

И. А. МИХАЙЛОВА

## ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ РОДА CLEONICERAS PARONA ET BONARELLI (Hoplitaceae, Ammonoidea)

В обширном семействе Hoplitidae H. Douville одним из ведущих является род *Cleoniceras Parona et Bonarelli*. Интерес к этому роду объясняется тем, что он генетически тесно связан с родом *Sonneratia Bayle* и близкими ему формами, с одной стороны, и, несомненно, граничит с подсемейством *Beudanticeratinae* — с другой стороны. Представляя собой один из наиболее ранних членов семейства Hoplitidae, рассматриваемый род может явиться возможным предком ряда других голплитид. В тоже время, так как подсемейство *Beudanticeratinae* входит в надсемейство *Desmoscerataseae*, то намечается одна из возможных, хотя и весьма проблематичных, связей между этими двумя надсемействами. Отмеченное выше объясняет, почему при изучении надсемейства Hoplitaseae особое внимание было обращено на род *Cleoniceras*.

Основой для рассмотрения могут в настоящее время явиться лишь онтофилогенетические наблюдения, что было еще раз показано и подтверждено О. Шиндевольфом [6]. В его монографии среди других голплитид приведен и онтогенез *Cleoniceras* sp. aff. *cleon* (d'Orb). [5, рис. 239; 6, рис. 401]. В III и VI выпусках О. Шиндевольф изображает онтогенез одного и того же экземпляра, у которого особое внимание уделено ранним стадиям развития.

Отчетливо показан исходный пятилопастной тип:  $VU_1^1:ID$  ( $=ELU_2U_1I$  по О. Шиндевольфу). Вскоре наблюдается присущее всему надсемейству Hoplitaseae разделение внутренней лопасти на две постепенно обособляющиеся лопасти, сохраняющиеся без дальнейших новообразований. Неожиданным, на что обращает внимание и О. Шиндевольф, является соотношение этих лопастей: брюшная ветвь внутренней лопасти на всем протяжении глубже спинной, что совсем не характерно для голплитид. Столь же странным является способ заложения и расположение следующих по времени возникновения лопастей. Исходя из рисунка О. Шиндевольфа эти лопасти, обозначенные им как  $U_3$ ,  $U_4$ ,  $U_5$ ,  $U_6$  и т. д., возникают в результате деления не лопасти, а седла, находящегося между лопастями  $U_2/U_1$ . Этот момент представляется нам

чрезвычайно существенным, так как подобный способ не характерен не только для семейства Hoplitidae, но и в целом для надсемейства Hoplitaceae. Отмеченные отклонения навели О. Шиндевольфа на мысль о сходстве в развитии юрских Opelliidae, с одной стороны, и мелового рода Cleoniceras, — с другой.

Не менее существенным кажется нам и тот факт, что разделение внутренней лопасти происходит всего один единственный раз и все последующие элементы возникают совершенно независимо. И, наконец, весьма странно располагаются две новые лопасти, возникшие в результате деления внутренней лопасти: вершины этих лопастей косо наклонены в сторону спинной лопасти.

Отмеченные отличия заслуживают внимания, так как практически для всех остальных родов надсемейства Hoplitaceae данные, полученные нами, в целом подтверждают выводы О. Шиндевольфа. Подробнее мы на этом остановимся ниже.

Г. Г. Мирзоев почти одновременно с упомянутой работой О. Шиндевольфа опубликовал онтогенез другого вида рода Cleoniceras [1, рис. 2, a]. Для изучения он выбрал Cleoniceras renatae Mirsoev — новый вид из юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Данные, полученные Г. Г. Мирзоевым, ни в коей мере не согласуются с данными О. Шиндевольфа. Прежде всего нельзя не отметить, что на протяжении первых 3—4 оборотов (до высоты оборота 5,5 мм) автор изучил лишь наружную часть лопастной линии (за исключением 10-лопастной линии), что является недостаточным.

В тексте статьи сказано, что «...третья лопастная линия состоит из четырех лопастей...», «на пятой линии в вершине седла U/I закладывается лопасть U<sup>1</sup>» [1, стр. 64]. И первое и второе утверждение не соответствует действительности. Положение о том, что «новые дополнительные лопасти возникают на седле, совпадающем с пупковым швом, а затем передвигаются на наружную и внутреннюю сторону», не следует из приводимого рисунка по той простой причине, что внутренняя часть лопастной линии не изображена.

Имеющийся материал позволил наметить следующие вопросы. 1. Какова же в действительности исходная лопастная линия: четырехлопастная, как утверждает Г. Г. Мирзоев, или пятилопастная, как показывает на рисунке О. Шиндевольф. 2. Наблюдается ли разделение внутренней лопасти на две самостоятельные. 3. Являются ли в действительности новые лопасти результатом деления седел, а не лопастей. 4. И, наконец, можно ли согласиться с тем положением, что деление внутренней лопасти происходит в процессе онтогенеза один раз.

