratidae* Spath, принадлежащие отряду *Ammonitida*, существовали от валанжина до апта включительно, они в основном были распространены в морях Средиземноморской и Европейской областей, объединяли множество родов и видов, большинство которых, как выясняется, заслуживает тщательного внимания с точки зрения их палеобиологического и биостратиграфического значения.

Одной из основных задач стратиграфии мезозоя является совершенствование общей биостратиграфической шкалы и поэтому вопросам региональной и межрегиональной корреляций разных палеобиогеографических поясов придается первостепенное значение.

Схемы биостратиграфического расчленения нижнемеловых отложений Средиземноморской и Европейской областей довольно резко отличаются друг от друга, что в основном обусловлено различным составом ископаемых фаун. Исно, что смежным регионам в подобных случаях придается большое значение; следовательно, исследование вопросов биостратиграфии нижнемеловых отложений Юга СССР (Крым, Кавказ, Средняя Азия), расположенного между Средиземноморской и Европейской областями и по своей фауне являющегося переходным между названными областями, стало делом необходимым и неотложным. Изучение систематики, филогении и палеоэкологии аммонитов и гетероцератид, имеющих высокий стратиграфический потенциал, способствовало успешному решению не только ряда вопросов биостратиграфии готерив-аптских отложений в целом, но и исследованию некоторых теоретических вопросов палеобиологии.

Цель работы. Целью работы являлись: разработка систематики, филогении, исследование палеоэкологии и выяснение биостратиграфического значения представителей семейств *Ancyloceratidae* Gill, 1871 и *Heteroceratidae* Spath, 1922.

Для достижения поставленной цели решались следующие основные

задачи: 1 - разработка систематики на основе изучения морфогенеза раковины и лопастной линии и выявление таксономического значения отдельных признаков; 2 - выявление положения рассматриваемых семейств в системе аммонитов; 3 - монографическое описание 24 родов, принадлежащих к обоим семействам; 4 - выяснение филогенетических связей внутри этих семейств и установление их возможных предков и потомков; 5 - разработка эколого-морфологической классификации мезозойских гетероморфных аммонитов; 6 - восстановление образа жизни (на разных стадиях онтогенеза) и среды обитания ацилоператид и гетероцератид; 7 - выявление изменения ареалов отдельных родов во времени и пространстве; 8 - выявление роли ацилоператид и гетероцератид для биостратиграфии готерива-апта Юга СССР и 9 - проведение зональной корреляции готерив-аптских отложений Юга СССР и некоторых южных и северных регионов Европы.

Фактический материал. Основой для диссертации послужили коллекции аммонитов, собранные лично автором в течение двадцати лет в процессе изучения нижнемеловых разрезов Грузии (около 50 разрезов), Армянской части Малого Кавказа (5), Дагестана (около 25), Северного и Северо-Западного Кавказа (15) и Крыма (6). Небольшая коллекция была собрана также в Средней Азии во время экскурсии по нижнемеловым отложениям Мангышлака, Копетдага, Туаркыра, Малого и Большого Балхана (1966 г.).

Изученная коллекция ацилоператид и гетероцератид насчитывает около 2000 экземпляров, в основном собранных лично автором (около 1500). Дополнительные коллекции любезно были предоставлены Г.Н.Богдановой и В.А.Прозоровским (из Средней Азии), В.В.Друщицем, Л.А.Успенской и Н.И.Лысенко (из Крыма), Э.В.Котетшвили, Г.П.Лобжанидзе, В.М.Ревия, Н.Н.Квахадзе, М.З.Шарикадзе, И.В.Кванталиани и Т.А.Пайчадзе (из Грузии). При ревизии систематики ацилоператид и гетероцератид были просмотрены коллекции И.М.Рухадзе, 1933, 1938а, 1938б (Монографический музей ГИН АН СССР и Гос.музей Грузии им. С.Джанашия), М.С.Эристави, 1955, 1957, 1959, 1960, Э.В.Котетшвили, 1958, 1970 (Монографический музей ГИН АН СССР), В.В.Друщина, 1960 (Музей Землеведения, МГУ), М.М.Васильевского, 1908, И.Ф.Синцова, 1905-1908, И.Г.Сазоновой, 1958, С.З.Товбиной, 1963, 1965, Т.Н.Богдановой, 1971 (ЦИНПР музей, Ленинград), Н.И.Каракаша, 1907, Н.К.Горн, 1974 (ЛГУ, Геологический ф-т), В.Л.Егояна; 1959 (ВНИИ нефть, Краснодар), А.Г.Халилова, 1959, 1965 (Институт геологии АН АЗССР), а также необработанная коллекция Г.А.Харатишвили (Музей ка-

федры геологии и палеонтологии ПИ, Тбилиси). Кроме того, автор имел возможность ознакомиться в ФРГ с коллекциями, хранящимися в палеонтологических музеях университетов городов Тюбингена (колл. Ф.Квенштедта, 1849, И.Видманна, 1962, 1969, Г.Клингера, 1973, Г.Иммеля, 1978), Геттингена (колл. В.Кеннена, 1902, Е.Кемлера, 1976), Эрлангена (колл. А.Найсса, 1978), Мюнстера (колл. А.Тольдфу-са, 1836) и в музее естествознания г.Людвигсбурга (колл. Е.Кренке-ля, 1910). Были просмотрены также личные коллекции отдельных специа-листов как в СССР, так и в ФРГ.

Научная новизна. Диссертационная работа является первой моно-графией по ампилоцератидам и гетероцератидам Юга СССР (Кав-каз, Средняя Азия).

Разработаны основы систематики и филогении.

В семействе Ampyloceratidae Gill, 1871 выделено 2 подсемей-ства: 1. Crioceratitinae Gill, 1871 (incl. Nemihoplitidae Spath, 1924) и 2. Ampyloceratinae Gill, 1871 (incl. Helicoampylinae Hyatt, 1900); установлено три новых рода - Kutatissites Kaka- badze, 1971, Lurpovia Bogdanova, Kakabadze, I. Michailova, 1978 и Pseudoaustraliceras Kakabadze, 1981; два новых подрода - Aus- traliceras (Proaustraliceras) Kakabadze, 1977 и Трорасш (Epi- тораеш) Kakabadze, 1977 и 19 новых видов ампилоцератид. Авто- ром созданы филогенетические схемы для обоих подсемейств - Cri- oceratitinae и Ampyloceratinae.

В семействе Heteroceratidae Spath, 1922 выделено; два но-вых рода - 1. Eristavia Kakabadze, 1967 и 2. Farsimerites Kaka- badze, 1967, 22 новых вида и создана филогенетическая схема гете- роцератид.

Разработана новая эколого-морфологическая классификация всех мезозойских гетероморфных аммонитов. Данная классификация при сравнительном анализе комплекса морфологических признаков способ- ствует выявлению экологически более или менее сходных представ- телей и дает ключ для восстановления образа и условий жизни гете- роморфных аммонитов на отдельных стадиях онтогенеза.

Изучены вопросы экогенеза представителей ампилоцератид и гете- роцератид. Путем литофациального анализа готерив-аптских отложе- ний установлено и исследовано явление фациальной приуроченности многих представителей изученных семейств. Установлена взаимосвязь между формой раковины некоторых представителей ампилоцератид и гетероцератид, с одной стороны, и их батиметрическим распростра-

нением - с другой. В глобальном масштабе для отдельных родов выявлены пределы изменчивости ареалов во времени и пространстве. Исследованы основные факторы, способствовавшие (или мешавшие) их глобальной дисперсии. Для широко распространенных родов (или подродов) составлены схематические карты, отражающие одновременно их географическое и стратиграфическое распространение. Показано, что анализ таких карт позволяет изучать не только изменчивость их ареалов, место возникновения и направление расселения и, следовательно, их значение для палеобиогеографии, но в ряде случаев, при учете данных, полученных функционально-морфологическим анализом, может объяснить некоторые тенденции в морфологическом развитии их отдельных групп в связи с изменением условий и образа жизни.

В результате тафономических исследований установлено, что раковины анцилоцератид и гетероцератид не подвергались некропланктонному переносу на большие расстояния. Большинство из них захоронилось в районе их местообитания, и, таким образом, они, вместе с заведомо бентосными формами (двустворчатые, гастроподы и др.), имеют важное значение в анализе ориктоценозов раннемеловой эпохи.

Исследовано стратиграфическое распространение представителей исследуемых семейств в пределах яруса, подъяруса и зоны.

На основе изучения стратиграфического распространения анцилоцератид и гетероцератид в разрезах, а также сопутствующих им аммонитов, уточнены вопросы зонального деления готерива-баррема Грузии и баррема-апта Дагестана. Дана биостратиграфическая характеристика готерив-аптских зон Юга СССР по аммонитам; дано определение этих зон и их границ. Проведена зональная корреляция готерив-аптских отложений Юга СССР с синхронными отложениями Поволжья, Северной части ФРГ, Англии и Юго-Восточной Франции. Установлено, что для решения до сих пор слабо исследованных вопросов корреляции готерива-апта Тетических и Бореальных поясов сопоставление по видам анцилоцератид может стать одним из ведущих критериев.

Практическая ценность работы. В связи с расширением поисковых работ и с переходом на более крупномасштабную геологическую съемку на территории СССР, чрезвычайно важным является усовершенствование зональных схем для отдельных регионов и их сопоставление. Нижнемеловые отложения Юга СССР, в которых распространены анцилоцератиды и гетероцератиды, в последнее время, в связи с поисками нефти, газа и других полезных ископаемых, стали предметом особо-

го изучения. Следовательно, практическая ценность работы определяется уточнением, вернее усовершенствованием зональной схемы гостерива-апта Юга СССР, на основе комплекса аммонитов, в котором анцилоцератида и гетероцератида играют одну из главных ролей.

Результаты исследований уже были использованы при составлении биостратиграфических схем нижнемеловых отложений Кавказа (Цхалтубо, 1978).

Помимо этого, научно-практической ценностью работы является разработка систематики и филогении исследуемых семейств и исследование ареалов их отдельных родов.

Апробация работы. Основные положения работы докладывались и обсуждались: на расширенном заседании Ученого совета Геологического института им. А.И.Джанелидзе АН Грузинской ССР (1970, 1976, 1981 гг., Тбилиси), на заседании Геологического общества Грузии (1978 г., Тбилиси), на заседании меловой комиссии Межведомственного стратиграфического комитета СССР (1977 г., Ленинград), на международном симпозиуме по "Мелу Германии" (1978 г., ФРГ, г.Мюнстер), на втором совещании по мезозои Кавказа (1978 г., Цхалтубо) и на Всесоюзном совещании по головоногим моллюскам (1982 г., Москва).

Отдельные положения диссертации неоднократно обсуждались с академиками АН СССР А.И.Джанелидзе и А.Л.Цагарели, а также с профессором из ФРГ Иостом Видманном. Ряд принципиальных и частных вопросов как непосредственно в поле, так и в лабораторных условиях обсуждался с большой пользой для диссертанта с сотрудниками отдела стратиграфии и палеонтологии меловых отложений Геологического института им.А.И.Джанелидзе АН СССР, где в основном и была выполнена диссертационная работа. В изучении шифров, изготовленных для определения типов пород, большую помощь оказали автору литологу Э.В.Варсимашвили и Г.А.Кикодзе. Пользуясь случаем, автор выражает глубокую признательность всем перечисленным лицам, а также лицам, предоставившим свои материалы.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 27 работ, из них 3 монографии. Кроме того, 5 научных отчетов хранятся в фондах Геологического института им.А.И.Джанелидзе АН СССР. Описания и изображения изученных видов (всего 121 вид) анцилоператид и гетероцератид Юга СССР даны во всех трех монографиях автора (8, 13, 25) и в отдельных статьях (6, 15, 17, 19, 22), а также в отчете "Раннемеловые развернутые аммониты (криоцератитины, макроскафитиды)

Грузии и смежных регионов и их стратиграфическое значение" (1980).

Объем работы. Диссертация состоит из 292 страниц машинописного текста, 54 рисунков, 7 стратиграфических схем и 27 палеонтологических таблиц. Список использованной литературы насчитывает 369 названий.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ, ТЕРМИНОЛОГИЯ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

I.1. Материал. Основную часть коллекции составляют представители семейства *Ancyloceratidae* Gill (около 1400 экземпляров), сборы которых были произведены из готерив-аптских отложений Грузии, армянской части Малого Кавказа, Северного Кавказа, Дагестана, Крыма, а также Мангышлака, Копетдага, Туаркыра и Большого Балхана. Коллекция же гетероцератид (около 600 экз.) в основном собрана в верхнебарремских отложениях Грузии, Северного и Северо-Западного Кавказа, а также Туаркыра и Большого Балхана. Помимо представителей анцилоцератид и гетероцератид, нами были собраны и изучены коллекции и других групп головоногих моллюсков, а также двустворчатых, гастропод и др.; изучение сопутствующего анцилоцератидам и гетероцератидам биофоссилий позволило более полно охарактеризовать фаунистические комплексы готерив-аптских зон, а также исследовать некоторые вопросы палеоэкологии.

Сохранность большинства изученных экземпляров аммонитов неудовлетворительная; они, за небольшим исключением, чаще всего представлены неполными внутренними ядрами. В редких случаях встречаются ядра с раковинным слоем, а полные образцы с начальными — первыми и вторыми — оборотами встречаются крайне редко. Однако каждый вид представлен достаточным количеством образцов, что позволило, во многих случаях, восстановить их общую морфологию.

I.2. Терминология. В данном разделе основное внимание уделено терминам, обозначающим типы раковин гетероморфных аммонитов, а также терминам, характеризующим элементы лопастной линии, скульптуры, скорости нарастания и степени инволютности оборотов и внутреннего строения раковины.

I.3. Методика исследований. При изучении биостратиграфических и палеоэкологических вопросов полевые сборы биофоссилий проводились полевой. Непосредственно в поле изучались условия захоронения раковин анцилоцератид и гетероцератид, а также всей сопутствующей ископаемой фауны. Уделялось внимание подсчетам относи-

тельного количества представителей отдельных видов и их литофациальной приуроченности.

