

УДК 564.53

**ОСОБЕННОСТИ РОДА *SONNERATIA* BAYLE
И ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ
ПОЛОЖЕНИЕ (НОРЛИТАСЕАЕ, АММОНОИДЕА)**

И. А. Михайлова

Содержание. В статье рассматривается онтогенез трех представителей рода *Sonneratia* Bayle. Особое внимание уделено изменению лопастной линии в онтогенезе раковины. Вторая лопастная линия состоит из пяти лопастей: брюшной, пупковой, первой пупковой, внутренней и спинной — VUU¹:ID. В середине первого оборота происходит разделение внутренней лопасти на две самостоятельные. Все последующие лопасти возникают в результате многократного деления лопасти, лежащей на шве, и далее попеременно смещаются то на наружную, то на внутреннюю сторону. В заключение рассмотрено положение рода *Sonneratia* в системе семейства Hoplitidae.

Альбский век является временем расцвета аммонитов надсемейства Hoplitaceae. Особое разнообразие форм наблюдается в семействе Hoplitidae. Единый способ изменения лопастной линии является надежным определяющим признаком данного семейства, в то время как скульптура и форма раковины могут сильно варьировать, давая в сочетании весьма специфические роды. К таким относится и род *Sonneratia* Bayle, характеризующийся нередко сильно вздутой раковинной и резко выраженной скульптурой. До сих пор онтогенез видов этого рода не изучался, а в силу сказанного выше он представляет несомненный интерес.

Для работы были использованы аммониты очень хорошей сохранности из нижнеальбских отложений двух разрезов Мангышлака (колодцы Бесакты, Кугусем), переданные мне для обработки Л. В. Алексеевой и В. А. Коротковым.

Были изучены *Sonneratia lupповi* Saveliev, *S. ex gr. dutempleana* Ogb. и *Sonneratia* sp. juv. — четыре молодых экземпляра, видовую принадлежность которых трудно определить. Обработанный материал хранится на кафедре палеонтологии МГУ в коллекциях № 85, 149 и 151.

Так как полученные данные для всех экземпляров имеют очень большое сходство, то представляется целесообразным провести дальнейшее рассмотрение по отдельным признакам, начав с характеристики начальной камеры и закончив особенностями изменения лопастной линии, не выделяя отдельно онтогенез *Sonneratia lupповi*, *S. ex gr. dutempleana* и *S. sp. juv.*

Н а ч а л ь н а я к а м е р а (рис. 1, а, б, в). Начальная камера наблюдалась у пяти экземпляров. На рис. 1, а, в хорошо видно, что она имеет валикообразную форму с высоким срединным седлом. На рис. 1, б

край первой перегородки отчетливо отражает пупковую и первую пупковую лопасть; внутренняя лопасть улавливается с трудом, как пологий изгиб около спинного седла. На экз. № 8280—85 (рис. 1, в) в проходящем свете наблюдался просифон. Он имеет форму треугольника с от-

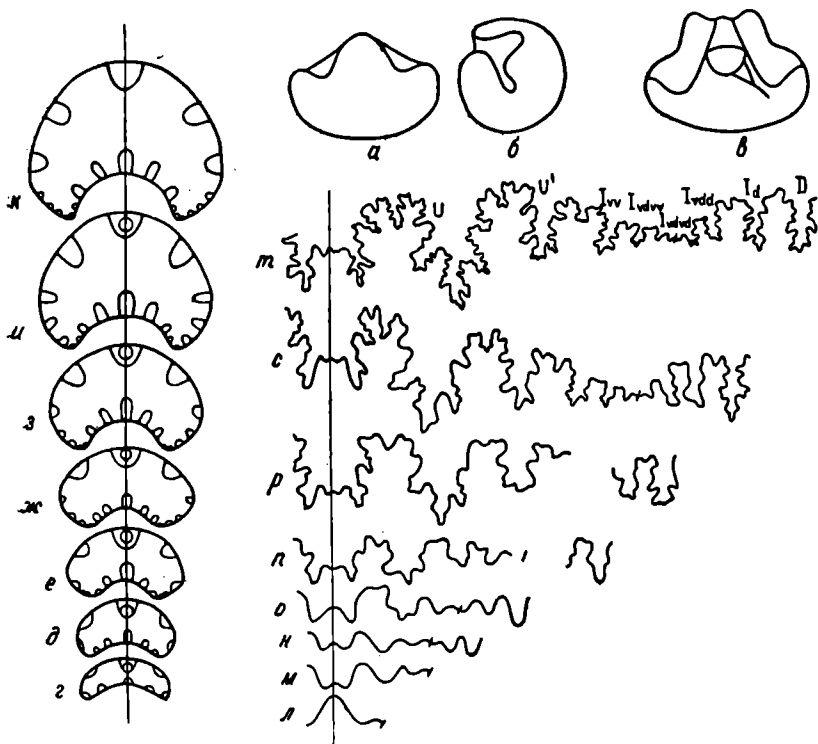


Рис. 1. а, б — начальная камера *Sonneratia luppovi* Saveliev ($\times 29$), экз. № 13454—85. Мангышлак, Бесакты; ранний альб; в — начальная камера *Sonneratia* sp. juv. ($\times 29$), экз. № 8280—85. Мангышлак, Кугусем; ранний альб; г—к — изменение формы поперечного сечения в онтогенезе *Sonneratia* ex gr. *dutempleana* Orb., экз. № 14041—149: г—5-я перегородка ($\times 14$); д — 11-я перегородка, $1\frac{1}{3}$ об. ($\times 14$); е — 19-я перегородка $1\frac{4}{5}$ об. ($\times 10$); ж—27-я перегородка, $2\frac{1}{3}$ об. ($\times 5,5$); з — 31-я перегородка, к 3 об. ($\times 4,5$), и — 39-я перегородка, $3\frac{2}{3}$ об. ($\times 3,5$) к — 42-я перегородка, $3\frac{3}{4}$ об. ($\times 3,0$). Мангышлак, Бесакты; ранний альб; л—т — изменение лопастной линии в онтогенезе *Sonneratia luppovi* Saveliev, экз. № 13456—85: л — 1 л. л. ($\times 19$), м—н. 2 об. ($\times 19$), н—к. 2 об. ($\times 16$), о — $3\frac{1}{3}$ об. ($\times 9,5$), п — $2\frac{1}{2}$ об. ($\times 6,5$), р—н. 4 об. ($\times 3,3$), с — $3\frac{1}{3}$ об. ($\times 3,0$), т—с. 5 об. ($\times 2$). Мангышлак, Бесакты; ранний альб