Зная ряд других гоплитид, можно было бы с большой степенью вероятности ответить на все поставленные вопросы. Но так как убежденность и ссылка на онтогенезы большого числа видов других родов гоплитид сама по себе не может явиться прямым доказательством, то был изучен онтогенез 4 видов рода Cleoniceras: Cl. mangyschlakensе Lurrov, Cl. renatae Mirsoev, Cl. planum Mirsoev и Cl. tenuis Mirsoev. Выбор первого вида диктовался тем, что Cleoniceras mangyschlakensе Lurrov очень близок Cl. cleon (d'Orb.) — типовому виду рода Cleoniceras. Второй вид — Cleoniceras renatae Mirsoev — был выбран потому, что именно он изучался Г. Г. Мирзоевым. Дополнительно к этим двум видам для того, чтобы выводы были более убедительными, а также для того, чтобы попытаться уловить не только общие, но и частные моменты, был изучен онтогенез Cl. planum Mirsoev и Cl. tenuis Mirsoev. Три изученных вида подробно описаны

Г. Г. Мирзоевым [1] и не нуждаются в повторном описании, это же относится и к хорошо известному виду *Cl. mangyschlakensis* Luppov.

Материалом для данной статьи послужили аммониты из нижнеальбских отложений Мангышлака (кол. Бесакты и Кугусем), переданные Л. В. Алексеевой и В. А. Коротковым, за что я им глубоко благодарна. Изученные аммониты имеют такую хорошую, если не сказать прекрасную, сохранность, что все сделанные рисунки не вызывают никаких сомнений. Чтобы подчеркнуть хорошую сохранность, можно отметить, что в одном случае в проходящем свете был виден просифон, который удается наблюдать крайне редко. Наконец, именно хорошей сохранностью образцов объясняется то, что для каждого из четырех видов оказалось достаточным изучить один экземпляр, получив при этом весьма подробную картину.

**Онтогенез *Cleoniceras mangyschlakensis* Luppov.** Валикообразная ангустиселлятная начальная камера имеет размеры: диаметр 0,5 и длина 0,75 мм, отношение их равно 0,67 (рис. 1, А). Хорошо виден цекум и отходящий от него просифон. Просифон представляет собой узкую пленку (?), слабо сужающуюся по направлению от цекума к стенке начальной камеры. Обращает на себя внимание, что просифон заметно отклоняется влево от плоскости симметрии. Такое асимметричное расположение, видимо, является необычным, если судить по работам Гранжа-на [4] и М. И. Шульги-Нестеренко [2].

Поперечное сечение прослежено с середины первого до конца пятого оборота. До середины третьего оборота оно низкое эллипсоидальное, очень медленно увеличивающееся в высоту. На протяжении следующего оборота соотношение высоты и ширины заметно изменяется и поперечное сечение становится округленно-четыреугольным. Наконец, на пятом обороте наблюдается переход от высоко-овального к округленно-трапециевидному поперечному сечению.

Хорошо видно, что усложнение гофрировки перегородки начинается уже на первом обороте. Пятая перегородка (рис. 1, А, б) соответствующая исходному типу, осложнена пятью лопастями. Уже на восьмой перегородке внутренняя лопасть заметно двураздельная (рис. 1, Б, а). На двух последующих стадиях появившиеся лопасти обособляются (рис. 1, Б, б и 1, Б, в).

Таким образом, на перегородках видно, что появление новых лопастей начинается уже на первом обороте. Все последующие новые лопасти возникают в области шва и затем смещаются от него. Показательно, что новые лопасти возникают задолго до того, как начинает существенно изменяться форма поперечного сечения. Сифон в середине первого оборота далеко отстоит от брюшной стороны, приближаясь к ней лишь к концу второго оборота.

**Лопастная линия** (рис. 1, В). Первая, вторая и третья лопастные линии наблюдались только на наружной стороне. Первая лопастная линия с высоким седлом, отношение высоты седла к ширине примерно равно 1. Пятая и шестая лопастные линии состоят из 5 лопастей: двураздельной брюшной и цельных пупковой, первой пупковой, внутренней и спинной. На седьмой лопастной линии (рис. 1, В, е) в основании внутренней лопасти закладывается небольшое седло, приводящее в дальнейшем к разделению этой лопасти на две самостоятельные. Возникшие лопасти можно обозначить как  $1_v$  и  $1_d$ , причем уже на 10 лопастной линии наружная часть значительно уступает внутренней по глубине, т. е. скорость роста двух новых лопастей резко различна. Это особенно бросается в глаза на рис. 1, В, з и 1, В, и. Поэтому, если пропущены несколько лопастных линий и мы имеем после стадии 1, В, д сразу, не-



Что касается способа возникновения остальных лопасти, то они появляются в результате последовательного многократного деления лопасти, находящейся на шве, т. е. формируется сутуральная лопасть. Как видно на рис. 1, В, всего наблюдается 7 делений, каждый раз одна из возникших лопасти смещается поочередно на наружную или на внутреннюю сторону. Не вызывает сомнений, что IV, V, VI и VII деление представляют собой действительно деление лопасти, тогда как природа II и III деления расшифровывается плохо.

Формула лопастной линии:  $VUU^1ID \rightarrow VUU^1I_vI_dD \rightarrow VUU^1SD$ , где S-сутуральная лопасть. Характерно, что провисание шовной части сутуральной лопасти не наблюдается.

Первое усложнение имеющихся элементов приурочено к началу третьего оборота, когда на боковой стороне пупковой лопасти появляется один зубец. Вскоре возникает дополнительный зубец и на другой стороне, но на всем протяжении сохраняется заметная асимметрия. Во второй половине третьего оборота усложняются брюшная и спинная лопасти, причем спинная лопасть никогда не становится двураздельной.

Соотношение седел и лопасти. Брюшная и спинная лопасти имеют равную глубину, но спинная лопасть в два раза уже брюшной и спинной, превосходя их как по ширине, так и по глубине.

