

UDC 594.53

SCOPUS CODE 1911

<https://doi.org/10.36073/1512-0996-2019-4-82-94>

Сравнительный морфо-функциональный анализ основных скелетных образований десмоцератоидей и некоторых других раннемеловых аммонитов

†Илия Кванталиани Отдел стратиграфии и палеонтологии, Геологический институт им. А. Джанелидзе Тбилисского гос. университета И. Джавахишвили, Грузия, 0186, Тбилиси, ул. Политковской, 31

Мевлуд Шарикадзе Департамент прикладной геологии, Грузинский технический университет, Грузия, 0160, Тбилиси, ул. М. Костава 77
E-mail: mevshar@mail.ru

Рецензенты:

Т. Ломинадзе, профессор эмеритус горно-геологического факультета Грузинского технического университета

E-mail: lominadzetamaz@yahoo.com

Ш. Келептришвили, профессор горно-геологического факультета Грузинского технического университета

E-mail: sh.keleptrishvili@gtu.ge

Аннотация. С помощью бинокулярного и сканирующего электронного микроскопов изучены основные скелетные образования раковины (скульптура, форма поперечного сечения, лопастная линия, сифональная и септальная системы) представителей трех семейств раннемеловых десмоцератоидей – Holcodiscidae Spath (род *Holcodiscus* Uhlig), Silesitidae Hyatt (роды *Neoastieria* Egoian, *Pseudosilesites* Egoian) и *Leymeriellidae* Breistroffer (роды *Mathoceras* Casey, *Leymeriella* Jacob). На основании полученных результатов и литературных данных проведен сравнительный морфо-функциональный анализ упомянутых структурных элементов раковин десмоцератоидей и других групп раннемеловых аммонитов (*Phylloceratoidea*, *Lytocerotina*, мономорфные

представители *Ancyloceratina*). Как выяснилось, среди отмеченных таксонов наличием наиболее сложной и глубокорассеченной лопастной линией, сравнительно тонкого, плотно прижатого к вентральной стенке раковины и раскрытого в медиальной плоскости сифона, короткого соединительного кольца, длинных септальных трубок, толстых аннулярных отложений, высокого значения коэффициента сжатия сифона и присутствием «септальных крыльев» характеризуются литоцератины. Это обстоятельство по видимому определено присутствием в их камерах высокого гидростатического и осмотического давлений. Что же касается собственно десмоцератоидей, судя по отмеченным параметрам, они занимают среднее положение между литоцератинами и мономорфными анцилоцератинами.

Ключевые слова: аммонит; аннулярные отложения; внутрикамерное гидростатическое давление; лопастная линия; манжета; осмотическое давление; раковина; септа; септальная трубка; сифон; соединительное кольцо.

Введение

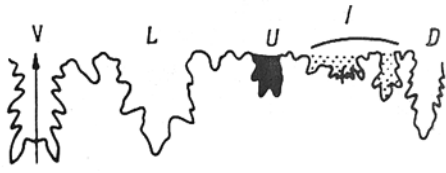
Десмоцератоидей объединяют аммониты с морморфной, плоскостриальной, дисковидной или вздутой, гладкой или ребристой раковинной, иногда снабженной пережимами, валиками и довольно сложно рассеченной септальной (лопастной) линией. Надсемейство является одной из наиболее крупной и интересной группой юрско-меловых аммонитид. Его основным стволом является сравнительно малоскульптурированное семейство *Desmoceratidae* Zittel. Просуществовавший почти 75 млн лет (от валанжина до маастрихта включительно), от него периодически ответвлялись наиболее специализированные, сравнительно грубоскульптурированные группы, дивергировавшие большими темпами. Среди раннемеловых десмоцератоидей таковыми являются готерив-альбские семейства: *Holcodiscidae* Spath, *Pulchelliidae* H. Douville, *Silesitidae* Hyatt и *Leymeriellidae* Breistroffer. Общей морфогенетической закономерностью для терминальных членов этих семейств является прерывание (или ослабление) ребер на вентральной стороне и образование вентрально-краевых бугорков. Именно такие роды и виды имеют архистратиграфическое значение и часто фигурируют в различных схемах биостратиграфического расчленения нижнемеловых отложений Средиземноморской области. Следовательно, комплексное изучение представителей надсемейства *Desmoceratoidea* имеет как практическое, так и научное значение.

В настоящее время объем раннемеловых десмоцератоидей можно определить пятью семействами: *Desmoceratidae* Zittel, *Holcodiscidae* Spath, *Silesitidae* Hyatt, *Pulchelliidae* H. Douville и *Leymeriellidae* Breistroffer. Располагая ограниченный каменный материал, среди перечисленных нами были изучены представители трех семейств: *Holcodiscidae* (род *Holcodiscus* Spath), *Silesitidae* (*Neoastieria* Egoian, *Pseudosilesites* Egoian) и *Leymeriellidae* (*Mathoceras* Casey, *Leymeriella* Jacob).

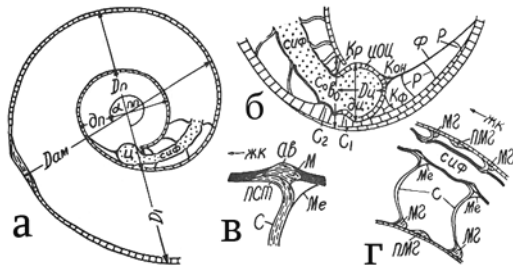
Подавляющее большинство терминов, используемых в настоящей статье, заимствовано из книги В.В. Друщица и Л.А. Догужаевой [1] и из наших работ [2-5]. Часть этих терминов пояснена на рис. 1 и 2. Все измерения скелетных образований раковины даны в миллиметрах.

