

УДК 564.55

ДРУЩИЦ В. В. | КАБАНОВ Г. К., НЕРОДЕНКО В. М.

СТРОЕНИЕ ФРАГМОКОНА И РОСТРА TAURICONITES GEN. NOV. (COLEOIDEA, DIPLOBELIDA)

Подотряд *Diplobelina* Jeletzky, 1965 повышается до ранга отряда; описано строение фрагмокона *Tauriconites nikolai* G. Kabanov, gen. et sp. nov., исследованного в световом и сканирующем электронном микроскопах.

В 1868 г. К. Циттель [10] описал из титонских отложений Карпат (Чехословакия) новый род *Diploconus* с типовым видом *D. belemnitoides* Zittel. Название вида наглядно подчеркивало как сходство, так и отличие его от иных белемнитид. В дальнейшем за 50 лет остатки этого рода почти не упоминались, что объясняется редкостью их находок.

А. Нэф [7] обратил внимание на своеобразие строения роостра и фрагмокона описанного Циттелем рода и на основании его сходства с представителями *Conoteuthis* Orbiguy, 1842 (типовой вид *C. dupiniana* Orb.) объединил оба рода в новое семейство *Diploconidae*. В дальнейшем было установлено, что родовое название Циттеля преокупировано, и Нэф [8] предложил новое название рода — *Diplobelus* Naef, 1926; тогда же было изменено и название семейства — *Diplobelidae* Naef, 1926 и подчеркнута его филогенетически изолированное положение среди белемнитид. Впоследствии многие исследователи (Г. Я. Крымгольц [2], J. Roger [9], A. Miller [6]) объединяли род *Diplobelus* вместе с родом *Belemnoteuthis* Pearce, 1842 в семейство *Belemnoteuthidae* Zittel, 1885.

В отличие от упомянутых авторов Елецкий [3, 4] разделил семейства белемнотеутид и диплобелид, но поместил их в один филогенетический ряд: белемнотеутиды — диплобелиды. Семейство диплобелид было поднято до ранга подотряда *Diplobelina* Jeletzky, 1965, включающего три рода — *Diplobelus*, *Conoteuthis* и *Pavloviteuthis*. Через 15 лет Елецкий [5] дал развернутую характеристику диплобелин и дополнил состав подотряда двумя новыми родами: *Vectibelus* из апта с типовым видом *Conoteuthis vectensis* Spath, 1939 и *Chalalabelus* из баррема — апта с типовым видом *Conoteuthis renniei* Spath, 1939. В предложенной схеме филогенетических взаимоотношений между родами намечены две филогенетические линии: 1) *Diplobelus* — *Chalalabelus*, 2) *Pavloviteuthis* — *Conoteuthis* — *Vectibelus*. Внутреннее строение представителей из описанных родов осталось неисследованным.

Г. К. Кабанов [1] по материалам из берриаса и нижнего валанжина Крыма сжато охарактеризовал новый род диплобелид. В дальнейшем последовали новые находки (В. М. Нероденко) и были изготовлены аншлифы и шлифы, позволившие изучить внутреннее строение фрагмокона и роостра. Два аншлифа были просмотрены в сканирующем электронном микроскопе (В. В. Друщиц) на кафедре минералогии МГУ (оператор А. С. Алешинская). Ниже дается подробное описание типового вида *Tauriconites nikolai*, а также уточненный диагноз рода *Tauriconites* и отряда диплобелид, морфологическое своеобразие которых указывает, по мнению авторов, на необходимость повышения ранга выделенного Елецким подотряда. Изученный материал хранится в Палеонтологическом институте АН СССР под № 2578.