**Онтогенез Cleoniceras renatae Mirsoev.** Начальная камера (рис. 2, А) валикообразная, сильно вытянутая в длину с ангустиселлятным срединным седлом. Размеры: диаметр 0,5 и длина 0,84 мм, отношение  $D/L = 0,60$ .

Поперечное сечение прослежено со второй перегородки до конца пятого оборота. На протяжении первых трех оборотов оно сохраняет эллипсоидальную форму со значительным превышением ширины над высотой. На протяжении четвертого оборота быстро возрастает высота и на пятом обороте сечение приобретает сначала овальное, а затем округленно-трапецевидное очертание. Вторая перегородка усложнена пятью лопастями, на седьмой перегородке внутренняя лопасть становится двураздельной и возникшие лопасти вскоре обособляются и отдаляются друг от друга (рис. 2, Б, а—г). На рис. 2, Б, а—ж хорошо видно, что сифон постепенно занимает краевое положение и относительно сужается.

Лопастная линия (рис. 2, В). Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины принципиально ничем не отличается от такового у *Cleoniceras mangyschlakense* Lurrov, поэтому ограничимся краткими пояснениями.

Первая лопастная линия ангустиселлятная, отношение высоты седла к его ширине незначительно меньше единицы. Вторая лопастная линия состоит из пяти лопасти:  $VUU^1 : ID$ . Прослеживается семь последовательных делений, за счет чего возникают новые лопасти. Отчетливо видно, что новые лопасти являются результатом деления лопасти (и только лопасти), т. е. все новообразованные элементы представляют собой производные внутренней лопасти и тем самым являются родственными. Этот процесс можно отразить индексами, показывая только внутреннюю лопасть, так как остальные лопасти и седла не дают новообразований:

$I$  (материнская лопасть)  $\rightarrow I_vI_d$  (дети)  $\rightarrow I_{vv}I_{vd}I_d$  ( $I_{vv}$  и  $I_{vd}$  (внуки)  $\rightarrow I_{vv}I_{vdv}I_{vdd}I_d$  ( $I_{vdv}$  и  $I_{vdd}$  (правнуки)  $\rightarrow I_{vv}I_{vddv}I_{vddv}I_{vdd}I_d$  ( $I_{vddv}$  и  $I_{vdd}$  (праправнуки)  $\rightarrow I_{vv}I_{vddv}I_{vddv}I_{vddv}I_{vdd}I_d$  ( $I_{vddv}$  и  $I_{vdd}$  (прапраправнуки) и т. д. Этот очень сложный ряд можно резко ограничить:  $I \rightarrow S$ . Таким образом, в данном случае сутуральная лопасть представляет собой продукт деления внутренней лопасти, что более под-

