

УДК 564.53

И. А. МИХАЙЛОВА

## ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ АММОНИТОВ СЕМЕЙСТВА LEYMERIELLIDAE

Описан онтогенез представителей рода *Leumeriella*. Особенно детально прослежены изменения лопастной линии. Подтвержден пятилопастный исходный тип: VUU<sup>1</sup>:ID. Показано, что все новые элементы линии являются продуктом деления внутренней боковой лопасти. Первое деление ее наблюдается необычайно рано. Указаны различия между семействами *Leumeriellidae* и *Hoplitidae*.

Основу семейства *Leumeriellidae* составляет род *Leumeriella*, установленный Ш. Жакобом (Jacob, 1907) для форм, которые ранее относили к роду *Hoplites*. Позже было выделено подсемейство *Leumeriellinae*, включенное в семейство *Hoplitidae* (Breistroffer, 1951; Wright, 1952). Вскоре после этого голплитиды были возведены в ранг надсемейства, а подсемейство *Leumeriellinae* — в ранг семейства (Глазунова и др., 1958; Wright, 1957; Schindewolf, 1966). Если понимать род *Leumeriella* в широком смысле, как это принято в «Основах палеонтологии», то он является единственным членом рассматриваемого семейства. Если же рассматривать этот род в узком смысле, то наряду с ним в семейство *Leumeriellidae* следует включать также *Proleumeriella* Breistroffer, *Epileumeriella* Breistroffer и, возможно, *Pseudoleumeriella* Casey. Мне представляется более правильным принятие *Proleumeriella* и *Epileumeriella* в ранге не выше подродов. Таким образом, вопрос о систематическом положении семейства *Leumeriellidae* сводится в значительной степени к рассмотрению особенностей рода *Leumeriella*.

Все исследователи были единодушны в вопросе о близости *Leumeriella* и *Hoplites* независимо от ранга рассматриваемых подразделений. На этом фоне диссонансом явилось мнение Р. Кейси (Casey, 1957), который, считая *Leumeriella* и *Lyelliceras* родственными, отнес оба рода к надсемейству *Acanthocerataceae*. Вывод Кейси является тем более странным, что он доказывал свое мнение, руководствуясь сравнительно-онтогенетическими данными для видов *Leumeriella* (*Leumeriella*) *consueta* Casey, *Lyelliceras lyelli* (Orbigny), *Hoplites auritus* (Price) и *Deshayesites deshayesi* (Leumerie). Онтогенез лопастной линии *H. auritus* Кейси воспроизвел из монографии Л. Спета (Spath, 1923). На основании рисунков, приведенных Кейси, и пояснений в тексте можно отметить следующее. Для родов *Leumeriella*, *Hoplites* и *Deshayesites* исходным является четырехлопастный тип линии: VUID. Однако это соответствует действительности лишь для *Deshayesites*, тогда как у двух других родов примасура пятилопастная. Из этой ошибки проистекает и следующая. Кейси считает, что у рода *Leumeriella*, так же как у *Lyelliceras* и *Deshayesites*, новые элементы возникают в результате деления седла. Это не так: у *Leumeriella* новые элементы являются следствием деления лопасти. Но и на рисунках Кейси отчетливо видно деление разных седел: U/I у *Leumeriella* и I/D у *Deshayesites* (Casey, 1957, рис. 1, а — h, 3), а значит, и в этом случае не приходится говорить о сходстве.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966), изучив онтогенез *Proleumeriella*

schrammeni (Jacob) и *Leymeriella acuticostata* Brinkm., пришел к выводам, диаметрально противоположным тем, которые были высказаны Кейси. О. Шиндewolf проследил исходный пятилопастный тип у надсемейства *Horplitaceae*, в том числе у семейства *Leymeriellidae*, и впервые совершенно справедливо указал на расщепление внутренней боковой лопасти (=  $U^1$  Шиндewolf). Деление внутренней боковой лопасти на две части не свойственно *Acanthocerataceae*, и в частности *Lyelliceratidae*. Эта особенность отличает их от надсемейства *Horplitaceae* и его составной части *Leymeriellidae*.

