

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
СЕНЕРО-ВОСТОЧНЫЙ КОМПЛЕКСНЫЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ



В.П. Похилайнен

ОСНОВАНИЯ НАДВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ
МЕЛОВЫХ ИНОЦЕРАМОВЫХ ДВУСТВОРОК

Препринт

Магадан
1985

Похмалайнен В.П. Основания надвидовой систематики меловых иноцерамовых двустворок: Препринт. Магадан: СЕИНИИ ДНЦ АН СССР, 1985. 37 с.

Исследованы основные типы раковин меловых иноцерамовых двустворок. Выделяются два семейства – иноцерамиды и колоницерамиды. Среди иноцерамид рассматриваются родовые объединения особо специализированных групп этих моллюсков и подроды, в которые сведены простоустроенные, наиболее примитивные из иноцерамид. Колоницерамиды представлены только одним родом и несколькими видами из позднего неокома севера Тихоокеанской области.

Печатается по решению Ученого совета Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского института ДНЦ АН СССР

Ответственный редактор
к.г.-м.н. К.В.Симаков

Формирование взглядов на надвидовую систематику иноцерамов

История изучения двустворок, называемых иноцера - м а м и, имеет весьма почтенный возраст. У ее истоков значатся имена Соверби, Броньяра, Эйквальда, Вудса и других гигантов палеонтологии. Естественно, за 150 лет взгляды на систематику и развитие данной группы двустворок многократно трансформировались, и в этой трансформации улавливается определенная система.

П е р в ы й и наиболее распространенный путь, по которому до сих пор следует основная масса систематиков "иноцерамов", - это путь механического наращивания видов. Его позитивная суть - в описании и изображении огромного фактического материала. Однако голая регистрация специфических особенностей индивидуальных объектов не могла отражать естественных соотношений в мире "иноцерамов" и, тем более, принципиально оценить специфику их развития. Подробно этим вопросом занимался М.А.Пергамент (1978) в работе которого изложена хроника прогрессивного создания бесчисленных видов. Так, по его данным, в 1852 г. было известно 56 видов иноцерамов, в 1916 г. - уже 250, в 1951 г. - около 700, а в 1971 г. - почти 1000 видов и разновидностей только мелких иноцерамид мира. Безусловно, за последние десять лет это число угрожающе выросло. Так, только в трех работах 70-х годов описано около 60 новых видов и подвидов иноцерамовых двустворок мела: М.А.Пергаментом (1974) - 8 видов и 32 подвида; В.А.Глазунным (1972) - 8 видов; А.А.Капицей (1978) - 8 видов. А ведь это лишь небольшая лепта в процесс тотального видообразования.

В т о р о й путь предполагал выделение самобытных групп "иноцерамов" со статусом высокого таксономического ранга, композиционно связанных между собой и, в свою очередь, объединяющих близкие виды на какой-то общей структурно-организационной основе. Такая точка зрения на иноцерамы никогда не была особен-

не популярна. Ее противники указывали (часто справедливо) на формальный, интуитивный, наивный характер предлагаемых классификационных схем. К сожалению, альтернативное решение заключалось лишь в отказе от конструирования надвидовых систем любого типа. Между тем, именно второй путь был тем необходимым шагом от стандартной иконографии к естественной систематике иноцерамовых двустворок, дающей возможность более или менее ориентироваться в лабиринте морфологического разнообразия фантастического "суперрода".

История этого направления, начинаясь с выделения Дж.Соверби рода *Inoceramus*, имеет свои взлеты и кризисы. Тем не менее есть все основания предсказать его прогрессивные перспективы на ближайшее будущее.

Развитию взглядов на надвидовую систематику иноцерамов посвящено мало публикаций. Обычно в них приводится только перечень описанных родов без сколько-нибудь критического осмысливания методов и способов их выделения (Nayami, 1960; Похиалайнен, 1972 и др.).

Начальным этапом "иноцерамологии" были те восемь лет, которые прошли от доклада Дж.Соверби Линнеевскому обществу о новом роде двустворок с типовым видом *Inoceramus cuvieri* sp. nov. до утверждения статуса этого рода в работах Паркинсона (Parkinson, 1819), Мантеля (Mantell, 1822), Броньяра (Brongniart, 1822). Этими исследованиями был недвусмысленно очерчен тот материал, который прямо определял род *Inoceramus* (s.s.): группа поздне туронских - коньякских равностворчатых, достаточно выпуклых двустворок, обладающих раковиной с мощным призматическим остракумом. Автономность этой группы в дальнейшем потребовала особых доказательств, но уже на первой стадии исследований Броньяр считал возможным отделить от "настоящих" иноцерамов удлиненные *Mutioides* и уплощенные *Catillus*.

Последующее столетие, вплоть до появления работы Гейнца в 1932 г. (Heinz, 1932), было эпохой интенсивного рождения новых видов. Многие исследователи пытались как-то упорядочить этот поток, либо концентрируя виды в некие необязательные надвидовые категории (группы), либо утверждая за некоторыми группами статус официальных таксонов (родов, подродов).

В 60-80 годах прошлого столетия хронологически выделялись: *Anopaea Eichwald*, *Volvicerasmus Stoliczka*, *Actinocerasmus Meek*, *Haploscapa Conrad*, *Cuculifera Conrad*, *Endocostea Whitefield*, *Neocatillus Fisher*. Далее, после небольшого перерыва - *Inocerasma Ulrich*, *Haenleinia Böhm*, *Sphenocerasmus Böhm*, *Segripia Maury*.

Ключевыми признаками, определяющими таксономическую самостоятельность указанных родов, были аномалии в очертаниях створок, их соотношении, уникальные варианты скульптуры. Так, посеидониеформные и изоморфные иноцерамы явились типовыми для *Anopaea*, *Inocerasma*, *Segripia*; супернеравностворчатые - для *Volvicerasmus*; обладатели радиальных ундуляций - для неравностворчатых *Actinocerasmus* и равностворчатых *Sphenocerasmus*; моллюски с загадочной радиальной ложбинкой на ядре - для *Endocostea* и т.д. Выделение некоторых родов (*Anopaea*, *Inocerasma*, *Neoinocerasmus*) было в определенной мере обусловлено и нахождением их представителей на неожиданных стратиграфических уровнях.

В дальнейшем некоторые из этих родов достаточно широко использовались в палеонтологической литературе, другие почти не употреблялись. Наиболее прочными позиции оказались у *Volvicerasmus*, который вошел в фундаментальные труды как легко диагностируемый род (Treatise, 1969; Основы палеонтологии, 1960). Статус многих других родов неоднократно обсуждался палеонтологами, поскольку отсутствовала какая-либо шкала ценности признаков, определявших указанные роды. Конечно, все они морфологически отличались от *Inocerasmus* (s.s.). Вероятно, эти отличия признали бы и Дж.Соверби. Не случайно он уже в 1821 г. различал некоторые иноцерамовидные двустворки и настоящие иноцерамы, выделив род *Birostrina*. К сожалению, до последнего времени не удавалось убедительно взвесить радикал самого *Inocerasmus* (s.s.), поэтому и не с чем было сравнить "радикальные" признаки выделяемых иноцерамовидных двустворок. Впоследствии эти проблемы привели к созданию некоего аморфного объединения - *Inocerasmus* (s.l.), впрочем, все, что носило призматический остракум (раковины плоские и вздутые, равностворчатые и инвольтные, гладкие, концентрически- и радиально-ребристые, обладали задних или передних крышек и бескрылые, с грифидными и тупыми макушками, центральными и терминальными, раковины вытянутые по длине, по высоте, овальные, клиновидные, скошенные). Утверждалось также, что все представители рода являются обладателями прямого замочного края

с многочисленными мелкими связочными ямками на связочной площадке.

С другой стороны, уже в прошлом веке были твердо установлены два интересных факта, которые по непонятным причинам остались незамеченными: это оригинальное связочное устройство *Inosegashiv* (s.s.), присущее только роду Соверби, и наличие у ряда киноцерампедобных двустворок мела связок, резко отличных от типичных киноцерамповых. Эти интереснейшие данные были обнаружены в небольшой статье Айраги (Araghi, 1904) и в фундаментальных трудах Вудса (Woods, 1899-1913).

У Айраги главная мысль заключалась в констатации изменения строения связочной площадки в зависимости от принадлежности их носителей к тому или иному виду. Восемь типов поверхности связочной площадки соотнесены им соответственно со следующими видами:

1. *praedigitatus*
2. *concentricus*
3. *labiatus*
4. *cardiformis*
5. *latus*
6. *brongniartii*
7. *confusus*
8. *crippsi*

Первые два типа довольно схожи между собой: для них характерно небольшое количество связочных ямок (5-6 и 7-8) суб-квадратной формы. Третий тип также близок к первым двум, но отличается большим количеством тесных и неглубоких связочных ямок.

Четвертый-пятый типы резко отличаются от рассмотренных длинными прямоугольными связочными площадками с многочисленными связочными ямками (интересно сравнить эту пару связок со связкой *cuticuli*, f.e. *Inosegashiv* s.s.).

У шестого типа связочная полоска, плоскость, несущая систему ямки-гребни, занимает лишь часть прилегающей поверхности связочной площадки. Иначе говоря, помимо связочной полоски в плоскости сочленения створок вычленяется и гладкая площадка.

У седьмого и восьмого типов связочная полоска образована рядом буквально точечных связочных ямок.

Позднее Айраги упрекали (Пергамент, 1978) в том, что видовой состав носителей связок и их стратиграфическое положение неточны. Однако, по нашему мнению, Айраги добился главной цели - показал, что строение связки у иноцерамоподобных двустворок варьирует в широких пределах.

Работа Вудса интересна в свете рассматриваемой проблемы прежде всего потому, что впервые была изображена связка патриарха иноцерамовых двустворок - *Inosagittis cuvieri* и представителя другого рода Соверби *Vigostriana* - *Inosagittis concentricus*.