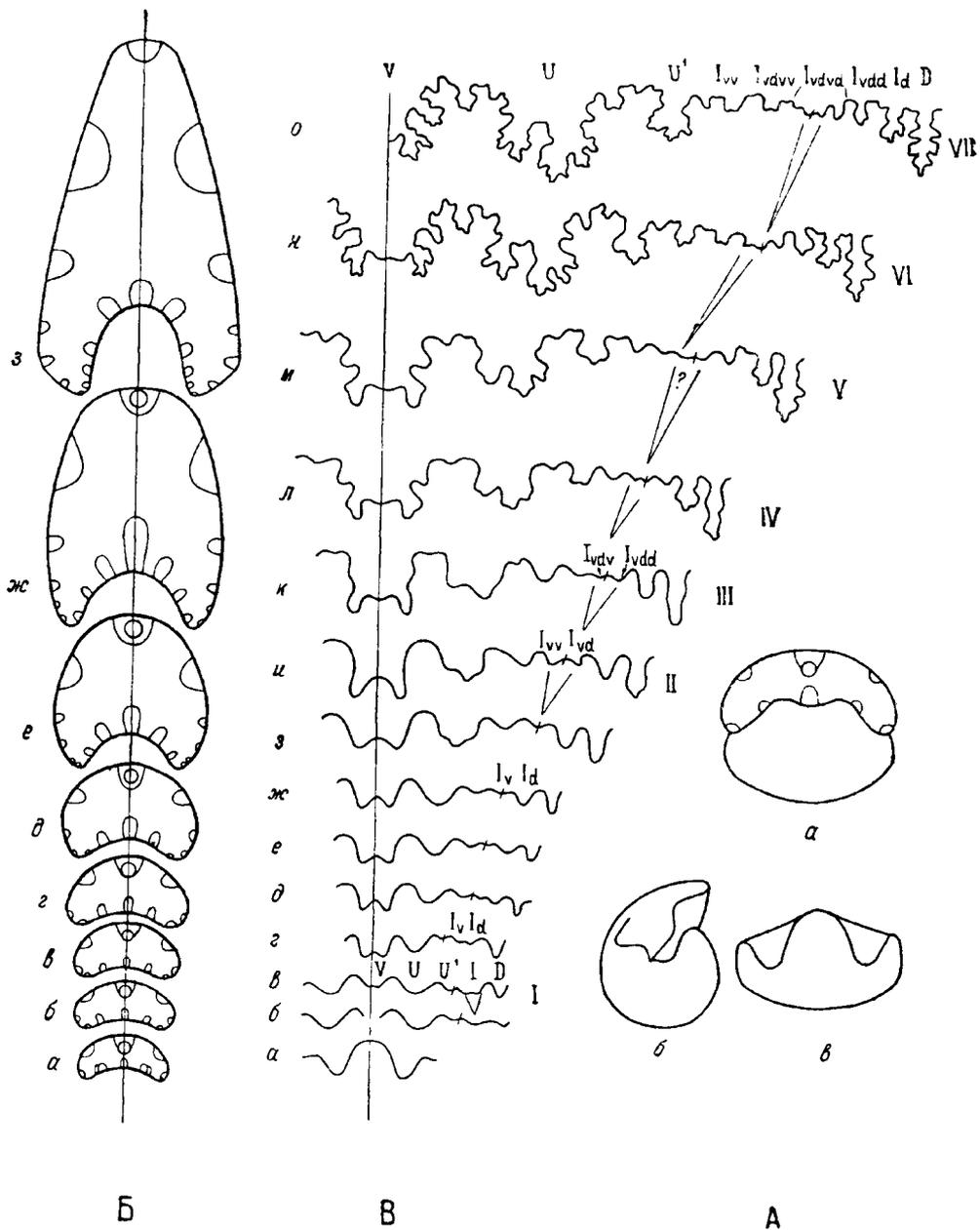


Рис. 2. *Cleoniceras renatae* Mirsoev; экз. № 149/14091: А. Начальная и первая воздушная камера ( $\times 26$ ). Б. Изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: а — 7-я перегородка; б — начало 2-го оборота; в — 1,3 оборота; г — середина 2-го оборота (а-г —  $\times 13,5$ ); д — 2,7 оборота ( $\times 11$ ); е — 3,4 оборота ( $\times 7,5$ ); ж — 3,6 оборота ( $\times 5$ ); з — конец 5-го оборота ( $\times 2,4$ ). В. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: а, б, в, г — 1-я, 2-я, 6-я, 7-я л.л.; д — начало 2-го оборота; е — 1,3 оборота; ж — середина 2-го оборота; з — начало 3-го оборота (а-з —  $\times 17$ ); и — 2,7 оборота ( $\times 15,5$ ); к — 2,4 оборота ( $\times 14$ ); л — 3,4 оборота ( $\times 8,5$ ); м — 3,6 оборота ( $\times 7,5$ ); н — 4,4 оборота ( $\times 4$ ); о — конец 5-го оборота ( $\times 3,3$ ). Мангышлак, Бесакты; ранний альб

робно будет рассмотрено ниже. В начале третьего оборота пупковая лопасть приобретает сразу два боковых зубца, но наружный зубец, как и у *Cleoniceras mangyschlakeense* крупнее, чем внутренний, из-за чего пупковая лопасть резко асимметрична.

**Онтогенез *Cleoniceras planum* Mirsoev.** Начальная камера ангустиселлярная валикообразная, имеющая диаметр 0,55 и длину 0,81 мм, отношение  $D/L$  равно 0,67 (рис. 3, А).

Поперечное сечение (рис. 3, Б) прослежено с третьей перегородки до конца пятого оборота. В отличие от двух предшествующих видов переход от низкого эллипсоидального к высокоовальному поперечному сечению происходит несколько раньше.

Лопастная линия (рис. 3, В). Первая лопастная линия с высоким срединным седлом, отношение высоты седла к ширине примерно 1. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины практически ничем не отличается от такового у двух предшествующих видов. Первое деление приурочено к шестой лопастной линии, второе и третье — к второму обороту, четвертое, пятое и шестое — к третьему обороту и седьмое — к началу пятого оборота. В большинстве случаев нет сомнения в том, что происходит именно деление лопасти, а не седла. Поэтому можно уверенно говорить о том, что все новые лопасти являются производными внутренней лопасти. Элементы сутуральной лопасти располагаются вертикально, а не наклонно, и провисание в области шва не наблюдается.

**Онтогенез *Cleoniceras tenuis* Mirsoev.** Начальная камера овальная с высоким срединным седлом, имеющая размеры: диаметр 0,50 и длину 0,70 мм, их отношение равняется 0,71 (рис. 4, А).

Поперечное сечение прослежено менее полно, чем у трех предшествующих видов (рис. 4, Б). Заслуживает внимания, что четвертая перегородка, как и следовало ожидать, осложнена пятью лопастями, а в середине второго оборота внутренняя лопасть распалась на две самостоятельные и они уже значительно отделились друг от друга.

Лопастная линия (рис. 4, В). Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины прослежено всего по 6 лопастным линиям, тогда как для каждого из трех описанных выше видов было рассмотрено 14—15 лопастных линий. Ход развития совпадает с таковым у других видов. Единственное существенное отличие сводится к особенностям пупковой лопасти. Эта лопасть в конце второго оборота осложнена двумя симметричными зубцами, которые в дальнейшем увеличиваются пропорционально, и поэтому пупковая лопасть на всем протяжении остается симметричной.

**Выводы.** Итак, вернемся к поставленным выше вопросам.

1. Какова же в действительности исходная лопастная линия. У всех изученных нами видов вторая лопастная линия состоит из пяти (!) лопастей: брюшной — V, пупковой — U, первой пупковой —  $U^1$ , внутренней — I и спинной — D. Пятилопастной исходный тип указывает для *Cleoniceras* и О. Шиндевольф. Утверждение Г. Г. Мирзоева о четырехлопастной линии *Cleoniceras genatae* ошибочно. Количество лопастей второй лопастной линии (примасуры О. Шиндевольфа) является признаком очень высокого ранга. Пятилопастная линия характерна в целом для надсемейства *Horplitaceae*, что совершенно справедливо отметили О. Шиндевольф и И. Видманн. Все изученные нами виды данного надсемейства неукоснительно подчиняются этому правилу.