Прекрасный материал из нижнего альба Копетдага и Мангышлака позволил детально проследить онтогенез представителей трех различных видов рода *Leymeriella*, причем для каждого вида было изучено два или три экземпляра. Образцы частично были собраны автором, а также переданы для обработки М. И. Соколовым, В. А. Коротковым, В. Н. Поляковым и В. Б. Сапожниковым, которым я искренне признательна. Описанный материал хранится на кафедре палеонтологии Московского университета под № 85, 135, 150 и 151.

#### ОНТОГЕНЕЗ *LEYMERIELLA TARDEFURCATA* (LEYMERIE)

Изменения этого вида в онтогенезе раковины были изучены на трех экземплярах из альбских отложений Мангышлака.

Начальная камера валикообразная:  $V = 0,4$  мм и  $III = 0,50-0,55$  мм (рис. 1, а, б). До третьего оборота поперечное сечение низкое, эллипсоидальное (рис. 1, в, г). В конце первого оборота видно шесть лопастей; заметно распадение внутренней боковой лопасти на две самостоятельные и смещение к шву наружной части вновь появившейся лопасти (рис. 1, в). Поперечное сечение изменяется на протяжении третьего оборота (рис. 1, д), приобретая к четвертому обороту характерную овальную форму (рис. 1, е). Образование желобка на брюшной стороне наблюдается лишь на пятом обороте (рис. 1, ж). Желобки и валики между седлами и лопастями не возникают.

Первая лопастная линия ангустиселлятная, с узким и высоким седлом. Отношение высоты седла к ширине составляет 0,7—0,9. Четвертая линия состоит из пяти лопастей (рис. 1, з): двураздельной брюшной  $V$ , пупковой  $U$ , очень мелкой, расположенной на шве первой пупковой  $U^1$  и слегка уплощенной в основании внутренней боковой  $I$  и спинной  $D$ . Пятая линия отличается уже явственно двураздельной внутренней боковой лопастью (рис. 1, и). В дальнейшем внутренняя часть этой лопасти  $I_d$  достаточно быстро углубляется и к концу второго оборота ничем не напоминает своего наружного близнеца  $I_v$  (рис. 1, л). Таким образом,  $I_d$  и  $I_v$ , хотя и возникли за счет разделения одной лопасти, в дальнейшем имеют совершенно различную судьбу. Вскоре наружная из возникших лопастей перемещается на шов (рис. 1, л) и претерпевает деление, аналогичное первому, т. е.  $I_v$  распадается на  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$  (рис. 1, м). Наружная часть  $I_{vv}$  перемещается далее на наружную сторону, а внутренняя  $I_{vd}$  разделяется вновь, давая  $I_{vdv}$  и  $I_{vdd}$  (рис. 1, н). Подобная стадия отражена повторно для другого экземпляра этого вида на рис. 1, н. Итак, появление новых элементов начинается в середине первого оборота с разделения внутренней боковой лопасти. Усложнение имеющихся элементов наблюдается с середины или конца второго оборота. Сначала усложняется наружная часть лопастной линии: появляются боковые зубцы на брюшной и пупковой лопастях. Вслед за этим наружное седло становится двураздельным, и в середине третьего оборота появляются зубцы на спинной лопасти. С конца третьего оборота начинает усложняться и внутренняя ветвь внутренней боковой лопасти  $I_d$ , достигающая по глубине первую пупковую лопасть.

Изменения лопастной линии столь же подробно были прослежены еще на одном экземпляре (№ 85/8266) из того же разреза. У этого экземпляра

к трем повторным делениям в области шва добавляется четвертое. Это можно отразить в формуле, показав только процесс деления внутренней боковой лопасти, ибо остальные лопасти не дают новых самостоятельных элементов:

$$I \rightarrow I_v I_d \rightarrow I_{vv} I_{vd} I_d \rightarrow I_{vv} I_{vdv} I_{vdd} I_d \rightarrow I_{vv} I_{vdvv} I_{vdd} I_d.$$

Таким образом, в результате деления внутренней боковой лопасти возникают пять новых элементов. Последнее деление происходит в середине четвертого оборота. В то же время ни один из этих элементов, кроме  $I_d$ , не становится настолько крупным, чтобы можно было говорить о самостоятельной лопасти. В результате лопастная линия, если пренебречь этими мелкими новообразованными элементами, остается пятилопастной:  $VUU^1$ :  $I D \rightarrow VUU^1$ :  $I_d D$ . Место внутренней боковой лопасти занимает лопасть, возникшая при ее разделении.