Если быть объективным, то связочное устройство *cuvieri* оказалось аналогичным связкам типа *cardiformis-latus*, а связка *concentricus* Вудса - *praedigitatus-concentricus* Айраг.

Не менее важным следует считать вывод Вудса о некоей неофициальной автономности группы *lamarkski*, куда он относил и *cuvieri* Соверби. От этого положения до юридического подтверждения исключительного права ламаркоидных иноцерамов называться *Inosagittis* оставался один шаг.

С другой стороны, Вудс, проницательный аналитик, осмелился дискредитировать (и это ему удалось), казалось, неприступный в смысле своей морфологической самостоятельности род Мика - *Actinosagittis*, выявив непрерывный ряд *concentricus-sulcatus* (сейчас эти "виды" или "роды" можно оценить как полярные элементы одной полиморфной популяции).

Суммируя вышесказанное о результатах, полученных палеонтологами в XIX - начале XX вв. в области надвидовой систематики иноцерамов, можно констатировать следующее:

1. Был выделен род *Inosagittis*, объединяющий специфические двустворки позднего турона-коньяка Англии.
2. Сделаны попытки сравнить с *Inosagittis* (в.в.) другие иноцерамовые двустворки мела путем установления сходства и различия их общеморфологических признаков и элементов скульптуры; были описаны новые роды, валидность которых не всегда определялась безусловными радикальными признаками.
3. Появляются первые работы, показавшие достаточно широкий диапазон изменчивости связочных площадок у иноцерамов и иноцерамовидных двустворчатых моллюсков.

Появление в 1932 г. систематических построений Гейнца (Heinz, 1932) знаменует собой особый этап в области изучения

иноцерамов. Отметим, что если с 1814 по 1932 гг. надвидовой систематике иноцерамов были посвящены десятки исследований, то в течение почти сорока лет после выхода трудов Гейнца, обрушившего лавину родов и семейств, подобные попытки практически прекратились. Исследователи иноцерамов либо отказались от них вообще, либо в предельно урезанном виде использовали систематику Гейнца. Глобальное отрицание позитивного смысла последней объяснимо, но едва ли справедливо.

Во главу угла своих построений Гейнец поставил особенности скульптуры наружной поверхности раковин. К сожалению, значение этих признаков как признаков-радикалов надвидовых таксонов сводится на нет по ряду обстоятельств, а именно: а) скульптуре раковин в полиморфных популяциях многих иноцерамид присущ широкий спектр изменчивости; б) для одновременно развивавшихся иноцерамид часто характерна параллельная изменчивость скульптуры; в) конвергентное сходство скульптуры проявляется у отдаленно родственных и неродственных групп на разных этапах геологической истории.

Примерно та же аргументация, дискредитирующая выводы Гейнца, изложена в работах ряда исследователей (Seitz, 1961; Naumik, 1960; Пиргамент, 1978).

Однако "слов было сказано", и 63 рода, 28 подродов, 2 семейства и 24 подсемейства лишили палеонтологов всякого интереса к проблемам надвидовой систематики иноцерамов. В последующие десятилетия, как уже отмечалось, делались лишь попытки вычленить из таксономического моря Гейнца отдельные субъективно рациональные роды или хотя бы воспользоваться некоторыми его таксонами как этикетками (Цагарели, 1942, 1949; Алиев, 1957; Mitura, 1957; Treatise, 1969 и т.д.).

Весьма перспективными представляются автору систематические построения А.Л.Цагарели и Р.А.Гамбашидзе (1984), объединивших малочисленные иноцерамиды в 9 подсемейств и 24 рода. Половина из предложенных ими родовых таксонов активно используется в нашей схеме, другие, прежде всего ряд гейнцовских родов, требуют дополнительного изучения связочного устройства.

Все сказанное несколько не снижает значение работ Гейнца, впервые глубоко и аргументированно попытавшегося систематизировать скульптуру и скульптурные элементы иноцерамовых двустворок. Не случайно его выводы явились основой той части исследования

М.М.Алиева и др. (1967), где рассматриваются вопросы унификации терминологии скульптурных элементов раковин меловых иноцерамид.

Серьезные исследования различных элементов раковин иноцерамид, которые ранее почти не анализировались в качестве таксономических индикаторов, начались в СССР в конце 60-х годов XX в. Среди публикаций наибольший интерес, по нашему мнению, представляют работы С.П.Кощбинского (1968), В.А.Глазунова (1965, 1967, 1972), Т.Д.Зоновой (1975, 1979 и др.). Некоторую лепту в решение указанной задачи пытался внести и автор (Похилайнен, 1969, 1975 и др.).

Значение работ В.С.Глазунова (1965, 1967) заключается в установлении радикального отличия прских иноцерамоидных двустворок от меловых: у первых связка расположена на пластинчатом, у вторых - на призматическом основании. Этот вывод прямо свидетельствовал о том, что прские иноцерамоиды отличаются от меловых прежде всего особенностями структуры раковины, а не внешними ее атрибутами. И, что характерно, эти особенности затрагивают один из наиболее жизненно важных органов моллюска - связочное устройство. Полученные данные позволяли утверждать таксономическую автономность прских и меловых иноцерамовых двустворок на самом высоком уровне.

Изучая связочное устройство радиально-ребристых иноцерамов кампана о.Сахалин, В.С.Глазунов в составе подсемейства *Sphenoceraminae* Heinz выделил новые роды *Schmidticeramus*, *Sachalinoceramus*, *Pennatoceramus*. В основу этого выделения были положены особенности строения и структуры связочного устройства типовых форм. К сожалению, ограничив свои исследования иноцерамами кампана, автор не смог сравнить радикальные признаки выделенных таксонов с аналогичными признаками других меловых иноцерамов. Однако если попытаться сделать такие сравнения, то окажется, что некоторые представители новых родов В.С.Глазунова несут связку, аналогичную той, которая известна у *Inoceramus* s.s. (Глазунов, 1967, табл. III, фиг. 3а, 3б; 1972, табл. III, фиг. 1б, 2а, 2б - формы иллюстрируют роды *Schmidticeramus* и *Sachalinoceramus*); другие (Глазунов, 1967, табл. IV, фиг. 1а, 1б - *Pennatoceramus*) неотличимы от связок примитивных иноцерамов сантона (группа *paucimanti*) или позднего сенона (группа балтикусидных иноцерамов).

Таким образом, хотя выводы В.С.Глазунова и свидетельствуют о высоком таксономическом разнообразии кампанских радиально-ребристых иноцерамов Сахалина, все же это разнообразие укладывается в рамки ранее описанных поздне меловых родов и подродов (*Inosagittaria* s. s., *Catasagittaria*, *Mutilloides*). Что касается радиальных ундуляций у иноцерамов тихоокеанского кампана, то, параллельно проявляясь у родственных и неродственных моллюсков той эпохи (в том числе у колпачковых гастропод), этот признак не может служить радикалом высоких таксонов.

В 70-х годах исследованию связочного устройства меловых иноцерамов посвятила большое количество работ Т.Д.Зонова. Первоначально ею было описано и изображено 10 типов связочных полосок иноцерамов позднего мела: 1) однорядный; 2) двухрядный; 3) трехрядный; 4) фигурный; 5) комбинированный; 6) срединный; 7) групповой; 8) ромбовидный; 9) треугольный; 10) шахматный (Зонова, 1975). Позднее к этому списку прибавились патутетсисовый (Зонова, Ефремова, 1976), петельчатый, бугорчатый, валагинский, шахматно-сдвоенный, сулькатосовый (Зонова, 1978_{1,2}). В последних работах все типы были распределены в надтипы по принципу рядности: однорядный надтип объединял, помимо эталонного типа, фигурный, срединный, групповой, ромбовидный, патутетсисовый, петельчатый, бугорчатый и сулькатосовый типы; двухрядный - наряду с эталонным включал комбинированный, треугольный, шахматный, шахматно-сдвоенный, валагинский типы; трехрядный надтип был представлен исключительно эталонным типом.

В сущности, после публикаций Айраги, работы Т.Д.Зоновой можно рассматривать как единственную попытку изобразить и предварительно типизировать все морфологическое разнообразие связочных полосок у иноцерамов. Эти работы показали колоссальный спектр изменчивости в строении связочных ямок, разделяющих гребней и их комбинаций на связочных полосках иноцерамовых двустворок. И, что любопытно, это многообразие далеко не исчерпывается указанными типами.

Оценка типов связочных полосок иноцерамов в качестве таксономических признаков показала их существенную неравнозначность. Так, виррация гребней и появление вставных ямок хотя и иллюстрируют морфологическое разнообразие однорядной связочной полоски и даже появление подобия двухрядных полосок (треугольный,

шахматный, валагинский типы), могут рассматриваться как вариации одного стандарта. С другой стороны, двух- и трехрядные эталонные (или комбинированные) полоски, обособленные друг от друга за счет разового или многократного линейного расширения разделяющих гребней, достаточно индивидуальны для специализированной группы сеноман-туронских иноцерамов Дальнего Востока, названных нами *Pargamentia*.

Особый интерес представляет связочное устройство, описанное Т.Д.Зоновой (1980) для одной из кампанских иноцерамовых двустворок Средней Азии - "*Inosagamis*" *djusalienis* Soboleva.

Рассмотрев особо устроенную лигаментную трубку, выполненную кальцитом или полую и не имеющую следов расчлененной связки, Т.Д.Зонова делает справедливый вывод о возможной принадлежности носителей подобного связочного устройства к особому роду, а, возможно, и таксону более высокого ранга.

Интересные данные получены Т.Д.Зоновой (1984) по систематике радиально-ребристых иноцерамид кампана Северной Пацифики. Выделенный ею новый род *Ordinatosegamis* несомненно обладает признаками, позволяющими определять автономность предложенного таксона. Прежде всего эта автономность подтверждается специфическим строением раковинного вещества лигаментата или каллума, по Т.Д.Зоновой (1982, 1984). Мы продолжаем пользоваться термином, введенным в литературу В.С.Глазуновым, не будучи вполне уверенными в полном функциональном и структурном соответствии лигаментата - каллуму фолатид.