2. Наблюдается ли разделение внутренней лопасти на две самостоятельные лопасти. Да, у трех из четырех изученных видов процесс разделения внутренней лопасти был прослежен очень детально. На

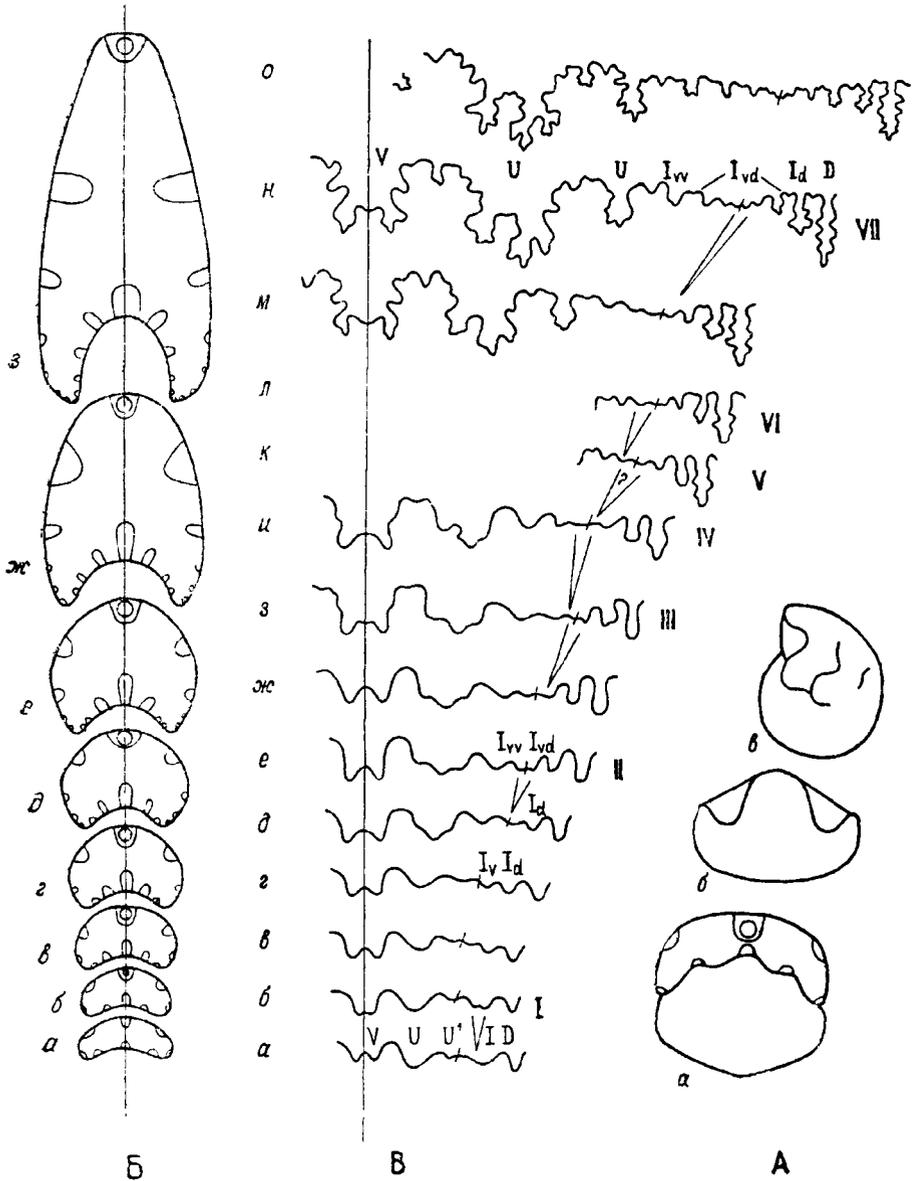


Рис. 3. *Cleoniceras planum* Mirsoev; экз. № 149/14092: А. Начальная и две воздушные камеры ( $\times 30$ ). Б. Изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: а — 7-я перегородка ( $\times 13$ ); б — 14-я перегородка, середина 2-го оборота ( $\times 13$ ); в — 1,8 оборота ( $\times 11$ ); г — середина 3-го оборота ( $\times 9$ ); д — 2,8 оборота ( $\times 8$ ); е — 3,3 оборота ( $\times 7$ ); ж — 3,7 оборота ( $\times 5$ ); з — 4,8 оборота ( $\times 3,3$ ). В. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: а, б, в — 5-я, 6-я, 13-я л.л.; г — 1,4 оборота (а-г —  $\times 19$ ); д — 1,8 оборота ( $\times 17,5$ ); е — середина 3-го оборота ( $\times 16$ ); ж — соседняя л.л. ( $\times 15,5$ ); з — 2,8 оборота ( $\times 13$ ); и — 3,3 оборота ( $\times 10$ ); к — середина 4-го оборота; л — соседняя л.л.; м — 3,7 оборота (к-м —  $\times 7,5$ ); н — начало 5-го оборота ( $\times 6,5$ ); о — 4,8 оборота ( $\times 3,5$ ). Мангышлак, Бесакты; ранний альб