В лабораторных условиях проводилась химическая или механическая препарировка образцов. В зависимости от сохранности экземпляра изучались онтогенетические изменения скульптуры, поперечного сечения оборотов и элементов лопастной линии. Зарисовки изменений лопастных линий в онтогенезе велись по методу, предложенному В.В. Друщичем (1956) и И.А. Михайловой (1980).

Элементы внутреннего строения раковины изучались в продольных и поперечных сечениях. Аншлифы мелких образцов изготавливались вручную, на стекле, с помощью шлифовальных порошков. Для пришлифовки же больших экземпляров вначале использовался шлифовальный станок, а затем пришлифовки продолжались вручную на стекле. В обоих случаях в процессе доведения раковины до медиальной плоскости, образцы регулярно просматривались под бинокулярным микроскопом. Изготовленные пришлифовки изучались в микроскопах МБС-1, а зарисовки велись с помощью рисовального аппарата РА-1.

ГЛАВА 2. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ АНЦИЛОЦЕРАТИД И ГЕТЕРОЦЕРАТИД

2.1. Основы систематики. При исследовании систематики и филогении мы руководствовались комплексом критериев (или принципов), сформулированных В.Е. Руженцевым (1960).

Всестороннее изучение коллекций анцилоцератид и гетероцератид, а также анализ основных литературных источников показали, что комплексное использование данных по онтогенетическим изменениям способа навивания оборотов и, следовательно, общей формы раковины, морфологии септ (особенно септальных, т.е. лопастных линий), скульптуры и поперечного сечения оборотов, вместе с данными по прослеживанию изменений корреляционных связей во времени и пространстве и, в некоторых случаях, вместе с выявлением определенных тенденций в морфологическом развитии их отдельных групп, дают прочную основу для построения систематики и филогении этих семейств.

2.1.1. Форма раковины и размеры. Виды семейств *Ancyloceratidae* и *Heteroceratidae* характеризуются разнообразными типами раковин (криоконны, голпкриоконны, псевдотурманниконны, матерониконны, хористоконны, литокриоконны, аммонитоцераконны, турриконны, гетероцераконны, имериконны и колхиконны). Как выясняется, для диагности-

ки семейства и более высоких таксонов своеобразие общей формы раковины не имеет значения; увеличивается его роль в диагностике родовых и более низких таксонов.

Анализ раковин многих групп показал, что размеры раковин настолько изменчивы внутри многих родов (например, в родах *Scioscaphites*, *Ascioscapha*, *Heteroscapha*, *Colchidites* и др.), что этот признак в некоторых случаях является видовым.

2.1.2. Поперечное сечение оборотов. Характер изменения поперечного сечения оборотов в онтогенезе для многих видов исследованных семейств — диагностический видовой признак.

2.1.3. Скульптура. В обоих семействах одним из наиболее значительных таксономических признаков является скульптура (тип ребристости, форма, расположение и количество бугорков и т.д.). Особенности изменения скульптуры в онтогенезе, как выясняется, являются ведущим признаком при характеристике родовых и подродовых таксонов. Мелкие отличительные признаки скульптуры, проявившиеся уже на отдельных отрезках в онтогении, имеют значение для диагностики видовых и подвидовых таксонов.

2.1.4. Внутреннее строение раковины и лопастная линия. На основе анализа внутреннего строения раковин и онтогенеза лопастной линии (преимущественно для мономорфных аммонитов) уже имеются первые результаты в виде диагностики литоцератид, аммонитид и филлоператид (Друщиц, Догужаева, 1974, 1978, 1981, Друщиц, Кнорина, 1982, Догужаева, Михайлова, 1982 и др.). В связи с тем, что ранние обороты у гетероморфных аммонитов сохраняются в редчайших случаях, систематическое положение многих групп является проблематичным. Поэтому каждое новое исследование по внутреннему строению раковины имеет важное значение. В работе приводится характеристика внутреннего строения раковин рода *Liprovia* Bogd., Kakab., I. Mich. — единственного по сей день рода аммоноператид, для которого изучен полный морфогенез. Морфология и размеры протоконха, особенности навивания начальных оборотов, расположения септ, а также онтогенез лопастной линии для рода *Liprovia* были изучены раньше (Какабадзе, Богданова, Михайлова, 1978). Что касается внутреннего строения и микроструктуры протоконха, сифона, септы и стенки раковины, то они стали известны благодаря недавним исследованиям Л.А. Догужаевой и И.А. Михайловой (1982). Выясняется, что протоконх у *Liprovia* валиковидный ($D_1^1 = 0,50-0,52$ мм, $D_2^2 = 0,47$ мм), а просифон относительно длинный (0,30 мм). Положение сифона в начале первого оборота

центральное, затем в конце первого оборота субцентрального, позднее - вентрально-краевое. Количество септ на первом обороте - II, на втором - 30-33. Септальные трубки на всем протяжении онтогенеза прокоанитовые и так же, как манжеты, очень короткие. В конце первого оборота имеется первичный валик, представляющий собой незаметное утолщение. Стенка протоконха и первого оборота имеет однослойную призматическую структуру. После первичного валика стенка трехслойная по всему периметру трубки раковины (наружный и внутренний призматические слои и средний перламутровый слой).

О внутреннем строении изученных нами раковин других родов - *Pseudothurmannia*, *Nemihoplites* (*Matheronites*), *Crioceratites*, а также *Colchidites* (начальные стадии не были изучены) известно, что у них положение сифона вентрально-краевое, по отношению к высоте оборота сифон сравнительно тонкий, а септальные трубки прокоанитовые и на протяжении онтогенеза остаются короткими.

Отмеченным комплексом признаков внутреннего строения указанные роды анцилоцератид и гетероцератид проявляют сходство с аммонитами и отличаются от литоцератид; этими признаками внутреннего строения их следует относить к отряду *Ammonitida*.

В отличие от внутреннего строения раковины, особенности развития лопастной линии изучены у большинства аммонитов, и почти всеми исследователями принято, что особенности онтогенеза лопастной линии в большинстве случаев являются надежными критериями для диагностики семейственных и более высоких рангов, а для разграничения родов и более низких рангов лопастная линия, за исключением редких случаев, непригодна.

Среди анцилоцератид и гетероцератид полный онтогенез лопастной линии известен лишь у родов первого семейства - *Casey* и *Luprovia* *Bogd.*, *Кавк.*, *I. Mich.* Просутура у обоих родов двухлопастная с высоким брюшным и низким спинным седлами. Просутура у обоих родов состоит из пяти лопастей - VU^1ID , а на последующей стадии развития (примерно в конце первого оборота) редуцируется первая умбиликальная лопасть U^1 , и далее до конца лопастная линия остается четырехлопастной ($VUID$), осложняясь лишь вторичными элементами за счет расчленения основных.

На взрослой стадии у представителей обоих семейств вентральная лопасть (V) двураздельная, умбиликальная (U) и дорсальная (D) лопасти - трехраздельные. Что касается внутренней боковой лопасти (I), то она у большинства представителей трехраздель-

ная, а у некоторых сильно асимметричная и трехраздельность не проявляется. Боковые седла (V/U, U/I, I/D) двураздельные, а вентральное медиальное седло (V/V) субпирамидальной или субпрямоугольной формы.

Лопастная линия семейства *Ancyloceratidae* развивается следующим образом: $(v_1 v_1) u u^1 i d \longrightarrow (v_1 v_1) (u_2 u_1 u_2) (i) (d_2 d_1 d_2) \longrightarrow (v_1 v_1) (u_2 u_1 u_2) (i_2 i_1 i_2) (d_2 d_1 d_2)$.

Лопастная линия семейства *Heteroceratidae*, начиная со второго оборота, развивается аналогично лопастной линии анцилоцератид (из-за отсутствия достоверных данных о строении их просутуры и примасутуры ход онтогенетического изменения ее начальных элементов по сей день не известен). Различие выражено лишь в соотношении вентральной и умбиликальной лопастей на последних стадиях онтогенеза: у анцилоцератид умбиликальная лопасть в большинстве случаев значительно длиннее вентральной, а у гетероцератид умбиликальная лопасть равна или чуть длиннее вентральной.

Что касается лопастных линий родов собственно семейств *Ancyloceratidae* или *Heteroceratidae*, то они, в большинстве случаев еще более сходны, отличаясь друг от друга лишь деталями: зазубренностью вторичных элементов, а также, в некоторых случаях, разной шириной боковых седел. Следует отметить, что незначительные отличия в деталях лопастной линии намечаются не только между родами или видами, но в некоторых случаях и среди индивидуумов одного и того же вида. В связи с этим следует отметить и другие результаты наших исследований: многие виды (но не все) одного и того же рода характеризуются одинаковым типом вентрального медиального седла (субпрямоугольный, или субтрапециоидальный, или субпирамидальный), однако, в пределах одного вида тип вентрального медиального седла не изменяется.

2.1.5. Корреляционные связи в развитии основных морфологических признаков. Первые признаки корреляционных изменений в анцилоцератидах обнаруживаются, начиная с самых ранних стадий онтогенеза; после первого, мономорфно свернутого оборота с полудунным поперечным сечением, происходит разворачивание. Одновременно с этим исчезает вогнутость внутренней стороны оборота, поперечное сечение принимает округлую форму, происходит перестройка конструкции перегородок, а именно - пятилопастная линия ($v u u^1 i d$) замещается четырехлопастной ($v u i d$). Одновременно с этим отчасти изменяется и структура; в первую очередь следует отметить об-

разование трехслойной структуры (вместо однослойной) по всему периметру трубки раковины.

На более поздних стадиях онтогенеза отдельные группы проявляют различные особенности взаимоотношений морфологических признаков, однако, все же можно установить общие закономерные взаимоотношения между отдельными морфологическими признаками.

Типичные криптоцератитины, в отличие от анцилоцератин и гетероцератид, в онтогении не проходят резких изменений, так как для них характерна лишь одна плоскоспиральная стадия. Однако и в их развитии намечаются некоторые закономерные изменения, связанные, как выясняется, с тенденцией приобретения "нормальносвернутой" формы раковины с соприкасающимися или даже объемлющими оборотами у поздних представителей этого подсемейства. В частности, вместе с развитием раковины с соприкасающимися или слабо объемлющими оборотами (например, роды *Pseudothurmannia* и *Nemihoplites*) коррелятивно ослабляется или вовсе исчезает бугорчатая скульптура, уменьшается число промежуточных ребер между главными и увеличивается относительная высота оборота.

В отличие от криптоцератитин, многие роды анцилоцератин и гетероцератид в онтогении обычно характеризуются неоднократными резкими изменениями и, соответственно, четко намечаются определенные корреляционные изменения основных морфологических признаков раковины. В ряде случаев в развитии некоторых групп (например, роды *Australiceras*, *Trophaeum*, *Ammonitoceras*, *Colchidites*) происходит полное выпадение развернутой стадии. В ряде случаев между двумя четко выраженными стадиями появляется новая стадия (имеется в виду появление плоскоспиральной стадии онтогенеза между геликоидальной и развернутой стадиями у колхидитов), что в свою очередь влечет за собой коррелятивные изменения других морфологических признаков.

2.2. Систематика и филогенетические связи анцилоцератид. В начале данного раздела рассмотрены вопросы классификации мезозойских аммоноидей в целом.

Помимо общепринятых таксонов *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*, И. Видманн (1968, 1969) выделил четвертый подотряд *Ancyloceratina*, объединил в нем все меловые гетероморфные и некоторые мономорфные аммониты и высказал мнение об их монофилетическом происхождении от литоцератин. По И. Видманну, подотряд *Ancyloceratina* характеризуется четырехлопастной примасутурой и именно этим признаком отличается от остальных подотрядов. Однако

исследования В.В.Друщица и И.А.Михайловой (1972, 1974) показали, что выводы И.Видманна не подтверждаются фактическим материалом. Подотряд *Ancyloceratina* является сборным и полифилетическим, и нет основания для его выделения. Часть гетероморфных принадлежит к литоцератидам, а часть - к аммонитидам (в отличие от И.Видманна, они каждую из этих групп рассматривают в ранге отряда). В меловое время существовали только три отряда аммонитов - *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitida*. Позднее И.А.Михайловой (1976 а, б, в, г и др.) на фактическом материале было установлено, что семейства *Douvilleiceratidae*, *Deshayesitidae* и *Parahoplitidae*, которые И.Видманном отнесены к *Ancyloceratina*, характеризуются пятилопастной (VU¹ID) (а не четырехлопастной) примасурой, которая быстро заменяется четырехлопастной линией (исчезает лопасть U¹).

У родов анцилоцератид - *Caspianites Casey* и *Luprovia Bogd.*, *Kakab.*, *I. Mich.*, которых, по И.Видманну, следует относить к подотряду *Ancyloceratina*, примасура состоит из пяти, а не из четырех лопастей, и лишь затем редуцируется лопасть U¹. Это т.н. неустойчивый пятилопастный тип примасуры. Кроме того, по имеющимся данным, по внутреннему строению раковины анцилоцератиды, как было отмечено, обнаруживают большое сходство с типичными представителями *Ammonitida*. Таким образом, и на примере представителей анцилоцератид выясняется, что выделение И.Видманном четвертого подотряда *Ancyloceratina* на основе, якобы, характерной для них четырехлопастной примасуры, необосновано.

В настоящей работе семейство *Ancyloceratidae Gill, 1871*, так же, как и семейство *Heteroceratidae Spath, 1922*, рассматривается в надсемействе *Ancylocerataseae Gill, 1871*, принадлежащем к отряду *Ammonitida*.