Основная часть

Коллекция изученных аммонитов насчитывает несколько десятков экземпляров, собранных нами из нижнемеловых отложений Крыма, Северного Кавказа, Дагестана и Грузии. Ниже приводятся основные результаты исследований внешних и внутренних признаков строения раковины раннемеловых десмоцератоидей под электронным и световым микроскопами – скульптуры лопастной линии, сифональной и септальной систем, проведен сравнительный морфологический анализ между характерными структурами раковины десмоцератоидей и другими представителями раннемеловых аммонитов для выяснения их функционального значения. С этой целью были использованы также данные В.В. Друщица и Л. А. Догужаевой [1], И. А. Михайловой [6], О. Шиндевольфа [7] и других исследователей.



რის. 1. Элементы лопастной линии: V- вентральная лопасть; L – латеральная лопасть; U – умбиликальная лопасть, I – интерлилатеральная лопасть; D – дорсальная лопасть



რის. 2. Схема внутреннего строения раковины аммонитов в медиальном сечении и измерения основных структур: а - протоконх и начало фрагмокона; б - цекум и фиксатор; в, г - септальные трубки. Обозначения: ав - аннулярный валик; Дам-диаметр аммонителлы; Д₁- диаметр первого оборота; Д₂, д₂- диаметр протоконха; Д-большой, дп - малый; Д_ц, д_ц - диаметры цекума; Д_ц- вдоль спирали, д_ц - перпендикулярно расположенный к Д_ц; жк - жилая камера; ио - известковая оболочка цекума; кр - кромка; кон - конус; кф - короткая связка фиксатора; м - манжета; ме - мембрана; мг - муральный гребень; пмг - промежуточный муральный гребень; С, С₁, С₂... - септа, примасепта и т.д.; сиф - сифон; ф - фиксатор; ц - цекум; αππ - угол первичного пережима в градусах.

Исученные представители раннемеловых десмоцератоидей характеризуются следующими особенностями строения раковины.

Протоконх мелкий, валиковидный, широкий, круглой или слегка овальной формы: Дп = 0,30 – 0,66; дп = 0,29 – 0,55; Ш = 0,52 – 0,60. В общем, размеры протоконха в филогенезе (от раннего баррема до конца позднего мела) у десмоцератоидей возрастают: Дп – от 0,30 – 0,43 до 0,60 – 0,66; дп –

от 0,29 – 0,32 до 0,45 – 0,55, т.е. увеличивается в 1,6 – 1,8 раз.

Фиксатор в начале имеет вид конуса, а в дальнейшем принимает форму ленты или тонкой нити; средний или длинный; его размеры у раннемеловых десмоцератоидей варьируют от 0,12 до 0,27.

Цекум овальной, каплевидной или округлой формы, мелких и средних размеров: Д_ц изменяется от 0,07 до 0,15, а д_ц – от 0,07 до 0,12.

Сифон в начале первого оборота занимает центральное или субцентральное положение, с середины и конца второго оборота - вентрально-краевое, а с О₃ плотно прилегает к вентральной стенке. Абсолютный диаметр сифона у раннемеловых десмоцератоидей составляет: в конце О₁ = 0,07 – 0,12; О₂ = 0,10 – 0,25; О₃ = 0,13 – 0,42; О₄ = 0,15 – 0,75, возрастает с ростом раковины в 2-6 раза, особенно увеличивается у грубоскульптурованных Leumeriellidae. Относительный диаметр сифона уменьшается от 0,25 – 0,40 на первом обороте, до 0,07 – 0,13 на четвертом обороте, т. е. в 3,1 – 3,6 раза.

Абсолютный диаметр сифона в гидростатических камерах всегда больше, чем в септальной трубке. Для характеристики соотношения этих диаметров нами предлагается новая величина – „коэффициент сжимаемости сифона“ ($K_{сж.сиф.}$) – соотношение диаметра органической оболочки с диаметром септальной трубки: $K_{сж.сиф.} = \frac{D_{сиф}}{D_{ст}}$. У представителей раннемеловых Melchiorites, Zuercherella, Neoastieria, Desmoceras и Beudanticeras этот показатель с ростом раковины увеличивается незначительно: на О₂ – 1,56, О₃ – 1,50, О₄ – 1,22 – 1,76, О₅ = 1,38 – 1,78.

Соотношение длины неорганической части септальной трубки к органической оболочки сифона составляет на О₂ – О₃ – 10:90, а на О₃ – О₆ – 20:80 – 25:75 [1].

Угол первичного пережима варьирует от 270 до 330°.

Септы и септальные трубки. Примасепта имеет призматическое строение, а остальные септы – пластинчатую. Септальные трубки, начиная с первого оборота, прохонитовые; на $O_1 - O_2$ короткие, а затем (на $O_3 - O_4$) резко удлиняются. Абсолютная длина септальных трубок увеличивается с ростом раковины.

Стенка раковины. Стенка протоконха и первого оборота (до первичного валика) однослойная, имеет призматическую микроструктуру. В начале второго оборота стенка раковины состоит из двух слоев – наружного призматического и пластинчатого. На третьем и последующих оборотах эволютивная часть раковины состоит из пяти слоев – наружного органического, наружного призматического, пластинчатого, внутреннего призматического и внутреннего органического.

Септальная (лопастная) линия. Просутира трехлопастная – LUI, а примасутира пятилопастная – VLUID (рис. 3-6). В раннем онтогенезе у большинства изученных представителей Desmosceratoidea (кроме Holcodiscidae и Pulchelliidae) происходит симметричное (или слегка ассиметричное) деление лопасти I. В последующем внутренняя ветвь занимает место настоящей интернилатеральной лопасти, а внешняя смещается к шовной линии. Дополнительные лопасти появляются в области шва, в результате расчленения внутреннего склона седла U/I. В большинстве случаев на внутреннем перегибе образуется сутуральная лопасть S. Исключение составляют Holcodiscidae (рис. 3), у которых новый элемент септальной линии (U^1) зарождается на седле U/I [5]. Возможно, таким же путем появляется новый элемент септальной линии у Pulchelliidae [7]. В дальнейшем развитие септальной линии у обоих семейств протекает аналогично другим представителям Desmosceratoidea.