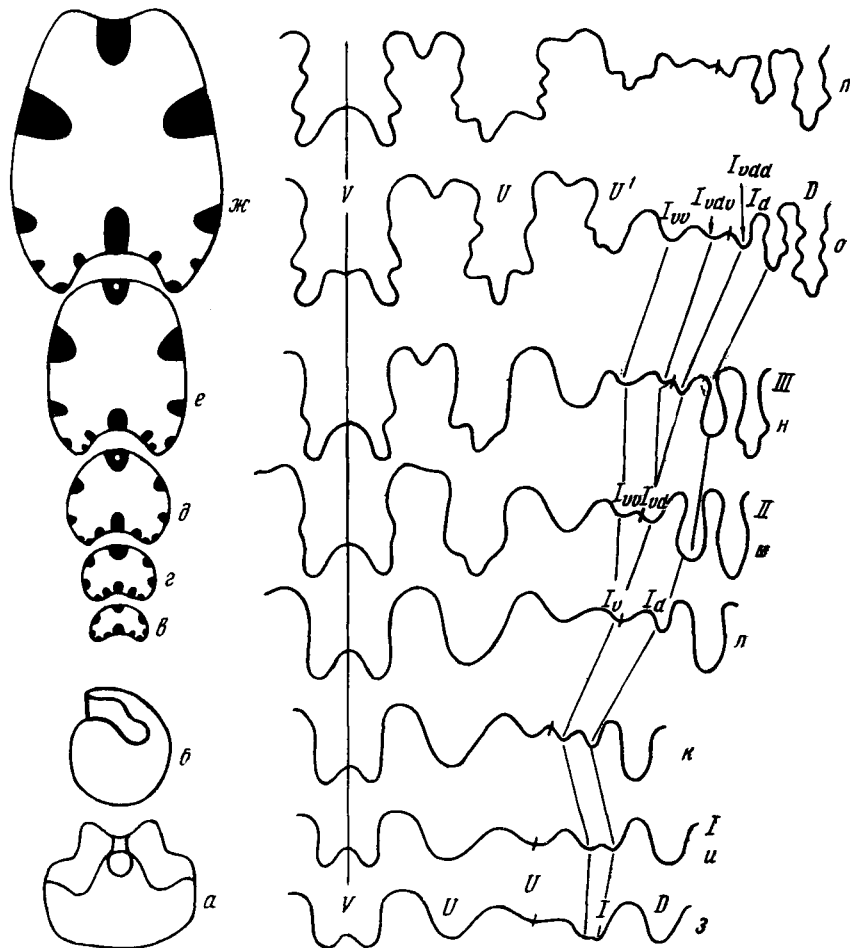


Рис. 1. *Leuomeriella tardefurcata* (Leymerie); а, б — экз. № 85/8127-2, начальная камера ( $\times 43$ ); в — ж — экз. № 85/8266, изменения поперечного сечения оборотов; в — конец 1-го оборота ( $\times 12$ ), г — конец 2-го оборота ( $\times 7$ ), д —  $2\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 7$ ), е — конец 4-го оборота ( $\times 4$ ), ж —  $4\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 4$ ), з — п — изменения лопастной линии; з — о — экз. № 85/8127-2, п — экз. № 85/8127-1; з — 4-я линия ( $\times 67$ ), и — 5-я линия ( $\times 67$ ), к — конец 1-го оборота ( $\times 67$ ), л —  $1\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 67$ ), м — конец 2-го оборота ( $\times 43$ ), н —  $2\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 33$ ), о — конец 3-го оборота ( $\times 18$ ), п —  $2\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 24$ ); Мангышлак, Кугусем; нижний альб, зона *Leuomeriella tardefurcata*

Изменения этого вида в онтогенезе раковины изучены на двух экземплярах из Копетдага.