ОТ Р Я Д DIPLOBELIDA JELETZKY, 1965

(nom. transl. hic (ex *Diplobelina* Jeletzky, 1965))

Д и а г н о з. Скелет состоит из ростра, начальной камеры, фрагмокона и проострака. Ростры мелкие, размером 20—45 мм, тонкостенные, конические или субцилиндрические, с круглым или овальным сечением; постальвеолярная часть отсутствует. Начальная камера почти округлого сечения, с тонкой стенкой, имеющей призматическое строение; от конуса фрагмокона отделена замыкающей мембраной. Альвеола очень глубокая. Фрагмокон от узкоконического (20°) до ширококонического (40—45°), по высоте почти равен длине ростра. Апикальная часть фрагмокона эндogaстрически изогнута. На дорсальной его стороне часто присутствует медиодорсальный киль. Септальный аппарат состоит из замыкающей мембраны, просепты и системы септ, имеющих разную кривизну. В септальной линии выделяется слабовышуклое или шеврообразное дорсальное седло, две широкие и неглубокие дорсолатеральные лопасти, два латеральных седла и вентральная лопасть различной глубины. Сифонная система представлена сифоном, прикрепленным к замыкающей мембране; фиксатор и цекум отсутствуют. Проостракум относительно короткий, чрезвычайно узкий, кпереди округлый или заостряющийся; гиперболярные зоны белемнитидного типа, постепенно сужаются к переднему краю.

С о с т а в. Одно семейство *Diplobelidae* Naef, 1926.

С р а в н е н и е. По наличию ростра, фрагмокона, начальной камеры, замыкающей мембраны, строению септального и сифонного аппаратов диплобелиды похожи на белемнитид, однако отличаются от последних строением и структурой ростра, не имеющего осевой линии, формой его апикального конца, отсутствием бороздок на внешней поверхности ростра, отсутствием фиксатора и цекума, сильным эндogaстрическим изгибом фрагмокона и соотношением высоты фрагмокона и длины ростра.

З а м е ч а н и я. В качестве предковой формы для диплобелид Елецкий [5] предполагает вид *Coeloteuthis* (?) *palliatius* (Dumortier, 1869), датский в начале келловоя начала и семейству *Belemnoteuthidae* Zittel, 1885, emend. Naef, 1922. Это предположение более приемлемо, нежели выведение *Diplobelida* непосредственно из рода *Belemnoteuthis*, как это допускали ранее многие исследователи.

СЕМЕЙСТВО DIPLOBELIDAE NAEF, 1926

Д и а г н о з совпадает с диагнозом отряда.

С о с т а в. Шесть родов: *Conoteuthis* Orbigny, 1842 из альба — сеномана Англо-Парижского бассейна; *Diplobelus* Naef, 1926 из титона Карпат (Чехословакия); *Pavloviteuthis* Shimansky, 1957 из готерива Поволжья, альба Англии; *Tauriconites* G. Kabanov, gen. nov. из берриаса — валанжина Крыма; *Vectibelus* Jeletzky, 1981 из апта острова Уайт, *Chalalabelus* Jeletzky, 1981 из баррема — апта Англии и Африки (Мозамбик).

З а м е ч а н и я. Роды *Diplobelus*, *Tauriconites* и *Chalalabelus* образуют единую филогенетическую линию. Вторая линия включает роды *Conoteuthis*, *Pavloviteuthis* и *Vectibelus*. Эти группы родов могли бы представлять собой 2 семейства. Однако вследствие некоторой разнородности представителей второй линии для доказательства их последовательной филогенетической преемственности требуются дополнительные исследования морфологических деталей скелетов, которые пока отсутствуют.

Род *Tauriconites* G. Kabanov, gen. nov.

Tauriconites: Кабанов, 1980, с. 35 (nom. nud.).

Н а з в а н и е рода от древнего названия Крыма.

Т и п о в о й вид — *T. nikolai* sp. nov.; берриасский ярус — нижневаланжинский подъярус; Крым.

Д и а г н о з. Ростры мелкие, размером 20—25 мм, слабokonические. Поперечное сечение их круглое или овальное. Дорсовентральный диаметр

ростров обычно больше латерального. Апикальный конец округленный. На внешней стороне ростров иногда четко заметны поперечные валики, перемежающиеся с канавками и отражающие строение стенки фрагмокона (табл. I, фиг. 16). Линии нарастания, или чехлики, у апикальной части ростра сближены. Ширина придорсальной части ростра у апикального конца почти в два раза больше привентральной; в передней части они становятся почти равными; боковые части могут быть и шире вентральной и дорсальной. Септальные трубки ретроанитовые, прямые, у первых 10 септ обычно органические, у последующих — известковые. Отношение длины септальных трубок к высоте камер в начале фрагмокона в два-три раза больше, чем в конце. Осевая линия начальной камеры расположена под углом к осевой линии фрагмокона; изгиб направлен в вентральную сторону. Сифон занимает привентральное положение, но не примыкает к вентральной стенке; диаметр сифона увеличивается с возрастом, относительный диаметр уменьшается.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Наиболее близок к *Diplobelus*, от которого отличается более глубокой альвеолой, отсутствием боковой сдавленности спинной стороны ростра и отсутствием его вентрального изгиба, резким возрастанием длины камер фрагмокона, начиная с 14—20-й, апикальным углом фрагмокона около 20° (угол альвеолы у *Diplobelus* равен $24-26^\circ$, у *Chalalabelus* — $45-50^\circ$).