шестой или седьмой лопастью линии в основании внутренней лопасти псывается небольшое возвышение, приводящее к двураздельности этой лопасти и возникновению  $I_v$  и  $I_d$ . Наружная из возникших лопастей ( $I_v$ ) резко отстает по размерам от внутренней и уже через 3—5 лопастных линий внешне не проявляет своего кровного родства с ней, являя собой пример удивительного несходства близнецов. Внутренняя из возникших лопастей ( $I_d$ ) занимает место внутренней лопасти, переставшей с этого момента существовать, а наружная перемещается к шву, за-

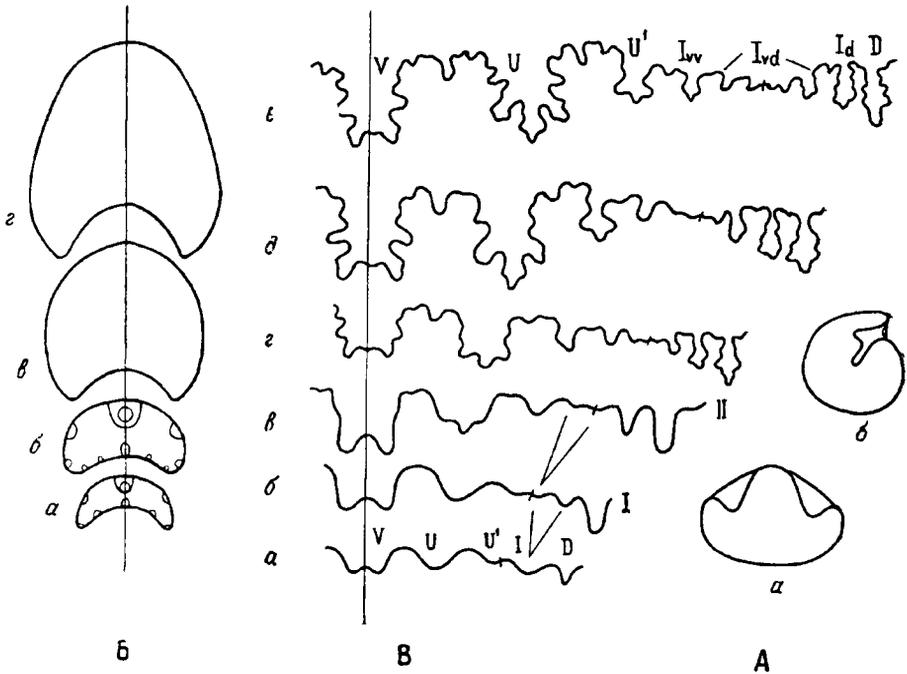


Рис. 4. *Cleoniceras tenuis* Mirsoev; экз. № 85/8282: А. Начальная камера ( $\times 29$ ). Б. Изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: а — 4-я перегородка ( $\times 17$ ); б — середина 2-го оборота ( $\times 17$ ); в — начало 3-го оборота ( $\times 6,5$ ); з — 3,8 оборота ( $\times 6,5$ ). В. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: а — 3-я л.л.; б — середина 2-го оборота; в — конец 2-го оборота (а-в —  $\times 29$ ); з — начало 4-го оборота ( $\times 10$ ); д — 3,8 оборота ( $\times 10$ ); е — начало 5-го оборота ( $\times 5$ ). Мангышлак, Кугусем; ранний альб

нимающая место первой пупковой лопасти, располагающейся в начале первого оборота на шве.

Следует иметь в виду, что поперечное сечение на протяжении первых двух оборотов не изменяет форму, а на протяжении первых полутора оборотов практически почти не изменяет и размеры, за исключением заметного уменьшения в конце первого оборота из-за первичного валика. Поэтому смещение к шву лопасти  $I_v$  происходит в данном случае за счет смещения лопасти  $U^1$  и сокращения размеров седла  $U/U^1$  (ср. рис. 1, В, з и 1, В, з; 3, В, а и 3, В, в). Очень показательна в этом отношении 13—14 лопастная линия, на которой лопасти  $U^1$ ,  $I_v$  и  $I_d$  имеют очень сходный контур, хотя и характеризуются различной глубиной, из-за чего они располагаются по косой линии. Седло  $U/U^1$  в этот момент относительно уменьшено, шов рассекает седло  $U^1/I_v$ .

Итак, деление внутренней лопасти не вызывает сомнений. Также ясно прослеживается оно и у *Cleoniceras* sp. aff. *cleon* (d'O g b.) [6, рис. 401].

3. Являются ли новые лопасти результатом деления седел, а не лопастей. О. Шиндевольф пишет, что все новые лопасти, возникающие у *Cleoniceras* в области шва, являются результатом деления седла и что расположение их является достаточно необычным. Совершенно однозначно о появлении новых лопастей за счет разделения седла, расположенного на шве, пишет и Г. Г. Мирзоев [1, стр. 64].