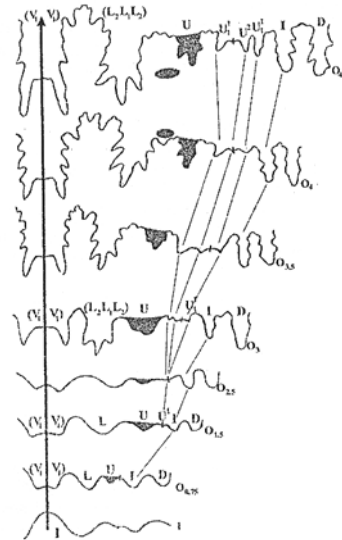


Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Holcodiscus gastaldinus* Uhl., экз. №108 (3009/2-61). Крым, с. Партизанское, нижний баррем.

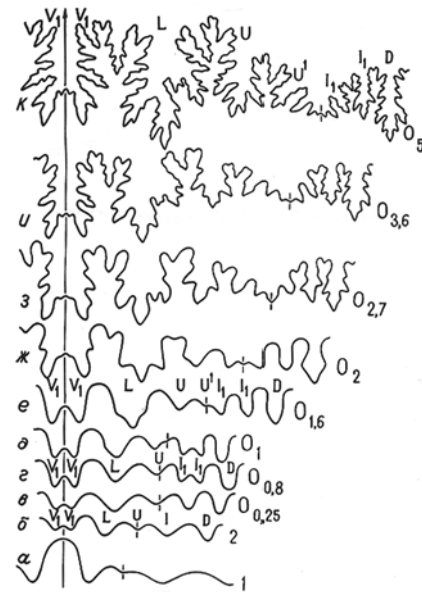


Рис. 4. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Pseudohaploceras douvillei* Fall., экз. №8 (107/32). Дагестан, с. Цудахар, нижний апт.

Вместе с тем, в филогенезе лопастной линии раннемеловых десмоцератоидей наблюдаются следующие

щие особенности. У *Holcodiscidae* (раннебарремский род *Holcodiscus*) новый элемент – лопасть U^1 появляется на $O_{1,35} - O_{1,5}$ (рис. 3); у *Desmoseratidae*, в частности, раннеаптского *Pseudohaploceras* лопасть I разделяется в начале O_2 (рис. 4), а у позднеальбского *Puzosia* – на 5-ой линии; у *Silesitidae* – позднеаптские роды *Neoastieria* и *Pseudosilesites* – на $O_{0,6}$ (рис. 5), а у среднеальбского *Parasilesites* – на 3-ей линии; у *Leymeriellidae* – раннеальбские *Leymeriella* (рис. 6) и *Mathoceras* – в середине O_1 [2,3,6]. Таким образом, от раннего баррема до позднего альба в филогенезе септальной линии у изученных представителей надсемейства *Desmoseratoidea* четко вырисовывается ускорение в развитии – время появления новых элементов постепенно отодвигается на раннюю стадию отгогенеза, начиная от $O_{1,5} - O_{1,35}$ (ранний баррем) до 3 – 5-ой линии (средний – поздний альб).

Заслуживает также внимания степень рассеченности и соотношения размеров отдельных элементов септальной линии. На пятом-шестом оборотах у сравнительно слабоскульптурованных родов – *Pseudohaploceras*, *Neoastieria*, *Pseudosilesites*, *Puzosia* септальная линия довольно сложно рассеченная, характеризуется развитием элементов 3-го порядка и наличием провисающей сутуральной лопасти. У более скульптурованных родов – *Pulchellia*, *Holcodiscus*, *Leymeriella*, *Mathoceras* лопастная линия менее рассеченная, характеризуется малочисленными и низкими элементами второго порядка, а взамен сутуральной лопасти в области внутреннего перегиба появляются линейно расположенные вновь образованные мелкие элементы септальной линии. Обращает также внимание наличие расширенных и слабодифференцированных седел V/L и L/U у представителей упомянутых грубоскульптурованных родов.

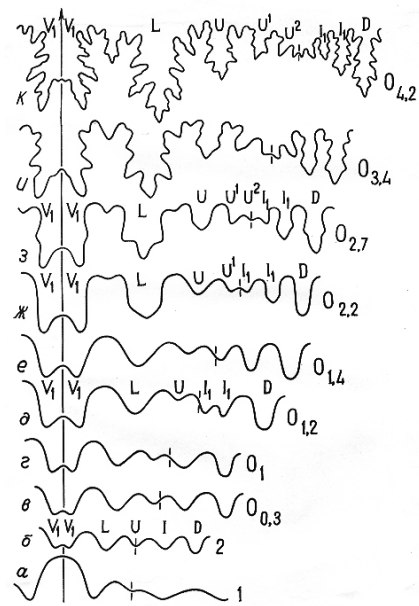


Рис. 5. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Pseudosilesites seranoniformis* Eg., экз. №8 (404/9). Западный Кавказ, р. Вулан, верхний апт.

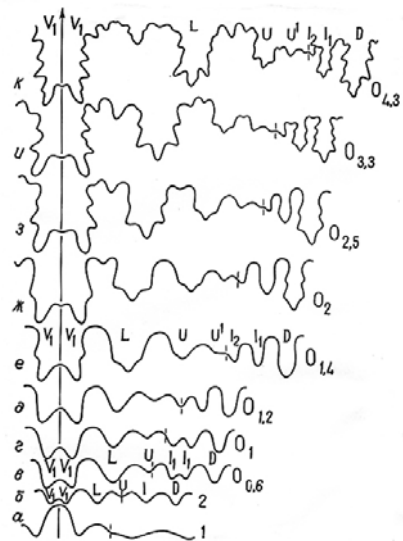


Рис. 6. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Leymeriella tera* Sav., экз. №1309/1. Западный Копетдаг, ущелье Чалсу, нижний альб.

На таблице I показаны результаты измерения основных элементов эмбриональной раковины представителей 7 надсемейств и одного подотряда меловых аммоноидей. Для сравнительного анализа были использованы как собственные, так и данные В.В.