Tauriconites nikolai G. Kabanov, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1—3; табл. II, фиг. 1

Tauriconites nikolai: Кабанов, 1980, с. 35 (nom. nud.).

Название вида в честь Николая Игнатьевича Лысенко.

Голотип — ПИН, № 2578/863; Крым, с. Летнее; нижний мел, берриасский ярус.

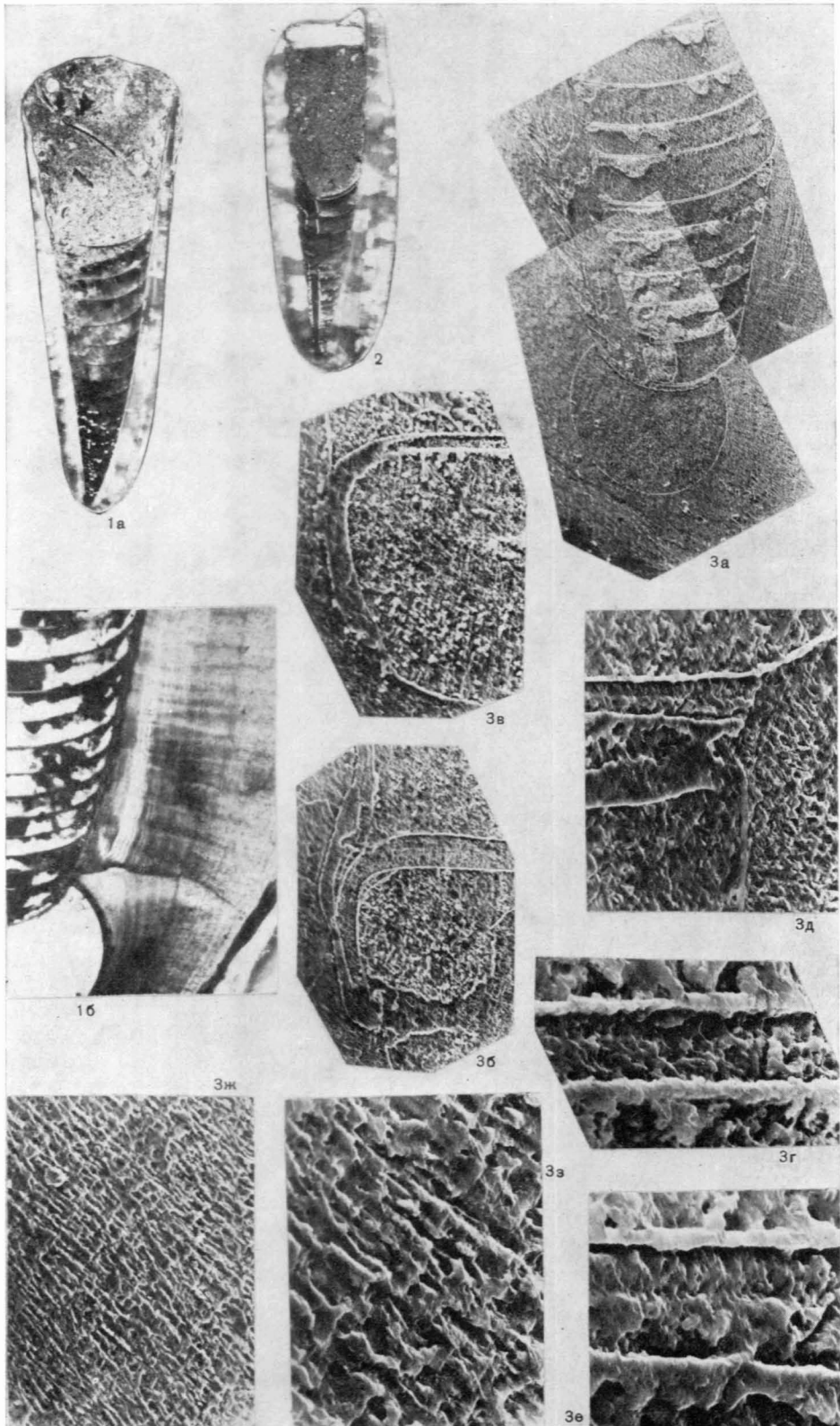
Описание (рис. 1, 2). Ростры мелкие, до 25 мм, слегка конические, в передней части субцилиндрические, сжатые дорсовентрально или латерально; апикальная часть закруглена и расположена почти центрально. На поверхности ростров на вентральной стороне наблюдаются поперечные валики и канавки, отражающие волнистый рельеф вентральной стенки фрагмокона. В продольном сечении видны чехлики, расположенные асимметрично и резко сближенные у апикальной части ростра, ширина которой составляет 0,25—0,50¹. Структура ростра радиально-лучистая, отдельные кристаллы расположены перпендикулярно чехликам (табл. I, фиг. 3ж, 3з; табл. II, фиг. 1и, 1к). Фрагмокон протягивается по всей длине ростра, не доходя до его поверхности в апикальной части на 0,5 мм; расположен асимметрично (табл. I, фиг. 1а, 2; рис. 1, а, 2, а). В области пережима начальной камеры («талии») дорсальная часть ростра в 2—2,3 раза шире вентральной. Общий диаметр скелета у пережима начальной камеры равен 2,50—3,5. Размеры дорсальной и вентральной частей ростра уменьшаются адорально при общем увеличении диаметра фрагмокона (рис. 1, а; 2, а).