Мы пытались показать, что все новые элементы возникают как результат деления лопасти, причем можно проследить до семи последовательных делений. У *Cleoniceras planum* и *Cl. genatae* это удалось наблюдать для всех без исключения делений, у *Cl. tanguschlakense* для IV, V и VI делений. В целом картина представляется очень ясной и можно с уверенностью говорить о том, что все новые лопасти являются результатом многократного деления лопасти, причем первоначально разделяется внутренняя лопасть. Поэтому, если использовать нижние индексы, то хотя и получается очень тяжеловесная формула, но, видимо, ее следует привести:

I деление:  $I \rightarrow I_v I_d$   
 II деление:  $I_v \rightarrow I_{vv} I_{vd}$   
 III деление:  $I_{vd} \rightarrow I_{vdv} I_{vdd}$   
 IV деление:  $I_{vdv} \rightarrow I_{vdvv} I_{vdvd}$   
 V деление:  $I_{vdvd} \rightarrow I_{vdvdv} I_{vdvdd}$   
 VI деление:  $I_{vdvdv} \rightarrow I_{vdvdvv} I_{vdvdvd}$   
 VII деление:  $I_{vdvdvd} \rightarrow I_{vdvdvdv} I_{vdvdvdd}$

Эти тяжеловесные индексы отражают совершенно отчетливо: 1) материнскую природу внутренней лопасти (I); 2) сохранение одной из образовавшихся лопастей и распадение соседней; 3) попеременное смещение возникающих лопастей то в сторону спинной, то в сторону брюшной лопасти. Такое достаточно симметричное расположение вновь образованных лопастей полностью отвечает сутуральной лопасти Ведыкинда [8, стр. 189]. Однако в данном случае не ясно, где следует ограничивать эту лопасть. Последнее определение сутуральной лопасти было дано О. Шиндевольфом: «Та или другая из умбиликальных лопастей может превращаться у аммонитов в результате многократного очередного расщепления лопастей и седел в целый ряд лопастей, располагающихся к шву снаружи и внутри» [7, стр. 837]\*.

Так как написанные выше индексы, отражающие процесс распадаения внутренней лопасти, необычайно сложны, то конечно весьма заманчиво обозначить возникший комплекс одним индексом S. И тогда весь процесс преобразования лопастной линии можно показать как  $VUU^1: ID \rightarrow VUU^1SD$ . Однако здесь мы подходим вплотную к четвертому из поставленных нами вопросов.

4. Можно ли согласиться с тем положением, что деление внутренней лопасти I происходит в течение онтогенеза один раз. Если это так, то сутуральная лопасть не будет охватывать раздельную внутреннюю лопасть, как это и показано О. Шиндевольфом не только на упомянутом рисунке *Cleoniceras*, но и на рисунках всех остальных голплитид. Тем самым О. Шиндевольф подчеркивает, что образование сутуральной лопасти не связано с внутренней лопастью, и поэтому написанная нами формула неверна. К сожалению, индексы О. Шиндевольфа отражают

\* Ввиду того что имелись возражения против термина сутуральная лопасть [3, стр. 580], для того чтобы сохранить символ S, О. Шиндевольф предлагает в случае действительной необходимости применять название сериальная лопасть.

только последовательность появления новых лопастей, но не их природу, а рисунок не позволяет говорить об этом определенно.

Поэтому вернемся вновь к рисункам 2, В и 3, В. На рисунке 2, В, з изображена лопастная линия, состоящая из шести лопастей:  $VUU^1I_vI_dD$ . На следующей лопастной линии отчетливо видно, что в лопасти  $I_v$  непосредственно на шве появляется седло, разделившее эту лопасть на две части  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . Еще более отчетливо это прослеживается на рис. 3, В, где между стадией 3, В,  $\partial$  ( $=1, В, з$ ) и стадией 3, В,  $\text{ж}$  ( $=1, В, u$ ) имеется промежуточная стадия 3, В,  $e$ , не оставляющая ни малейших сомнений относительно природы появления двух лопастей:  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$  на месте расчленившейся лопасти  $I_v$ . Как уже отмечалось выше, лопасть  $I_d$  занимает место первоначальной внутренней лопасти, лопасть  $I_{vv}$  располагается снаружи рядом с первой пупковой лопастью, а лопасть  $I_{vdd}$  — внутри рядом с лопастью  $I_d$ . Так как лопасть  $I_d$  результат первого, а лопасть  $I_{vdd}$  — результат третьего деления, то было бы неправильно распространять только на них единый символ  $I$  ( $=U_1 O$ . Шиндевольфа).

Вернемся вновь к формуле  $VUU^1: ID \rightarrow VUU^1SD$ . Мы вынуждены согласиться с тем, что сутуральная лопасть в том понимании, которое сохраняет за ней и О. Шиндевольф, охватывает в данном случае все новообразованные элементы, так как все они являются производными внутренней лопасти, а значит в формуле символ  $S$  занимает место  $I$ .

Итак, вместо тяжелой формулы, показывающей процесс разделения внутренней лопасти и ее потомков, вполне возможно дать упрощенный вариант формулы, имея в виду сказанное выше и подчеркнув еще раз, что сутуральная лопасть у рода *Cleonictras* и, видимо, у всех голплитид и вообще у всех голплитаций возникает в результате многократного деления лопасти (и только лопасти) с попеременным смещением возникающих элементов то на наружную, то на внутреннюю сторону.

Чтобы отразить способ образования сутуральной лопасти, нам представляется целесообразным ввести для ее характеристики два дополнительных индекса. Если сутуральная лопасть возникает за счет деления лопасти, предлагается индекс  $l$  (от латинского *lobus* — лопасть), если за счет деления седла — индекс  $s$  (от латинского *sella* — седло). Если в образовании этой лопасти новые элементы возникают как за счет деления седла, так и за счет деления лопасти, то предлагается употреблять двойной индекс  $ls$ ; наконец, если природа сутуральной лопасти не ясна, то просто писать  $S$ . Итак, возможно четыре варианта:  $S$ ,  $S^l$ ,  $S^s$  и  $S^{ls}$ . Для *Cleoniceras* формула будет  $VUU^1S^lD$ .

Кроме вопросов, поставленных во вводной части статьи, хотелось бы затронуть еще некоторые, возникшие при анализе полученного материала.