тянутым нитевидным окончанием. Обращает на себя внимание асимметричное положение просифона, смещенного вправо от плоскости симметрии. Размеры начальных камер колеблются в следующих пределах: диаметр — 0,50—0,56 мм и длина — 0,71—0,81 мм.

Поперечное сечение (рис. 1, г—к). Поперечное сечение на протяжении первых трех оборотов имеет постоянную форму, наблюдается равномерное медленное увеличение размеров. В конце третьего оборота заметно изменяется вогнутость спинной стороны. В дальнейшем происходит быстрое возрастание размеров, при этом у различных видов наблюдаются разнообразные взаимоотношения между высотой и шириной оборота. Гофрировка перегородки усложняется за счет появления новых седел и лопастей в области шва. Исключение представляет 11-я перегородка (рис. 1, д), у которой появляется новая лопасть, расположенная не около шва, а за швом на внутренней стороне оборота.

Скульптура. Наиболее детально изменение скульптуры было прослежено у вида *Sonneratia lupповi* (эжз. № 13458—85). На протяжении первых трех оборотов ($D=10,4$ мм) раковина гладкая, в конце третьего оборота появляется слабая струйчатость. В первой половине четвертого оборота наблюдаются явственные пупковые вздутия и очень слабые узкие протягивающиеся от них ребра. В конце второй половины оборота наблюдается усиление и расширение ребер, среди которых различаются главные и промежуточные, неотличимые на сифональной стороне, где все ребра образуют широкий изгиб вперед.

Раковина в четыре с половиной оборота ($D=27,2$ мм) имеет отчетливую скульптуру на всем протяжении. Всего насчитывается 32 ребра. Главные ребра начинаются на пупковой стенке удлинненными пупковыми вздутиями, на перегибе к боковой стороне они разделяются на две ветви. Нередко промежуточные ребра появляются независимо от главных немного выше пупковой стенки. Характерен широкий несколько угловатый изгиб ребер вперед на сифональной стороне. Следующий оборот (раковина в пять с половиной оборотов, $D=53,7$ мм) не имеет принципиальных отличий. Резкие широкие ребра в количестве 32 поровну распределяются между главными и промежуточными.

Итак, переход от гладкой раковины к отчетливо ребристой происходит примерно с конца третьего до середины четвертого оборота. В конце четвертого оборота наблюдается скачкообразное расширение и усиление тонких слабых ребер и тем самым происходит становление типичной резкой скульптуры, характерной для раковины в дальнейшем.

Лопастная линия (рис. 1, л—т; рис. 2, 3). Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины было прослежено на шести экземплярах. Наиболее подробно изучена *Sonneratia* ex gr. *dutempleana* Orb. (рис. 2). Ранние стадии более детально показаны на рис. 3 для двух экземпляров *S. sp. juv.* Наконец приведен рис. 1, л—т для *S. lupповi* Saveliev, который является показательным примером того, как трудно, если не невозможно, в некоторых случаях правильно понять природу появления новых седел и лопастей.

У пяти из шести экземпляров лопастная линия прослеживалась, начиная с первой линии. Первая лопастная линия, изображенная только на наружной стороне (рис. 1, л, рис. 3, а), имеет высокое брюшное седло, ограниченное двумя пупковыми лопастями. На рис. 1, л частично видна и первая пупковая лопасть. Вторая лопастная линия (рис. 3, б) также показана лишь с наружной стороны; у шва просутура и примасура соединяются. Для всех последующих стадий лопастная линия изображена полностью, т. е. показана как на наружной, так и на внутренней стороне оборота. Четвертая лопастная линия (рис. 2, а и рис. 3, в) состоит из пяти лопастей: брюшной, пупковой, первой пупковой, внутренней и спинной, т. е. имеет формулу: $VUU^1 : ID$. Шов, первоначально рассекавший центр пупковой лопасти, несколько смещается на боковую сторону этой лопасти. Брюшная лопасть двураздельная,