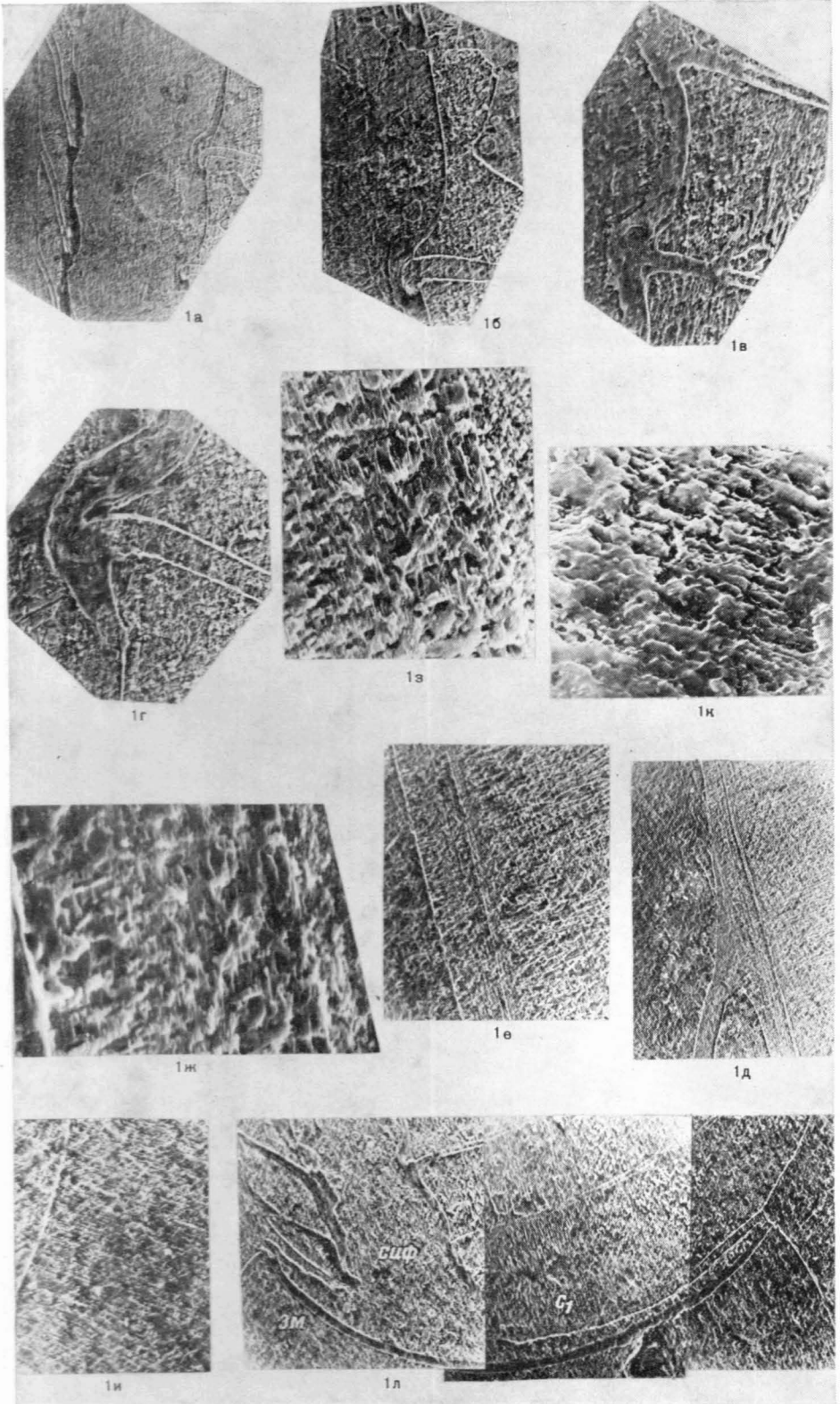
Начальная камера в продольном сечении круглая, максимальный диаметр ее 0,53—0,62, максимальная высота 0,42—0,46. Камера отделена от