1. Помимо выяснения общей направленности в изменении лопастной линии рода *Cleoniceras*, хотелось сравнить между собой отдельные виды прежде всего по времени появления новых элементов (таблица). На таблице видно, что в целом выдерживается значительное постоянство, имеющиеся колебания могут отражать как видовую, так и индивидуальную изменчивость. Но совершенно ясно, что нельзя уловить каких-либо принципиальных отличий.

2. Более интересным является вопрос о взаимосвязи поперечного сечения и лопастной линии в онтогенезе раковины. Мы уже неоднократно отмечали, что на протяжении первых двух с половиной — трех оборотов форма раковины заметно не изменяется, не говоря уже о том, что на протяжении первых полутора оборотов практически неизменными остаются и размеры. В то же время  $I$  деление наблюдается на 6—7 ло-

Сравнительная таблица размеров начальных камер и времени появления новых элементов

Начальные камеры и последовательность делений	<i>Cleoniceras mangyschlakense</i> Luprov	<i>Cleoniceras renatae</i> Mirsoev	<i>Cleoniceras planum</i> Mirsoev
Начальные камеры	$D=0,5$ мм $L=0,75$ мм $D/L=0,67$	$D=0,5$ мм $L=0,84$ мм $D/L=0,60$	$D=0,55$ мм $L=0,81$ мм $D/L=0,68$
Лопастная линия:			
I деление	7 лл.	6 лл.	6 лл.
II деление	начало 3 об.	2,4 об.	2,5 об.
III деление	2,7 об.	2,7 об.	2,8 об.
IV деление	3,5 об.	3,4 об.	3,3 об.
V деление	3,7 об.	3,6 об.	3,4 об.
VI деление	4,5 об.	4,4 об.	3,5 об.
VII деление	4,7 об.	конец 5 об.	начало 5 об.

пастной линии, при этом происходит уменьшение седла  $U^1/I$ , чтобы вновь возникшие лопасти смогли обособиться друг от друга. Таким образом, на данной стадии развития можно категорически отрицать наличие какой-либо связи между поперечным сечением и лопастной линией. Это тем более существенно, что является проявлением единой природы надсемейства Hoplitaceae и надсемейства Desmocerataceae.

3. Значительный интерес представляет скорость появления новых элементов. За четыре — пять оборотов прослеживается до семи последовательных делений, интервалы между которыми составляют примерно от трети до двух третей оборота, за исключением интервала между I и II делением. Второе деление наблюдается не ранее конца второго и не позднее половины третьего оборота, т. е. разрыв между I и II делением составляет от полутора до двух оборотов! Этот факт заслуживает тем большего внимания, что примерно с этого момента или вскоре начинается и изменение формы раковины. Мне кажется, что ведущим является увеличение площади поперечного сечения, а не ее формы, так как совершенно различные по форме голлитиды, например узкие *Cleoniceras* и вздутые *Sopneratia*, характеризуются единым типом лопастной линии с той же скоростью расчленения. В пользу этого свидетельствует и другой факт. Форма поперечного сечения изменяется дважды: от низкого эллипса к округленно-четырёхугольному и затем к высокому округленно-трапециевидному контуру. Если с первым переходом в какой-то мере совпадает начало появления всей серии новых лопастей (за исключением первого деления), то второй переход никак не отражается на скорости или способе образования новых лопастей.

4. Для всех четырех видов были просмотрены начальные камеры, имеющие одинаковую форму. Почти совпали диаметры начальных камер, у трех видов диаметр составляет 0,50 мм и лишь у одного — 0,55 мм. Длина начальных камер колеблется от 0,70 мм до 0,84 мм. Таким образом, диаметр характеризуется большим постоянством чем длина, что, возможно, свойственно только видам данного рода. У одного из видов хорошо виден узкий лентовидный асимметрично расположенный просифон.

В заключение хотелось бы отметить, что семейство Hoplitidae безусловно являлось предковым для семейства Placenticeratidae, но гене-

тический ряд, предложенный Г. Г. Мирзоевым [1] Cleoniceras→Semenovites→Karamaiceras→Placenticerias, нам кажется неприемлемым, однако рассмотрение этого вопроса уже выходит за рамки данной статьи.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Мирзоев Г. Г. О взаимоотношении семейств Hoplitidae и Placenticeratidae. «Палеонт. журн.», 1967, № 4.
2. Шульга-Нестеренко М. И. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1926, т. IV, № 1—2.
3. Diener C. Einiges über Terminologie und Entwicklung der Lobenelemente in der Ammonitensutur. «Centralbl. Min., Geol. und Paläont.», 1916, Nr. 24.
4. Granjaen F. Le siphon des Ammonites et des Belemnites. «Bull. Soc. Geol. Fr.», 1910, 4 ser., t. X.
5. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. «Abhandl. der math.-natur. Kl. der Akademie der Wissenschaften und der Literatur», 1964, Lief. III.
6. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. «Abhandl. der math.-natur. Kl. der Akademie der Wissenschaften und der Literatur», 1966, Lief. VI.
7. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. «Abhandl. der math.-natur. Kl. der Akademie der Wissenschaften und der Literatur», 1968, Lief. VII.
8. Wedekind R. Über Lobus Suturallobus und Inzision. «Centralbl. Min. Geol. und Paläont.», 1916, Nr. 6.

Поступила в редакцию  
23.11 1971 г.

Кафедра  
палеонтологии

---