Начальная камера валикообразная:  $V = 0,4$  мм,  $Ш = 0,5$  мм (рис. 2а, б). Сечения первого и второго оборотов показаны на рис. 2, в, г. За это время появляется шестая лопасть, а первая пупковая лопасть смещается на наружную сторону. На протяжении третьего оборота высота увеличивается значительно быстрее ширины. На четвертом обороте поперечное сечение имеет уже характерное, почти четырехугольное очертание и, что бросается в глаза, объемлемость не возрастает, а уменьшается (рис. 2, а, ж).

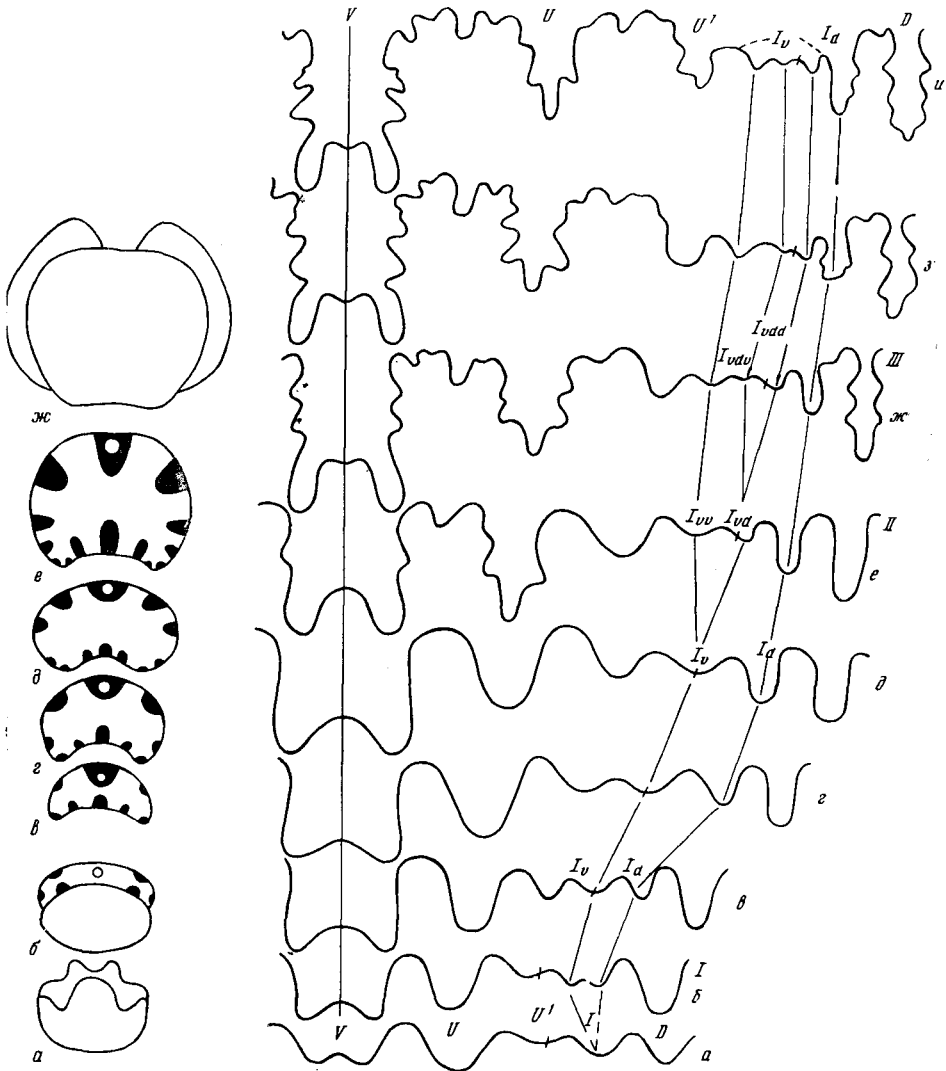


Рис. 2.

Рис. 3.