¹ Все измерения приводятся в миллиметрах.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1—3. *Tauriconites nikolai* G. Kabanov, sp. nov.; 1 — экз. ПИН, № 2578/1062: 1а — продольное сечение, шлиф ($\times 3$); 1б — то же, деталь в апикальной части ($\times 90$); 2 — голотип ПИН, № 2578/863, продольное сечение, шлиф ($\times 3$); 3 — экз. ПИН, № 2578/240. СЭМ: 3а — начальная камера и начало фрагмокона ($\times 75$), 3б — септальная трубка 12-й септы и соединительное кольцо ($\times 375$), 3в — септальная трубка 3-й септы и соединительное кольцо ($\times 750$), 3г — то же, деталь, структура 3-й септы ($\times 3750$), 3д — соединение замыкающей мембраны, просепты и стенки начальной камеры ($\times 1125$), 3е — то же, деталь, структура просепты ($\times 3750$), 3ж — строение ростра ($\times 750$), 3з — то же ($\times 2625$): экз. № 2578/1062, 240 — Крым, д. Балки; берриас.





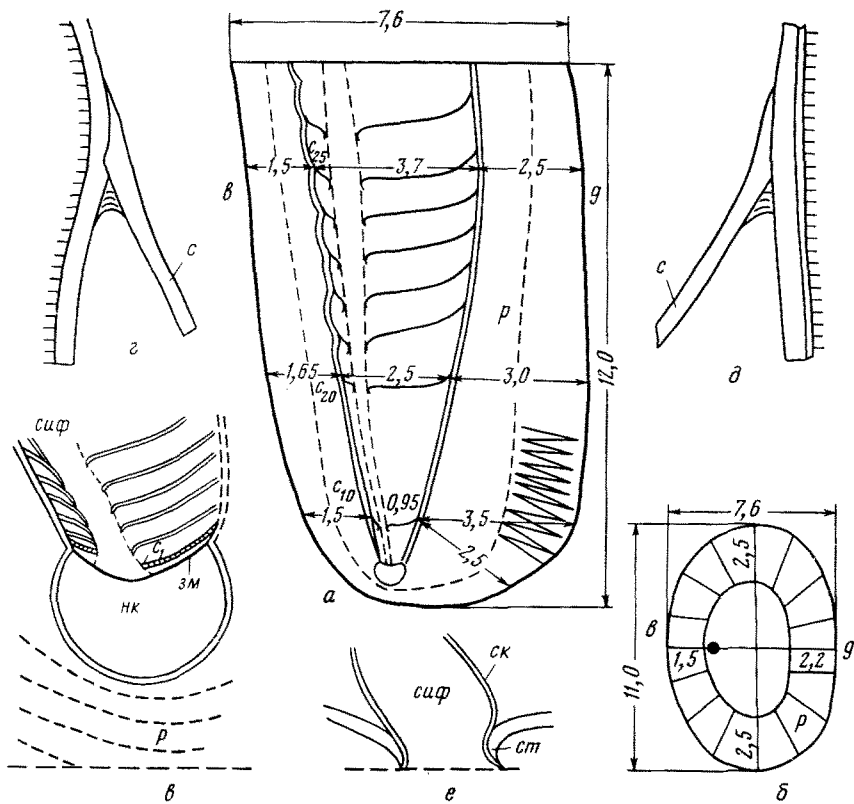


Рис. 1. *Tauriconites nikolai* G. Kabanov, sp. nov.; экз. ПИН, № 2578/239: а — дорсо-вентральный продольный разрез через ростр и фрагмокон; б — поперечное сечение; в — схема строения начальной камеры, начала фрагмокона и апикальной части ростра; г — прикрепление септы к вентральной стенке фрагмокона; д — прикрепление септы к дорсальной стенке фрагмокона; е — форма септальной трубки и соединительного кольца у 26-й септы. Обозначения: в — вентральная сторона, д — дорсальная сторона, зм — замыкающая мембрана, п — ростр, с — септа, с₁ — просепта, с₁₀, с₂₀ — 10-я, 20-я септы. сиф — сифон, ск — соединительное кольцо, ст — септальная трубка, нк — начальная камера; все размеры даны в миллиметрах

фрагмокона глубоким пережимом и замыкающей мембраной; диаметр пережима равен 0,38–0,48. Минимальная высота, наблюдаемая между наиболее прогнутой частью замыкающей мембраны и апикальным концом начальной камеры, 0,31–0,35. Стенка начальной камеры однослойная, призматическая, после пережима переходит без каких-либо следов перерыва в стенку фрагмокона. Изнутри начальная камера выстлана тонким органическим слоем. Ось начальной камеры образует с осью фрагмокона угол в 45°.