Материалы Т.Д.Зоновой по строению связочного устройства мелевых иноцерамов явились ценным вкладом в исследование этого важнейшего элемента строения данных моллюсков, во многих случаях определяющего надеждовой статус тех или иных групп иноцерамовых двустворок.

Некоторые ранее не изученные элементы раковины иноцерамов были описаны С.П.Кощубинским (1963, 1968). Особо отметим установленные им так называемые "внутреннюю пластину" (вероятный аналог умбональной септы), пластинчатые ребра, как особый скульптурный элемент у иноцерамов, нерасчлененную связку позднесенонских иноцерамов Украины (деградированную, по Кощубинскому).

Исследования автора, направленные на создание непротиворечивой системы иноцерамовых двустворок, начались с конструиро-

вания неофициальных групп среди малозученных иноцерамов неокома (Похиалайнен, 1969_{1,2}). Детальное изучение неокомских иноцерамов позволило выявить среди них виды, обладающие уникальными особенностями (трапецеидальной площадкой, особой структурой и распределением раковинного вещества и т.д.). По этим особенностям, а также по общеморфологическим признакам раковин автором были выделены среди неокомских иноцерамов шесть подродов рода *Inoceramus* (из них три - новых): *Anoraea Eichwald*, *Neosomiceramus Pochialaunen*, *Heteropteria Pochialaunen*, *Taenicoceramus Heinz*, *Mutiloides Brongniart*, *Coloniceramus Pochialaunen* (Похиалайнен, 1972). Тогда же было показано, что настоящих *Inoceramus* (s.s.) в неокоме нет.

Последующие исследования позволили определить анопей, таеницерамов, митилоидов, неокомицерамов в качестве стандартных, примитивно устроенных групп иноцерамид, без особых изменений развивавшихся на протяжении всего мелового периода, тогда как *Coloniceramus*, *Heteropteria* и настоящие иноцерамы представляли собой особые конструкции иноцерамовых двустворок, эпизодически появлявшиеся в течение мелового периода (Похиалайнен, 1972).

Автор, располагая большим материалом по иноцерамам всего мелового периода, описал новые "узлы" раковин, никогда не рассматривавшиеся прежде (шарнирная связка, умбональная септа и т.д.). Была сделана также попытка унифицировать систему вариаций связочной полоски (Похиалайнен, 1977). Были описаны новые конструкции иноцерамов - особые специализированные роды - *Pergamentia* (сеноман-турон), *Korjakia* (маастрихт), *Pelelcera* (поздний турон-коньяк); сделана попытка рассмотреть полученные данные в виде непротиворечивой системы, которая бы связала данные автора с материалами других исследователей и учитывала сведения по всем элементам раковины иноцерамовидов, соподчиненным иерархически (Похиалайнен, 1977, 1980_{1,2}, 1981, 1982).

Т р е т ь и п у т ь, который так или иначе выводил исследователей на систематический анализ иноцерамов, практически не имеет истории. Это направление требовало тщательного изучения ископаемых иноцерамовых п о п у л я ц и й, популяционной изменчивости, динамики структуры популяций. Лишь вкратце автор касался этого вопроса в некоторых работах, когда речь шла о соотношениях моментов трансформации популяций с моментами появления, развития, и элиминации новых типов иноцерамовых моделей.

Следует отметить, что исследование ископаемых популяций посвящено мало работ. Наиболее значительными из них являются работы Д.И. Тесакова (1978) по колониальным кораллам палеозоя и В.А. Захарова (1981 и др.) по преско-неокомским бужлям.

Несомненно, использование популяционного анализа в целях систематики иноцерамов - это обнадеживающая перспектива, для которой из прошлого можно взять лишь исследования тех авторов, которые подробно описывали изменчивость ископаемых биологических сообществ, могущих быть отождествленными с ископаемыми популяциями.

Типы иноцерамовых моделей

Ископаемый мир предоставляет его исследователям весьма ограниченный набор вещественных свидетельств, по которым можно опознать и разделить его представителей. У иноцерамов и иноцерамоподобных двустворок такие свидетельства включают типы раковинной структуры, особенности строения и соотношения экто- и эндо-стракума, их поведение в области связки, морфологические вариации связочного устройства, некоторые детали внутреннего строения моллюсков, данные по общей морфологии створок (макушки, вздутость, соотношение створок и их очертание и т.д.), сведения о скульптуре и ундуляции раковин иноцерамовидов.

Возникают вопросы: какие из указанных признаков могут служить дискриминантами при попытках типизировать иноцерамоподобные двустворки? Какова их соподчиненность? Какие из них конвергентно повторяются и могут считаться радикальными лишь в определенных пределах и какие уникальны по своей природе и в этом плане представляют собой суперрадикалы типов?

Разработав цену деления, можно, казалось бы, установить систему объекта. Но иногда оказывается, что дискриминанты одного ранга (например, очертание или скульптура) в одних случаях определяют лишь экстремальные формы изменчивости в локальной популяции, а в других - приобретают весомость радикалов высоких таксонов.

Иноцерамовые двустворки в большинстве представлены равностворчатыми раковинами, и лишь среди меловых "иноцерамов" значительную часть составляют неравностворчатые представители. В развитии иноцерамовидов то появлялись, то исчезали группы с

расчлененной связочной полоской и со связками, не разделенными системой ямки-гребни; группы, обладающие умбональной септой и не имеющие ее; группы, идентичные по общей морфологии створок или характеру ундуляций раковины, но различающиеся по всем другим признакам, или, наоборот, несомненные надежные локальные популяции, где демонстрируется широчайший диапазон изменчивости по тем же параметрам.

Все сказанное - общеизвестные факты, и они свидетельствуют о том, что наиболее стабильным признаком "иноцерамов" является призматический эктостракум иноцерамовый слой, мощный или тонкий, сложноустроенный или простой, но всегда достаточно узнаваемый. Если говорить еще более общо, то для систематических операций с "иноцеррами" первоочередное значение имеет раковинная структура, иначе говоря, комбинация экто- и эндостракума как продукта жизнедеятельности активных направляющих (по Северцову) органов животного-носителя раковины. В этой связи особую значимость имеет тип раковинной структуры в наиболее жизненно важном пункте организма - замковой части сочленения створок.

Морфология связочной области (связочная площадка, умбональная септа и т.д.) приобретает особую ценность для систематизации иноцерамов лишь в том случае, если она привязана к основанию - раковинной структуре моллюска.

Столь же важным признаком, по-видимому, является рисунок мускульной системы у иноцерамов, но, к сожалению, его трудно практически применить из-за недостаточности необходимых сведений. Данные по общей морфологии створок иноцерамовых двустворок, по характеру скульптурных элементов и ундуляций раковин постоянно использовались в надвидовой систематике моллюсков и часто представлялись как наиболее радикальные. Но практика показала, что лишь в особых нестандартных случаях эта группа признаков не подчиняется, а коррелируется с признаками более высокого ранга. С учетом вышесказанного автор рассматривает иерархию признаков, определяющих иноцерамовые двустворки, в следующем направлении: структура раковины (экто- и эндостракум) → структура раковины в области связочного устройства → морфология связочной площадки и ее элементов (= рисунок мускульной системы) → общая морфология раковины → морфология ундуляций, скульптура раковины.

В этом порядке указанные признаки и будут рассмотрены ниже.

Структура раковины и типы иноцерамовых двустворок

Особенности раковинной структуры иноцерамовых двустворок прежде почти не привлекались в целях их типизации. Предположительно одним из критериев автономности палеозойских иноцерамовидов считалось вероятное отсутствие у них эндостракума. Бесспорно интересными оказались данные, свидетельствующие о том, что у орских "иноцерамов" эктостракум не переходит в область связки.

Оригинальные раковинные конструкции меловых иноцерамов прежде вообще не были известны. Однако еще далеко неполные данные автора уже позволили выявить значительную переменчивость количественных и качественных параметров раковинной конструкции именно у последних.

Количественные параметры определяют толщину экто- и эндостракума, их соотношение, размеры вторичных элементов, слагающих внешний и внутренний раковинные слои. Качественно могут быть охарактеризованы типы структуры слоев остракума, появления особых дополнительных слоев, минералогия карбонатов, образующих раковину, и т.д.

Методически попытка типизировать структуру раковины меловых иноцерамов осуществляется автором следующим образом: за норму принимается эмпирически установленная наиболее простая и достаточно широко распространенная структура, названная здесь элементарной; далее рассматриваются все сколько-нибудь существенные отклонения от нормы, иначе говоря, структуры аномальные. В результате может быть представлен типоморфный ряд изменчивости структуры раковины у иноцерамид, служащий основанием для последующих систематических построений. Таким же способом автор исследует и другие признаки, определяющие иноцерамов.

В схеме соотношения элементарной и аномальных структур могут быть представлены следующим образом:

1. Структура элементарная (СЭ). Энто- и эктостракум умеренно или слабразвитые, толщиной до 1 мм. Некоторые углубления связочного и переднего краев - обычное проявление неравномерности распределения остракума в плоскости ра-

ковины. Минералогия стандартная: листоватый арагонитовый - внутренний остракум; призматический кальцитовый - внешний.

2. Аномальные мощности (CA_1) остракума и его отдельных слоев (экто- и эндостракум); каждый в отдельности или вместе они значительно превышают по толщине раковинный слой при СЭ.

3. Аномальная структура и минералогия эндостракума (CA_2) - не только листоватая арагонитовая, но и кальцит-арAGONитовая, кальцитовая, петельчатая, перекрещенно-листоватая, комбинированная.

4. Аномальные структуры эктостракума (CA_3) - на теле раковины и в области связки резко увеличивающиеся мощности эктостракума при переходе в тело лигаментата, появление сложных внутренних структур тела лигаментата, в том числе образование шарнирных, угловых лигаментатов и т.п.; отмечаются двужлобные и многослойные эктостракумы, присутствие кальцитовых непризматических прослоев в призматическом "иноцерамовом" слое.