Друщица и Л.А.Догужаевой [1]. Судя по размерам протоконха, аммонителлы, цекума, а также величины угла первичного пережима, десмоцератоидеи ничем существенно не отличаются от других сравниваемых аммонитов. Это обстоятельство, во первых, еще раз показывает общность эмбрионального развития аммоноидей, а во вторых, отмеченные величины эмбриональных образований коррелятивно связаны друг с другом. Например, наибольшими значениями угла первичного пережима характеризуются литоцератины (300-360°) и генетически отдаленные от них парагоплитоидеи (300-330°). Соответственно, для обеих групп аммонитов характер-

ны наибольшие диаметры протоконха, аммонителлы и цекума. В этом отношении десмоцератоидеи, совместно с Phylloceratoidea, среди сравниваемых аммоноидей имеют усредненные значения этих величин. Вместе с тем, такой закономерности не видно для длины фиксатора, которая, скорее всего, коррелятивно не связана с размерами протоконха и аммонителлы. Так, например, наиболее длинными фиксаторами характеризуются Parahoplitoidea, а также – Desmoceratoidea. Интересно заметить, что самые короткие фиксаторы имеют аммониты с наиболее сложно рассеченными лопастными линиями – филлоцерасы и литоцерасы.

Таблица I

Диаметры протоконха, аммонителлы, цекума, размеры фиксатора и угла первичного пережима

Таксоны	Д _п	Д _п	Д _{ам}	Д _п	д _к	Φ	∠ _{пп} , град
Phylloceratoidea	0,38-0,66	0,28-0,49	0,63-1,05	0,07-0,14	0,06-0,11	0,03-0,10	260-300
Lytoceratina	0,49-0,75	0,40-0,70	0,88-1,44	0,06-0,17	0,10-0,15	0,03-0,14	300-360
Deshayesitoidea	0,34-0,56	0,32-0,56	0,85-1,12	0,08-0,18	0,08-0,12	0,10-0,21	300-320
Douvilleiceratoidea	0,43-0,69	0,36-0,58	0,78-1,20	0,10-0,14	0,08-0,14	0,10-0,21	270-290
Parahoplitoidea	0,55-0,70	0,49-0,65	1,13-1,29	0,10-0,17	0,08-0,15	0,18-0,49	300-330
Acanthohoplitoidea	0,33-0,60	0,28-0,46	0,60-1,02	0,07-0,13	0,06-0,12	0,07-0,25	250-300
Haploceratoidea	0,34-0,45	0,27-0,38	0,64-0,90	0,07-0,11	0,07-0,11	0,08-0,17	275-300
Desmoceratoidea	0,30-0,66	0,29-0,55	0,64-1,02	0,07-0,15	0,07-0,12	0,12-0,27	270-330

Как известно, в строении гидростатического аппарата и, в конечном итоге, для локомоции аммонитов, большую роль играла сифонная система - сифон (трубчатый вырост задней части тела, заключенный в органической оболочке между септами), септальные трубки (отвороты септ, через которых проходит сифон), манжеты (известковое образование, окружающее сифон в пределах септальной трубки) и аннулярные отложения (известковое образование в месте прикрепления органической оболочки сифона к манжете или к септальной трубке), особенно первые

два. На табл. II и III даны основные измерения органической оболочки и величины соотношения отдельных частей сифона. Следует заметить, что величина относительного диаметра сифона – отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота не совсем удачно отобранный показатель, так как не учитывает степень инволютности оборотов раковины и, в конечном итоге, не дает реальное представление об объеме гидростатических камер. С_{отн.} у ранне-меловых десмоцератоидеи (как и у всех аммонитов) уменьшается с ростом раковины в 5-7 раз, а абсолют-

ный диаметр ($C_{абс.}$) возрастает в онтогенезе от 0,04-0,10 (на первом обороте) до 0,50-0,73 (на шестом обороте), т.е. тоже увеличивается на 5-7 раз. В этом отношении десмоцератоидеи среди сравниваемых аммонитов наиболее близко стоят к филлоцератоидеям. Интересно отметить, что наибольшую величину абсолютного диаметра сифона на пятом-шестом оборотах имеют дувиейцератоидеи и парагоплитоидеи, а наименьшую — десмоцератоидеи, филлоцератоидеи и литоцератины – аммониты с наиболее сложнорассеченными септальными линиями среди сравниваемых таксонов.

Среди сравниваемых групп аммонитов (на O_4 - O_6) наибольшими показателями соотношения внутренних диаметров органической оболочки сифона и

септальной трубки ($K_{сж.сиф.}$) характеризуются литоцератины, затем филлоцератоидеи и десмоцератоидеи. Наиболее низкие показатели упомянутого коэффициента имеют парагоплитоидеи, дувиейцератоидеи и акантогоплитоидеи, т.е. у литоцератин и филлоцератоидеи диаметр сифона в септальных трубках на третьем-пятом оборотах почти в 1,5 – 3,0 раза меньше, чем в гидростатических камерах. Правда, на шестом-седьмом оборотах величина упомянутого коэффициента уменьшается до 1,69 – 2,27. Этот показатель у десмоцератоидей на O_4 – O_5 колеблется от 1,22 до 1,76, а у дувиейцератоидей и парагоплитоидей составляет, соответственно, 1,09 – 1,29 и 1,21 – 1,39.