Фрагмокон имеет максимальный диаметр 5,0 при длине 26,0; при длине 10,9 его диаметр равен 4,1. На уровне 10-й септы диаметр фрагмокона изменяется в пределах 0,80–1,20, на уровне 20-й — 1,40–2,50, 25-й — 3,0–4,3. 30-й — 4,1 (одно измерение). 1-я камера имеет длину

Объяснение к таблице II

Фиг. 1. *Tauriconites nikolai* G. Kabanov, sp. nov.; экз. ПИН, № 2578/239, СЭМ: 1а — привентральная часть середины фрагмокона, септальные трубки и соединительные кольца 8-й и 9-й септ (×150); 1б — то же, септальная трубка 8-й септы и соединительное кольцо (×375); 1в — септальные трубки и соединительное кольцо между 4-й и 5-й септами (×750); 1г — септальная трубка и соединительное кольцо 6-й септы (×750); 1д–1з — строение дорсальной стенки фрагмокона у места соединения с последней септой, ростр справа; 1д — (×62,5), 1е — (×375), 1ж — (×1125), 1з — (×2250), 1и — строение ростра, слева начальная камера (×750); 1к — то же, деталь (×5625), 1л — начало фрагмокона с замыкающей мембраной, сифоном и первыми тремя септами (×375) Крым, д. Балки; берриас.

Обозначения: зм — замыкающая мембрана, с₁ — просепта, сиф — сифон,

0,01–0,04, 2-я намного крупнее (0,10–0,13). Длина 3–9-й камер изменяется в пределах 0,06–0,08 у одного экземпляра (№ 2578/1062) и в пределах 0,08–0,14 у другого (№ 2578/240). После 11–16-й септ длина камер резко увеличивается. У двух экземпляров длина 20-й камеры 0,25 и 0,27, 25-й – 0,69 и 0,71, у двух других соответственно 0,66 и 0,75; 1,00 и 1,08. Апикальный угол фрагмокона изменяется в онтогенезе. У двух экземпляров (№ 2578/863 и 2578/1062) между 1-й и 10-й, а также между 10-й и 20-й септами он равен 20–21°. У двух других экземпля-