5. Аномальные раковинные наслоения (CA_4) в макушечной области некоторых моллюсков (например, колпачки призматического строения под эндостракумом).

В настоящем разделе типы раковинной структуры иноцерамов представлены в достаточно общем виде. Более подробно они будут рассмотрены при разборе основных признаков конкретных надвидовых таксонов, причем следует иметь в виду, что изучение раковинной структуры иноцерамов еще только начинается, и можно без боязни предсказать появление еще более удивительных аномальных структур.

Морфология связочной площадки

Автор (Похилайнен, 1977) уже пытался рассмотреть типы морфологии связочной площадки у меловых иноцерамов. Одним из основных элементов связочной площадки (СПл) является связочная полоска (СП). За норму (СПЭ) у иноцерамов была принята однорядная СП, образованная элементарным чередованием субовальных ямок и разнохарактерных гребней (иноцерамидный тип СП, по автору). Наиболее существенные отклонения от нормы заключаются в следующем:

1. СПА₁ - появление аномальных СП без нарушения

субстрата лигамента: а) появление двухрядных и многорядных СП; б) вставных ямок; в) чередующихся узких и широких СП; г) резкое изменение морфологии связочных ямок от макушки к заднему краю.

Т.Д. Зонova в своих работах рассмотрела многие варианты аномалий СП этого типа.

2. СП₂ - появление двухрядных СП на расслоенном субстрате лигамента (шарнирные связки, по автору).

3. СП₃ - появление СП, конвергентно повторяющих таковые у иноцерамовых двусторок прошлого (изогномидный тип СП и нерасчлененные СП).

4. СП₄ - продолжение СП вперед от макушки, иногда с образованием переднего крыловидного выступа.

Естественно, морфология связочной площадки иноцерамов - это не исключительно морфология связочной полоски. Как справедливо показал еще Айраги (Aragi, 1904), связочная полоска может занимать всю или частично плоскость прилегающей поверхности связочной площадки. Если первый случай считать нормой, то аномальным представляется появление следующих элементов в плоскости СП:

- 1) умбоанальной септы;
- 2) трапециевидальной площадки;
- 3) некоторых дополнительных элементов СП (зубовидные выросты, продольные и поперечные пазы и валы и т.д.).

Возможно, некоторые из этих аномальных элементов и не имеют прямого функционального отношения к связочному устройству, а лишь образуют вместе с ним некий "территориальный комплекс". Этого вопроса мы коснемся в связи с рассмотрением других элементов внутреннего строения иноцерамов.

Мускульная система и другие элементы внутреннего строения

В коллекции автора, как, видимо, и в коллекциях других палеонтологов - исследователей иноцерамов, найдется не более 20 экземпляров раковин, на которых более или менее сохранились отпечатки, дающие представление о мускульной системе моллюсков.

Следует отметить, что и автором, и другими исследователями (например, Jones, Gussak, 1960) большая часть годных для анализа отпечатков наблюдалась у форм одной, довольно примитивной и консервативной, формы иноцерамов (крипсиевидные и лабиатиформные иноцерамы). Естественно, делать далеко идущие выводы о состоянии мускульной системы у всех иноцерамов явно преждевременно. Но некоторые умозаключения напрашиваются уже сейчас.

1. У ряда примитивных иноцерамов мела мускульная система напоминает таковую у бухий (Захаров, 1961): задний мускульный отпечаток неправильно овальный, иногда изоморфный, передний — очень небольшой (точечный, дельтовидный, в форме апострофа) или редуцирован. След прикрепления мускула линейный — сплошной, рванный, точечный, тянется вперед под макушку или пересекает ее. Задний мускул блуждающий от спинной части к заднему краю.

В непосредственной близости от макушки-свальной довольно крупный след pedalного (?) мускула.

2. Если умбональная септа некоторых иноцерамов функционально аналогична миофоре и другим подобным внутренним пластинам — носителям переднего мускула, то подобные мускульные системы следует отличать от вышеописанной.

3. Вероятно, рисунок мускульной системы часто совпадает с начертанием концентрических ундуляций и ими затушевывается. Иногда в средне-задней части таких раковин на отпечатках концентрические ундуляции заметно деформированы. Можно предположить, что очертание деформированной части соответствует очертанию заднего мускула, подобного таковому у митилусов.

4. Автор (Похиалайнен, 1969_{1,2}) описал некие округлые отпечатки в передней части колоницерамов. Возможно, они соответствуют передним или pedalным мускулам.

Из изложенного ясно, что наблюдается определенное разнообразие в строении мускулов у меловых иноцерамов, однако этот вопрос требует еще дополнительных исследований.

Среди других элементов внутреннего строения интересна система параллельных штрихов на ядрах колоницерамов, протягивающихся согласно удлинению раковины вдоль переднего и заднего склонов, но исключительно на правых створках. Внутренняя часть раковины под трапециевидной площадкой тех же моллюсков обычно рассечена в задне-верхней части серией зубчиков. Эти элементы, как и ра-

диальный желоб позднеэоценовых *Endocostea*, могут пока восприниматься лишь как "информация к размышлению".

Общая морфология створок

Вопросы типизации иноцерамовых раковин в связи с их общеморфологическими особенностями подробно рассмотрены многими исследователями, в частности М.А.Пергаментом (1965), М.М.Алиевым и др. (1967), В.П.Ефремовой (1978) и др. В этих работах затронуты вопросы морфометрии, онтогенетического развития раковин, а результаты такого рода наблюдений могут определенным образом характеризовать особенности внутривидовой изменчивости некоторых сообществ иноцерамов.

К сожалению, использование морфометрии при анализе раковин иноцерамов затрудняется неполной сохранностью остатков и поствозрастной деформацией раковин. В связи с этим остановимся на двух существенных особенностях общей морфологии створок иноцерамов — равно- и неравностворчатости раковин и конвергентном формообразовании у иноцерамов.

Равно- и неравностворчатость. Среди меловых иноцерамов значительная их часть представлена равностворчатыми формами. Исключительно равностворчатые иноце­рамоидные двустворки конструировали соответствующие ассоциации и в домеловое время. Однако начиная с волжского времени и вплоть до сантона среди иноцерамов постоянно присутствуют и неравностворчатые группы.

Иноце­рамы по неравностворчатости подразделяются, если так можно выразиться, на два типа: а) слаборавностворчатые иноце­рамы, обладающие тенденцией к равностворчатости. Они появляются в популяциях равностворчатых иноце­рамов как элементы рядов изменчивости этих популяций; б) неравностворчатые и супернеравностворчатые иноце­рамы, образующие автономные системы.

Створки этих двух типов различаются по степени выпуклости, положению макушек, их возвышению над связочным краем и другим конструктивными особенностям, иногда по характеру орнаментации (как у вольвице­рамов).

Конвергентные, оригинальные и уникальные формы у иноце­рамов. Иноце-

рамы поражают разнообразием форм. Наряду с уникальными, неповторимыми конструкциями многие группы конвергентно повторяют известные модели других неродственных двустворок, что нередко приводило к описанию иноцерамов как представителей других двустворок (*Buchia, Posidonoidea*) или находило отражение в названиях отдельных видов.

Среди иноцерамов, обладающих специфической раковиной, можно выделить следующие:

1. Л а м а р к о и д н ы е (вздутые равностворчатые раковины настоящих иноцерамов);
2. К о л о н и к у с о в ы е (резко неравностворчатые, часто изогнутые в виде бананового плода);
3. В о л ь в и ц е р а м о в ы е (инволютные, створки по-разному скульптурованы);
4. К р е м н е ц е р а м о в ы е (устрицевидные).

Почти все прочие раковины так или иначе напоминают других представителей известных двустворок. Объединяя их по принципу конвергентного сходства, можно четко представить себе общую форму каждой группы. Нижеприведенный перечень, по нашему мнению, достаточно полно передает морфологическое разнообразие иноцерамов мелового периода (вместе с указанными выше оригинальными и уникальными морфотипами):

5. И з о г н о м о р ф н ы е;
6. П о с и д о н и е ф о р м н ы е;
7. К о л ы м и е ф о р м н ы е;
8. Л и м о ф о р м н ы е;
9. П а н о п и е ф о р м н ы е;
10. М и т и л о и д н ы е;
11. М и е- и ф о л а д о м и е ф о р м н ы е;
12. Б у х и е ф о р м н ы е.

Как видно из изложенного, подавляющее большинство морфотипов близко напоминают равностворчатые двустворки (5-11), за исключением бухиеморфных иноцерамов (12).

Ундуляции и другие скульптурные элементы

Нет необходимости специально доказывать целесообразность выделения трех типологических видов скульптурных украшений раковин меловых иноцерамов: ундуляций, пластично деформирующих всю раковину, лепной скульптуры, украшающей только ее поверхность, и знаков нарастания. Концентрические и радиальные ундуляции рельефно выделяются как на поверхности раковины, так и на внутреннем ядре, и обычно являются наиболее доступным материалом для исследователей иноцерамовой скульптуры.

Вопросы типизации скульптурных элементов иноцерамов подробно освещены в трудах Гейнца (Heinz, 1932), а позднее М.М. Алиева и др. (1967). Система, унифицирующая скульптурные элементы раковин иноцерамов, представляется советским авторам в виде схемы: выделяются типы складок-ундуляций по их положению относительно поверхности раковины - на ядре, на наружной и внутренней поверхностях раковины; каждому типу в принципе соответствует идентичный набор элементов, определяющих общую геометрию, рисунок складок-ундуляций - концентрические, радиальные, косые. Каждая скульптура включает элементы, отражающие ее поперечное сечение, отношение к линиям нарастания и взаиморасположение. Концентрические складки-ундуляции включают: 1) линии нарастания; 2) полосы нарастания; 3) гребни; 4) кольца; 5) ободки; 6) волны; 7) гребневые ободки; 8) кольцевые ободки; 9) морщины; радиальные - 1) радиальные ребра; 2) фестончатые ребра; 3) радиальные борозды; косые - 1) поперечные и 2) расходящиеся ребра.