Семейство *Ancyloceratidae Gill, 1871* берет свое начало от семейства *Protancyloceratidae Breistroffer, 1947* в раннем валанжине, достигая своего расцвета в барреме-среднем апте, и продолжает существование до позднего апта включительно. Ранними представителями этого семейства являются роды криоцератитин - *Eocrioceratites Wiedmann, 1973* (валанжин), *Meluthiocrioceras Collignon, 1949* (поздний валанжин) и *Himantoceras Thieuloy, 1964* (поздний валанжин). Эти роды филогенетически взаимосвязаны, и от *Himantoceras* берет свое начало род *Crioceratites*. Основная морфологическая черта семейства *Ancyloceratidae*, сформировавшаяся уже в раннем валанжине, это тип лопастной линии и тип скульптуры - бугорчатые ребра, между которыми развиты более тон-

кие ребра без бугорков. Эти признаки прослеживаются более или менее в измененном виде на всем протяжении существования анцилоцератид, хотя отмеченный тип скульптуры в некоторых родах сохраняется лишь на короткой стадии онтогенеза, а единичные представители и вовсе теряют бугорчатую скульптуру.

В начале готерива в Средиземноморской области появился первый представитель рода *Crioceratites* - это вид *C. nolani* (Kil.). В отличие от предкового рода *Himantoceras*, у *C. nolani* имеется четко выраженная криоконовая раковина, умеренно возрастающие обороты и более сильные и частые трехбугорчатые ребра, между которыми развиты 5-10 промежуточных ребер. В развитии рода *Crioceratites* в интервале готерив-ранний баррем намечаются три основные линии: 1) группа *C. nolani* (Kilian), у представителей которой криоконовая форма раковины и тип скульптуры сохраняются на всем протяжении их существования; 2) группа *C. duvali* Leveillé. Основная тенденция развития этой группы выражена исчезновением бугорчатой скульптуры, увеличением числа промежуточных ребер и приобретением плоско-спиральной формы раковины с соприкасающимися оборотами; 3) группа *C. koeschlini* Astier. Эта группа проявляет тенденцию к приобретению формы раковины с соприкасающимися оборотами, исчезновению главных трехбугорчатых ребер и развитию равных, частых ребер. Эти три группы в течение готерива-раннего баррема развивались параллельно и некоторые их представители, как выясняется, в свою очередь дали начало новым родам криоцератитов. Уже в позднем готериве появляется род *Pseudothurmannia* Spath, а в барреме - *Pediaceras* Gerhardt, *Paracrioceras* Spath, *Hemihoplites* Spath и *Karsteniceras* Rojo y Gomez.

Тенденция к развитию плоскоспиральной формы раковины с соприкасающимися или даже слабоинволютными оборотами, а также замена типичной криоцератидной скульптуры пучковыми и ветвистыми ребрами и в конечном счете исчезновение бугорчатости, привели к возникновению рода *Pseudothurmannia* Spath. Предком рода *Pseudothurmannia*, точнее подрода *P. (Balearites)*, по нашим данным, следует считать вид *C. koeschlini* (Astier). В самом же конце готерива от *P. (Balearites)* произошел второй подрод *P. (Pseudothurmannia)*. С позднего баррема образовался еще один род *Hemihoplites* Spath. Типом раковины и наличием вставных ребер на ранних оборотах этот род проявляет сходство с псевдотурманниями, и вполне можно согласиться с мнением И. Видманна об их филогенетическом родстве. В течение позднего баррема представители подрода *H. (Hemihoplites)*

быстро распространились в регионе Тетиса и в конце баррема от этой группы произошел подрод *H. (Matheronites) Reingarten*, виды которого распространились в северной полосе Средиземноморской области и в южной части Европейской области. В раннем барреме в Европейской области появились представители рода *Parascioceras Spath*. Этот род берет свое начало от группы *C. nolani* (Kil.) и достигает пика развития в среднем и позднем барреме. Большинство его видов распространено именно в регионах Европейской области. Однако некоторые виды (*P. stadlaenderi* Muller, *P. denckmanni* Koen.) успешно мигрировали и в регионы Средиземноморской области. Тенденция к приобретению соприкасающихся оборотов и сокращению числа промежуточных ребер прослеживается и в развитии этого рода.

В готериве появляются и первые представители анцилоцератин, а именно род *Acrioceras* Huatt. Сходные онтогенетические изменения скульптуры на ранних оборотах раковин родов *Crioceratites* и *Acrioceras*, отмеченные многими исследователями, по всей вероятности, указывают на их филогенетическую близость. Оба подрода рода *Acrioceras* - *A. (Acrioceras) Huatt* и *A. (Hoplocrioceras) Spath* - существовали с готерива. Появление именно этого рода, как отмечает Г. Иммель (1978), положило начало развитию подсемейства *Ancyloceratinae*.

В барреме, помимо рода *Acrioceras*, появляются новые представители анцилоцератин, характеризующиеся сравнительно крупными раковинами; это роды - *Ancyloceras d'Orbigny*, *Audouliceras Thomel*, *Pseudocrioceras Spath*, *Lythancyclus Casey*, *Toxoceratoides Spath*, *Tropaeum Sowerby*, а также первые представители *Helicancyclus Gabb* и *Kutatissites Kakabadze*. В раннем апте представители *Ancyloceratinae* дают еще большее разнообразие форм. Кроме родов и подродов, переходящих из баррема в апт [*Ancyloceras*, *Audouliceras*, *Tropaeum (Tropaeum)*, *Acrioceras (Acrioceras)*, *Toxoceratoides*, *Helicancyclus* и *Kutatissites*], появляются и новые: *Ammonitoceras (Epancyloceras) Spath*, *Australiceras (Proaustraliceras) Kakabadze*, *Tonohamites Spath*. Примечательно, что уже в среднем апте не встречаются крупные развернутые формы и их место занимают плоскоспирально завернутые, однако также крупные формы *Tropaeum (Epitropaeum) Kakabadze*, *Ammonitoceras (Ammonitoceras) Dumas*, *Australiceras (Australiceras) Whitehouse*, а также роды *Pseudoaustraliceras Kakabadze*, *Caspianites Casey* и *Lyprowia Bogd., Kakab., I. Mich.* Последний, в отличие от остальных, характеризуется мелкой

раковинной анцилоцератидного типа. Кроме отмеченных родов к анцилоцератидам, по-видимому, принадлежат роды *Georgiosceras* Wilckens, *Dyrrhosceras* Huatt, *Lytosceras* Spath, *Tomohamites* Huatt и *Shastoceras* Anderson. Систематическое положение этих родов не совсем ясно из-за плохой сохранности материала, и они лишь условно отнесены к семейству *Ancyloceratidae*.

В развитии подсемейства *Ancyloceratinae*, так же, как и подсемейства *Crioceratitinae*, вырисовывается основная тенденция к приобретению плоскоспиральной раковины с соприкасающимися оборотами. Генетически близкие роды, исходящие от единого общего предкового рода, в ряде случаев, характеризуются сходными типами изменчивости морфологических признаков, образуя параллельные филогенетические линии. Особенно четко эти ряды выделяются в развитии родов *Tropaneis*, *Australisceras*, *Ammonitoceras*, которые, как показали исследования Р. Кейси (1961), характеризуются постепенным развитием плоскоспиральной раковины и редуцированием развернутой части раковины.

Таким образом, данные сравнительного морфологического анализа и изучения стратиграфического и географического распространения отдельных представителей, а также выявленные особенности тенденций в развитии их морфологических признаков, дали нам основу для создания систематич. и филогенетической схемы семейства *Ancyloceratidae* в целом.

Семейство *Ancyloceratidae* Gill, 1871 нами рассматривается в объеме двух подсемейств - 1. *Crioceratitinae* Gill, 1871 (incl. *Nemihoplitidae* Spath, 1924) и 2. *Ancyloceratinae* Gill, 1871 (incl. *Helicanulyinae* Huatt, 1900). Нет оснований объединить эти две группы в одно подсемейство; как это предлагает И. Видмани (1973), за счет расширения объема семейства *Ancyloceratidae* и включения в него второго подсемейства *Protancyloceratinae*. Нет, однако, оснований принимать более дробную систематику, т.е. рассматривать анцилоцератины и криоцератитины в ранге самостоятельных семейств и внутри них выделять еще подсемейства (например, *Helicanulyinae* и др.), или же отдельно выделять от криоцератитин, как семейство, группу гемигоплитид. Выделять подсемейства или семейства следует лишь в тех случаях, когда имеются резкие изменения в филогенетических линиях и четко вырисовывается основное звено в развитии.

Из установленных 28 родов семейства *Ancyloceratidae* на тер-

ритории Юга СССР известны представители 18 родов, изучение которых и явилось одной из задач работы. Результаты проведенных нами исследований по вопросам их систематики приводим в виде схемы:

Надсемейство *Ancylocerataceae* Gill, 1871

Семейство *Ancyloceratidae* Gill, 1871

I. Подсемейство *Crioceratitinae* Gill, 1871. Роды: 1) *Crioceratites* Leveillé, 1837; 2) *Pseudothurmannia* Spath, 1923 - подроды: *P.* (*Pseudothurmannia*) Spath, 1923 и *P.* (*Balearites*) Sarkar, 1954; 3) *Paracrioceras* Spath, 1924; 4) *Hemihoplites* Spath, 1924 - подроды: *H.* (*Hemihoplites*) Spath, 1924 и *H.* (*Matheronites*) Rengarten, 1926.

II. Подсемейство *Ancyloceratinae* Gill, 1871. Роды: 1) *Acrioceras* Hyatt, 1900 - подроды: *A.* (*Acrioceras*) Hyatt, 1900 (incl. *Protacrioceras* Sarkar, 1955, *Dissimilites* Sarkar, 1954) и *A.* (*Hoplacrioceras*) Spath, 1924 (= *Aspinoceras* Anderson, 1938, incl. *Paraspinoceras* Breistroffer, 1951); 2) *Ancyloceras* d'Orbigny, 1842; 3) *Audouliceras* Thomsen, 1964; 4) *Pseudocrioceras* Spath, 1924 (non incl. *Pedioceras* Gerhardt, 1847); 5) *Tropaeum* Sowerby, 1837 - подроды: *T.* (*Tropaeum*) Sowerby, 1837, *T.* (*Epitropaeum*) Kakabadze, 1977 и *T.* (*Ancylotropaeum*) Casey, 1980; 6) *Australiceras* Whitehouse, 1926 - подроды: *A.* (*Proaustraliceras*) Kakabadze, 1977 и *A.* (*Australiceras*) Whitehouse, 1926; 7) *Ammonitoceras* Dumas, 1876 - подроды: *A.* (*Epancyloceras*) Spath, 1930, emend. Casey, 1961 и *A.* (*Ammonitoceras*) Dumas, 1876; 8) *Caspianites* Casey, 1961; 9) *Pseudoaustraliceras* Kakabadze, 1981; 10) *Luppovia* Bogdanova, Kakabadze, I. Michailova, 1978; II) *Kutatissites* Kakabadze, 1970 (= *Simionescites* Avram, 1975); 12) *Helicancyclus* Gabb, 1869, emend. Anderson, 1938 (non Casey, 1961); 13) *Toxoceratoides* Spath, 1924; 14) *Tonohamites* Spath, 1924.

2.3. Систематика и филогенетические связи гетероцератид. Ведущую роль в систематике рассматриваемого семейства приобретают характер последовательности онтогенетических стадий и тип скульптуры.

Самым ранним представителем среди гетероцератид является род *Heteroceras* d'Orbigny, виды которого впервые появляются в раннем барреме. Этот род, по-видимому, берет свое начало от подрода *Acrioceras* (*Hoplacrioceras*) Spath, 1924. Однако, это мнение, впервые высказанное Р. Кейси (1961), остается гипотезой, требующей более убедительных доводов для подтверждения.

Род *Heteroceras* состоит из двух подродов: 1. Н. (*Heteroceras*) *d'Orbigny*, 1850 и 2. Н. (*Argvethites*) *Rouchadze*, 1933. Для обоих подродов характерен в основном гетероконный тип раковины и отличаются они друг от друга типом скульптуры. Кроме того, выясняется, что в развитии Н. (*Argvethites*) ответвившегося в начале позднего баррема от группы Н. (*Heteroceras*) *heliceroides* *Karsten*, помимо образования и усиления краевых бугорков прослеживается образование вентральной борозды на отрезке верхней части стебля.

Гетероконным типом раковины и гетеронеративной лопастной линией характеризуется и второй род *Hemibaculites* *Huatt*, 1900. Этот род появляется в позднем барреме и продолжает существование в апте. Основная отличительная его черта от *Heteroceras* это: V-образно сильно изогнутые (в сторону устья) ребра на вентральной стороне развернутой части (ребра иногда даже прерываются) и рогообразно изогнутая развернутая часть раковины. Сравнительный анализ дает основание допустить филогенетическую связь между *Heteroceras d'Orbigny* и *Hemibaculites* *Huatt*.