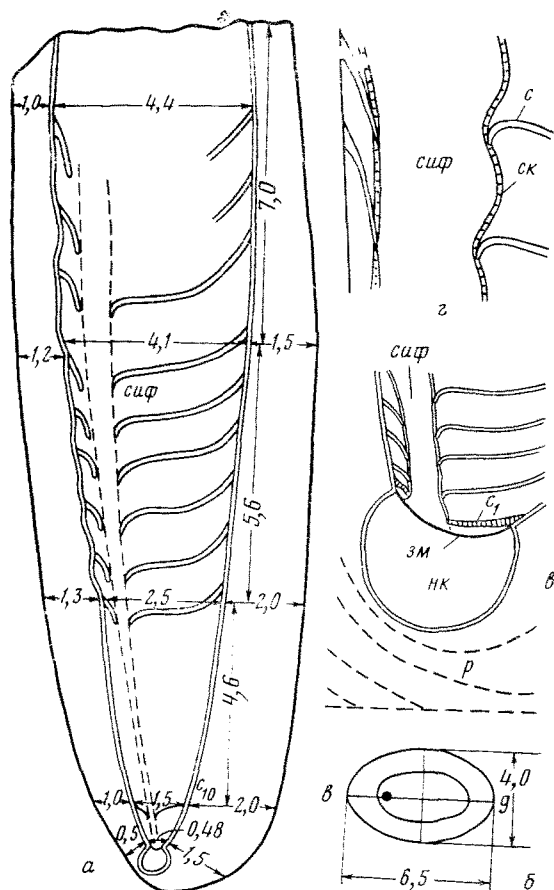


Рис. 2. *Tauriconites nikolai* G. Kabanov, sp. nov.; экз. ПИН, № 2578/240; а – дорсовентральный продольный разрез через ростр и фрагмокон; б – поперечное сечение; в – схема строения начальной камеры, начала фрагмокона и апикальной части ростра; г – прикрепление септы к вентральной стенке фрагмокона, септальная трубка и соединительное кольцо между 20-й и 22-й септами. Обозначения те же, что на рис. 1

ров (№ 2578/239 и 2578/240) апикальный угол между 1-й и 10-й септами равен 32–33°, а между 10-й и 20-й варьирует от 17 до 27°. У тех и других угол между 20-й и 25-й септами изменяется от 15 до 25°, а при измерении между 1-й и 25-й септами равен 20–21°. Указанные различия, возможно, отражают индивидуальную изменчивость онтогенезов.

В септальном аппарате замыкающая мембрана органическая, 1-я септа (просепта) отличается своей толщиной и призматической структурой. 2-я септа значительно тоньше 1-й и обладает пластинчатой структурой, она содержит большое количество органического вещества. Толщина 14–18-й септ составляет около 0,01, 20-я септа имеет толщину 0,03, 25-я – 0,04, а 32-я – 0,07 (у исследованных экземпляров сохранились 25–32 септы, пять-шесть септ были сломаны при захоронении).

Муральная часть септ направлена вверх (рис. 1, *г, д*). Радиус кривизны свободной части септ изменяется в больших пределах: замыкающей мембраны — 0,25–0,28, у 10-й септы — 0,71–1,03, у 20-й — 1,10–2,14, у 25-й — 1,7–2,63, у 30-й — 2,6.

Дорсальная стенка фрагмокона образует слабовыпуклую линию, вентральная слабоволнистая, выпуклая в области гидростатических камер и вогнутая в местах прикрепления септ (рис. 1, *а, 2, а*). Стенка фрагмокона двуслойная, ее толщина в онтогенезе постепенно увеличивается и у 30-й септы составляет 0,09, причем у вентральной стенки толщина внутреннего слоя равна 0,05, наружного — 0,02, у дорсальной толщина внутреннего слоя 0,03, наружного — 0,06. Длина муральной части 0,28 (табл. II, фиг. 1д). Граница между стенкой фрагмокона и ростром довольно четкая. Оба слоя стенки имеют пластинчатую структуру (табл. II, фиг. 1е — 1з).