Таблица II

Абсолютный и относительный диаметр сифона

Таксоны	O_1		O_2		O_3		O_4		O_5		O_6	
	$C_{абс.}$	$C_{отн.}$	$C_{абс.}$	$C_{отн.}$	$C_{абс.}$	$C_{отн.}$	$C_{абс.}$	$C_{отн.}$	$C_{абс.}$	$C_{отн.}$	$C_{абс.}$	$C_{отн.}$
Phylloceratoidea	0,04-0,07	0,11-0,30	0,06-0,13	0,10-0,33	0,10-0,17	0,08-0,14	0,18-0,31	0,06-0,12	0,25-0,46	0,05-0,11	0,38-0,80	0,06-0,08
Lytoceratina	0,04-0,07	0,10-0,22	0,07-0,13	0,08-0,17	0,10-0,21	0,06-0,12	0,13-0,48	0,06-0,15	0,35-0,63	0,06-0,12	0,56-0,90	0,06-0,13
Deshayesitoidea	0,08-0,13	0,20-0,28	0,14-0,22	0,15-0,20	0,20-0,34	0,11-0,14	0,26-0,57	0,09	0,852	0,08	–	–
Douvilleiceratoidea	0,08-0,09	0,23	0,15-0,18	0,26	0,29-0,36	0,23	0,45-0,71	0,20	1,35-1,40	0,18	–	–
Parahoplitoidea	0,10-0,13	0,25-0,30	0,17-0,24	0,22-0,25	0,30-0,45	0,16-0,19	0,50-0,90	0,14-0,17	1,20-1,30	0,14-0,15	2,5	0,10
Acanthohoplitoidea	0,06-0,14	0,26-0,50	0,08-0,21	0,18-0,30	0,18-0,38	0,13-0,20	0,27-0,74	0,10-0,18	0,63-0,91	0,06-0,12	–	–
Haploceratoidea	0,07-0,10	0,22-0,25	0,10-0,14	0,16	0,18-0,34	0,10-0,13	0,32-0,56	0,07-0,10	–	0,07-0,08	–	–
Desmoceratoidea	0,04-0,10	0,28-0,50	0,10-0,15	0,17-0,25	0,13-0,22	0,11-0,17	0,15-0,89	0,04-0,14	0,29-0,46	0,04-0,09	0,50-0,73	0,09

Следует обратить внимание также на положение сифона в фрагмоне. В отличие от других изученных представителей меловых аммонитов, у Lytose-

ratina, а также у филлоцератоидей сифон узкий, уже на первом обороте занимает вентрально-краевое положение и в дальнейшем настолько плотно при-

легают к вентральной стенке, что происходит разрыв вторичного седла лопасти V (у мономорфных литоцератин - на $O_2 - O_3$, а у филлоцератоидеи - на $O_3 - O_4$). У Desmoceratoidea, Naploceratoidea и Deshayesitoidea сифон на втором-четвертом оборотах также прилегает к вентральной стенке, однако

никогда не наблюдается разрыв вторичного седла вентральной лопасти. У представителей остальных сравниваемых надсемейств сифон, в большинстве случаев, хотя и занимает вентрально-краевое положение, но не прилегает плотно к вентральной стенке раковины.

Таблица III

Соотношение диаметров органической оболочки сифона и септальной трубки ($K_{\text{сж.сиф.}}$)

Таксоны	O_2	O_3	O_4	O_5	O_6	O_7
Phylloceratoidea	-	-	0,43-1,74	1,45-3,00	1,82	1,69
Lytoceratina	1,7	1,5-2,9	1,57-2,70	2,15-2,50	1,70-2,27	1,81
Deshayesitoidea	1,62	1,17	1,61	-	-	-
Douvilleiceratoidea	-	1,09-1,26	1,16	-	1,5-1,8	-
Parahoplitoidea	-	1,21	1,39	-	1,69	-
Acanthohoplitoidea	1,29	1,22-1,50	1,26-1,51	-	-	-
Naploceratoidea	-	1,40	1,48	-	-	-
Desmoceratoidea	1,56	1,50	1,22-1,76	1,38-1,78	-	-

Отношение длины неорганической части септальной трубки к органической оболочке сифона в онтофилогенезе у десмоцератоидеи составляет: на втором-третьем оборотах - 0,11, на четвертом-шестом - 0,25, т.е. возрастает более чем в два раза. Эта величина у филлоцератоидеи больше на $O_2 - O_4 = 0,67$, а на $O_6 - O_7$ сокращается до 0,11; у литоцератин на $O_2 - O_3 = 1,00$ или 1,5, а на O_6 уменьшается до 0,18 или до 0,11 [1]. По нашим наблюдениям, величина этого соотношения у Deshayesitoidea варьирует с ростом раковины: на $O_2 - O_3 = 0,04 - 0,17$, на $O_4 - 0,13-0,34$; у Parahoplitoidea, на $O_2 - O_3 = 0,08 - 0,11$, на $O_4 - 0,09$; у Acanthohoplitoidea, на $O_2 - O_3 = 0,06 - 0,30$, на $O_4 - O_5 = 0,08 - 0,13$; у Douvilleiceratoidea, на $O_3 - O_4 = 0,10 - 0,12$, а на $O_5 - 0,15$. У всех сравниваемых групп аммонитов на ранней стадии развития (на первом-четвертом оборотах) величина этого соотношения увеличивается (т.е. увеличивается длина септальных трубок в онтогенезе), а

затем уменьшается. У десмоцератоидеи максимальная величина этого соотношения наблюдается на четвертом-пятом оборотах - 0,16-0,33. Примечательно, что у аммонитов, которые характеризуются наиболее сильно рассеченными септальными линиями (филлоцерасы и особенно литоцерасы), на O_1-O_3 длина обызветвленной части сифона равна или в 1,5 раза превышает длину органического соединительного кольца. В этом отношении десмоцерасы идут вслед за филлоцерасами. Можно предположить, что эти закономерности связаны с функционированием гидростатического аппарата и в конечном итоге - с образом жизни этих животных.

Толщина стенки раковины по нашим наблюдениям и данными В. В. Друщица и Л.А.Догужаевой [1], у десмоцератоидеи небольшая. на O_1 составляет 0,01, на $O_2 - 0,03-0,04$, $O_3 - 0,04-0,07$, $O_4 - 0,08-0,14$, $O_5 - 0,14-0,22$, $O_6 - 0,24$. Почти аналогичными величинами характеризуются Phylloceratoidea, Acantho-

hoplitoidea и Lytoceratinae. Более толстую стенку раковины имеют относительно грубоскульптурованные Douvilleiceratoidea, а также Parahoplitoidea.