Предложенная модель в целом отражает представления Гейнца о системе скульптуры у иноцерамов в более концентрированном виде.

Своеобразным типом концентрической скульптуры является, по мнению автора, того же рисунка впадины или уступы, отклоняющие на разных стадиях роста макушечную часть раковины от нижней.

Использование скульптурных вариаций для иноцерамовой систематики потребует специальной аргументации, но уже сейчас необходимо указать, с одной стороны, на широкий диапазон из-

менчивости скульптуры даже в пределах одной локальной полиморфной популяции иноцерамов и, с д р у г о й, на параллельное (или конвергентное) развитие однотипной скульптуры у близкородственных, отдаленнородственных иноцерамов или даже неродственных моллюсков. Наконец, могут быть обособлены замкнутые системы раковинных ундуляций, характерные для отдельных специализированных групп и не имеющие аналогов.

Корреляция признаков

Взаимозаменяемость признаков

Типы иноцерамовых моделей

При попытке проводить корреляцию признаков иноцерамид эмпирически четко устанавливается общий принцип: чем проще устроены раковина и ее связочная конструкция, тем большим диапазоном изменчивости обладают подчиненные им признаки. У раковин, имеющих аномальные структуры — экто- и эндостракум, сложное лигаментное устройство, подобный набор вторичных признаков ограничен. Иногда они сами по себе аномальны и не вписываются в стандартный набор изменчивости подобных признаков. В этих случаях они коррелируются и могут быть взаимозаменяемы с основными определяющими показателями рассматриваемых моделей иноцерамов.

Особый тип иноцерамовых моделей образуют иноцерамы с просто-устроенной раковиной (тонкораковинные иноцерамы с элементарной структурой экто- и эндостракума, с примитивным связочным устройством). Этот тип раковины развивался в течение всего мелового периода, и в этом смысле он представляет собой с т а н д а р т н у ю систему иноцерамид как для рассматриваемой группы моллюсков, так и для времени существования этой группы.

Ф о р м а стандартных иноцерамов изменяется в широком диапазоне. Однако она всегда заимствована у тех или иных неродственных двустворчатых моллюсков — изогномонов, сидоний, бухий, лим, митилюсов и др. Комбинация основных определяющих признаков с той или иной формой раковины оконтуривает объем подтипов стандартных иноцерамов, хотя автор и отдает себе отчет в некоторой искусственности подобной подсобной типизации.

У н д у л я ц и и стандартных иноцерамов представляют весь набор известных вариаций скульптурных элементов и их комбинаций (за редкими исключениями) у иноцерамовых двустворок. В каждом

подтипе эти наборы выстраиваются в гомологические ряды изменчивости. Подобные ряды в полном или усеченном виде могут быть выделены не только у стандартных типов иноцерамов.

Иноцерамы, у которых фундаментальные признаки кардинально отличаются от стандартных, физиологически (и морфологически) ориентированы в том или ином направлении. Часто они представляют уникальные типы иноцерамовых моделей, названных здесь с п е ц и а л и з и р о в а н н ы м и. Количество подобных типов, вероятно, превышает число, известное автору по своим данным и материалам других исследователей. Пока же в качестве специализированных могут фигурировать несколько рассматриваемых ниже типов иноцерамовых моделей.

1. Хорошо развитый эктостракум, мощный лигаментат. Связочная полоска прямая или вогнутая внутрь в виде узкого прямоугольника, однорядная с многочисленными узкими (иногда щелевидными) связочными ямками, разделенными острыми или уплощенными одиночными гребнями. Иноцерамы - равностворчатые, крупные, иногда гигантских размеров. Раковина смята концентрическими ундуляциями, на которые иногда накладывается радиальная рамка. Концентрические ундуляции разнообразны. Помимо тех, которые характеризуют ряды изменчивости стандартных моделей, встречаются особые типы ундуляций - ободки, в комбинации с радиальными складками либо самостоятельно образующие особую архитектуру ядра и раковинной поверхности.

Данный тип иноцерамовых моделей распространен исключительно в позднем туроне-сеноне (до кампана включительно) и, по нашим представлениям, иллюстрирует род *Inosegamas* в узком смысле или специализированный подрод *Inosegamas* (*Inosegamas*) повсеместно на земном шаре.

2. По основным показателям этот тип дублирует первый. При прочих равных условиях раковины второго типа отличаются неравностворчатостью.

Время распространения иноцерамов, представляющих настоящую модель, - поздний турон-коньяк. В схеме они отнесены к *Inosegamas* (*Tethiosegamas*).

3. Раковины обладают мощным эндо- и эктостракумом. Эндостракум листоватой и более сложной текстуры. В прираковинной части раковина трехслойная - под эндостракумом расположен призматического строения колпачок. На внешней поверхности лигаментата - по-

разному скульптурированная трапециевидная площадка. Связочная полоска короткая, изогномидного типа, слабо расчленена или отсутствует. Переднее крыло лигаментата гипертрофировано.

Подобному типу соответствует особая форма иноцерамсв - предельная неравностворчатость; створки часто изогнуты в виде бананового плода; левая створка грифоидно-загнутая, правая - "пинновидная". Раковина обычно гладкая, реже - ундулированная слабыми концентрическими морщинами.

Третий тип иноцерамовых моделей известен в узком временном интервале (поздний готерив-ранний баррем) исключительно в пределах Северной Пацифики. Он представляет выделяемое нами семейство *Coloniceramidae*, род *Coloniceramus*.

4. Раковины с хорошо развитым эндо- и эктостракумом и мощным лигаментатом (особенно развито его переднее крыло). Связочная полоска короткая, разнообразной конфигурации (узкотреугольная - переднее ограничение SP значительно меньше нижнего; широкоугольная - переднее ограничение равно нижнему).

К настоящему типу относятся только неравностворчатые иноцерамы. Общая форма - бухиевидная; правая створка - изогноморфная. Раковины либо гладкие (только знаки нарастания), чаще - с редкими морщинами на поверхности створок, реже - с систематическими гребневидными возвышениями.

Данный тип иноцерамовых моделей известен в позднем готериве повсеместно в пределах Бореального пояса и объединяет представителей рода *Heteropteria*.

5. Раковины с мощным остракумом, особенно в области связки. Лигаментат часто достаточно изолирован от эктостракума и имеет блоково-листоватую, нерасчлененную на призмы текстуру. Лигаментат имеет тенденцию к скручиванию жгутом. SP часто дифференцированная (двух- и трехрядная, реже однорядная); ямки секционно меняют конфигурацию; нередко на связочной площадке отмечается умбоальная септа.

Раковины исключительно неравностворчатые; встречаются скошенные формы. На поверхности раковин нередко наблюдаются колесообразные перегибы. Поверхность раковин гладкая, либо осложненная указанными перегибами, либо несущая невыразительные концентрические ундуляции по типу асимметричных гребней.

Распространение модели ограничено пределами Северной Пацифики (сеноман-ранний турон до начала сенона). Объединяет пред-

ставителей рода *Pelegamantia*.

6. Раковины обладают мощным, часто достаточно автономным лигаментатом сложного строения, представляющим комбинацию лигаментата I-2 (система призм, образующих "елочкообразную" или веерную текстуру) и 5 типов (блоково-слоистая, пластинчатая система). Раковины равностворчатые, обыкновенно несут радиальные ундуляции.

Тип подробно исследован Т.Д.Зоневой (1984) при описании ее рода *Ordilatosagams*, распространенного в кампане Северной Пачифики.

7. Раковинный слой, сохранившийся только в области лигаментного устройства, очень мощный и сложносконструированный. Связочная полоска дифференцирована на два автономных ряда, каждый из которых располагается на изолированном основании (утолщенный и трансформированный в области связки двухслойный эктостракум). Основания *СШ* сочленяются друг с другом шарнирным способом через систему пазов и валиков. Связочные полоски обоих рядов подобны или отличаются друг от друга.

Иноцерамы равностворчатые (?), несхоженные. Ундуляции типа концентрических ободков.

Рассматриваемый тип строения обнаружен у иноцерамов из поздне-туронских-коньякских отложений Северо-Западной Камчатки. Автором предлагается отнести иноцерамы с указанными признаками к новому роду *Pelelsegams*, приняв за генотип описанный автором "*Inosegams*" sp.1 (Покилайнен, 1977, табл. II, фиг.4, 4а, рис. 2,3), дав ему название *Pelelsegams victor Pochialaunen* sp.nov.

8. Раковины обладают мощным остракумом. Связочная полоска по общей конструкции близка к таковой первого типа: "Раковина сильно неравностворчатая с вздутой, а у типичных представителей завернутой макушкой на левой створке, которая часто бывает гладкой. Правая створка концентрически ребристая, сравнительно маленькая, как бы образующая крышку" (Основы палеонтологим, 1960, с.80).

Из сказанного ясно, что речь идет об известном специализированном роде иноцерамов - *Volvisegams*, почти повсеместно распространенном в раннем сеноне.

9. Раковинное вещество распределено в плоскости створок крайне неравномерно. Эндостракум неизвестен. Эктостракум в прилигаментной части (сзади от макушки) заметно утоньшается, в

средней и передне-нижней частях - значительно более мощный. Лигаментат усиленный, но неправильно изогнутый, как и линия связочного края. Связочная полоска по строению близка к таковой I, 2, 8 типов, однако плоскость ее неправильно изогнута. Впереди от связочной полоски расположен щелевидный паз.

Равностворчатая, но неравносторонняя раковина устроена весьма своеобразно. Утоньшенная раковина вблизи макушки уплощенная и несет следы концентрических ундуляций, имеющих на поверхности раковины и на ядре. Вся остальная часть раковины расположена по отношению к уплощенной плоскости почти под прямым углом; знаки нарастания на этой поверхности делают ее подобной поверхности устриц; на внутренней части раковины она не выражена.