Рис. 2. *Leymeriella andrussovi* Glasunova; а — б — экз. № 151/9739, начальная камера ( $\times 43$ ); в — ж — экз. № 150/13771, изменения поперечного сечения: в —  $1/2$  оборота ( $\times 34$ ), г —  $1 1/3$  оборота ( $\times 30$ ), д —  $2 1/3$  оборота ( $\times 13$ ), е — начало 4-го оборота ( $\times 11$ ), ж —  $4 1/4$  оборота ( $\times 5$ ); Копетдаг, нижний альб, зона *Leymeriella regularis*

Рис. 3. *Leymeriella andrussovi* Glasunova; изменения лопастной линии; а — г — экз. № 150/13771, д — и — экз. № 151/9739; а — 3-я линия ( $\times 90$ ), б — 7-я линия ( $\times 90$ ), в —  $1 1/5$  оборота ( $\times 90$ ), г —  $1 1/3$  оборота ( $\times 90$ ), д —  $1 1/2$  оборота ( $\times 88$ ), е — конец 2-го оборота ( $\times 69$ ), ж —  $2 2/5$  оборота ( $\times 29$ ), з — конец 3-го оборота ( $\times 27$ ), и —  $3 1/5$  оборота ( $\times 24$ ); Копетдаг, нижний альб, зона *Leymeriella regularis*

Первая лопастная линия ангустиселлятного типа. Отношение высоты седла к ширине составляет 0,7. Изменения лопастной линии прослежены до середины пятого оборота, но на рисунке показаны только до четвертого оборота, так как последние стадии принципиально не отличаются. Третья линия состоит из пяти лопастей:  $VUU^1 : ID$  (рис. 3, а). На рис. 3, б хорошо видно, что в основании внутренней боковой лопасти появляется маленькое седло, разделяющее в дальнейшем эту лопасть на две части —  $I_v$  и  $I_d$  (рис. 3, в). Внутренняя ветвь  $I_d$  быстро увеличивается в размерах, достигая глубины первой пупковой лопасти. В конце второго оборота наружная ветвь внутренней боковой лопасти  $I_v$  разделяется вновь, давая  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$  (рис. 3, е). Наконец, на третьем обороте разделяется  $I_{vd}$  с образованием  $I_{vdv}$  и  $I_{vdd}$  (рис. 3, ж). Из сказанного ясно, что все новые лопасти являются производными внутренней боковой лопасти.

Формула лопастной линии:

$$VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 : I_v I_d D \rightarrow VUU^1 I_{vv} : I_{vd} I_d D \rightarrow VUU^1 I_{vv} I_{vdv} : I_{vdd} I_d D.$$

Усложнение имеющихся седел и лопастей начинается с конца второго оборота в направлении от брюшной, а с начала третьего оборота и от спинной стороны ко шву. К четвертому обороту лопастная линия имеет следующее строение (рис. 3, з, и). Брюшная лопасть очень глубокая. Пупковая лопасть узкая, резко укорачивающаяся по отношению к брюшной на протяжении третьего и четвертого оборотов. Спинная лопасть одноконечная, почти такой же глубины, что и пупковая лопасть. Спинная часть внутренней боковой лопасти несколько превосходит первую пупковую лопасть. Три дополнительные новые лопасти  $I_{vv}$ ,  $I_{vdv}$  и  $I_{vdd}$  имеют явно подчиненное значение, в результате чего создается обратное впечатление: кажется, что между лопастями  $U^1$  и  $I_d$  располагается расчлененное седло с тремя зубцами. На рис. 3, и видны седла  $V/U$ ,  $U/U^1$  и  $I_d D$ , имеющие одинаковую высоту, и «единое седло»  $U^1/I_d$  с четырьмя почти равными вершинами.

Онтогенез лопастной линии двух исследованных экземпляров имеет незначительные отличия, которые сводятся к следующему. У экз. № 151/9739 брюшная часть внутренней боковой лопасти разделяется несколько позднее (в конце, а не в середине второго оборота), и последнее, третье, деление наблюдается немного раньше (в конце второго, а не в начале третьего оборота).