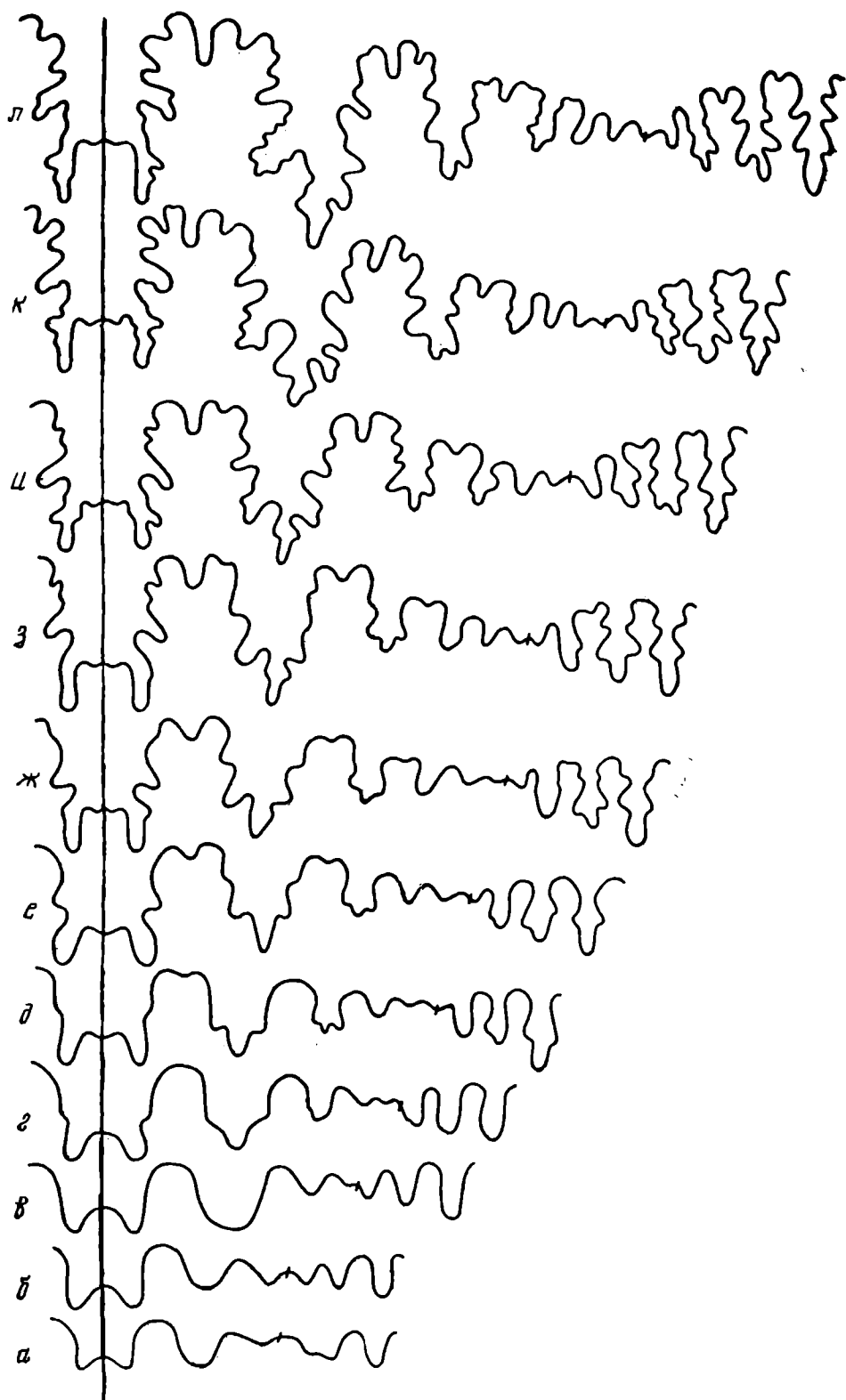
в основании внутренней лопасти появляется небольшое седло, возвышение которого приводит к двураздельности этой лопасти. Это особенно детально отображено на рис. 3, *в—е*: на четвертой лопастной линии двураздельность зарождается (3, *в*), на восьмой лопастной линии две появившиеся новые лопасти почти равны (3, *г*), в середине второго оборота внутренняя ветвь существенно глубже наружной (3, *д*) и, наконец, во второй половине второго оборота обособившиеся новые лопасти резко отличаются по глубине. К этому моменту рассматриваемые лопасти полностью утрачивают свое первоначальное сходство (3, *е*). В формуле этот процесс можно отразить следующим образом: $VUU^1:ID \rightarrow VUU^1I_vI_dD$. Далее седло U^1/I_v постепенно смещается от шва на наружную сторону раковины, а на шве располагается лопасть I_v .

Этот факт очень быстрой потери сходства лопастей I_v и I_d является весьма существенным. Если пропущено несколько лопастных линий, например, у *Sonneratia* sp. juv. после линии, изображенной на рис. 3, *а*, сразу была бы показана линия на рис. 3, *е*, то стадия 3, *е* может расшифровываться совершенно иначе. Кажется, что к имеющимся пяти лопастям (VUU^1ID) добавляется шестая, заложившаяся в седле U^1/I и обозначаемая как U^2 — вторая пупковая лопасть, а поэтому ход развития представляется в виде $VUU^1:ID \rightarrow VUU^1:U^2ID$.

Эта обычная ошибка неизбежна в тех случаях, когда лопастная линия изучается лишь с наружной стороны оборота. Наглядным примером для порождения подобных ошибок может явиться лопастная линия вида *Sonneratia lupповi* Saveliev (рис. 1, *л—т*). Первая полная лопастная линия для этого вида изображена в конце второго оборота: лопасти I_v и I_d к этому моменту уже столь отличаются по глубине, что их первичная единая природа никак не проявляется. Более того, если первоначально внутренняя лопасть значительно глубже первой пупковой (рис. 2, *а*; рис. 3, *в*), то ее наружная ветвь I_v оказывается к этому времени (к середине или к концу второго оборота) мельче первой пупковой. Одновременно с этим внутренняя ветвь I_d сохраняет глубину материнской лопасти. Таким образом, из 6 имеющихся лопастей лопасть I_v является самой мелкой, и естественно возникает стремление считать ее последней по времени появления. Отсюда вместо правильной расшифровки: $I \rightarrow I_vI_d$ возможна неправильная: в седле U^1/I заложилась лопасть U^2 .