Заклучение

Имеющийся в настоящее время богатый фактический материал дает возможность судить об общих закономерностях морфологии скелетных элементов раковины и их функциональном значении у изученных групп раннемеловых аммонитов. Это касается в основном гидростатического аппарата и, в первую очередь, сифональной системы (септальные трубки, соединительное кольцо, манжеты, аннулярные отложения), а также септам и септальной (лопастной) линии. По нашему мнению, в строении и функционировании этой конструкции основную роль играли внутрикамерное гидростатическое и сифональное осмотическое давление. Соответственно, вышеотмеченные различия в строении, местоположении и размерах между отдельными элементами скелетных образований, скорее всего, определены, в основном, различными величинами давления.

Создаваемое камеральной жидкостью гидростатическое давление определяло перемещение мягкого тела организма в жилой камере, фабрикации новой септы и степень расчлененности лопастной линии. Чем выше была величина давления, тем эффективнее осуществлялся процесс перемещения и усложнялась лопастная линия. Именно это обстоятельство определяло конструкцию сифональной системы. В частности, в условиях повышенного внутрикамерного давления, соединительное кольцо сифона, с целью сохранения прочности, должно было иметь наименьшую длину и малый диаметр; соответственно, увеличивалась длина септальных трубок и манжет. Среди зрелых экземпляров ($O_5 - O_6$) изученных аммонитов наименьшими показателями этих величин соединительного кольца характеризуются лито-

цератины и филлоцератоидеи, вслед за ними – гап-лоцератоидеи и десмоцератоидеи. Наибольший абсолютный диаметр органического соединительного кольца имеют мономорфные потомки анцилоцератин (Deshayesitoidea, Douvilleiceratoidea, Parahoplitoidea, Acanthohoplitoidea). В процессе перемещения мягкого тела в жилой камере, в обстановке повышенного гидростатического давления, вновь образованный отрезок соединительного кольца может плотно прилегать к вентральной стенке раковины (литоцерасы и филлоцерасы), поддерживать наиболее краевое положение (десмоцерасы), или в условиях сравнительно низкого внутрикамерного гидростатического давления удалиться на определенном расстоянии от нее (мономорфные представители анцилоцерасов). В связи с этим следует оговориться, что у филлоцерасов и литоцерасов сифональная трубка так плотно прижата к вентральной стенке, что в медиальной плоскости септальная трубка и оболочка соединительного кольца раскрываются и их края плотно прикрепляются к внутреннему призматическому слою раковины. Это явление отражено в морфологии соответствующей части лопастной линии (разрыв вторичного седла вентральной лопасти). Такая картина у литоцерасов наблюдается уже в конце первого или первой половине второго оборота, а у филлоцерасов – значительно позже – с O_3 и O_4 .

Можно предположить, чем выше величина внутрикамерного гидростатического давления, тем дальше должен продвигаться и удлиняться в адоральном направлении циркумсифональный септальный эпителий, что со своей стороны, определяло формирование длинных прохонитовых септальных трубок. В этом отношении выделяются литоцератины, длина септальных трубок которых на $O_4 - O_6$ оборотах иногда в 2-2,5 раза превышает длину этой структуры у мономорфных анцилоцератин. В этом отношении

десмоцератоидей и филлоцератоидей занимают промежуточное положение. В связи с этим можно предположить, что в замещении ретрохоанитовых септальных трубок прохоанитовыми в историческом развитии аммонитов, очевидно, важную роль сыграло прогрессивное увеличение внутрикамерного гидростатического давления.

Как известно, аннулярные отложения большую роль играют в прочном прикреплении органической оболочки сифона к манжете и в обеспечении герметичности гидростатических камер. В условиях высокого осмотического и гидростатического давления существует опасность отрыва соединительного кольца от септальной трубки (манжеты), что могло вызвать нарушение нормального функционирования гидростатического аппарата и потерю способности нейтральной плавучести. Пресечение этого явления можно с помощью фабрикации мощных слоев аннулярных отложений (валика). Наиболее сильной такой структурой характеризуются литоцерасы, у которых она появляется уже с середины второго или начала третьего оборота. У изученных раннемеловых десмоцератоидей аннулярные отложения или вовсе отсутствуют, или появляются позже, с $O_4 - O_5$ оборотов.

Как было отмечено выше, величина $K_{сж.сиф.}$ у литоцерасов иногда достигает 2,5-3,0, т.е. настолько уменьшается диаметр сифона в септальных трубках. Это обстоятельство, очевидно, вызвано, с одной стороны, сильным натяжением и сжатием циркум-сифонального септального эпителия в процессе перемещения организма в жилой камере, хотя, с другой стороны, в этом случае влияние осмотического давления было бы более существенным.

Основное функциональное значение сифона у аммонаидей состоит в откачке жидкости из гидростатических камер. Как было сказано выше, литоцерасы и

частично филлоцерасы отличаются сильно прижатым к вентральной стенке раковины сифоном, имеющим сравнительно тонкие и короткие соединительные кольца. В таком случае становится необходимостью увеличение интенсивности откачки жидкости из гидростатических камер, осуществление которого возможно в том случае, если разница между концентрациями сифональной и камеральной жидкостями и соответственно величинами осмотического давления была бы высокой. В этом случае, в процессе опорожнения камер, абсолютный диаметр упругого футляра соединительного кольца должен увеличиться значительно, что, со своей стороны, определяло высокое значение коэффициента $K_{сж.сиф.}$

О существовании гидростатического давления уже в протоконхе, что способствовало передвижению эмбриона вперед, по нашему мнению, указывают наличие в нем фиксатора, следы натяжения на его поверхности и присутствие распорок. Эти структуры обеспечивали прикрепление цекума и всего эмбриона к стенке протоконха в условиях гидростатического давления, создаваемого существующей здесь жидкостью (иначе эмбрион не смог покинуть протоконх). О наличии разных (дифференцированных) величин внутрикамерного гидростатического давления в протоконхах у различных таксонов можно судить по степени гофрировки просепты, форме и размерам ее вентрального седла. Наиболее дифференцированной просептой, имеющей высокое и узкое вентральное седло, выделяются филлоцератиды, литоцератиды, а также десмоцератоидеи, средним значением величин этих элементов характеризуются голплитоидеи, гаплоцератоидеи, кардиоцератоидеи, перисфинктоидеи, олкостефаноидеи и стефаноцератоидеи, с низким и широким седлом – гетероморфы и их мономорфные потомки [3]. Предположительно, с такой же последовательностью должна уменьша-

ტა ხარისხის ჰიდროსტატიკური წნეუნი ვ პროტოკონხაუ პოზდნეურსკო-რანნემელოვუ ამონიტოვ.