Представители этого типа составляют род *Stenioscaphites*, широко известный в позднем туроне-коньяке многих районов земного шара.

10. Эндо- и экостракум достаточно хорошо выражены. В области связочной площадки наблюдается заметное утолщение призматического остракума без изменения строения и соотношения отдельных призм. Связочная полоска не расчленена системой ямки-гребни, иногда с бороздками, параллельными ее удлинению. Раковина равностворчатая, неравномерно скульптурированная концентрическими складками.

Модель объединяет исключительно иноцерамоподобные двустворки позднего маастрихта Дальнего Востока - род *Kogjakia*, описанный автором из Корякского нагорья.

11. Соотношение лигаментата и остракума подобно таковому у предыдущего типа. Мантийная линия непрерывная; задний мускул смешен в низ раковины и по очертаниям напоминает задний мускул дрейзенид.

Связочная полоска элементарная, однорядная, расположена в верхней части лигаментата. Раковины покрыты правильной концентрической ребристостью, более или менее равномерной или равномерной только в верхней части раковины. Спереди и сзади ребра доходят только до уровня мантийной линии.

Модель повсеместно представляет группу среднеальбских-ранне-сеноманских иноцерамов, относимых нами к роду *Gnesioscaphites*.

12. Тонкораквинные фоладомиевидные иноцерамы. Сведения о расчленении связочной полоски отсутствуют. Скульптурованы осо-

бого рода комбинированной концентрической и радиальной ребристости.

Этот тип иноцерамов распространен в высоких слоях маастрихта многих стран и представляет род *Teniprteria*.

13. Данная модель изучена Т.Д.Зоновой (1980₁). Раковина имеет призматический эктостракум, который у наблюдаемых экземпляров сильно перекристаллизован (призмы выполнены железистым доломитом с включениями серицита).

В области сочленения створок трубчатые образования выполнены пластинками кальцитового состава. Наибольший диаметр они имеют в подмакушечной части. "По направлению к заднему краю они постепенно сходят на нет, а по направлению к переднему как бы разворачиваются и постепенно переходят в пластины переднего бока. Образуются они из внутреннего раковинного слоя и имеют массивную скульптуру... При полной сохранности раковины эти полости (места размещения трубок. - В.П.) прикрываются снаружи призматическим слоем, и тогда фиксируется лишь гребень, по которому происходит сочленение обеих створок" (Зонова, 1980₁, с. 51). Т.Д.Зонова также указывает на отсутствие у данного типа иноцерама следов расчлененной связки и рекомендует рассмотреть вопрос о возможном выделении представителей такого типа в "самостоятельный род, а возможно, и в таксон более высокого ранга" (Там же, с. 51).

Рассматриваемый тип наблюдался только у вида *djuvaliensis* *Soboleva* (Зонова, 1980₁) из кампанских отложений Средней Азии.

Автору посчастливилось наблюдать и другие конструкции иноцерамов. К сожалению, эти находки свидетельствовали лишь о самостоятельном строении связочного устройства и лигаментата их носителей. Однако для серьезной корреляции этих оригинальных остатков с другими составляющими раковины (общеморфологическими, скульптурными элементами и т.д.) материала еще недостаточно.

14. Специализированное лигаментное устройство, образованное мощным призматического строения лигаментатом. Связочная площадка дифференцирована на связочную полоску - четырехугольную, образованную всего четырьмя лигаментными ямками, разделенными одиночными гребнями, украшенными на концах шипами, и широкую гладкую площадку под связочной полоской. Со стороны лигаментации на лигаментате имеется паз, видимо, для его большей устойчивости в плоскости раковины.

Рассмотренное устройство обнаружено автором в готериве Северо-Западной Камчатки. К сожалению, неизвестна раковина, которой это устройство принадлежит.

15. Другое оригинальное связочное устройство принадлежит правой, фрагментарно сохранившейся створке крупного неизвестного иноцерама, описанного автором (Похиалайнен, 1969_I). Раковина обладает необычайно развитым лигаментом. Особой мощности он достигает в примакушечной части у переднего края, где в поперечном срезе переднее крыло лигамента имеет широкоовальное, почти округлое очертание.

Связочная площадка начинается от макушки и имеет форму остроугольного и прямоугольного треугольника, короткий катет которого расположен на перегибе, разделяющем переднее и заднее крылья лигамента. Плоскость связочной полоски у макушки перпендикулярна плоскости сочленения створок; далее к заднему краю плоскость связочной полоски становится почти параллельной плоскости сочленения створок. Вначале связочная полоска занимает всю плоскость прилегающей поверхности лигамента, ближе к заднему краю — лишь ее часть.

Связочные ямки неодинаковой длины и ширины располагаются в плоскости связочной полоски секциями, по две-три на одном уровне. Гребни между ними широкие, сложенные центральной продольной впадиной; иногда в середине гребня впадина расширяется и углубляется в виде буквы "0". Наиболее узкие и несистематичные лигаментные ямки группируются в примакушечной части; секции с более широкими и правильными ямками располагаются в остром углу связочной полоски. Количество неодинаковых по размерам лигаментных ямок составляет около 10 (Похиалайнен, 1969_I, табл. XXI, фиг. 1-2).

Поверхность створок лишена каких-либо скульптурных украшений. Раковина крупная, косотреугольной формы, слабовыпуклая.

Рассмотренный тип иноцерамовой раковины обнаружен автором в готеривских отложениях Северо-Западной Камчатки.

Таким образом, помимо группы стандартных иноцерамов, в системе этих двустворок могут быть выделены 15 типов иноцерамовых моделей особой конструкции. Каждая из них отвечает, вероятно, самостоятельному высокому таксону в системе иноцерамов. Естественно, последние два типа трудно рассматривать в качестве моделей самостоятельных родов из-за скудности материала. Тем не ме-

нее, все вышеизложенное позволяет сконструировать схему систематики иноцерамовых двустворок на надвидовом уровне.

Система иноцерамовых двустворок

Выделенные типы иноцерамовых моделей представляют собой основу, на которой может быть разработана система иноцерамовых двустворок. Естественно, что каждый из выделенных типов - это оригинальный род иноцерамов. Почти все указанные роды мы оставляем в составе семейства *Inoceramidae* Heinz, 1932. Исключение составляет третий тип, выделенный ранее автором как род *Coloniceramus*. По основным признакам он существенно отличается от других представителей гейнцовского семейства, поэтому есть смысл в еще большем его систематическом обособлении от прочих иноцерамовых двустворок. В настоящей работе колоницерамы представляют автономное семейство *Coloniceramidae* Pochyalaynen, *fam. nov.*

Самостоятельность стандартных иноцерамов, как особой категории иноцерамид, не вызывает сомнений. Некоторые трудности возникают при решении вопроса о ее наименовании. Ранее автор склонялся к мысли о выделении стандартных иноцерамов в объеме самостоятельного рода. Однако критическая оценка признаков этой группы иноцерамид показала целесообразность отнесения их к роду *Inoceramus*. В этом случае всех стандартных иноцерамов межа объединяет их принадлежность к группе подродов, в основу выделения которых заложены обобщенные морфологические признаки (вытянутость по длине, по высоте, равно- и неравностворчатость, положение плоскости Ш относительно макушки и т.д.). К числу этих подродов автор относит *I. (Anoraea)* Eichwald, *I. (Birostrina)*, Sowerby (= *Taenicoceramus* Heinz), *I. (Cataceramus)* Heinz, *I. (Mytiloides)* Brongniart, *I. (Nescomiceramus)* Pochyalaynen, *I. (Sergipia)* Maury, *I. (Spiridoceramus)* Heinz.

Специализированная ветвь рода *Inoceramus* включает прежде всего род *Inoceramus* (s.s.) Sowerby. В рассматриваемой системе эта ветвь включает подроды *Inoceramus* (*Inoceramus*) Sowerby (позднетуронские-коньякские ламаркоидные иноцерамы) и *I. (Tethyoceramus)* Heinz, к которому, помимо видов, указанных Ж. Сорне (Sornay, 1980), мы относим и дальневосточный *I. (T.) mibaensis*.

В качестве автономных родов, но достаточно близких специализированной ветви рода *Inoceramus*, нами выделяются *Volvisceramus Stoliczka* и *Степшосерамис Heinz*. Таким же самостоятельными специализированными родами представляются *Heteropteria Pochialaunen*, *Pergamentia Pochialaunen*, *Korjakia Pochialaunen*. Среди них могут быть обособлены и *Gnesiosceramus Heinz*. Близкие к нему северотихоокеанские иноцерамы могли быть выделены, по мнению автора (Похиалайнен, 1981), в качестве особого рода, но, как показали исследования Т.Д. Зоновой (1980₂) и наши материалы, последние также принадлежат роду *Gnesiosceramus*.

Условно к иноцерамидам нами относится и *Turkmenia Krimholtz*, а иноцерамовые двустворки, обладающие шарнирной связкой (Похиалайнен, 1977), - к новому роду *Pelelceramus Pochialaunen*.

Из числа наиболее молодых иноцерамов автор, вслед за А. Дондтом (Donst, 1983), выделяет *Spiridoceramus Heinz* и *Tenuipteria Stephenson*. Первый оценивается как подрод в группе стандартных иноцерамов, второй - как род, представляющий специализированные иноцерамы позднего маастрихта.

В качестве нового рода, вероятно, следовало выделить и иноцерамы с трубчатой связкой, описанные Т.Д. Зоновой (1980₁) из кампана Средней Азии. Этот и другие типы иноцерамовых моделей могут определять роды, пока не вошедшие в предлагаемую систематическую схему меловых иноцерамов.