В дальнейшем внутренняя из возникших лопастей I_d занимает место первоначальной внутренней лопасти и по глубине лишь незначительно уступает спинной лопасти, а сместившаяся к шву мелкая широкая лопасть I_v разделяется на две новые. Подобным способом возникают в области шва и все последующие лопасти, т. е. несколько раз наблюдается распадение лопасти с обособлением в дальнейшем неравновеликих ветвей, и более мелкая ветвь разделяется вновь и т. д. Можно наблюдать до шести последовательных делений. Это хорошо прослеживается на рис. 2 и 3. На рис. 3, *ж* на месте лопасти I_v имеются две новые лопасти, которые первоначально, видимо, были почти равны, но на данной стадии они уже заметно неравновелики. Таким образом, второе деление ($I_v \rightarrow I_{vv}I_{vd}$) принципиально ничем не отличается от первого деления, рассмотренного выше ($I \rightarrow I_vI_d$). Если в первом случае сохраняется ветвь I_d , а ветвь I_v разделяется, то во втором случае сохраняется ветвь I_{vv} , располагающаяся рядом с первой пупковой лопастью, иными словами, результат первого деления смещается внутрь, результат второго деления — наружу.

Все последующие деления протекают также: одна из возникших лопастей смещается, а вторая делится вновь. Смещение происходит по-



очередно то на наружную сторону, то на внутреннюю, а соответственно с этим значит и делится каждый раз попеременно то наружная, то внутренняя ветвь. Итак, третье деление наблюдается на рис. 2, г, четвертое — на рис. 2, д и 3, з, пятое — на рис. 2, ж, шестое — на рис. 2, к.

Интервал между соседними делениями составляет менее половины оборота, лишь между первым и вторым делениями интервал значительно больше. Так, у *Sonneratia* ex gr. *dutempleana* (рис. 2) он составляет один оборот, а у *S. sp. juv.* (рис. 3) достигает полутора оборотов.

Ход изменения лопастной линии в онтогенезе можно отразить в виде формулы, которая, к сожалению, в данном случае оказывается весьма тяжеловесной: $VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 : I_v I_d D \rightarrow VUU^1 I_{vv} : I_{vd} I_d D \rightarrow VUU^1 I_{vv} I_{vdv} : I_{vdd} I_d D \rightarrow VUU^1 I_{vv} I_{vdvv} : I_{vdvd} I_{vdd} I_d D$ и т. д.

Обособившиеся лопасти I_d — результат первого деления, I_{vv} — результат второго деления, I_{vdd} — результат третьего деления и т. д. В целом комплекс появившихся новых элементов отвечает понятию сутуральной лопасти Велекинда. В данном случае для упрощения приведенной выше тяжеловесной формулы

можно использовать символ S , обозначающий сутуральную лопасть: $VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 S^1 D$. Индекс 1 показывает, что сутуральная лопасть возникла в результате деления лопасти.

Видимо, на этом следует остановиться более подробно в связи с теми наблюдениями, которые были проведены О. Шиндевольфом [10] над особенностями морфогенеза гофлитид. Хотя он не изучал собствен-

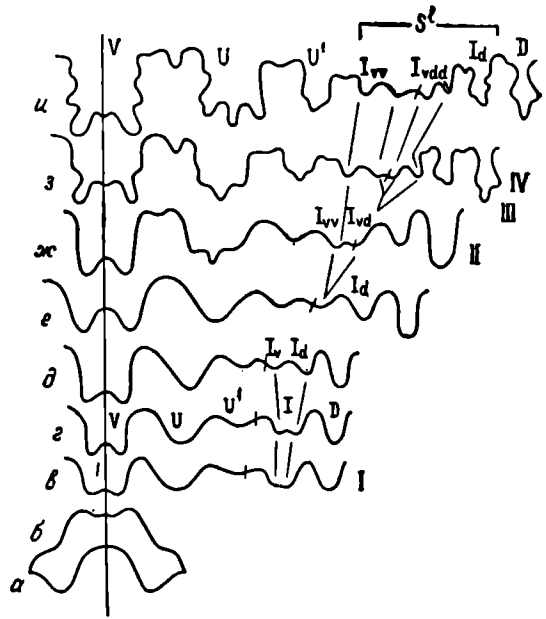


Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Sonneratia* sp. juv.: а—д — экз. № 8280—85, е—и — экз. № 8275—85: а — 1 л. л., б — 2 л. л., в — 4 л. л., г — 8 л. л., к. 1 об., д — с 2 об. (а—д — $\times 40$); е — $1\frac{4}{7}$ об. ($\times 44$), ж — $2\frac{1}{6}$ об. ($\times 33$), з — $2\frac{4}{5}$ об. ($\times 19$), и—к. 3 об. ($\times 17$). Мангышлак, Кугусем; ранний альб

Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Sonneratia* ex gr. *dutempleana* Orb., экз. № 14041—149: а — 4 л. л., б — 10 л. л., $1\frac{1}{3}$ об., в — 13 л. л., $1\frac{1}{2}$ об. (а—в — $\times 39$); г — 18 л. л., $1\frac{4}{5}$ об. ($\times 28$), д — 22 л. л., $2\frac{1}{4}$ об. ($\times 23$), е — 26 л. л., $2\frac{1}{3}$ об. ($\times 20$); ж — 29 л. л., $2\frac{2}{3}$ об. ($\times 18$), з — 32 л. л., к. 3 об. ($\times 15$), и — 35 л. л., $3\frac{1}{5}$ об. ($\times 12$), к — 38 л. л., $3\frac{2}{3}$ об. ($\times 10$); л — 41 л. л., $3\frac{3}{4}$ об. ($\times 9$). Мангышлак, Бесакты; ранний альб

но род *Sonneratia*, но для семейства *Hoplitidae*, как и для надсемейства *Hoplitaceae* в целом, Шиндевольф представляет себе морфогенез лопастной линии иначе.

Противоречия сводятся к следующему (везде терминология В. 8. Руженцева). Шиндевольф считает, что лопасть I_v не претерпевает деления и не распадается на новые лопасти I_{vv} и I_{vd} (наше второе деление). Вторая лопасть I_{vd} также не разделяется на две дочерние: I_{vvd} и I_{vdd} (наше третье деление). Возникшие за этот период лопасти Шиндевольф трактует как результат деления седла, т. е. $VUU^1:ID \rightarrow VUU^1U^2U^3I_vI_dD$ ($ELU_2U_1I \rightarrow ELU_2U_3U_4U_1I$ по терминологии Шиндевольфа). Сутуральная лопасть, по мнению Шиндевольфа, возникает лишь при делении третьей пупковой лопасти.