Септальные трубки у первых 10–15 септ прямые, ретрохоанитовые, их длина составляет 0,05–0,06, относительные размеры (отношение длины септальной трубки к высоте камеры) колеблются от 0,4 до 0,6. Длина септальных трубок у 20-й септы 0,08–0,20, относительная длина около 0,2–0,5, у 25-й септы соответственно 0,21–0,25 и 0,25 (измерения проводились вдоль дорсальной части). Вентральная часть септальных трубок имеет сложный двойной дугообразный изгиб (рис. 1, *а; 2, а*). У начальных 10 септ (табл. I, фиг. 3а, 3б) септальные трубки органические, остальные известковые (табл. I, фиг. 1б; табл. II, фиг. 1б).

Задний конец септальной трубки переходит в соединительное кольцо, которое проходит внутрь предшествующей септальной трубки, и заканчивается примерно на одном уровне с ее концом. В средней части фрагмокона соединительные кольца расширяются в межсептальном пространстве и сифон становится четковидным (табл. II, фиг. 1б — 1г).

Сифонная система состоит из сифона, проходящего через сифонные отверстия в септах. Сифон, вероятно, прикреплялся к замыкающей мембране расширенной подошвой. В одном из образцов во второй камере наблюдалось расширение сифона, имеющее в продольном сечении яйцевидную форму и несколько напоминающее цекум (табл. II, фиг. 1л). Первая септа несколько сжимала сифон и тем самым при жизни прочно закрепляла задний конец тела. Не исключено, что от основания сифона в стороны в первой камере отходили связки (фиксатор), прикреплявшие сифон к замыкающей мембране; следы их сохранились у экз. № 2578/239 (рис. 1, *в; 2, в*).

Диаметр сифона во второй камере равен 0,10–0,13, у 10-й септы 0,14–0,21, у 20-й — 0,20–0,35, у 25-й — 0,28–0,50. Относительный диаметр сифона во второй камере равен 0,18–0,30, у 10-й — 0,16–0,22, у 25-й — 0,10–0,16, у 30-й — 0,10.

На всем протяжении фрагмокона сифон занимает привентральное положение. Расстояние до него от вентральной стенки фрагмокона у 20-й септы 0,07–0,08, у 20-й — 0,14–0,30.

Замечание. Заметно отличающиеся от голотипа экземпляры № 2578/239 и 2578/240, возможно, заслуживают обособления в самостоятельный вид. Этот вопрос нуждается в дополнительном изучении.

Распространение. Берриас и нижний валажжин; Крым.

Материал. 4 экз., из них 2 найдены у д. Новокленовки и 2 в Байдарской котловине.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кабанов Г. К. О новых своеобразных головоногих моллюсках из берриаса Крыма. — Материалы научн. засед. секции палеонтол. Моск. о-ва испыт. природы. М.: Наука. 1980. с. 34–35.
2. Крымгольц Г. Я. Подкласс Endocochlia. Внутреннераквинные. — Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М.: Госгеолтехиздат. 1958. с. 145–179.
3. Jeletzky J. A. Taxonomy and phylogeny of fossil Coleoidea (=Dibranchiata). — Geol. Surv. Canada. Paper. 1965. 65–2, p. 72–76.
4. Jeletzky J. A. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. Paleontol. Contrib. Univ. Kansas. 1966, Art. 7. 162 p.

5. *Jeletzky J. A.* Lower Cretaceous diplobeliniid belemnites from the Anglo-Paris Basin.— *Paleontology*, 1981, v. 24, pt 1, p. 115—145.
6. *Müller A. H.* Oberordnung Dibranchiata Owen, 1836.— In: *Lehrbuch der Palaeozoologie*. 2 Auflage, Bd 11, Teil 2. Mollusca 2—Arthropoda 1. Jena: Fischer, 1965, S. 281—322.
7. *Naef A.* Die fossilen Tintenfische; eine paläozoologische Monographie. Jena: Fischer, 1922. 322 S.
8. *Naef A.* Nomenklatorische Notiz, betreffend die Gattung «Diploconus» Zittel, 1868.— *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 1926, v. 7, p. 4.
9. *Roger J.* Sous-classe des Dibranchiata.— In: *Traité de paleontologie*, t. 2. Paris: Masson, p. 689—748.
10. *Zittel K. A.* Diploconus, ein neues Genus aus der Familie der Belemnitiden.— *Neues Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol.*, 1868, S. 548—552.

Московский государственный
университет

Поступила в редакцию
16.II.1982

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Киевский государственный
университет