ინდიკატორი ნაღიჩაი პოვუჟნენოი წნეუნი ვ ჰიდროსტატიკური კამერაჲ მოჲს სლუჲიტუ თაკჲე ვუხოკა სტენუნი რასჩლენენოი ლოპასტოი ლინიი. ვმესტე ს თემ, ჲემ სილნეე გოფრიროვან სეპტალური ეპიტელიუ (თ.ე. ობლადალ ბოლშოი პლოაჲდუ), ოჩევიდნო, თემ ინტენსიუნიე მოგ ვუდეღიტი ონ ჲიდკოჲსთი ი, სოოთვესტუნიე, თემ ლეგჲე პერემეჲალოჲს თელო ორგანიზმა ვ ჲილოი კამერე. ოთო კასეჲს, ვ პერუო ოჩერეჲ ეგო ვენტრალური კასტი ი ნეპოსრედსტენო ვუჲაჲანნი ს ნეი სეგმენტამ ლატერალური სტორონ, კოთორე, სოგლასო რისუნკამ რასპოღენნი ს სოოთვესტუნიე მესტამ რაკოვინი ოტრეჲკოვ ლოპასტოი ლინიი, ჲოღნი ბუღი ნაიბოღე ი ინტენსიუნი დიფერენციროვანნიუ. ვ ვუჲაჲი ს ოთიმ, სლედუე ჲემეტიუ, ჲო პროცესი პერემეჲენი ჲაღნი კასტი მუგოკო თელო ვ ჲილოი კამერე, ოჩევიდნო, ნაჩინალჲი იმენო ს ვენტრალური სტორონი [3] ი პოღ ნაიბოღე ჲილნური სტრესსო ოკაჲივალისუ ოთი უჲასტი სეპტალური ეპიტელია. ოღნი ი სპოღოვ უვღიენი პლოაღი სეპტალური ეპიტელია ი, სოოთვესტუნიე,

ბოღე პროჩნოი პრიკრეღენი კ სტენკე რაკოვინი (კ პრეღუღუჲეი სეპტე), ს ოღნოვრემენნიუ ვუდეღიენი დოღონილური ობუღე მ ჲიდკოჲსთი, მოღნი სჩიტაუთ ნაღიჩაი უ ლიტოცერასოვ თ.ნ. «სეპტალური კრუღეუ».

თაკიმ ობრავოზ, მოღნი კონსტატიროვაუ, ჲო სრეღი რანნემელოვუ ამონიტოვ იმენო ლიტოცერატიღი ჲარაკტერიჲიუთა ნაიბოღე სლოღნი ი გუბოკორასეჩენოი ლოპასტოი ლინიეი, ნაღიჩე თესო პრიჲათოი კ ვენტრალური სტენკე რაკოვინი ი რავორვანიი ვ მედიალური პლოსკოტი სიფონალური ტრუბკოი, სრავნილური თონკოი ი კოროტკოი სოეღინილური კოღუჲა, ჲილნური სეპტალური ტრუბოკ, მოღნი ანუღარური ოტღოღენი, ბოღში მ ჲინიენი კოეფიციენტი $K_{\text{сж.сиф.}}$. ოთი ობსტაილესტუა, პო ნაღე მუნიენი, ვ ოსოვნი ოპრეღენი ნაღიჩე ვუხოკოი ჰიდროსტატიკური ი ოსმოტიკური წნეუნი ვ კამერაჲ ი სიფონური სისტემე. ჲო ჲე კასეჲს იჲუჩენნი რანნემელოვუ დესმოცერატიღეი, სუღა პო ვუღეოტმეჩენნი პარამეტრამ, ონი ჲანიმოღ სრეღნიე პოღოღენი, ს ოღნი სტორონი, მეღუ ლიტოცერატიღამ ი ჲასტიჩო ფილოცერატიღამ, ა ს ᲁღოი – ს მონომორფური ანცილოცერატიღამი.

ლიტერატურა

1. Druschits V.V., Doguzhaeva L.A. Ammonoids in electron microscope. Moscow University Press. 1981, 238 p. (in Russian).
2. Kvantaliani I. V. Early cretaceous ammonites of the Crimea-Caucasus and their biostratigraphic significance. Proceedings of Al. Janelidze Geological Institute of Georgian Academy of Sciences. Vol. 98. 1989, 294 p. (in Russian).
3. Sharikadze M.Z. Aptian ammonites of the Caucasus. Publ. House "Universal". Tbilisi. 2015, 321 p. (in Russian).
4. Kvantaliani I.V., Lominadze T.A., Topchishvili M.V., Sharikadze M.Z. Systematics and phylogeny of Mesozoic Ammonitida. Proceedings of Al. Janelidze Geological Institute of Georgian Academy of Sciences. Vol. 113. 1999, 160 p. (in Russian).
5. Kvantaliani I., Sharikadze M. Shell morphogenesis of *Holcodiscus Uhlig* (Ammonoidea) Genera Representatives. Proceedings of Al. Janelidze Geological Institute of Georgian Academy of Sciences. Vol. 124, 2008, 184-189 pp. (in Russian).
6. Mikhailova I.A. System and phylogeny of Cretaceous Ammonoids. M.: "Nauka". 1983, 280 p. (in Russian).
7. Shindewolf O.H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abh. Akad. Wiss. und Lit., Math. – naturwiss. Kl., Lfg. 6, №8. 1966, 643-730 pp. (in German).