Итак, вместо $VUU^1ID \rightarrow VUU^1SD$ формула будет иметь вид $VUU^1U^2(U^3=S) I_vI_dD$. Я не могу согласиться с такой интерпретацией. Все деления от первого до последнего характеризуются одной общей особенностью, на которой я уже подробно останавливалась как в этой, так и в других статьях [6, 7, 8]. Эта особенность наиболее наглядно была прослежена на первом делении, приводящем к распадению внутренней лопасти I на две новые: I_v и I_d , и сводится к следующему: внутренняя лопасть необычайно рано (примерно в середине первого оборота) разделяется на две дочерние лопасти. Удивительно то, что эти новые лопасти имеют существенно иную судьбу, лопасть I_d , оставаясь на месте первоначальной внутренней лопасти, быстро углубляется, а лопасть I_v , напротив, не углубляется, а расширяется и смещается (!) на шов. Этот момент — смещение мелкой широкой лопасти I_v — в большинстве случаев не зафиксирован Шиндевольфом, ибо он показывает обычно ограниченное число лопастных линий. Я неоднократно подчеркивала [6, 7, 8], что потеря сходства между близнецами I_v и I_d приводит к тому, что пропуск нескольких линий затрудняет возможность понять единую природу этих лопастей, а тем самым может служить порождением ошибки и вместо $VUU^1ID \rightarrow VUU^1I_vI_dD$ возможен вариант $VUU^1ID \rightarrow VUU^1U^2ID$. То же самое свойство — быстрая потеря сходства — характерно и для остальных лопастей. При делении лопасти I_v на две новые (второе деление) первоначально близнецы I_{vv} и I_{vd} (рис. 3, ж) вскоре теряют свое сходство. Сохраняющаяся лопасть I_{vv} углубляется и перемещается на наружную сторону раковины, а лопасть I_{vd} остается на шве, расширяется и не напоминает своего второго близнеца I_{vv} . Еще и еще раз необходимо подчеркнуть, что процесс этот происходит быстро, и если пропущено несколько линий, то обособляющаяся лопасть I_{vv} может ошибочно трактоваться как U^2 . Иногда наблюдается промежуточная стадия (рис. 2, в), когда ветвь I_{vv} уже отличается от I_{vd} , хотя вряд ли и на данной стадии лопасть I_{vv} можно трактовать как лопасть U^2 , возникшую в седле U^1/I_v . Из сказанного ясно, что далеко-далеко не всегда удастся проследить этот процесс полностью, но в завершающей стадии деления непременно присутствует конвергентное сходство с лопастью, возникшей в вершине седла, и оно-то и приводит к невольному желанию трактовать I_{vv} как U^2 . (Именно потому, что полнота наблюдений никогда не бывает абсолютно одинаковой, то для отражения объективной картины помимо рис. 3, на котором отчетливо видно именно деление лопасти I_v (второе деление), а отнюдь не седла U^1/I_v , дается и рис. 2, на котором зафиксировано не самое начало второго деления, а уже следующая стадия этого процесса. И, наконец, мне представляется необходимым приведение рис. 1, на котором наглядно показано, чем можно объяснить неправильную интерпретацию морфогенеза лопастной линии.)

Чтобы в дальнейшем не возвращаться к этому вопросу, целесообразно сказать о данных, полученных для других родов надсемейства *Hoplitaceae*, для которых как второе, так и третье деление, безусловно, представляет деление лопасти.

Прежде всего, видимо, следует остановиться на морфогенезе лопастной линии рода *Hoplites* [6, рис. 1, *E*, *з*, *д* и рис. 1, *Д*, *д*, *е*]. Бесспорность деления лопасти I_v на две дочерние I_{vv} и I_{vd} в данном случае не вызывает сомнений. Не менее наглядно деление лопасти I_v наблюдается у рода *Leymeriella* [7, рис. 3, *л*, *м*; рис. 4, *п*, *р*]. Наконец, аналогичные наблюдения были проведены и для видов рода *Cleonicerac* [8, рис. 2, *B*, *д*, *е* и рис. 3, *B*, *з*, *и*] и *Anahoplites*. Приведенные примеры мне представляются весьма достаточными, чтобы утверждать, что второе деление представляет собой именно деление лопасти.

Рассмотрим таким же образом и третье деление. У родов *Hoplites* [6, рис. 1, *Д*, *д*, *е* и рис. 1, *E*, *д*, *е*], *Leymeriella* [7, рис. 1 и рис. 4], *Cleonicerac* [8, рис. 2, *B* и, *к* и рис. 3, *B*, *ж*, *з*] и *Anahoplites* не вызывает сомнения, что происходит деление лопасти I_{vd} на две дочерние I_{vdv} и I_{vdd} . Лопасть I_{vdd} сдвигается внутрь, а лопасть I_{vdv} остается на месте, расширяется и вновь подразделяется, что признает Шиндевольф.

Итак, сущность имеющихся разногласий сводится к следующему:

О. Шиндевольф
(1966)

И. А. Михайлова

1. Примасуutra пятилопастная

ELU_2U_1I VUU^1ID

2. Чрезвычайно рано наблюдается первое деление, разделяется лопасть:

U_1 $I \rightarrow I_v I_d$

3. Две последующие новые лопасти возникают:

за счет деления седла:

$ELU_2U_1I \rightarrow ELU_2U_3U_4U_1I$

за счет деления лопасти:

$I_v \rightarrow I_{vv} I_{vd}$ (второе деление)

$I_{vd} \rightarrow I_{vdv} I_{vdd}$ (третье деление)

4. Сутуральная лопасть возникает:

в результате преобразования лопасти U_4

в результате преобразования лопасти I

Все рисунки, приведенные О. Шиндевольфом [10, рис. 397—410] для надсемейства *Hoplitaceae*, действительно допускают возможность появления двух новых лопастей за счет деления седла, но нигде не зафиксировано начало этого процесса, а как уже неоднократно отмечалось выше, всем делениям свойственна неравномерность увеличения двух возникших лопастей и быстрая потеря первоначального сходства, что и порождает возможность иной интерпретации.