#### ОНТОГЕНЕЗ LEYMERIELLA EX GR. PSEUDOREGULARIS SEITZ

Имеющиеся у нас экземпляры скорее всего представляют новый вид, напоминая собой некоторые формы из зоны *Leymeriella regularis* немецкого альба. Однако наблюдающиеся отличия не позволяют полностью идентифицировать эти экземпляры ни с одним из имеющихся видов. Мне представляется наиболее приемлемым рассматривать их пока как *Leymeriella ex gr. pseudoregularis* Seitz. Онтогенез изучен у трех экземпляров этого вида.

Начальная камера валикообразная.  $V = 0,4$  мм,  $III = 0,60-0,66$  мм (рис. 4, а — в). У экз. № 135/12060 наблюдается просифон, отходящий от хорошо заметного, почти шарообразного цекума (рис. 4, б). Просифон имеет форму ленты, расширяющейся от цекума к стенке начальной камеры; след прикрепления просифона не виден. Изменения поперечного сечения оборотов прослежены на трех экземплярах. Ввиду их полного соответствия приводится только один рисунок. Наиболее раннее низкое эллипсоидальное сечение, соответствующее концу первого оборота, показано на рис. 4, г. Хорошо видно разделение внутренней боковой лопасти на две дочерние. На втором обороте форма сечения не изменяется (рис. 4, д, е). Пупковая лопасть смещается от шва, новые лопасти  $I_v$  и  $I_d$  обособляются, и лопасть  $I_v$  перемещается ко шву. Третий и четвертый обороты характеризуются быстрым возрастанием высоты (4, ж). На пятом и шестом

оборотах поперечное сечение имеет меньшую вогнутость спинной стороны по сравнению с более ранними оборотами, т. е. раковина становится почти эволютной (рис. 4, *u, κ*). На шестом обороте поперечное сечение приобретает субгексагональное очертание (рис. 4, *κ*).

Лопастная линия изучена на трех экземплярах. У экземпляров № 135/12060 и 135/12047 наблюдается полное соответствие в темпе появления новых элементов (рис. 4, *л — x*). Первая лопастная линия ангустисел- лятная. Отношение высоты седла к ширине 0,6—0,7. Шестая линия состоит из пяти лопастей:  $VUU^1:ID$  (рис. 4, *л*). На седьмой линии намечается разделение внутренней боковой лопасти (рис. 4, *м*). На рис. 4, *п* поражает резкое различие двух новых лопастей:  $I_v$  — мелкая и широкая,  $I_n$  — узкая и глубокая. В начале третьего оборота брюшная часть внутренней бо-