Прослеживание эволюционных изменений морфологических признаков и сравнительный онтогенетический анализ показывает, что от подрода Н. (*Heteroceras*) берет свое начало род *Colchidites* *Djaneldidze*, 1926. Лопастная линия, изменение формы поперечного сечения оборотов и типа скульптуры у представителей группы Н. (*Heteroceras*) *astieri d'Orb.* и *Colchidites intermedius* *Djan.* настолько сходны, что провести четкую границу между ними практически невозможно; виды - Н. (*Heteroceras*) *astieri d'Orb.*, *Colchidites costatus* *Rouch.*, *C. rotundus* *Rouch.*, *C. americi d'Orb.*, *C. elegans* *Rouch.*, *C. intermedius* *Djan.* - представляют собой переходный ряд между этими группами. В отличие от рода *Heteroceras*, у рода *Colchidites* после геликоидальной развита плоскоспиральная стадия. Последняя у представителей группы *C. intermedius* *Djan.* слабо выражена, а в других группах - *C. colchicus* *Djan.* и *C. shaoriensis* *Djan.* - она постепенно занимает доминирующее положение. Развитие рода *Colchidites* было направлено на увеличение числа плоскоспиральных оборотов, на сокращение числа геликоидальных оборотов и, наконец, на редуцирование развернутой части. Эту последнюю группу, т.е. группу *C. shaoriensis* *Djan.*, не имеющую развернутой части, следует выделить отдельно, как это предлагает В.Л. Егоян (1976), в качестве подрода *Colchidites* (*Epicolchidites*) *Egoian*. Что касается других предложений В.Л. Егояна о более детальном разделении отдельных групп колхидитов и возведении каждого из них

В ранг самостоятельного рода, то они нами не принимаются. Имеется в виду разделение переходной группы *S. intermedius* Djan на два самостоятельных рода - *Eriheterocereras* и *Escolchidites*. Род *Paraimerites* автор также разделяет на два самостоятельных рода (*Paraimerites* и *Paracolchidites*), считая, что некоторые виды, объединенные в род *Paraimerites*, не имели развернутой части. Однако, достоверных данных отсутствия развернутой части пока нет. В систематике более высоких таксонов гетероцератид этим автором помимо двух подсемейств *Heteroceratinae* Spath, 1922 и *Colchiditinae* Kakabadze, 1967 - выделено третье - *Epicolchiditinae* Egeian, 1976, в котором объединены колхидиты, характеризующиеся лишь геликоидальной и плоскоспиральной стадиями, а развернутая часть у них не имеется. В основу этой классификации положен лишь один признак - своеобразие формы раковины, а данные о филогении гетероцератид совершенно не учитываются. По филогенетическим данным, это "подсемейство" сборное и полифилетическое. Исследования показали, что отделение "бугорчатых" родов *Imerites* и *Eristavia*, по всей вероятности, от "бугорчатого" *Argvethites*, произошло раньше (в начале позднего баррема), чем образование рода *Colchidites*, который исходит от "безбугорчатого" подрода *H.* (*Heterocereras*). В свою очередь род *Colchidites* распался на два подрода *S.* (*Colchidites*) и *S.* (*Epicolchidites*), первый из которых дал начало происхождению рода *Paraimerites*.

Принимая во внимание отмеченные связи, мы пришли к выводу, что разделение семейства *Heteroceratidae* не то что на три, а даже на два подсемейства (*Heteroceratinae* и *Colchiditinae*), как это было предложено нами ранее (1967), является искусственным и, поэтому, в настоящей работе семейство *Heteroceratidae* на подсемейства не подразделяется.

Таким образом, классификационная схема семейства *Heteroceratidae* представляется нам в следующем виде:

Надсемейство *Ancylocerataceae* Gill, 1871

Семейство *Heteroceratidae* Spath, 1922

Роды: 1) *Heterocereras* d'Orbigny, 1850 - подроды: *H.* (*Heterocereras*) d'Orbigny, 1850 и *H.* (*Argvethites*) Rouchadze, 1933; 2) *Hemibaculites* Hyatt, 1900; 3) *Imerites* Rouchadze, 1933; 4) *Eristavia* Kakabadze, 1967; 5) *Colchidites* Djanelidze, 1926 - подроды: *S.* (*Colchidites*) Djanelidze, 1926 и *S.* (*Epicolchidites*) Egeian, 1976; 6) *Paraimerites* Kakabadze, 1967.

2.4. Проблема потомков анидлоцератид и гетероцератид. За пос-

ледние двадцать лет вопрос о том, произошли или нет другие семейства от анцилоцератид или от гетероцератид, стал весьма актуальным. Существуют две точки зрения: 1) от группы *Colchidites anariensis* Djanelidze берет свое начало семейство *Dezhayesitidae* Stoyanow; 2) семейство *Dezhayesitidae* берет свое начало от рода *Nemihoplites* Spath. Связующим звеном в обоих случаях считается род *Turkmeniceras* Tovbina.

В работе рассмотрены обе гипотезы и предпочтение отдано второй. Результаты сравнительного онтогенетического анализа родов *Nemihoplites* и *Turkmeniceras* полученные нами, можно сформулировать вкратце так: 1) оба рода характеризуются плоскоспиральными оборотами на протяжении всего онтогенеза; 2) первый оборот у большинства представителей обеих групп одинаково развернут, образуя умбиликальное отверстие; 3) начиная с третьего оборота, их раковины постепенно становятся слабинволютными, хотя у *Turkmeniceras* инволютность последних оборотов проявлена чуть сильнее; 4) ход изменения формы поперечного сечения оборотов у них также сходный; 5) у многих представителей сравниваемых групп формируется однотипный - широкий и ступенчатый - пупок; 6) группы характеризуются очень сходным типом развития лопастной линии в онтогенезе. В отличие от рода *Dezhayesites*, у родов *Nemihoplites* и *Turkmeniceras* образующиеся на поздней стадии лопасти в интервале седла I/I^1 еще не четко обособлены.

Наряду с перечисленными признаками морфологического сходства рассматриваемых родов имеются и частичные отличия, которые касаются, в основном, элементов скульптуры. Так, для рода *Nemihoplites* характерна бугорчатая скульптура, тогда как у *Turkmeniceras* бугорки отсутствуют. Однако такое отличие не покажется существенным, если проследить изменчивость скульптуры в самом роде *Nemihoplites*. В роде *Nemihoplites* часть видов характеризуется краевыми, верхнебоковыми и пупковыми бугорками, часть же видов - двумя рядами (краевые и пупковые или краевые и верхнебоковые) бугорков, а некоторые имеют лишь краевые бугорки [например, виды *N. (Matheronites) brevicostatus*, *N. (M.) brevispinus*, *N. (M.) turkmenicum* и др.]. К тому же в ряде случаев они исчезают на взрослой стадии онтогенеза. Таким образом, тенденция исчезновения бугорчатой скульптуры зародилась уже в самом роде *Nemihoplites* и вполне допустимо, что в связи с приобретением большей инволютности раковины, представители *Turkmeniceras* не унаследовала и краевых бугорков.

Исходя из этих данных, мы придерживаемся мнения о том, что род

Turkmeniceras является переходным между *Nemihoplites* и *Deshayesites*, и его отнесение к семейству *Deshayesitidae*, а не к *Ancyloceratidae*, нужно считать лишь условным.

ГЛАВА 3. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АНЦИЛОЦЕРАТИД И ГЕТЕРОЦЕРАТИД

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

3.1. Эколого-морфологическая классификация мезозойских гетероморфных аммонитов. В работе разработана эколого-морфологическая классификация всех мезозойских гетероморфных аммонитов именно с целью исследования вопросов их экогенеза. При этом, в отличие от прежних классификационных схем (Berry, 1928, Scott, 1940 и др.), мы за исходную точку взяли не общую форму взрослой раковины, а особенности изменений морфологических признаков, начиная с ранней стадии онтогенеза. Такой подход вполне оправдан: на каждой стадии развития животное, приобретая своеобразную форму раковины, по всей вероятности, меняло свой образ жизни. Эти изменения, в основном, запрограммированы в генетическом коде и большей частью начинают выявляться уже на ранней стадии онтогенеза. Из сказанного следует, что рассмотрение вопросов экологии аммонитов нужно начинать с эмбриональной стадии.

Известно, что у всех аммонитов имеется сходный тип эмбриональной раковины, однако в постэмбриональной стадии развития у мезозойских аммонитов довольно четко выделяются два основных морфологических типа: мономорфный и гетероморфный.

В отличие от мономорфного типа, характеризующегося плоскоспиральной раковинной с соприкасающимися или объемлющими оборотами, гетероморфный тип непосредственно после первого оборота (в редких случаях позже) характеризуется разворачиванием оборота, причем, в некоторых случаях, асимметричным.

На основе своеобразия формы завивания на ранней стадии гетероморфные аммониты разделяются на 4 подтипа.

1. Симметричные гетероморфы со спирально развернутым вторым оборотом. Разворачивание начинается непосредственно после первого объемлющего оборота. В некоторых случаях короткая начальная часть второго оборота более или менее выпрямляется, а затем постепенно переходит в пологую дугу или же второй оборот без полного

выпрямления дугообразно отходит от первого оборота. В обоих случаях раковина характеризуется умбиликальным отверстием внутри второго оборота. Второй оборот в некоторых случаях соприкасается с эмбриональной раковиной; в большинстве случаев они не соприкасаются. Двусторонней симметрией характеризуются перегородки и поперечное сечение оборотов. Последнее, в связи с исчезновением выемки на внутренней стороне, принимает округлую форму. После второго оборота представители этого подтипа обнаруживают большое разнообразие. Выделены следующие морфологические группы: криоконны (типичный представитель - *Crioceratites duvali* Leveillé), матерониконны [т.п. - *H. (Matheronites) ridzewskyi* Rengarten], псевдотурманиконны [т.п. - *P. (Pseudothurmannia) mortilleti* (Pictet et Loriol)], аммонитоцераконны [т.п. - *A. (Ammonitoceras) uesetiae* Dumas], голлокриоконны [т.п. - *A. (Hoplocrioceras) dilatatum* d'Orbigny], анцилоконны (т.п. - *Ancyloceras matheronianum* d'Orbigny), литокриоконны [т.п. - *Lytocrioceras jauberti* (Astier)], псевдокриоконны [т.п. - *Pseudocrioceras abichi* (Bacevitch et Simonovitch)] и триангликонны (т.п. - *Trianglites antiquus* Matsumoto).

2. Симметричные гетероморфы, характеризующиеся непосредственным выпрямлением после первого оборота. После эмбрионального первого оборота следует прямая трубка, плоскость симметрии которой совпадает с тачкой первого оборота. В рассматриваемом подтипе выделяются следующие морфологические группы: бакуликонны (т.п. - *Baculites anceps* Lamarck), гамуликонны (т.п. - *Hamulina astieriana* d'Orbigny), гамитиконны (т.п. - *Hamites attenuatus* Sowerby) и птычоскераконны (т.п. - *Ptychoceras rengarteni* Egoian).

3. Симметричные гетероморфы с соприкасающимися оборотами. Ранние обороты соприкасающиеся, как у мономорфных аммонитов. Развернутость проявляется на более поздней стадии. Установлены лишь две группы: хористоконны (т.п. - *Choristoceras marshi* Hauser) и скафитиконны [т.п. - *Scaphites equalis* (J. Sowerby)].

4. Асимметричные гетероморфы. Второй оборот отклоняется от плоскости завивания первого, вследствие чего форма поперечного сечения оборота, а также лопастная линия проявляют асимметричность. На последующих стадиях онтогенеза представители этого подтипа проявляют большую гетероморфность. К этому подтипу относятся: турриконны (т.п. - *Turrilites costatus* Lamarck), эмпероконны [т.п. - *Emproceras simplicostatum* (Whitefield)], ностоконны (т.п. - *Nostoceras stantoni* Hyatt), скаларитиконны [т.п. - *Scalartites scalare* (Yabe)], гетероконны (т.п. - *Heteroceras elegans*

Rouchadze), гетероцераконны (т.п. - *Heteroceras elegantoides* Thomsel), америконны [т.п. - *Imerites giraudi* (Kilian)], колхидонны (т.п. - *Colchidites colchicus* Djanelidze), ниппонитиконны (т.п. - *Nipponites mirabilis* Yabe), ниппоноидиконны (т.п. - *Nipponites occidentalis* Ward et Westermann), мурамотоконны (т.п. - *Muramotoceras leaui* Matsumoto).

Разработанная нами морфологическая классификация мезозойских гетероморфов наглядно показывает, что основное отличие между морфологическими подтипами гетероморфного типа вырисовывается уже на ранней стадии - со второго оборота, а между группами (одного и того же подтипа) - на более поздней стадии. Выделение таких групп и их изучение по отдельным стадиям онтогенеза, по нашему мнению, несомненно должно являться основным критерием при исследовании образа жизни и некоторых других вопросов экологии гетероморфных аммонитов.

3.2. Функциональное значение некоторых морфологических признаков гетероморфных аммонитов. Рассмотрены вопросы функционального значения основных морфологических признаков гетероморфной раковины (перегородки, сифон, разворачивание оборотов и др.). О функциональном значении перегородок исследователи в основном приходят к одному общему мнению, что перегородки служили для создания гидростатического плавательного аппарата и для укрепления раковины. Что касается значения формирования складчатости (гофрировки) краев перегородок, то в работе дается критика утвердившейся в литературе мнения о том, что создание гофрировки краев септ было обусловлено постоянными и неравномерными вертикальными перемещениями животного в воде, для чего требуется регулирование внутреннего давления в камерах, а также чрезмерная прочность раковины. В работе показано, что нет основания допустить эврибатность в образе жизни аммонитов. Идея о постоянном и неравномерном вертикальном перемещении аммонитов в воде, как известно, возникла на основе наблюдения образа жизни современных наутилусов, которые действительно характеризуются эврибатностью. Однако у наутилусов края перегородки уплощенные и, что главное, эврибатный образ жизни или осуществляется при помощи воронки, а не регулированием жидкости и газа в камерах. Учитывая эти данные, мы считаем, что рассеченность краев перегородок не является показателем эврибатного образа жизни аммонитов. К тому же, мы придерживаемся мнения о том, что для активного плавания животного в целом, существенную роль, кроме воронки,

должна была играть способность регулировать жидкость и газ в камерах при помощи сифонной системы. Повышенная способность реактивной локомоции в индивидуальном развитии животного требовала и развития прикрепительной мускулатуры, частичным отражением которых является гофрировка краев перегородок. Наблюдаемая во многих группах прямая взаимосвязь между возрастанием инволютивности раковины (т.е. приобретением удобной для активного плавания обтекаемой формы) и увеличением числа лопастей указывает на их более активно плававший образ жизни. Наблюдаемая же взаимосвязь во многих гетероморфных аммонитах между упрощением гофрировки краев септ и разворачиванием оборота с ранней стадии онтогенеза, по-видимому, является показателем уменьшения активности животного.