UDC 594.53

SCOPUS CODE 1911

დესმოცერატიდეების და სხვა ადრეცარცული ამონიტების ძირითადი სკელეტური წარმონაქმნების შედარებითი მორფო-ფუნქციური ანალიზი

ილია კვანტალიანი † სტრატეგრაფიისა და პალეონტოლოგიის განყოფილება, ივ. ჯავახიშვილის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ა. ჯანელიძის სახელობის გეოლოგიის ინსტიტუტი, საქართველო, 0186, თბილისი, პოლიტკოვსკაიას ქ., 31

მევლუდ შარიქაძე გამოყენებითი გეოლოგიის დეპარტამენტი, საქართველოს ტექნიკური უნივერსიტეტი, საქართველო, 0160, თბილისი, მ. კოსტავას 75
E-mail: mevshar@mail.ru

რეცენზენტები:

თ. ლომინაძე, სტუ-ის სამთო-გეოლოგიური ფაკულტეტის პროფესორი ემერიტუსი
E-mail: lominadzetamaz@yahoo.com

შ. კელეპტრიშვილი, სტუ-ის სამთო-გეოლოგიური ფაკულტეტის პროფესორი
E-mail: sh.keleptrishvili@gtu.ge

ანოტაცია. ბინოკულარული და მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპების მეშვეობით შესწავლილ იქნა ადრეცარცული დესმოცერატიდეების სამი ოჯახის წარმომადგენლების – *Holcodiscidae* Spath (გვარი *Holcodiscus* Uhlig), *Silesitidae* Hyatt (*Neoastieria* Egoian, *Pseudosilesites* Egoian) და *Leymeriellidae* Breistroffer (*Mathoceras* Casey, *Leymeriella* Jacob) ნიჟარების გარეგანი და შინაგანი აგებულების ძირითადი ელემენტები (სკულპტურა, განივკვეთი, ტიხრის ხაზი, სიფონური და სეპტური სისტემები). საკუთარი კვლევების და ლიტერატურული მონაცემების საფუძველზე ჩატარებულია დესმოცერატიდეების და ადრეცარცული ამონიტების სხვა ჯგუფების (*Phylloceratoidea*, *Lytoceratina*, მონომორფული *Ancyloceratina*) ნიჟარების აღნიშნული სტრუქტურული ელემენტების შედარებითი მორფო-ფუნქციური ანალიზი. როგორც გამოირკვა, ხსენებულ ტიქსონებს შორის ყველაზე რთული და ღრმად დანაწევრებული ტიხრის ხაზით, შედარებით წვრილი, ნიჟარის ვენტრულ კედელზე მჭიდროდ მიკრული, მედიანურ სიბრტყეში გახსნილი სიფონით და მოკლე შემაერთებელი რგოლით, გრძელი სეპტური მილაკებით, სქელი ანულარული ნალექებით, სიფონის შეკუმშვის კოეფიციენტის დიდი მნიშვნელობით და ე.წ. „სეპტური ფრთების“ არსებობით ხასიათდება ლიტოცერატინები, რაც ძირითადად განპირობებული უნდა იყოს მათ ნიჟარებში შიგაკამერული და ოსმოსური წნევების მაღალი მნიშვნელობებით. რაც შეეხება საკუთრივ დესმოცერატიდეებს, აღნიშნული პარამეტრების მიხედვით მათ შუალედური ადგილი უჭირავთ ლიტოცერატინებსა და მონომორფულ ანცილოცერატინებს შორის.

საკვანძო სიტყვები: ამონიტი; ანულარული ნალექები; მანჟეტა; ნიჟარა; ოსმოსური წნევა; სეპტა; სეპტური მილაკი; სიფონი; შემაერთებელი რგოლი; ტიხრის ხაზი; შიგაკამერული ჰიდროსტატიკური წნევა.

UDC 594.53

SCOPUS CODE 1911

Comparative morpho-functional analysis of major skeletal formations of desmoceratoidea and other early cretaceous Ammonites

Ilia Kvantaliani † Department of Stratigraphy and Palaeontology, Aleksandre Janelidze Institute of Geology of Ivane Javakhishvili Tbilisi State University, 31 Politkovskaja str, 0186 Tbilisi, Georgia

Mevlud Sharikadze Department of Applied Geology, Georgian Technical University, 75 M. Kostava str, 0160 Tbilisi, Georgia
E-mail: mevshar@mail.ru

Reviewers:

T. Lominadze, Professor Emeritus, Faculty of Mining and Geology, GTU
E-mail: lominadzetamaz@yahoo.com

Sh. Keleptrishvili, Professor, Faculty of Mining and Geology, GTU
E-mail: sh.keleptrishvili@gtu.ge

Abstract. Basic elements (sculpture, cross-section, septal line, siphon and septum systems) of external and internal structures of the representatives of three families - Holcodiscidae Spath (species Holcodiscus Uhlig), Silesitidae Hyatt (species Neostastria Egoian, Pseudosilesites Egoian) and Leymeriellidae Breistroffer (species Mathoceras Casey, Leymeriella Jacob) of Early Cretaceous Desmoceratoidea shell were studied with Binocular and SEM microscope. Comparative morpho-functional analysis of above mentioned structural elements of Desmoceratoidea and other groups (Phylloceratoidea, Lytoceratina, Monomorphic Ancyloceratina) of Early Cretaceous ammonite shells have been conducted based on obtained results and literature data. As concluded, Lytoceratinas are characterized by the most complex and deeply fragmented septal line, comparatively narrow siphon, tightly stuck to the ventral walls of the shell and short connecting ring, long septal neck, thick annular deposits, large coefficient of siphon compression and so called “septal wings”, which is mostly due to a high chamber hydrostatic and osmotic pressure in the shells. As for the Desmoceratoids, according to above mentioned features, they take intermediate position between Lytoceratina and monomorphic Ancyloceratina.

Key words: Ammonite; annular deposits; bucket; connecting ring; intrachamber hydrostatic pressure; osmotic pressure; septa; septal line; septal neck; shell; siphon.

Дата рассмотрения 14.06.2019

Дата поступления 25.06.2019

Подписано к печати 17.12.2019