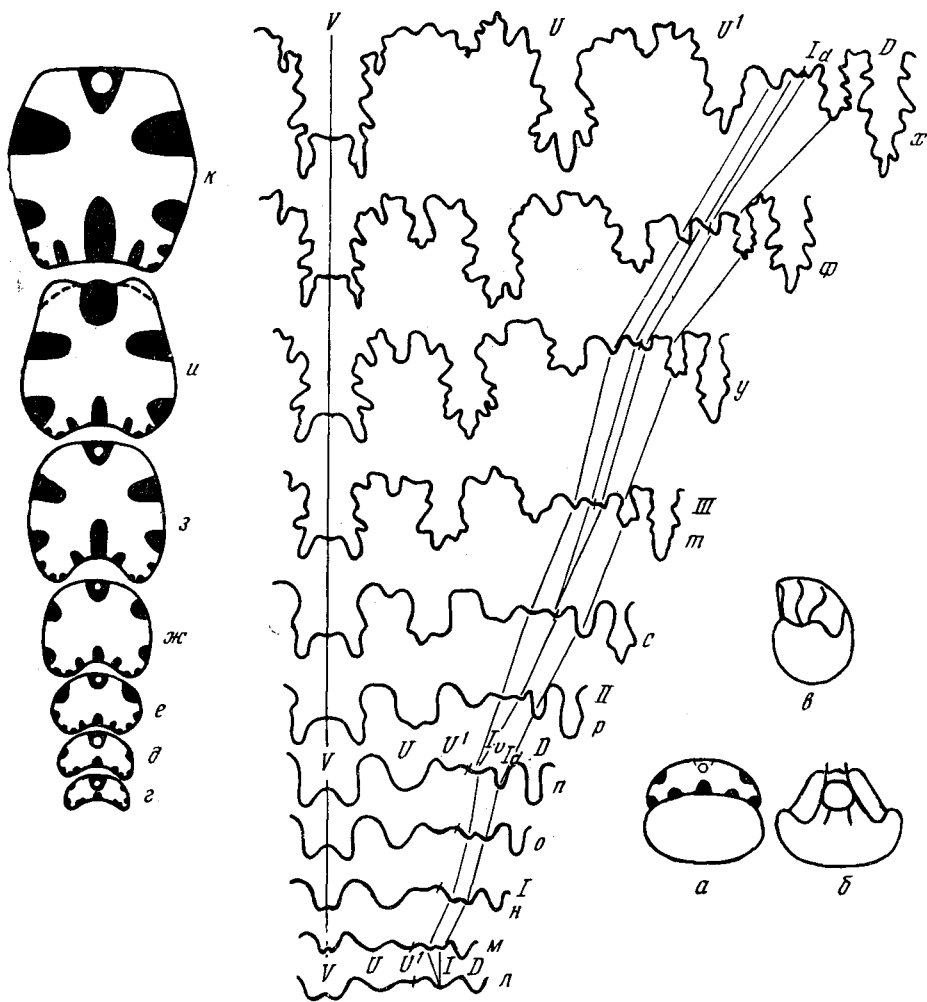


Рис. 4. *Leymeriella ex gr. pseudoregularis* Seitz; *a — в* — экз. № 135/12060, начальная и первые воздушные камеры ( $\times 29$ ) *г — κ* — экз. № 135/12047, изменения поперечного сечения: *г* —  $2/5$  оборота ( $\times 14$ ), *д* —  $1/5$  оборота ( $\times 14$ ), *е* —  $1/2$  оборота ( $\times 7$ ), *ж* —  $3 1/3$  оборота ( $\times 5$ ), *з* —  $3 1/2$  оборота ( $\times 6$ ), *u* —  $4 1/5$  оборота ( $\times 3$ ), *κ* — начало 6-го оборота ( $\times 3$ ); *л — x* — изменения лопастной линии: *л* — экз. № 135/12060, *м — ф* — экз. № 135/12047; *л* — 6-я линия ( $\times 29$ ), *м* — 7-я линия ( $\times 29$ ), *н* — 9-я линия ( $\times 29$ ), *о* —  $1 1/3$  оборота ( $\times 29$ ), *п* —  $1 1/7$  оборота ( $\times 29$ ), *р* — начало 3-го оборота ( $\times 23$ ), *с* —  $2 1/2$  оборота ( $\times 19$ ), *т* —  $3 1/3$  оборота ( $\times 11$ ), *y* —  $3 2/3$  оборота ( $\times 9$ ), *ф* —  $4 1/3$  оборота ( $\times 7$ ), *x* — начало 6-го оборота ( $\times 5,5$ ); Мангышлак; нижний альб, зона *Leymeriella regularis*

ковой лопасти испытывает аналогичное деление (рис. 4, *p*), давая новые элементы  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . Последнее, третье по счету деление наблюдается в первой половине четвертого оборота; при этом  $I_{vd}$  распадается на  $I_{vdv}$  и  $I_{vdd}$  (рис. 4, *r*). С начала третьего оборота начинается усложнение имеющихся седел и лопастей. С четвертого и особенно на протяжении пятого оборота брюшная и пупковая лопасти становятся узкими и глубокими. К ним приближается и спинная лопасть. Выравниваются также первая пупковая и спинная часть внутренней боковой лопасти, между которыми располагается «седло», осложненное тремя зубцами, представляющими собой  $I_{vv}$ ,  $I_{vdv}$  и  $I_{vdd}$ . Лопастная линия экз. № 135/12017 характеризуется замедленным развитием: деление  $I_v$  намечается на четвертом обороте, а последующее третье деление не наблюдается вообще. «Седло»  $U^1/I_d$  представляется еще более целостным, чем у двух предыдущих экземпляров.

\* \* \*

Сравнение *L. tardefurcata*, *L. andrussovi* и *L. ex gr. pseudoregularis* показывает следующее.