3.3. Образ жизни. В данном разделе рассматривается вопрос образа жизни аммоноцератид и гетероцератид, начиная со стадии аммонителлы. Подтверждена точка зрения о прямом развитии аммонитов (без личинок) и о планктонном образе жизни аммонителлы. Показано, что в гетероморфном типе "экологическая дифференциация" происходила непосредственно после стадии аммонителлы. Гетероморфность раковин была связана со сменой образа жизни их представителей на разных стадиях онтогенеза. Конкретно рассмотрен вопрос образа жизни аммоноцератид и гетероцератид, принадлежащих как асимметричному подтипу (колхиконы, турриконы, имериконы, гетероконы, гетероцеракони), так и подтипу симметричных гетероморфов со спирально развернутым вторым оборотом (криоконы, матерониконы, псевдотурманниконы, аммонитоцеракони, голлокриконы, анцелоконы, литокриконы, псевдокриконы). Асимметричные гетероцератиды и аммоноцератиды на гелиоидальной стадии, по всей вероятности, были бентосными. Гелиоидальная форма их раковин является наглядным примером конвергенции с гастроподами, хотя в отличие от последних, гелиоидальные аммониты, благодаря наличию гидростатического аппарата (и предпологаемой воронки) были гораздо подвижнее. В отличие от турриконов, колхиконов и имериконов после гелиоидальной проходит плоскоспиральную стадию и с началом этой стадии они, по-видимому, переходили к свободноплавающему образу жизни. Установление разнообразия плоскоспиральных оборотов и их корреляционной связи с поперечным сечением оборотов и скульптурой позволило выявить среди аммоноцератид и гетероцератид различных представителей, приспособленных к более активному или пассивному плаванию. Высказано также мнение, что с переходом на развернутую стадию представители гетероконов, кол-

хиконов, анцилоконов, голпнокриконов и псевдокриконов, в основном, вели нектобентосный образ жизни.

3.4. Среда обитания. Исследование экологических условий обитания анцилоцератид и гетероцератид позволило установить, что на обширной площади Юга СССР они обитали лишь в сравнительно мелководной полосе континентального шельфа или на шельфах островов. С целью проведения более детальных палеоэкологических исследований была избрана территория Грузии, где в отличие от других регионов Юга СССР имеется сравнительно богатый комплекс анцилоцератид, гетероцератид и сопутствующей ископаемой фауны, а разрезы готеривапта во многих местах непрерывны. Проведен литофациальный и батиметрический анализ готерив-аптских отложений на данной территории. Выделены и охарактеризованы литофациальные типы. Выделены участки, отличающиеся друг от друга биотическими и абиотическими условиями, и установлено, что не все участки были благоприятными для обитания анцилоцератид и гетероцератид. Исследования показали, что представители этих семейств совершенно отсутствуют в литофациях: 1) конгломератов и песчаников; 2) доломитов и песчанистых местами доломитизированных известняков; 3) мелкозернистых, слабо глинистых доломитизированных известняков со следами динозавров; 4) органо-генных известняков с рудистами. Они встречаются, но в небольшом количестве, в литофациях: 1) известняков и песчанистых известняков; 2) тонкозернистых известняков и мергелей; 3) известняков с конкрециями и линзами кремня и 4) мергелистых известняков, мергелей и глинисто-песчанистых мергелей. Анцилоцератиды и гетероцератиды в большом количестве представлены лишь в литофациях: 1) песчанистых глауконитовых известняков и мергелей и 2) мергелистых известняков.

Проведенный видовой анализ литофациальной приуроченности представителей исследованных семейств, а также сопутствующих им других биофоссилий (гастроподы, двустворчатые, представители головоногих моллюсков, брахиоподы) позволил установить взаимосвязь между формой раковины, скульптурой, формой поперечного сечения оборота, с одной стороны, и их батиметрическим распространением, с другой. Установлено, что некоторые виды или группы видов исследуемых семейств были довольно узко локализованы на различных батиметрических уровнях моря.

Исследованы и другие факторы условий обитания; выясняется, что морские участки, обитаемые анцилоцератидами и гетероцератидами, характеризовались нормальной соленостью и довольно высокой темпе-

ратурой воды.

3.5. Ареал и время существования. Для отдельных родов и подродов анцилоцератид и гетероцератид изучены ареалы и их изменчивость в глобальном масштабе. С этой целью нами составлены схематические карты, на которые одновременно нанесены данные географического и стратиграфического распространения исследуемых родов и подродов. Эти карты-схемы не только наглядно иллюстрируют изменчивость ареала во времени и пространстве отдельных групп, но в некоторых случаях дают дополнительные сведения об их эволюционных тенденциях, а также о месте их возникновения и направлении расселения.

Исследования показали, что анцилоцератиды и гетероцератиды, в основном, были приурочены к Тетическому поясу теплых морей. В более северных бассейнах в Европейской и Тихоокеанской областях Бореального пояса, количество их родов и видов резко сокращено, а еще севернее - в Арктической области известны лишь единичные их представители. В южных регионах южного полушария (антибореальный пояс) анцилоцератиды и гетероцератиды были представлены довольно широко, хотя по сравнению со Средиземноморской областью количество их видов и здесь ограничено. Прохорезу единичных представителей анцилоцератид [например, виды *T. (Trochaeum) hillsi*, *Heteroceratias heliceroideae* и др.] в Арктической области способствовало уменьшение разницы в температуре воды между морями Тетического и Бореального поясов в барреме и апте. Однако температурное различие между ними должно было быть все же значительным, так как лишь малое количество видов мигрировало из Средиземноморских бассейнов в Арктические.

Большинство родов анцилоцератид и гетероцератид имеет узкое вертикальное и широкое географическое распространение, что, несомненно, указывает на быстрый темп их расселения. Их похорез, по всей вероятности, происходил как на стадии аммонителлы, так и в течение последующих стадий развития боннта. Сравнение ареалов развернутых (со стеблем и крючком) и плоскоспиральных анцилоцератид показывает, что последние характеризуются более широким географическим распространением. Например, плоскоспиральные представители подродов *A. (Australiceras)*, *T. (Eritrochaeum)*, *A. (Ammonitoceras)*, в отличие от своих развернутых предковых представителей - подродов *A. (Proaustraliceras)*, *T. (Trochaeum)*, *A. (Eranucio-ceras)*, имеющих ограниченное географическое распространение, характеризуются глобальным распространением. Эти формы, благодаря приобретению более современной плоскоспиральной формы раковины,

приспособлялись к различным условиям обитания и завоевали большие пространства северного и южного полушарий.

На основе сравнительного видового анализа позднебарремских родов гетероцератид (*Heteroceras*, *Colchidites* и *Paraimerites*) и аптских анцилоцератид (*Audouliceras*, *Australiceras*, *Pseudoaustraliceras* и др.) Юга СССР, Юго-Восточной Франции, Мадагаскара, Южной Африки, а также Патагонии, подтверждается мнение о существовании морской связи между бассейнами Средиземноморской области, Мадагаскара, Мозамбика, Южной Африки и Патагонии в позднем барреме, а также в раннем и среднем апте.

3.6. О гипотезе Вальтера. Восстановление образа и условий жизни аммонитов невозможно без изучения условий захоронения их раковин.

В данном разделе дается критика гипотезы Вальтера, объясняющей широкое географическое распространение аммонитов nekropлaнктоным переносом их раковин морскими течениями.

Исследования, проведенные непосредственно в поле, показали, что нет никаких тафономических признаков, указывающих на то, что раковины анцилоцератид и гетероцератид подвергались nekropлaнктоному переносу на большие расстояния. С другой стороны, анализ распространения представителей этих семейств и сопутствующего комплекса в основном бентосной ископаемой фауны и вмещающих их осадков показал, что многие группы видов анцилоцератид и гетероцератид были приурочены к определенным фациям, что со своей стороны, свидетельствует о том, что раковины этих семейств не должны были подвергаться переносу на большие расстояния и захоронялись, в основном, в районе их местообитания.

ГЛАВА 4. СХЕМА БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОГО РАСЧЛЕНЕНИЯ ГОТЕРИВ-АПТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮГА СССР ПО АММОНИТАМ

В настоящей главе дается биостратиграфическая характеристика (по аммонитам) готерива-апта тех регионов Юга СССР, в которых помимо других аммонитов, встречаются и представители анцилоцератид и гетероцератид, и на основе биостратиграфического анализа проведена их корреляция и дано обоснование общей зональной схемы готерава-апта Юга СССР.

При биостратиграфической характеристике отдельных ярусов, помимо личных наблюдений автора, использованы все основные публикации, среди которых следует выделить: для Крыма работы В.В. Друщина, 1956, 1960; М.С. Эрстави, 1957, 1960; Н.К. Горн, 1974; для Кавка-

за - В.П.Рейгартена, 1956, 1959, 1961; М.С.Эристави, 1951-1964; Н.П.Душова, 1952, 1956; В.В.Друщица и И.А.Михайловой, 1966, 1979; В.В.Друщица и Т.Н.Горбачик, 1979; В.Л.Егоина, 1958-1965, 1968, 1976; В.Л.Егоина и Г.А.Ткачук, 1965; Т.А.Мордвилко, 1956, 1960-1962; А.Г.Халилова, 1959, 1965; В.Т.Акопяна, 1962; Э.В.Котетивили, 1970, 1979; для Закаспия - Н.П.Душова, 1936-1965; А.В.Глазуновой, 1953; С.З.Товбяной, 1963, 1979; Т.Н.Богдановой; 1971, 1978 и др. Учтены также новые данные, которые были представлены на втором совещании МЖ в 1978 г. в г.Цхалтубо, по мезозой Кавказа (меловая секция).

4.1. Краткий исторический обзор зонального деления готеривитских отложений Юга СССР. Исторический обзор и характеристика зональных схем нижнего мела Юга СССР, созданных различными авторами (Рейгартен, 1951; Мордвилко, 1956; Эристави, 1960, 1962, 1964; Друщица, 1960, 1962, 1966; Друщица, Горбачик, 1979) показывает, что представления о биостратиграфическом делении нижнемеловых отложений Юга СССР с накоплением все нового дополнительного материала со временем постепенно усовершенствовались. Однако ряд вопросов, как это признается многими специалистами, несомненно, нуждается в доработке; ревизия стратотипов, уточнение стратиграфического распространения многих видов (и родов) амmonoидей и изучение вопросов их филогении и систематики потребовали со своей стороны пересмотра ряда укоренившихся взглядов.

4.2. Биостратиграфия готерива Юга СССР. Приводятся последние описания и анализ опорных разрезов готеривских отложений Крыма, Северного Кавказа и Закавказья. Затем дается критический анализ биостратиграфического расчленения данного яруса в целом.

Готерив на территории Юга СССР делится на два подъяруса; в нижнем выделяются зоны: 1) *Acanthodiscus radiatus* - *Endemoceras amblygonium* и 2) *Crioceratites sablieri*, а в верхнем - зоны: 1) *Spretoniceras inversum* - *Subsaxnella sayni* и 2) *Pseudothurmannia mortilleti* - *Craspedodiscus discofalcatus*.

Зона *Acanthodiscus radiatus* - *Endemoceras amblygonium*. Нижняя граница этой зоны совпадает с границей между валанжином и готеривом. Готерив начинается с первым появлением родов *Acanthodiscus*, *Crioceratites*, *Saxnella* и *Spitidiscus*. Из верхнего валанжина не переходят роды: *Kilianella*, *Thurmanniceras*, *Saxnoceras*, *Sarasinella*, *Polyptychites* и *Dichotomites*. Из валанжина в готерив переходят роды: *Leopoldia*, *Costerella*, *Endemoceras*, которые, однако, не характерны для позднего готерива. Для рассматриваемой зо-

ны характерен следующий видовой комплекс аммонитов: *Acanthodiscus radiatus radiatus*, *A. radiatus praematura*, *A. karakaschi*, *Leopoldia leopoldiana*, *L. bargamensis*, *Endemoceras castellanensis castellanensis*, *E. castellanensis caucasica*, *E. planicosta*, *Olcostephanus astieri*, *O. spitiensis*, *O. cultrata*, а также *Crioceratites kiliani*.

Зона *Crioceratites sablieri*. Нижняя граница этой зоны определяется как уровень, на котором практически исчезают представители рода *Acanthodiscus*, а выше появляется большое количество видов рода *Crioceratites*: *C. sablieri*, *C. nolani nolani*, *C. nolani biasalensis*, *C. duvali*, *C. junieri*, *C. kiliani*. На этом уровне встречаются также *Leopoldia leopoldiana*, *L. lorioli*, *Spitidiscus incertus*, *Aegocrioceras seeleyi* и др. Рассматриваемая зона многими исследователями именовалась как зона *Crioceratites nolani*, однако, как выясняется, этот вид в Крыму, на Северном Кавказе и в Грузии часто встречается и выше этого уровня - в верхнем готериве. Примечательно также, что в Юго-Восточной Франции вид *C. nolani* поднимается до зоны *Pseudothurmannia angulicostata*. Следовательно, в общей зональной схеме нижнего мела Юга СССР данную зону предлагается именовать *Crioceratites sablieri*. Этот вид характеризует именно верхний уровень нижнего готерива.

Зона *Speetoniceras inversum - Subsaynella sayni*. Нижняя ее граница совпадает с границей между нижним и верхним готеривом. Эта граница определяется как уровень, на котором исчезают представители родов *Leopoldia* и *Endemoceras*, а выше появляются роды *Simbirskites*, *Speetoniceras*, а также *Subsaynella*.

Наиболее полно эта зона представлена на Кавказе. В целом для нее характерны: *Speetoniceras inversum*, *S. subinversum*, *S. versicolor*, *S. speetonensis*, *Simbirskites coronatiformis*, *Subsaynella sayni*, *Crioceratites nolani nolani*, *C. duvali*, *Pseudothurmannia (Balearites) balearis*, *P. (B.) tauricus* и др.