Наконец, заслуживает внимания факт, что у некоторых (а возможно, у всех *Desmoscerataceae*) [4, *г*, *д*, *е*, рис. 1; 5, рис. 6, *в*, *г*] образование новых лопастей идет таким же образом. Кстати, о такой возможности для *Desmoscerataceae* пишет и И. Видман [12].

Мне кажется, что все приведенные доказательства достаточно убедительно свидетельствуют о том, что сутуральная лопасть является продуктом преобразования внутренней лопасти.

В заключение хотелось бы еще раз подчеркнуть следующее.

1. Первое деление — появление в основании внутренней лопасти небольшого возвышения, приводящего в дальнейшем к ее двураздельности — происходит очень рано. Уже на четвертой лопастной линии можно зафиксировать начало этого процесса.

2. Второе — шестое деления приурочены к области шва, тогда как первое деление наблюдается в лопасти, расположенной за швом.

3. Интервал между первым и вторым делениями достигает полутора оборотов, а между всеми последующими составляет менее половины оборота, т. е. интервал между первым и вторым делением значительно больше, чем между вторым и третьим, третьим и четвертым и т. д.

4. Появление в лопастной линии новых элементов происходит задолго до изменения формы раковины. К концу третьего оборота, когда начинается изменяться форма оборота (рис. 1, $z-k$), уже произошло заложение большинства новых элементов. Так, у *Sonneratia ex gr. dutempleana* Orb. на рис. 2, z показана лопастная линия в конце третьего оборота, претерпевшая к этому моменту пять последовательных делений. Аналогичная лопастная линия, претерпевшая четыре деления, для *S. luppovi* Saveliev изображена на рис. 1, u .

5. Обращает на себя внимание тот факт, что второе деление, т. е. распадение лопасти I_v на две новые I_{vv} и I_{vd} , несколько опережает или почти совпадает по времени с началом усложнения первоначально имеющихся элементов (рис. 2, v и z , 3, z) и приурочено к концу второго — середине третьего оборота.

Изменение лопастной линии в онтогенезе *Sonneratia luppovi* Saveliev приведено как показательный пример возможного появления ошибок, о чем уже упоминалось выше. Обратимся вновь к рисунку 1, $l-t$. Изображено восемь лопастных линий, две из них (рис. 1, l, m) только для наружной стороны оборота, еще две не прослежены в шовной области (рис. 1, n, p). Какие ошибки вытекают из изолированного рассмотрения вида *Sonneratia luppovi* Saveliev без сопоставления с *S. ex gr. dutempleana* и *S. sp. juv.*

Прежде всего невозможно точно определить первоначальное число лопастей. Сколько их было: четыре, пять, а может быть шесть? Однозначный ответ из рисунка получить нельзя. Число лопастей точно можно определить лишь на рис. 1, n , соответствующему концу второго оборота, где видно 6 лопастей. Однако так как раковина имеет уже почти два оборота, то результат, наблюдаемый на рис. 1, n , можно интерпретировать различными способами: 1. Если считать, что первоначально было четыре лопасти: $VU:ID$, то к этому моменту появились еще две лопасти, которые на основании их относительных размеров, косвенно свидетельствующих о последовательности появления, следует обозначать как U^1 и U^2 . Глядя на рисунок, первая пупковая лопасть U^1 воспринимается как результат деления седла U/I , вторая пупковая лопасть U^2 — седла U^1/I . 2. Если принять, что первоначально было пять лопастей: $VUU^1:ID$, то появилась одна лопасть U^2 , которая тоже воспринимается как результат деления седла. 3. Если первоначально было шесть лопастей, то новые лопасти к концу второго оборота еще не появились, что тоже является достаточно распространенным. Например, у семейств Parahoplitidae и Deshayesitidae при четырехлопастном исходном типе новые лопасти появляются не ранее третьего оборота [3].

Любой из приведенных вариантов ошибочен и, однако, любой из них в принципе возможен. Не зная о необычайно раннем, свойственном семейству Hoplitidae, делении внутренней лопасти на этой стадии, т. е. в конце второго оборота, практически невозможно понять единую природу лопастей I_v и I_d . Таким образом, уже изначально неизбежна ошибка: вместо $VUU^1I_v: I_dD$ мы неправильно обозначаем $VUU^1U^2:ID$.

Далее, отсутствие пришовной части на рис. 1, n и 1, p не может пролить свет на характер возникновения новых седел и лопастей. Исходя из перечисленных трех вариантов, которые, как показано, не-

правильны, делается следующее заведомо неправильное заключение, что, к сожалению, имеет место в работах, посвященных голплитидам [1, 2].

Каково положение рода *Sonneratia* Bayle в семействе Hoplitidae?

В «Основах палеонтологии» [9] род *Sonneratia* отнесен к подсемейству Cleoniceratinae, куда входит и собственно род *Cleoniceras*. По скульптуре и форме поперечного сечения эти два рода резко отличаются друг от друга: толстые нередко вздутые *Sonneratia* имеют грубую ребристость, тогда как уплощенные дисковидные раковины *Cleoniceras* характеризуются ослабленной скульптурой, нередко почти полностью исчезающей с возрастом. В то же время внешне сходный с родом *Sonneratia* Bayle род *Tetrahoplites* Casey помещен в другое подсемейство — Gastropplitinae. Поэтому необходимо сравнить между собой эти три рода, используя данные изменения признаков в онтогенезе раковины. Наиболее интересным для такого сравнения представляется ход изменения лопастной линии.