В числе известных надвидовых таксонов из нашей схемы выпадают *Actinosceramus* и *Sphenosceramus*. Первый отнесен нами в синонимику подрода *Virostrina*, второй представляет сборное, искусственное объединение радиально-ребристых *Inoceramus (Mutiloides)*, *Ordinatosceramus* и *Inoceramus (Inoceramus)* и в этой связи требует дополнительного изучения.

Многие не упомянутые в системе роды Гейнца (*Magadiceramus*, *Platuseramus*, *Selenosceramus*, *Cordiceramus* и др.) объективно не могут быть использованы здесь. Более того, зачастую трудно или даже невозможно установить их синонимичность с используемыми здесь таксонами до обнаружения данных об их связочном устройстве.

С учетом всего вышесказанного система иноцерамовых двустворок мелового периода принимается нами предварительно в следующем виде (звездочкой обозначены подроды, объединяющие стандартные иноцерамы мела):

СЕМЕЙСТВО COLONICERAMIDAE Pochialaynen fam. nov.

РОД COLONICERAMUS Pochialaynen, 1972

Типовой вид *Inoceramus colonicus* Anderson, 1938

СЕМЕЙСТВО INOCERAMIDAE Heinz, 1932

РОД INOCERAMUS Sowerby, 1918

ПОДРОД *Inoceramus* Sowerby, 1918

Типовой вид *Inoceramus cuvieri* Sowerby, 1918

ПОДРОД *Theticeramus* Heinz, 1932

Типовой вид *Inoceramus madagaskarensis* Heinz, 1930

ПОДРОД *Анораа* Eichwald, 1861 *

Типовой вид *Inoceramus brachovi* Rouillier, 1849

ПОДРОД *Birostrina* Sowerby, 1821 *

Типовой вид *Inoceramus concentricus* Parkinson, 1819

ПОДРОД *Cataceramus* Heinz, 1932 *

Типовой вид *Inoceramus balticus* Böhm, 1907

ПОДРОД *Mutlloides* Brongniart, 1822 *

Типовой вид *Ostracites labiatus* Schlotheim, 1813

ПОДРОД *Neosomiceramus* Pochialaynen, 1972 *

Типовой вид *Inoceramus neosomiensis* Orbigny, 1843

ПОДРОД *Sergipia* Maury, 1925 *

Типовой вид (*Inoceramus* (*Sergipia*) *posidonianaformis*

ПОДРОД *Spiridoceramus* Heinz, 1932 * Maury, 1925 *

Типовой вид *Inoceramus tegulatus* Eagenow, 1842

РОД *HETEROPTERIA* Pochialaynen, 1972

Типовой вид *Inoceramus heteropterus* Pochialaynen, 1969

? РОД *TURKEMENIA* Krinholtz, 1936

Типовой вид *Turkmenia balhanensis* Krinholtz, 1936

РОД *VOLVICERAMUS* Stoliczka, 1871

Типовой вид *Inoceramus involutus* Sowerby, 1829

РОД *PERGAMENTIA* Pochialaynen, 1982

Типовой вид *Inoceramus reduncus* Pergament, 1966

РОД *PELLECERAMUS* Pochialaynen gen. nov.

Типовой вид *Inoceramus victor* Pochialaynen sp. nov. (= *Inoceramus* sp. 1 Pochialaynen, 1977)

РОД *KORJAKIA* Pochialaynen, 1980

Типовой вид *Korjacia kosiubynakii* Pochialaynen, 1980

РОД *TENUPTERIA* Stephenson, 1955

Типовой вид *Avicula geulemensis* Vogel, 1895

РОД *СРЕМНОСЕРАМУС* Heinz, 1932

Типовой вид *Inoceramus inconstans* Woods, 1912

РОД *ГНЕИСТОСЕРАМУС* Heinz, 1932

Типовой вид *Inoceramus anglicus* Woods, 1912

РОД *ОРДИНАТОСЕРАМУС* Zonova, 1984

Типовой вид *Inoceramus ordinatus* Pergament, 1974

Заключение

В предлагаемой работе, естественно, освещены не все вопросы по надвидовой систематике меловых иноцерамовых двустворок. Однако некоторые важные выводы по этой проблеме изложены ниже и отображены в таблице. Они представляются автору очевидными уже на современной стадии изученности этой группы двустворчатых моллюсков.

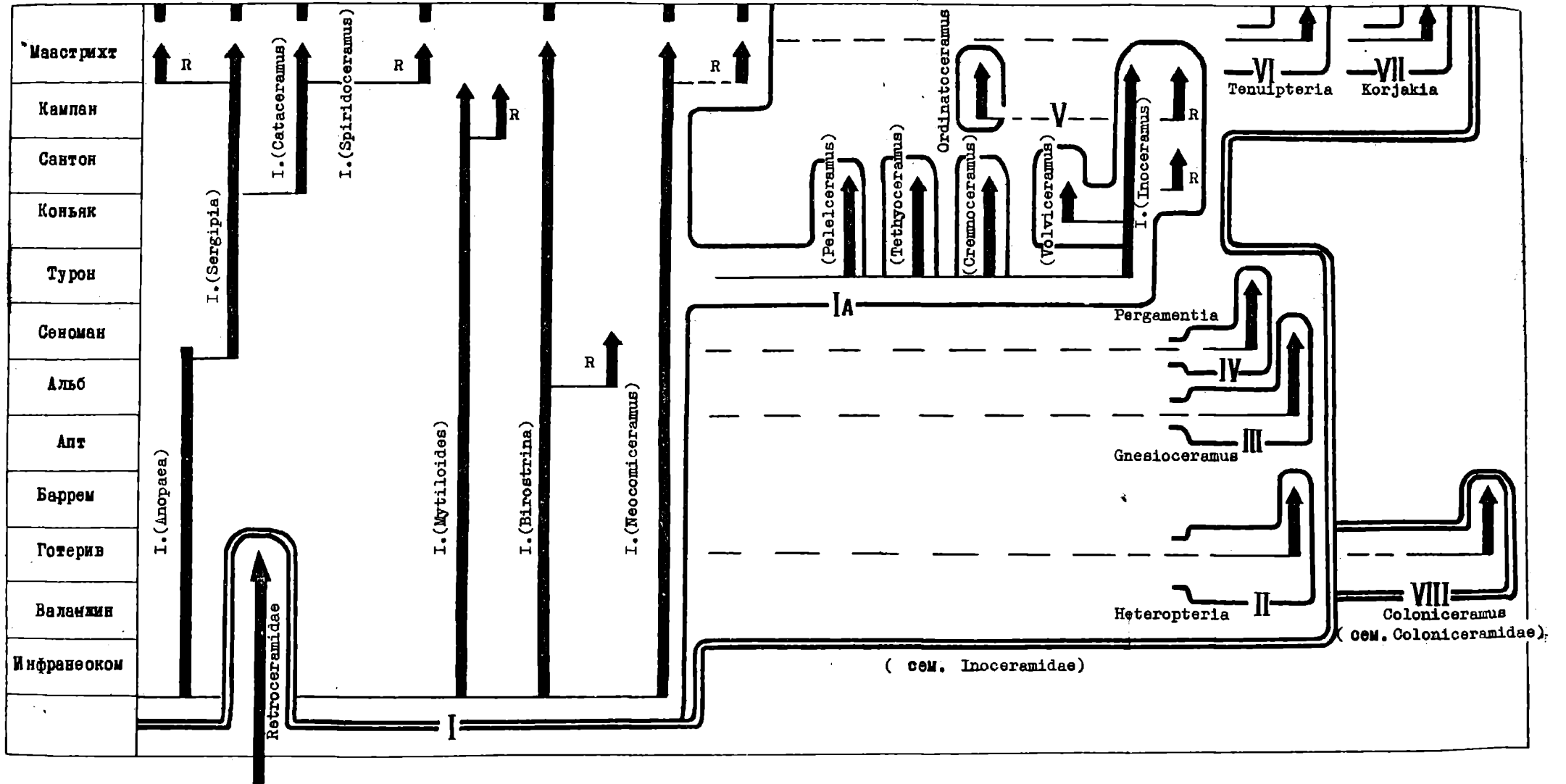
1. Несомненно развитие от начала до конца мелового периода групп стандартных, примитивно устроенных иноцерамов, выделяемых в качестве подродов рода *Inoceramus*.

2. Род *Inoceramus* (s.v.) или, точнее, подрод *Inoceramus* (*Inoceramus*) вместе с группой других иноцерамов образуют систему специализированных двустворок этого ряда, развивавшуюся в позднем туроне - раннем сеноне.

3. Группы высокоспециализированных иноцерамовых двустворок активно развивались на отдельных этапах меловой истории, конкурируя в эти периоды со стандартными иноцеррами и иногда полностью замещая их в биоценозах.

4. Особо специализированными иноцерамоподобными двустворками оказываются поздненеокомские колоницерамы, конструктивные особенности которых выдвигают их на уровень самостоятельного семейства.

В 1984 г. А.Л.Цагарели и Р.А.Гамбашидзе опубликовали схему надвидовой систематики меловых иноцерамов. По многим показателям, в частности, на объем и положение ряда таксонов наши взгляды



I - г. Inoceramus (стандартная ветвь); IA - г. Inoceramus (специализированная ветвь); другие близкие роды;
 II - г. Heteropteria; III - г. Gnesioceramus; IV - г. Pergamentia; V - г. Ordinatoceramus; VI - г. Tenuipteria;
 VII - г. Korjakia; VIII - г. Coloniceramus. R - радиально ундулирующие системы в популяциях.

ды и позиции указанных авторов близки или идентичны, а альтернативные варианты могут служить предметом обсуждения. Мы считаем необходимым заключить эту работу тезисом А.Л.Цагарели и Ф.А.Гамбашидзе о том, что "вообще никакая систематика не делается сразу, все они совершенствовались со временем, и в современном своем виде любая из них является итогом коллективного опыта (если не творчества)" (1984, с. 48).

Мы отдаем себе отчет, что и предложенная здесь система не является заключительным аккордом исследований, проводимых в заданном направлении. Но хочется надеяться, что это направление избрано правильно.