Зона *Pseudothurmannia mortilleti - Craspedodiscus discofalcatus*. Для обеих зон верхнего готерива многие роды (или подроды) общие; это - *Speetoniceras*, *Simbirskites*, *Crioceratites*, *Pseudothurmannia (Balearites)*, *Biasaloceras*, *Phylloporachyceras* и др. Однако в рассматриваемой верхней зоне впервые появляются: *Pseudothurmannia (Pseudothurmannia)*, *Craspedodiscus*, *Acriceras (Hoplocrioceras)* и для нее характерен следующий видовой комплекс аммонитов: *Craspedodiscus discofalcatus*, *C. phillipsi*, *C. causicus*,

Flesiospitidiscus ligatus, *Simbirskites decheni*, *S. kowalewski*, *S. umbonatus*, *Speetoniceras speetonensis*, *Spitidiscus rotula*, *Pseudothurmannia* (P.) *mortilleti*, P. (P.) *picteti*, P. (P.) *biasalensis*, P. (P.) *renevieri*, P. (P.) *pseudomalbosi*, P. (B.) *balearis*, *Acrioceras* (*Hoplocrioceras*) *pulcherrimum*, *Crioceratites duvali*, *C. honoratii* и др.

Вид *Pseudothurmannia* (P.) *angulicostata*, отмеченный в качестве вида-индекса в ранних зональных схемах, как показали наши исследования, на территории СССР не известен, и поэтому вид P. (P.) *mortilleti* выбран новым видом-индексом для данной зоны. Этот вид на Кавказе и в Крыму очень часто встречается и является характерным для этого уровня не только на Юге СССР, но и во многих регионах Западной Европы, в том числе и в парастратотипе, во Франции.

4.3. Биостратиграфия баррема Юга СССР. Приводятся описания основных разрезов и характеристика барремских отложений для Крыма, Северного Кавказа, Закавказья и Закаспия в отдельности и проведения их зональная корреляция.

Барремский ярус на территории Юга СССР делится на два подъяруса: в нижнем барреме выделяется одна зона I) *Holcodiscus caillaudi* - *Crioceratites emerici*. Верхний же баррем делится на три зоны: I) *Nemihoplites soulieri* - ? *Silesites seranonis*, 2) *Heteroceras astieri* - *Imerites favrei* (с двумя подзонами - *Imerites giraudi* и *Colchidites securiformis*) и 3) *Turkmeniceras turkmenicum* - *Matheronites ridzewskyi*.

Зона *Holcodiscus caillaudi* - *Crioceratites emerici*. Нижняя граница зоны совпадает с границей между готеривом и барремом. На Юге СССР она определяется как уровень, который не переходят роды: *Pseudothurmannia*, *Craspedodiscus*, *Simbirskites*, *Speetoniceras*, *Flesiospitidiscus*, а выше, т.е. в зоне *Holcodiscus caillaudi* - *Crioceratites emerici*, появляются новые роды, среди которых значительными являются *Holcodiscus*, *Barremites* (s. str.), *Silesites*, *Paracrioceras*, *Pulchellia*, *Subpulchellia*, *Anahamulina*, *Auritina*, *Torcapella* и др. Из готерива в баррем переходят роды *Crioceratites*, *Acrioceras*, *Spitidiscus*, *Biasaloceras*, *Phyllopachyceras* и др. В целом для этой зоны характерен следующий видовой комплекс аммонитов: *Holcodiscus caillaudi*, *H. gastaldi*, *H. kiliani*, *H. sp. sp.*, *Spitidiscus andrusowi*, *S. fallacior*, *S. seunesi*, *Hamulina subcylindrica*, *Anahamulina picteti*, *Auritina aurita*, *Barremites vocontium*, *Crioceratites emerici*, *C. tenuicostatus*, *C. ottohaasi*, *C.*

thiolieri, Acrioceras (Acrioceras) nucleae, A. (Hoplocrioceras) fissicostatum, A. (H.) isocostatum, A. (H.) dilatatum, Raspaillites cassida, Silesites vulpae, а также множество видов семейства Pulchelliidae.

Зона Nemihoplites soulieri - ? Silesites seranonis. Нижняя граница зоны одновременно является границей между нижним и верхним барремом. В верхний баррем не переходит роды (или подроды) Crioceratites, Acrioceras (Hoplocrioceras) и Spitidiscus, а общими для обоих подъярусов являются: Paracrioceras, Acrioceras (Acrioceras), Barremites, Silesites, Holcodiscus, Namulina, Macroscaphites, Phylloporachyceras, Protetragonites. Однако, верхний баррем, в отличие от нижнего подъяруса баррема, характеризуется появлением следующих новых родов: Nemihoplites, Audouliceras, Ansyloceras, H. (Heteroceras), а чуть позже (имеются в виду более верхние зоны верхнего баррема) - H. (Argvethites), Imerites, Eristavia, Colchidites, Paraimerites, Pseudocrioceras. Что касается собственно рассматриваемой самой нижней зоны верхнего баррема, то для нее характерен следующий видовой комплекс аммонитов: Nemihoplites (H.) soulieri, H. (H.) khwaaliensis, H. (H.) ferraudianus, Silesites seranonis, Paracrioceras barremense, P. denckmanni, P. stadlaenderi, Audouliceras collignony, "Acanthodiscus" amadei, Barremites strettostoma, Protetragonites crebrisulcatus, Eulytoceras phestum, Euphyloceras thetys и др.

Зона Heteroceras astieri - Imerites favrei. Нижняя граница зоны определяется как уровень, выше которого появляются первые представители Imerites, Eristavia, Heteroceras (Argvethites) и Colchidites. Эти роды, вместе с H. (Heteroceras), Barremites и Protetragonites, характерны для этой зоны в целом. Биостратиграфическое значение гетероцератид для верхнего баррема огромно; первые их представители на Юге СССР появляются в зоне Nemihoplites soulieri - ? Silesites seranonis [это подрод H. (Heteroceras)]. Однако в большом количестве гетероцератиды встречаются непосредственно выше зоны Nemihoplites soulieri - ? Silesites seranonis. В начале, в нижней части встречаются представители родов (подродов) - H. (Heteroceras), H. (Argvethites), Imerites, Eristavia, а также единичные виды рода Colchidites (группы *C. intermedius*). Все перечисленные роды распространились и на более высоком стратиграфическом уровне (в подзоне Colchidites securiformis), однако вместе с ними на этом уровне появляется новый вол Paraimerites и пика развития достигает род Colchidites. Такое деление по гетероцератидам наблюдается лишь в некоторых разрезах Запад-

ной Грузии и Копетдага, а в большинстве регионов Впа СССР (Крым, Северный Кавказ, Северо-Западный Кавказ, Дагестан, Малый Кавказ, Туаркыр, Большой и Малый Балкан и др.) двучленное деление по геероцератадам не представляется возможным. Принимая во внимание это обстоятельство, а также большое родовое и видовое сходство (см. ниже) аммонитов нижнего "имеритового" и верхнего "колхидитового" слоев, мы пришли к выводу, что их следует рассматривать как подзоны и объединять в одну зону *Heteroceras astieri* - *Imerites favrei* (эти вид-индексы являются характерными для обеих подзон).

Подзона *Imerites giraudi* характеризуется следующим видовым комплексом аммонитов: *Imerites giraudi giraudi*, *I. giraudi multicostatus*, *I. giraudi angulicostata*, *I. favrei*, *I. sparcicostatus*, *Eristavia tvishiensis*, *E. dichotoma*, *Heteroceras* (Н.) *astieri*, Н. (Н.) *bifurcatum*, Н. (Argvethites) *raricostatus*, Н. (А.) *lashensis*, *Colchidites* (С.) *kutatissiensis*, С. (С.) *leenhardti*, *Costidiscus recticostatus*, *Nemihoplites* (Nemihoplites) *khwamliensis*, *Protetragonites crebrisulcatus*, "*Acanthodiscus*" *amadei*, *Phyllopachyceras infundibulum*, *Eulytoceras phestum* и др. Из этого комплекса виды Н. (Н.) *astieri*, Н. (А.) *lashensis*, *I. favrei*, *I. sparcicostatus*, *E. dichotoma*, *E. tvishiensis*, Н. (Н.) *khwamliensis*, *P. crebrisulcatus*, "*Acanthodiscus*" *amadei*, *C. recticostatus*, *Ph. infundibulum*, *E. phestum* поднимаются в подзону *Colchidites securiformis*, для которой они, вместе с другими видами, также являются характерными.

Для подзоны *Colchidites securiformis* помимо отмеченных транзитных видов характерны: *Colchidites* (Colchidites) *sarasini*, С. (С.) *ratshensis*, С. (Epicolchidites) *securiformis*, С. (Е.) *shaoriensis*, С. sp. sp., *Heteroceras* (Argvethites) *minor*, *Paraimerites densicostatus*, *P. tsholashensis tsholashensis*, *P. tsholashensis balchanicus*, *P. sp. sp.*, *Eulytoceras rossi*, *Costidiscus microcostatus*, *Audouliceras tzotnei*, *Euphyloceras morelli*, *E. thetys*, *Phyllopachyceras baborense*, *Barremites strettostoma*, *B. subdiflicilis*, "*Acrioceras*" *furcatum*.

Зона *Turkmeniceras turkmenicum* - *Matheronites ridzewskyi*. Данная зона была выделена в верхах верхнего баррема Закаспия (Товбина, 1963), непосредственно выше слоев с колхидитами. Некоторые исследователи данную зону относят к нижнему янту, основываясь на том, что род *Turkmeniceras* является предком рода *Deshayesites*, представляя наиболее древний член семейства *Deshayesitidae* и поэтому, янт следует начинать с первого появления дегезитид.

Род *Turkmeniceras*, как было показано, не истинный представи-

тель дегезитид, являясь переходным между *Nemihoplites* и *Deshayesites* и лишь условно можно относить его к дегезитидам, а не к анцилоцератидам. Для решения вопроса стратиграфической принадлежности зоны *Turkmeniceras turkmenicum*, по нашему мнению, имеет значение анализ всего комплекса аммонитов этой зоны. Кроме туркменицерасов, в этой зоне известны *Nemihoplites* (Н.) *turkmenicus*, Н.(Н.) *brevicostatus*, Н.(Н.) *ex gr. ukensis*, Н. (*Matheronites*) *ridzewskyi* и *Varremites* (?) *sp.*

Н.(Н.) *turkmenicus* (Lupp.) вид местный, однако он очень близок к позднебарремскому руководящему виду Н.(Н.) *ferraudianus*. Большое значение имеет находка вида Н.(М.) *ridzewskyi* (Богданова, 1971, 1978), широко распространенного в позднем барреме Северного Кавказа. Интересно также нахождение В.А.Прозоровским (1980) на Большом Балхане вида Н.(Н.) *ex gr. ukensis*, который в Болгарии встречается только в верхнебарремских отложениях. Подрод *Nemihoplites* (*Nemihoplites*) в Юго-Восточной Франции, Болгарии, Румынии и других регионах Западной Европы (как и на Кавказе) выше баррема не поднимается, являясь надежным руководящим позднебарремским подродом. Учитывая приведенные фактические данные и то, что типичные аптские виды появляются стратиграфически выше, зону *Turkmeniceras turkmenicum* следует оставить в барреме.

Для исследования вопроса сопоставления отложений зоны *Turkmeniceras turkmenicum* Туркмении с одновозрастными отложениями на Кавказе большое значение имеет установление истинной стратиграфической последовательности в соответствующем интервале на территории Грузии, Дагестана и Туркмении. Среди северокавказских разрезов зона *Matheronites ridzewskyi*, в кровле которой проводится граница между барремом и аптом, лучше всего представлена в Дагестане. Почти все предшествующие исследователи, вслед за В.П.Ренгартенем (1951), эту зону считали аналогом зоны *Colchidites securiformis* Грузии. Однако, как выясняется, для подобного заключения нет фактических данных. Не только вид *Nemihoplites* (*Matheronites*) *ridzewskyi*, но и ни один из представителей этого подрода в Грузии вообще не известен, а представители рода *Colchidites*, как и другие гетероцератиды, в Дагестане для зоны *Matheronites ridzewskyi* не характерны. Здесь, вместе с Н.(М.) *ridzewskyi*, а также типичными позднебарремскими Н.(М.) *trispinosus* и Н.(М.) *brevivirius*, встречается в основном множество экземпляров "*Acrioceras*" *furcatum*. Как показал анализ литературных источников (Рен-

гартен, 1926, 1931, Мордвилко, 1960, Друиц, Михайлова, 1966 и др.), и наших полевых наблюдений, в более западных от Дагестана разрезах в центральной части Северного Кавказа, на границе между барремом и аптом обнаруживается слой с переотложенной ископаемой фауной позднего баррема и раннего апта. Выясняется, что именно из этого переотложенного уровня отмечались совместные находки *Colchidites*, *Imerites*, *Matheronites* и др. На Северо-Западном же окончании Кавказа (данные В.Л.Егояна) из-за отсутствия во многих разрезах достаточного фактического материала не удается однозначно решить вопрос стратиграфической приуроченности матеронитовых и колхидитовых слоев. Однако опорным здесь следует считать разрез р. Пшеха, где согласно нашим исследованиям и по В.Л.Егояну (1976), четко устанавливаются слои с колхидитами [*C. (C.) garasini*, *C. (C.) cf. ratshensis*, *Barremites ex gr. strettostoma*, *Mesoholites beskidensis*], а стратиграфически выше залегают матеронитовые слои с *H. (Matheronites) ridzewskyi*, *H. (H.) aff. soulieri*, "*Ancyloceras*" sp. Стратиграфически еще выше начинают встречаться первые дегезиты.

Сходная картина имеется и в Дагестане, где слои с *P. cf. densecostatus* и *I. cf. sparcicostatus*, подстилающие зону *Matheronites ridzewskyi*, по нашим данным, сопоставляются со слоями подзоны *Colchidites securiformis* в Грузии или подзоны *Colchidites ratshensis* в Копетдаге. Собственно же зона *Matheronites ridzewskyi* Дагестана, как это предполагала Т.Н.Богданова (1971), сопоставляется с туркменской зоной *Turkmeniceras turkmenicum*, которая четко выделяется выше слоев с колхидитами, и в которой, кроме туркменицеров, встречаются представители *Nemihoplites*, в том числе и *H. (M.) ridzewskyi*. В Грузии этому интервалу соответствуют надколхидитовые слои, которые все еще относятся к верхнему баррему.