Онтогенез представителей рода *Tetrahoplites* Casey раньше не изучался. В нашем распоряжении имелся экземпляр очень хорошей сохранности из отложений нижнего альба разреза Дошан-Коксыртау (Мангышлак), принадлежащий виду *Tetrahoplites dragunovi* Saveliev. Лопастная линия этого вида изображена на рис. 4, *u—n*. Не вызывает сомнений пятилопастной исходный тип: $VUU^1:ID$. На пятой лопастной линии намечается разделение внутренней лопасти, во второй половине второго оборота обособившиеся лопасти I_v и I_d столь же разительно отличаются между собой, как у приведенных выше видов рода *Sonneratia*. Не все деления прослеживаются последовательно: так, после первого деления наблюдается стадия третьего деления (рис. 4, *m*), на следующем рисунке (4, *n*) — уже стадия пятого деления. Однако безусловно, что возникает сутуральная лопасть, имеющая такую же степень расчлененности, что и у видов рода *Sonneratia*.

Наиболее показательно не соотношение имеющих элементов между собой, а их относительная глубина. Для *Sonneratia* и *Tetrahoplites* характерно быстрое углубление появляющихся элементов, новые лопасти: I_{vv} , I_{vdd} , I_{vadv} и т. д. — имеют глубину, существенно превышающую ширину этих лопастей. Естественно, что сутуральная лопасть в целом является более глубоко (это не означает более сложно) расчлененной. Это особенно хорошо видно на рис. 2. На внутренней стороне оборота рядом располагаются лопасти D , I_d и I_{vdd} . Начиная с конца второго оборота (рис. 2, *g*) и до последней изображенной линии (рис. 2, *l*) эти три лопасти не очень значительно отличаются по глубине, постепенно укорачиваясь от D к I_{vdd} . Такая же, но менее резко выраженная картина наблюдается и для наружной части оборота, особенно наглядно это видно на лопасти U^1 и I_{vv} (рис. 2, *g—l*, рис. 1, *c—r*). К концу наблюдается некоторое отклонение новообразованных лопастей от шва, приводящее к незначительному провисанию сутуральной лопасти. Пупковая и первая пупковая лопасть трехраздельная симметричная, или несколько асимметричная, спинная лопасть имеет несколько меньшую глубину. Начальная камера и форма поперечного сечения *Tetrahoplites dragunovi* Saveliev не имеет существенных отличий по сравнению с таковыми у видов рода *Sonneratia* (рис. 4, *a—z*).

Таким образом, отличие между родами *Sonneratia* и *Tetrahoplites* сводится к скульптурным особенностям и незначительным отличиям в форме раковины. Нам представляется, что эти отличия достаточны для таксонов родового ранга, но не могут быть положены в основу отнесения к различным подсемействам.

Сравним теперь роды *Sonneratia* и *Cleoniceras*, отнесенные в «Основах палеонтологии» к одному подсемейству Cleoniceratinae [9]. Особен-

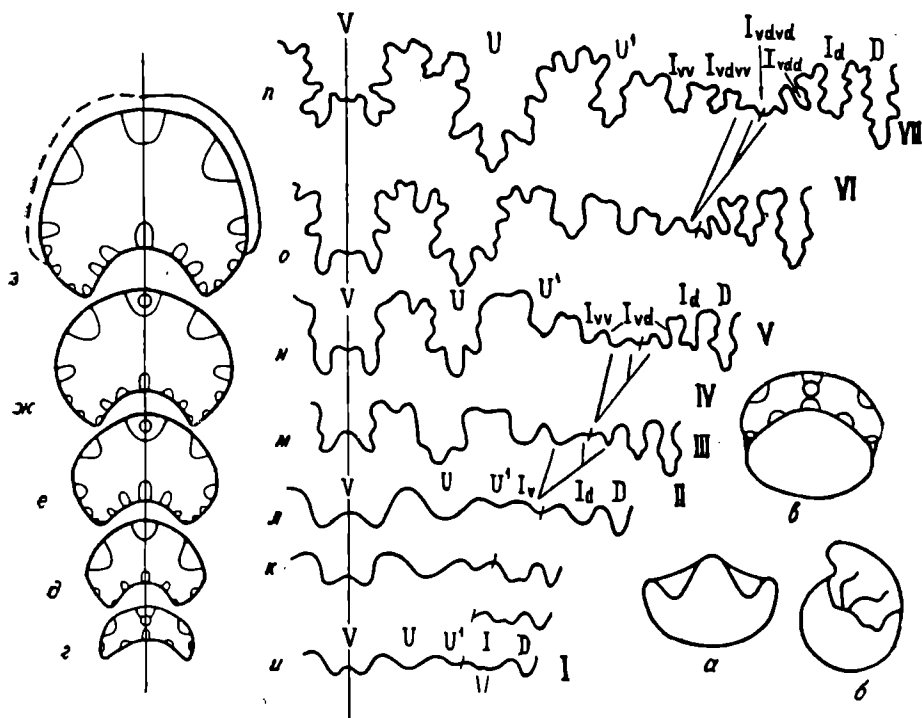


Рис. 4. *Tetrahoplites dragunovi* Saveliev. Экз. № 9535—151: а, б, в — начальная и первые воздушные камеры ($\times 29$); г—з — изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: г — шестая перегородка ($\times 19$), д — $1\frac{2}{3}$ об. ($\times 13$), е — $3\frac{2}{3}$ об. ($\times 7$), ж—к. 3 об. ($\times 7$), з — с. 6 об. ($\times 1,5$); u—n — изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: u — 5 и 7 л. л., к — к. 1 об., л. — $1\frac{2}{3}$ об. (а—г — $\times 28$), м — $2\frac{2}{3}$ об., я — к. 3 об. (м—н — $\times 13$), о — с. 4 об. ($\times 10$); n—к. 4 об. ($\times 7$). Мангышлак, Дошан-Коксыртау; ранний альб