ЛИТЕРАТУРА

Алиев М.М. Иноцерамы меловых отложений СССР.- Изв.АН СССР, 1957, № 3, с.47-61.

Алиев М.М., Павлова М.М., Пергамент М.А. Об унификации терминологии обозначений и измерений морфологических элементов раковин меловых иноцерамов.- В кн.: Стратиграфия и палеогеография меловых отложений Восточного Кавказа и прилегающих районов Волго-Уральской области. М.: Наука, 1967, с.95-120.

Глазунов В.С. Новые данные о замочном аппарате некоторых позднемеловых сфеноцерамид.-Тр.БСЭГЕМ, 1965, т.15, № 1, с. 170-186.

Глазунов В.С. К систематике позднемеловых иноцерамид Сахалина.- Палеонтол. журн., 1967, №1, с.41-50.

Глазунов В.С. Некоторые основные систематические признаки сфеноцерамов Дальнего Востока.- В кн.: Тр. Всесоюз.коллоквиума по иноцератам. 1972, вып. I, с.120-127.

Ефремова В.И.К методике и унификации измерений морфологических элементов иноцерамов.- В кн.: Иноцерамы юры и мела и их стратиграфическое значение: Материалы III и IV Всесоюз. коллоквиумов.М., 1978., с.99-104.

Захаров В.А. Бухиды и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома. М.: Наука, 1981. 270 с.

Зонова Т.Д., Ефремова В.И. Новый тип связочной полоски иноцерамид позднего мела.- Палеонтол.журн., 1975, № 1, с.119-120.

Зонова Т.Д. Типы связочных полосок у иноцерамид позднего мела.- Палеонтол.журн., 1975, № 3, с.29-34.

Зонова Т.Д. Первые находки иноцерамов группы *Inoceramus sulcatus* на Дальнем Востоке.- В кн.: Биостратиграфия юга Дальнего Востока (фанерозой). Владивосток: ДЕНЦ АН СССР, 1978₁, с. 78-81.

Зонова Т.Д. Еще о связочных полосках иноцерамид.-В кн.:Биостратиграфия юга Дальнего Востока. Владивосток: ДЕНЦ АН СССР, 1978₂, с.82-84.

Зонова Т.Д. Новые представители коньякских иноцерамид Дальнего Востока ч описание связочных полосок.- В кн.: Ежегодник ВПО. Д.: Наука, 1979, т.22, с.11-18.

Зонова Т.Д. Связочная полоска нового типа у иноцерамид Средней Азии.- В кн.: Ежегодник ВПО. Л.: Наука, 1980₁, т.23, с. 50-51.

Зонова Т.Д. Представители альбских иноцерамид на Дальнем Востоке и описание их связочных полосок.- В кн.: Ископаемые моллюски Дальнего Востока и их стратиграфическое значение. Владивосток: ДНЦ АН СССР, 1980₂, с.10-18.

Зонова Т.Д. Связочный аппарат раковин нового вида иноцерама из пенлинской свиты Северо-Востока.- В кн.: Ежегодник ВПО, Л.: Наука, 1982, т.25, с.244-248.

Зонова Т.Д. Строение связочного аппарата радиально-ребристых иноцерамид кампана Тихоокеанской палеобиогеографической области и его значение для стратиграфии и систематики.- В кн.: Новые данные по детальной биостратиграфии фанерозоя Дальнего Востока. Владивосток: ДНЦ АН СССР, 1984, с. III-III7.

Кашпа А.А. Новые виды нижнемеловых иноцерамид Нижнего Приамурья.- В кн.: Биостратиграфия Дальнего Востока (фанерозой). Владивосток: ДНЦ АН СССР, 1978, с.65-77.

Кощобинский С.П. Inoceramidae. - В кн.: Стратиграфия і фауна крейдових відкладів заходу України. Київ: Наук.думка, 1968, с. 115-148.

Основы палеонтологии. Моллюски панцирные, двустворчатые, лопатоногие /Под ред. В.А.Орлова. М.: Изд-во АН СССР, 1960.300 с.

Пергамент М.А. Иноцерамы и стратиграфия мела Тихоокеанской области. М.: Наука, 1965. 100 с.

Пергамент М.А. Биостратиграфия и иноцерамы сенона (сантон-маастрихт) тихоокеанских районов СССР. М.: Наука, 1974. 267 с.

Пергамент М.А. История изучения иноцерамов как руководящей группы фауны позднего мела (1814-1960). - В кн.: Иноцерамы пры и мела и их стратиграфическое значение: Материалы III и IV Всесоюз коллоквиумов. М., 1978, с.30-69.

Похилайнен В.П. Неоконские иноцерамы Анадырско-Корякской складчатой области.- В кн.: Иноцерамы пры и мела Северо-Востока СССР. Магадан, 1969₁, с.124-162.

Похилайнен В.П. О характере сочленения створок у иноцерамид несома.- В кн.: Иноцерамы пры и мела Северо-Востока СССР. Магадан, 1969₂, с.118-120.

Похилайнен В.П. Систематическое положение иноцерамид несома.- В кн.: Тр. Всесоюз. коллоквиума по иноцерамам. М., 1972,

вып. I, с.57-65.

Похиалайнен В.П. Стратиграфические возможности меловых иноцерамид. - В кн.: Геологические исследования на Северо-Востоке СССР. Магадан, 1975, с.98-106. (Тр.СВКНИИ; Вып.68).

Похиалайнен В.П. Особенности строения меловых иноцерамид. - В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1977, вып. 23, с.52-62.

Похиалайнен В.П. Иноцерамы на границе юрской и меловой систем. - В кн.: Биостратиграфия и корреляция мезозойских отложений Северо-Востока СССР. Магадан, 1980₁, с. 107-114.

Похиалайнен В.П. Новые иноцерамоподобные двустворки маастрихта Корякского нагорья. - В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1980₂, вып.25, с. 17-21.

Похиалайнен В.П. Эволюция тихоокеанских иноцерамид в интервале апт-турон. - В кн.: Эволюция организмов и биостратиграфия середины мелового периода. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 92-102.

Похиалайнен В.П. Специализированные иноцерамы сеномана-раннего турона Дальнего Востока. - В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1982, № 26, с. 64-68.

Тесаков Д.И. Табуляты. Популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ. М.: Наука, 1978. 262 с.

Цагарели А.Л. Меловые иноцерамы Грузии. - В кн.: Тр. Геол. ин-та АН ГрузССР. Геол.сер., 1942, I(6), с.93-205.

Цагарели А.Л. Верхнемеловая фауна Грузии. - В кн.: Тр. Геол.ин-та АН ГрузССР. 1949, V (X), с.258-272.

Цагарели А.Л., Гамбашидзе Р.А. К систематике меловых иноцерамид. Львов: Изд-во Львовск.ун-та, 1964, с.47-53. (Палеонтол.сб.; № 21).

Airaghi C. Inocerami del Veneto. - Boll. Soc. Geol. Ital., 1904, 23, p. 178-199.

Anderson F.M. Lower Cretaceous deposits in California and Oregon. - Geol. Soc. Amer., Sp. Pap., 1938, N 16. 339 p.

Brongnart A. (in Cuvier.) Description geologique des environs de Paris. - In: Les Ossements fossiles. 1822, vol. 11, 2, p.229-648.

Dhondt A. Regulated Inoceramids and Maastrichtian Biostratigraphy. Newsl. Stratigr., Stuttgart, 1963, 12 (1), p 43-53.

Hayami I. Jurassic Inoceramids in Japan.-*Journ. Fac. Sci. Univ.*, sec. 2, Tokyo, 1960, vol.12, p.277-328.

Heinz R. Aus der neuen Systematik der Inoceramen. *Mitt. Min. geol. Staatsinst., Hamburg*, 1932, 13. 26 s.

Jones D., Greek G. Upper Cretaceous Pelecypods of the genus *Inoceramus* from Northern Alaska. - *Geol. Surv. Prof. Pap.*, 1960, 234-E, p.147-165.

Mitura F. Metody i kierunki badan inoceramow. *Prace Junst., Polaka, Ser. A*, 1957, N 52.

Parkinson I. Remarks of the fossils collected by Mr. W. Phillips near Dover and Folkestone. - *Trans. Geol. Soc., Ser.1*, London, 1819, 5.

Seits O. Die Inoceramen des santon von Nordwestdeutschland Teil-I-Beih. *geol. Yb., Heft.46*, 1961 . 186 s.

Sornay J. Revision du sous-genre d'inocerame *Tethyocerame Tethyoceramus* Henz 1932 (Bivalvia) et de ses representants coniaciens a Madagascar. *Annales de Paleontologie invertebres*, 1980, vol. 66, fasc. 2, p.135-150.

Sowerby J. The mineral conchology of Great Britian; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals, 1812-1829: Vol.1. 234 p.; Vol.2. 251p.; Vol.3. 194 p.; Vol.4. 160 p.; Vol.5. 168 p.; Vol.6. 250 p.

Treatise of Invertebrate Palaeontology. Part.N, Mollusca,6, Bivalvia. *Geol. Amer. Univ., Kansas Press, Lawrens*, 1969. 951 p.

Woods H. A monograph of the Cretaceous *Lamellibranchia* of England. *Monogr. Palaeontogr. Soc.*, 1899-1913: Vol. 1. 232 p.; Vol.11. 473 p.

В.П.Похвалайнен

**Основания надвидовой систематики
мелких иноцеромных двустворок**

Ответственный редактор
к.г.-м.н. К.В.Сиваков

Редактор Л.Ф.Соловьева
Графика Н.А.Матчиной

Подписано в печать 4. 09. 1985г. АХ-00484. Формат 60х84/16.
Объем 2,3 уч.-изд.л. Тираж 150. Заказ 160 . Бесплатно.

Отпечатано в офсетно-роталитном цехе СВКНИИ ДВНЦ АН СССР,
Магадан, Портовал, 16