4.4. Биостратиграфия апта Юга СССР. В этом разделе дается биостратиграфическая характеристика аптских отложений Северного Кавказа, Закавказья и Туркмении по аммонитам. В основном принята общая схема зонального деления аптского яруса Юга СССР, предложенная В.В.Друщицем (1979). Поэтому данные о стратиграфическом значении аптских представителей анцилоцератид и характерных зональных комплексов аммонитов приводятся на таблице I. Отличие заключается лишь в том, что зона *Turkmeniceras turkmenicum* (по схеме В.В.Друщица), именуемая нами как *Turkmeniceras turkmenicum - Matheronites ridzewskyi* отнесена не к нижнему апту, а к верхне-

ЗОНАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ АПТА ЮГА СССР

Таблица I

Подъярус	Зоны по аммонитам	Сопровождающие виды аммонитов (кроме анцилоператид)	Характерные виды анцилоператид	
верхний апт	<i>Hypacanthoplites jacobii</i>	<i>H. nolaniformis</i> , <i>H. compressus</i> , <i>H. tsharlakensis</i> , <i>Eod. clansayense</i> , <i>Pt. gracile</i>	Не найдены	
	<i>Acanthoplites nolani</i> - <i>Diadochoceras nodosocostatum</i>	<i>A. bigoureti</i> , <i>A. abichi</i> , <i>A. bergeroni</i> , <i>A. bigoti</i> , <i>A. prodromus</i> , <i>Eod. planum</i> , <i>Eod. clansayense</i>	Не найдены	
средний апт	<i>Parahoplites melchioris</i>	<i>P. transitans</i> , <i>P. grandis</i> , <i>P. schmidtii</i> , <i>C. tobleri</i> , <i>C. subtobleri</i> , <i>C. subpeltoides</i> , <i>A. aschiltzensis</i> , <i>Tetr. duvalianus</i> , <i>J. latericarinarum</i>	<i>P. caucasica</i>	<i>P. pavlowi</i> , <i>Amn. (Amn.) transcaspium</i> , <i>Tr. (Ep.) rossicum</i> , <i>Tonoh. decurrens</i> , <i>Austr. (A.) carinatioverricosum</i>
	<i>Colombiceras crassicosostatum</i> - <i>Epicheloniceras subnodosocostatum</i>	<i>C. caucasica</i> , <i>C. sinzowi</i> , <i>C. discoidalalis</i> , <i>E. tshernyschewi</i> , <i>E. martini causicum</i>	<i>Casp. wassiliewskyi</i> , <i>Casp. tuarkyriensis</i> , <i>P. ramososeptatum</i> , <i>Tonoh. picteti</i>	
нижний апт	<i>Dufrenoyia furcata</i>	<i>D. subfurcata</i> , <i>D. dufrenoyi</i> , <i>D. lurenensis</i> , <i>Pseudos. bicurvata</i> , <i>Acon. nismum</i>	<i>Tr. (Tr.) longus</i> , <i>Tr. (Tr.) hillsi</i> , <i>Tox. rochi</i> , <i>Acr. (Acr.) dissimilie</i>	
	<i>Deshayesites deshayesi</i>	<i>D. dechyii</i> , <i>D. lavaschensis</i> , <i>D. consobrinoides</i> , <i>Acon. trautscholdi</i> , <i>Ch. cornelianum</i> , <i>Macr. yvani</i>	<i>Acr. (Acr.) dissimilie</i>	<i>Ps. abichi</i> , <i>Ps. dichotomum</i> , <i>Ps. orbignianum</i> , <i>Ps. sp. sp.</i> , <i>Aud. colchidense</i> , <i>A. (P.) fournieri</i>
	<i>Deshayesites weigsi</i> - <i>Procheloniceras albrechtiaustriacae</i>	<i>D. bodei</i> , <i>D. planus</i> , <i>D. lavaschensis</i> , <i>D. tuarkyricus</i> , <i>Pt. meyrati</i> , <i>Macr. yvani</i>	<i>Ps. waageri</i> , <i>Ps. waagenoides</i> , <i>Ps. anthulal</i> , <i>Ps. dichotomoides</i> , <i>K. bifurcatus</i> , <i>"Acr. "furcatum</i>	

СОПОСТАВЛЕНИЕ ГОТЕРИВСКИХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ

Таблица 2

Ярус	Под-ярус	Юго-Восточная Франция		Юг СССР	Поволжье	Северная часть ФРГ	Англия
		Kilian, 1907-13	Thieuloy, 1973	(Какабадзе, 1982)	(Друщиц, 1966)	(Kemper, 1976)	(Rawson et al., 1978)
Верхний	Hop. (N?) Angulicostata	P. angulicostata	P. mortilleti - Cr. discofalcatus	Cr. discofalcatus - Sp. decheni	S. (Cr.) discofalcatus	Cr. variabilis	
		Pl. ligatus			S. (Cr.) gottschei	S. marginatus	
	D. sayni	Sub. sayni	Sp. inversum - Sub. sayni	Sp. speetonensis	S. (M.) staffi	M. speetonensis	
				Sp. versicolor - Sp. subinversum	S. (Sp.) inversum	S. inversus	
Нижний	C. duvali	N. nodosoplicatus	C. sablieri	-	E. regale	E. regale	
		Ol. jeannoti			E. noricum	E. noricum	
		C. loryi			E. ambligonium	E. ambligonium	
	Hop. (A.) radiatus - L. castellanensis	A. radiatus	A. radiatus - E. ambligonium	-	E. ambligonium	E. ambligonium	

Буквенные сокращения: A.-Acanthodiscus, C.-Crioceratites, Cr.-Craspedodiscus, D.-Desmoceras, E.-Endemoceras, Hop.-Hoplites, M.-Milanowskia, N.-Neocomites, Ol.-Olcostephanus, P.-Pseudothurmanina, Pl.-Plesiospitidiscus, S.-Simbirskites, Sp.-Speetonicerus, Sub.-Subsaynella, L.-Leopoldia.

СОПОСТАВЛЕНИЕ БАРРЕМСКИХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ

Ярус	Под-ярус	Юго-Восточная Франция		Юг СССР		Северная часть ФРГ		
		Kilian, 1907-13	Busnardo, 1965	(Какабадзе, 1982)		Koenen, 1908	Kemper, 1976	
Б А Р Р Е М	В Е Р Х Н И Й	Cost. recti- costatus	L. puzosia- num	T. turkmenicum - Math. ridzewskyi		C. aegoceras - C. bidentatum	Par. bidentatum - Par. scalare	
		Het. astie- rianum - M. yvani	S. seranonis	Het. astieri	Het. asti- eri - I. favrei	Colch. se- curiformis	C. rude	Sim. stolleyi
						I. giraudi	C. sparcicosta	"C." sparcicosta
						C. pingue	"A." innexum - Sim. pingue	
		A. innexum						
		A. castellatum	C. denckmanni	P. denckmanni				
Н И Ж Н И Й	C. emerici - Pulch. comp- ressissima	M. pulchella	Pulch. com- pressissima	Holc. caillaudi - C. emerici		C. elegans	P. elegans	
			Holc. kili- ani	C. fissicostatum	C. rarocinctum	C. strombecki	"H." fissicos- tatum	
							"H." rarocinc- tum	

БУКВЕННЫЕ СОКРАЩЕНИЯ: A.-Ancyloceras, C.-Crioceratites (Crioceras), Cost.-Costidiscus, Colch.-Colchidites, H.-Hoplocrioceras, Het.-Heteroceras, Hem.-Hemihoplites, Holc.-Holcodiscus, I.-Imerites, L.-Leptoceras, M.-Macroscephites, N.-Nicklesia, P.-Paracrioceras, Par.-Parancyloceras, Pulch.-Pulchella, S.-Silesites, Sim.-Simancyloceras, T.-Turkmeniceras, Math.-Matheronites.

СОПОСТАВЛЕНИЕ АПТСКИХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ

ДРУС	Юго-Восточная Франция (Moullade, 1965)	Юг СССР (Друшниц, 1979)	Англия (Casey, 1961)	Северная часть ФРГ (Kemper, 1971, 1973)	Поволжье (Глазунова, 1973)	
						Подле ДРУС
А	верхний	Diad. nodoso-costatum	H. jacobii	H. jacobii	H. jacobii	
			A. nolani - Diad. nodosocostatum	H. nolani		
	средний	Ch. subnodosocostatum	Parah. melchioris	Parah. nutfieldensis	Parah. nutfieldensis - Parah. melchioris	E. tscher-nyschewi
А	нижний	Ac. nisum	C. crassico-statum - E. subno-dosocostatum	Ch. martinoides	E. laticostatum	
			Dufr. furcata	Tr. bowerbanki	Dufr. furcata - Tr. bowerbanki	D. deshayesi
		D. deshayesi	D. deshayesi	D. deshayesi	D. deshayesi	
А	верхний		D. weissii - Fr. albrechtiaustriae	D. forbesi D. fissicostatus	D. (P.) tenuicostatus	
		S. seranonis (подзона L. puzosianum)	T. turkmenicum	-	Par. bidentatum - Par. scalare	Ox. jasykowi

Буквенные сокращения: А.-Acanthoplitcs, Ac.-Acanoceras, C.-Colombiceras, Ch.-Chelonicerac, D.-Deshayesites, Diad.-Diadochoceras, Dufr.-Dufrenoya, E.-Epicloniceras, H.-Hypacanthoplitcs, L.-Leptoceras, Ox.-Oxytheuthis, P.-Prodeshayesites, Parah.-Parahoplitcs, Par.-Parancycloceras, P.-Prochelonicerac, S.-Silesites, T.-Turkmeniceras, Tr.-Tropaeum.

му баррему.

ГЛАВА 5. ПРОБЛЕМЫ МЕЖРЕГИОНАЛЬНОЙ КОРРЕЛЯЦИИ ГОТЕРИВ-АПТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ И ЕВРОПЕЙСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

Одной из задач работы являлось исследование распространения анцилоцератид и гетероцератид во времени и пространстве с целью выявления видов, которые способствовали бы решению зональной корреляции готерив-аптских отложений регионов Тетического и Бореального поясов. В связи с этим был проведен сравнительный стратиграфический анализ готерив-аптских комплексов аммонитов Юга СССР, Поволжья, северной части ФРГ, Англии и Юго-Восточной Франции. Среди аммонитов, имеющих значение для данной корреляции, как выясняется, помимо ранее установленных групп некоторые представители гетероцератид и особенно анцилоцератид занимают одно из ведущих мест.

Сопоставлению подразделений нижнего мела Юга СССР с западными регионами Средиземноморской области, с одной стороны, и с Бореальными регионами (Европейская часть) - с другой, посвящено несколько работ, среди которых, в первую очередь, следует отметить исследования Н.П. Дупова (1952, 1956), М.С. Эристави (1960, 1962), В.В. Друщица (1962, 1966), В.Л. Егояна и Г.А. Ткачук (1965). Однако ряд вопросов, в том числе и сопоставление готерива-апта, все еще нуждается в доработке.

Полученные нами результаты зональной корреляции готерив-аптских отложений Юга СССР и некоторых южных и северных регионов Европы суммированы в таблицах 2, 3, 4.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Монографически изучены раннемеловые гетероморфные аммониты семейств *Ancyloceratidae* Gill, 1871 (18 родов) и *Heteroceratidae* Spath, 1922 (6 родов), распространенные на территории Юга СССР.

2. Разработаны основы систематики и филогении анцилоцератид и гетероцератид. Комплексное использование данных по онтогенетическим изменениям скульптуры, поперечного сечения оборотов, лопастной линии и других признаков внутреннего строения, способа навивания оборотов, вместе с данными по прослеживанию корреляционных изменений морфологических признаков во времени и пространстве, дали основу для построения филогенетической системы рассматриваемых семейств.

3. Изученные семейства входят в надсемейство *Ancylocerataceae*, принадлежащее отряду *Ammonitida*.

4. Семейство *Ancyloceratinae* Gill, 1871 рассматривается в составе 2 подсемейств: 1. *Crioceratitinae* Gill, 1871 (incl. *Hemihoplitidae* Spath, 1922) и 2. *Ancyloceratinae* Gill, 1871 (incl. *Helicancylinae* Hyatt, 1900). Установлено три новых рода - *Kutatissites* Kakabadze, 1971, *Luppovia* Bogdanova, Kakabadze, I. Michailova, 1978 и *Pseudoaustraliceras* Kakabadze, 1981, два новых подрода - *Australiceras* (*Proaustraliceras*) Kakabadze, 1977 и *Tropaeum* (*Epitropaeum*) Kakabadze, 1977 и 19 новых видов анцилоцератид. Создана филогенетическая схема для обоих подсемейств анцилоцератид. Подтверждается предположение, что семейство *Ancyloceratinae* берет свое начало в раннем валанжине от семейства *Protancyloceratinae* Breistroffer, 1947. Историческое развитие представителей анцилоцератид в течение раннемелового периода показало, что основная линия как в *Crioceratitinae*, так и в происходящем от него *Ancyloceratinae*, была направлена на приобретение плоскоспиральной раковины с соприкасающимися оборотами. Установлено также, что генетически близкие роды, исходящие из общего предкового рода, в ряде случаев характеризуются сходными типами изменчивости скульптуры, формы поперечного сечения и типа навивания оборотов на взрослой стадии онтогенеза, образуя тем самым параллельные филогенетические ряды.

В семействе *Heteroceratidae* Spath, 1922, выделившемся в раннем барреме от анцилоцератин, объединено 6 родов, из них автором выделено два рода: 1. *Eristavia* Kakabadze, 1967 и 2. *Paramerites* Kakabadze, 1967, а также 22 новых вида. Выявлены взаимоотношения между отдельными родами и видами и создана филогенетическая схема гетероцератид.