Рис. 5. *Cleoniceras planum* Mirsoev., экз. № 14092—149: лопастная линия при $4\frac{4}{5}$ об. ($\times 5$). Мангышлак, Бесакты; ранний альб

ности рода *Cleoniceras* подробно были рассмотрены ранее [8]. Если ход развития лопастной линии у этих двух родов идентичен, то глубина имеющихся элементов резко различна. У рода *Sonneratia* вновь образованные элементы имеют глубину в 1,5—2 раза большую, чем ширина, а у рода *Cleoniceras* ширина и глубина этих элементов почти одина-

кова. К примеру можно сравнить между собой *Sonneratia* ex gr. *dutempleana* Orb. (рис. 2, л) и *Cleoniceras planum* Mirsoev (рис. 5), имеющие примерно одинаковое расстояние от брюшной до спинной лопасти. Подробно онтогенез *Cleoniceras planum* и других видов этого рода рассмотрен в другой статье [8]. Сравним глубину лопастей, взяв в числителе глубину лопастей *Sonneratia* ex gr. *dutempleana*, а в знаменателе — *Cleoniceras planum*:

$$\frac{U}{1,7} \quad \frac{U^1}{1,7} \quad \frac{I_{ov}}{2,3} \quad \frac{I_{odov}}{2,0} \quad \frac{I_{odd}}{2,7} \quad \frac{I_d}{2,5} \quad \frac{D}{1,4}$$

Получаются весьма интересные количественные отношения. Если общая тенденция, т. е. меньшая глубина рассеченности у *Cleoniceras planum* видна и без измерений, то анализ таблицы наглядно показывает также и то, что по направлению к шву диапазон отличий существенно возрастает, затрагивая именно вновь образованные элементы — в целом сутуральную лопасть. Возможно, такой количественный показатель полезно учитывать и стоит вводить при сравнении лопастных линий. В таком случае, естественно, необходимо оговорить, как и при каких исходных данных это делается.

Попутно хотелось бы остановиться на взаимосвязи в изменении лопастной линии и формы раковины в процессе онтогенеза. Как уже было показано, изменение лопастной линии опережает изменение формы раковины. Независимость этих двух процессов еще более показательна при сравнении сильно вздутых *Sonneratia* и уплощенных дисковидных *Cleoniceras*. При общем едином ходе развития (при резко различной форме раковины!) удивительным является меньшая глубина рассечения у *Cleoniceras*, тогда как логично было бы предположить обратное соотношение. Второе отличие сводится к некоторому провисанию сутуральной лопасти в шовной части у рода *Sonneratia* и отсутствие такового у *Cleoniceras*. Не менее существенные отличия между этими двумя родами имеются также в форме раковины и скульптуре.

Род *Sonneratia* характеризуется раковинной с оборотами от умеренно до сильно вздутых. Брюшная сторона широкая, закругленная. Скульптура представлена резкими ребрами, выступающими вперед на брюшной стороне. Род *Cleoniceras* имеет дисковидную форму с высокими заостренными оборотами. Скульптура нерезкая, иногда столь слабая, что раковина становится почти гладкой.

Итак, сравнение рода *Sonneratia* с родами *Cleoniceras* и *Tetrahoplites* показало, что качественное отличие между первым и вторым родом значительно больше, чем между первым и третьим. Поэтому нельзя согласиться с тем, чтобы рассматривать род *Sonneratia* в одном подсемействе с родом *Cleoniceras* и в разных с родом *Tetrahoplites*.

Нам кажется, что следует принять вариант, предложенный в американских «Тreatise of Invertebrate» [11]. В этом руководстве род *Cleoniceras* отнесен к подсемейству *Cleoniceratinae*, а род *Sonneratia* и род *Tetrahoplites* включены вместе в обширное подсемейство *Hoplitinae*, что не исключает в дальнейшем ревизию этого подсемейства.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мирзоев Г. Г. О взаимоотношении семейств *Hoplitidae* и *Placenticeratidae*. «Палеонтол. журн.», 1967, № 4.
2. Мирзоев Г. Г. Новые альбские аммониты юго-западных отрогов Гиссарского хребта. «Палеонтол. журн.», 1969, № 1.
3. Михайлова И. А. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. «Вестн. Моск. ун-та», сер. биол., почв., геол. и геогр., 1958, вып. 2.

4. Михайлова И. А. Онтогенез *Parasilesites seraponiformis* Egoian. «Тез. докл. Ломоносовских чтений и VI научн. отчетн. конфер. геол. ф-та МГУ», М., 1971.
 5. Михайлова И. А. О малоизвестном роде аммонитов клансейского горизонта. «Палеонтол. журн.», 1972, № 3.
 6. Михайлова И. А. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumayr (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*). «Бюл. МОИП», отд. геол., 1973, т. 48, вып. 4.
 7. Михайлова И. А. Об онтогенезе аммонитов семейства *Leymeriellidae*. «Палеонтол. журн.», 1973, № 3.
 8. Михайлова И. А. О онтогенезе четырех видов рода *Cleoniceras* Parona et Bonapelli. «Вестн. Моск. ун-та», геология, 1973, № 3.
 9. Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. II. М., Гос. научно-технич. изд. 1958.
 10. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. «Abhandl. Akad. Wissensch. u. Liter.», math.-natur. Kl. 1966, Lief. VI.
 11. Treatise on Invertebrate. «Paleontology», pt. L. Mollusca 4. Cephalopoda. *Ammonoidea*, 1957.
 12. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriasischen Ammonoiten. «N. Jahrb. Geol. Palaontol. Abh.», 1966, Bd. 127.
-