5. Создана эколого-морфологическая классификация мезозойских гетероморфных аммоноидей. В гетероморфном типе выделено 4 подтипа и 26 групп и установлена ведущая роль анцилоцератид и гетероцератид в этой системе. За основу выделения морфологических подтипов взяты особенности изменения морфологических признаков на ранней стадии онтогенеза (первые 2-3 оборота). На основе же своеобразия признаков, проявившихся на более поздней стадии, в каждом подтипе выделены более низкие единицы - морфологические группы. Созданная эколого-морфологическая классификация позволяет вылить экологически более или менее сходных представителей и дает ключ для восстановления образа жизни гетероморфных аммони-

тов на отдельных стадиях онтогенеза.

6. Подтверждается точка зрения о прямом развитии аммонитов и о планктонном образе жизни аммонителлы. Установлено, что "экологическая дифференциация" гетероморфных аммонитов происходила непосредственно после стадии аммонителлы. Гетероморфность взрослых раковин была связана со сменой образа жизни их представителей на различных стадиях онтогенеза; основные отличия между морфологическими подтипами вырисовывались уже непосредственно после стадии аммонителлы, а между группами (одного и того же подтипа) - на более поздней стадии.

7. Из гетероморфных аммонитов детально рассмотрен образ жизни представителей собственно анцилоцератид и гетероцератид. В отдельных случаях установлена взаимосвязь между формой раковины, скульптурой, формой поперечного сечения оборота некоторых гетероморфных аммонитов, с одной стороны, и их батиметрическим распространением - с другой.

Из известных 26 морфологических групп анцилоцератиды и гетероцератиды объединяют 13 групп, среди них 5 групп (турриконы, гетероконы, гетероцераконны, колхиконны, имериконны) представляют асимметричный подтип, а 8 групп (криоконны, аммонитоцераконны, матерониконны, псевдокриоконны, голплогриоконны, анцилоконны, литокриоконны, псевдотурманниконны) относятся к подтипу симметричных гетероморфов. Выяснено, что среди представителей асимметричного подтипа турриконы, а также гетероконы, гетероцераконны, колхиконны и имериконны, на геликоидальной стадии, по всей вероятности, вели бентосный образ жизни. Это является наглядным примером конвергенции с гастроподами, хотя в отличие от последних, благодаря наличию гидростатического аппарата (и предполагаемой воронки) первые, по всей вероятности, были гораздо подвижнее. В отличие от турриконов, колхиконны и имериконны после геликоидальной проходят плоскоспиральную стадию и с началом этой стадии они, по-видимому, переходили к свободноплавающему образу жизни. Установление разнообразия навивания плоскоспиральных оборотов и их корреляционной связи с поперечным сечением оборотов и скульптурой позволили выявить различных, приспособленных к более активному или пассивному плаванию, представителей. Высказано также мнение, что с переходом на развернутую стадию представители гетероконов, колхиконов, анцилоконов, голплогриоконнов и псевдокриоконнов, в основном, вели нектобентосный образ жизни.

8. Восстановление экологических условий обитания анцилоцератид и гетероцератид Юга СССР позволило установить, что они в основном обитали в сравнительно мелководной полосе континентального шельфа или на шельфах островов, а более глубоководные части моря не заселяли.

9. Путем литофациального анализа готерив-аптских отложений на территории Грузии выделены и охарактеризованы типы литофаций; установлено, что на исследуемой территории выделялся целый ряд участков, отличающихся друг от друга биотическими и абиотическими условиями. Эти отдельные участки морского бассейна были благоприятными не для всех обитателей моря, в том числе анцилоцератид и гетероцератид. Установлено, что представители этих семейств совершенно отсутствуют в литофациях: 1) конгломератов и песчаников; 2) доломитов и песчанистых, местами доломитизированных известняков; 3) мелкозернистых, слабо глинистых доломитизированных известняков, со следами динозавров; 4) органогенных известняков с рудистами. Они встречаются, но не в большом количестве, в литофациях: 1) известняков и песчанистых известняков; 2) тонкозернистых известняков и мергелей; 3) известняков с конкрециями и линзами кремня и 4) мергелистых известняков, мергелей и глинисто-песчанистых мергелей. Анцилоцератиды и гетероцератиды в большом количестве представлены лишь в литофациях: 1) песчанистых глауконитовых известняков и мергелей и 2) мергелистых известняков.

Видовой анализ литофациальной приуроченности представителей исследованных семейств, а также сопутствующих им других биофоссилий (гастроподы, двустворчатые, другие представители головоногих моллюсков, брахиоподы) позволили установить, что некоторые виды или группы видов этих гетероморфных семейств были довольно узко локализованы на различных батиметрических уровнях моря.

10. Ареалы во времени и пространстве многих родов анцилоцератид и гетероцератид довольно сильно изменялись в глобальном масштабе. Анализ этих данных позволил выявить места возникновения и возможных путей миграция многих родов.

11. Исследованы основные факторы, способствовавшие (или препятствовавшие) их глобальной дисперсии. Выявлены роды, среди множества родов анцилоцератид и гетероцератид (*Nemihoplites*, *Crioceratites*, *Australiceras*, *Tropaeum*, *Colchidites*, *Paraimerites* и др.), потенциально пригодные при палеобиогеографическом районировании.

12. Тафономический анализ показал, что раковины представителей исследованных семейств в большинстве случаев захоронялись в районе их местообитания, являясь, таким образом, вместе с бентосными формами (двустворчатые, гастроподы и др.), важными в исследовании ориктоценозов раннемеловой эпохи.

13. На основе составления детальных стратиграфических разрезов и изучения комплекса ископаемой фауны уточнены вопросы зонального деления готерива-баррема Грузии и баррема-апта Дагестана. Проведено зональное сопоставление готерив-аптских отложений регионов Юга СССР (Крым, Северный Кавказ, Дагестан, Закавказье, Мангышлак, Копетдаг, Туаркыр, Большой и Малый Балхан), что, в свою очередь, позволило уточнить некоторые проблемные вопросы в унифицированной биостратиграфической схеме готерива-апта Юга СССР по аммонитам. Биостратиграфический анализ готерива-апта отдельных регионов Юга СССР показал, что помимо ранее установленных мономорфных родов и видов аммонитов, отдельные виды или группы видов ацилоператид и гетероцератид приобретают большое значение при проведении границы между ярусами готерива и баррема, баррема и апта, а также при проведении границы между нижним и верхним готеривом, нижним и верхним барремом и между нижним и средним аптом. Установлено, что многие виды исследованных семейств приобретают большое значение при обосновании зон: нижнего (зона *Crioceratites sablieri*) и верхнего готерива (зоны *Spestoniceras inversum* - *Subsajynella sayni*, *Craspedodiscus discofalcatus* - *Pseudothurmannia mortilleti*), нижнего (зона *Holcodiscus callaudi* - *Crioceratites emerici*) и верхнего баррема (зоны *Nemihoplites soulieri* - ? *Silesites seranonis*, *Heteroceras astieri* - *Imerites favrei*, *Turkmeniceras turkmenicum* - *Matheronites ridzewskyi*) и нижнего (зоны *Deshayesites weissii* - *Procheloniceras albrechtiaustriacae*, *Deshayesites deshayesi*, *Dufrenoyia furcata*) и среднего (зоны *Colombiceras crassicostatum* - *Epicheloniceras subnodosocostatum*, *Parahoplites melchioris*) апта.

14. Проведена зональная корреляция готерив-аптских отложений Юга СССР с синхронными отложениями Поволжья, северной части ФРГ, Англии и Юго-Восточной Франции. Выявлено, что для решения ряда до сих пор слабо разработанных вопросов корреляции нижнемеловых отложений регионов Средиземноморской и Европейской областей (в основном для отрезка готерива, баррема, нижнего и среднего апта) представители ацилоператид играют большую роль.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. К вопросу об экологии представителей рода *Colchidites* Djanelidze. - Изв.Геол.об-ва Грузии, 1967, т.V, вып.I, с.80-83.
2. Систематика и стратиграфическое значение колхидитов. Тезисы докл.Всесоюзн.совещ., посвященного палеобиологич.принципам относительной геохронологии, Тбилиси, 1967, с.22-23.
3. К вопросу о филиации колхидитов (на груз.яз.). - Тр.ТИУ, 1967, т.I22, № 4, с.189-197.
4. К вопросу о систематическом положении и классификации колхидитов. - Сообщ.АН СССР, 1967, т.XLVIII, № 2, с.437-442.
5. Стратиграфическое расчленение барремско-аптских отложений в бас.р.Хашупсе (Западная Грузия). - Сообщ.АН СССР, 1970, т.57, № 2, с.361-364 (совместно с А.В.Квернадзе).
6. Новый род *Kutatissites* gen.nov. из нижнемеловых отложений Западной Грузии. - Сообщ.АН СССР, 1970, т.58, № 3, с.733-736.
7. Западная Абхазия в меловое время (на груз.яз.). - Тезисы сессии Геол.об-ва Грузии, 1970, с.15-16.
8. Колхидиты и их стратиграфическое значение. - Тр.Геол.ин-та АН СССР, нов.сер., 1971, вып.26, с.I-II9 (монография).
9. К вопросу о филогении семейства *Heteroceratidae*. - Сообщ.АН СССР, 1971, т.64, № I, с.I09-II2.
10. Нижний мел. Полоса субплатформенных фаций. - В кн.: Вопросы геологии северо-западной части Абхазии. Тбилиси, 1972, с.94-107.
11. Нижний мел. Полоса переходных фаций. В кн.: Вопросы геологии северо-западной части Абхазии. Тбилиси, 1972, с.I07-II4.
12. Структурно-фациальная зональность и история развития. - В кн.: Вопросы геологии северо-западной части Абхазии, Тбилиси, 1972 (совместно с Ш.А.Адамия и др.), с.I55-185.
13. Нижнемеловые гетероцератины Грузии и смежных регионов. - Тр. Геол.ин-та АН СССР, нов.сер., 1975, вып.47, с.62-131 (монография).
14. О наличии перерывов в барремских и аптских отложениях юго-западного обрамления Окрибы. - Сообщ.АН СССР, 1975, т.79, № 2, с.373-376 (совместно с Е.И.Девдариани, Н.Н.Квахадзе, Э.В.Котетшвили).
15. К систематике рода *Ammonitoceras* Dumas, 1876. - Сообщ.АН

- ГССР, 1976, т.82, № I, с.125-128 (совместно с Т.Н.Богдановой).
16. Меловые отложения Грузии и вопросы их корреляции с синхронными отложениями смежных регионов Кавказа. - Тезисы докл., посв. 50-летию Геол.ин-та АН ГССР, 1976, с.23-26(совместно с Д.Г.Ахведиани, Р.А.Гамбашидзе, Э.В.Котетилишвили).
17. Новые и малоизвестные ацилоцератиды Грузии и некоторых соседних областей. - Тр.Геол.ин-та, нов.сер., 1977, вып.58, с.126-147.
18. Новые данные по стратиграфии нижнемеловых отложений бас.р.Взроби. - Тр.Геол.ин-та АН ГССР, нов.сер., 1978, вып.59, с.187-193.
19. К стратиграфии среднего алта Юга СССР и некоторые птероморфные аммониты. - Бюлл. МОИП, отд.геологии, 1978, т.53(6), с.75-90 (совместно с Т.Н.Богдановой, И.А.Михайловой).
20. К стратиграфии нижнего алта и смежных отложений Центрального Дагестана. - Сообщ. АН ГССР, 1978, т.92, № I, с.121-124 (совместно с И.В.Кванталиани, М.З.Шарикадзе).
21. On Mode of Life, Environment and Facial Conditions of Ancyloceratidae. - Inter.Symp. "Deutsche Kreide", thesis, Münster, 1978, pp. 30 - 31.
22. On the Systematic and Stratigraphical Significance of the Genera Pseudocrioceras Spath, Audouliceras Thomel and Kutatissites Kakabadze. - Ann. Mus. Naturelle de Nice, (1976) 1978, t. IV, pp. XXXIV.1 - XXXIV.9.
23. Facies and Environments of Georgian Ancyloceratids (Lower Cretaceous, USSR). - Aspekte der Kreide Europas. IUGS, series A, 6, Stuttgart, 1979, pp. 141 - 149.
24. К биостратиграфии верхнеготеривских отложений Грузии. - Сообщ. АН ГССР, 1980, т.100, № 3, с.609-612.
25. Ацилоцератиды Юга СССР и их стратиграфическое значение. - Тр.Геол.ин-та АН ГССР, 1981, нов.сер., вып.71, с.1-197(монография).
26. О клансее окрестностей с.Давид-Бек(Армянская часть Малого Кавказа). - Тр.ПИИ им.В.И.Ленина, 1982, № 3 (248), с.50-52 (совместно с И.В.Кванталиани, М.З.Шарикадзе).

27. Field Excursion Guide-Book of International Working Meeting of the Caucasus. Tskaltubo-Zugdidi-Mestia. Project n.5 IGCR "Correlation of Prevariscan and Variscan in the Alpine Mediterranean mountain belt". Tbilisi, 1982, pp. 76-82 (совместно с Ш.А.Адамия, Э.А.Кутелия, М.Л.Сомин и Н.Г.Цабадзе).
28. В печати: Upper Barremian Heteroceratinae (Cephalopoda: Ammonoidea) from South Africa and Caucasus, and their Palaeobiostratigraphical Significance. In: "Palaeontology", London (28 стр. машинописи) (совместно с Н.С.Клингер и М.Д.Кеннеди).
29. В печати: On the Hauterivian-Barremian Correlation between the South of the USSR and certain Southern and Northern Regions of Europe. In: "Zitteliana", München (22 стр. машинописи).
30. В печати: Пояснительная записка к стратиграфической схеме нижнемеловых отложений Грузии. (40 стр. машинописи) (совместно с Э.В.Котетишвили).