Начальная камера во всех случаях ангустиселлятная, валикообразная, имеющая  $B = 0,4$  мм и  $Ш = 0,50—0,55$  мм. У одного экземпляра наблюдался просифон лентовидной формы. Поперечное сечение первых двух оборотов низкое, эллипсоидальное. На третьем обороте происходит быстрое увеличение высоты. С четвертого оборота появляются особенности, свойственные каждому из видов. Вогнутость спинной стороны у *L. andrussovi* и *L. ex gr. pseudoregularis* после четвертого оборота заметно уменьшается.

У всех изученных экземпляров примасура пятилопастная:  $VUU^1 : ID$ , а не четырехлопастная, как неправильно изобразил на рисунке и отметил в тексте Кейси (Casey, 1957). У всех видов новые лопасти возникают как производные внутренней боковой лопасти. Можно говорить о двух, трех или четырех делениях. Первое деление: разделяется внутренняя боковая лопасть  $I$  с образованием  $I_{vv}$  и  $I_d$ . Второе деление: разделяется лопасть  $I_v$  с образованием  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . Третье деление: разделяется лопасть  $I_{vd}$  с образованием  $I_{vdv}$  и  $I_{vdd}$ . Четвертое деление: разделяется лопасть  $I_{vdv}$  с образованием  $I_{vddv}$  и  $I_{vdd}$ .

Так как для каждого из видов онтогенез изучался на двух или трех экземплярах, то помимо отчетливого сходства в общем плане строения можно отметить и некоторые отличия во времени появления новых элементов (табл. 1).

Первое деление раньше всего наблюдается у *L. tardefurcata*. У этого вида уже на третьей или четвертой линии отчетливо видно появление в основании внутренней боковой лопасти небольшого возвышения, приводящего к образованию двух самостоятельных элементов. У двух других видов деление внутренней боковой лопасти начинается примерно с седьмой-девятой лопастной линии. Второе и третье деления у *L. ex gr. pseudoregularis* несколько запаздывают, причем у экз. № 135/12017 третье деление не прослеживается вообще. Наконец, четвертое деление имеется только у *L. tardefurcata*. Таким образом, *L. ex gr. pseudoregularis* характеризуется явным замедлением в появлении новых элементов. Вместе с тем этот вид появляется во времени несколько позднее, чем *L. tardefurcata*. Тем интереснее отчетливо появляющееся замедление, а не ускорение развития. Не менее интересным является уже отмеченный выше факт, касающийся объемности оборотов. У наиболее раннего вида *L. tardefurcata* вогнутость внутренней стороны с возрастом, как и следовало ожидать, увеличивается. В то же время у двух более молодых видов на пятом и шестом оборотах наблюдается обратный процесс: инволютность заметно сокращается, и раковина приближается к эволютной.

Время появления новых элементов лопастной линии у представителей рода *Leumeriella*

Вид	№ экз.	Первое деление	Второе деление	Третье деление	Четвертое деление
<i>Leumeriella tardefurcata</i>	85/8127	Третья-четвертая линия	Конец второго оборота	Третий оборот	Не изучено
	85/8266	Первый оборот	»	»	Четвертый оборот
<i>Leumeriella andrussovi</i>	150/13771	Седьмая линия	Второй оборот	$2\frac{2}{3}$ оборота	Нет
	151/9739	Конец первого оборота	Конец второго оборота	$2\frac{4}{5}$ оборота	»
<i>Leumeriella ex gr. pseudoregularis</i>	135/12060	»	$2\frac{1}{2}$ оборота	$3\frac{2}{3}$ оборота	»
	135/12047	Седьмая линия	Начало третьего оборота	»	»
	135/12017	Конец первого оборота	Четвертый оборот	Нет	»

Выше уже неоднократно подчеркивалось, что все новые элементы являются результатом многократного деления внутренней боковой лопасти и ее производных, располагающихся на шве или в непосредственной близости от него. Из этого ясно, что новые лопасти и седла в данном случае приурочены к инволютной части оборота.

Таким образом, сам собой напрашивается вывод, что отсутствие четвертого, а иногда и третьего деления коррелятивно связано с объемлемостью последних оборотов: при резком сокращении инволютной части оборота новые дополнительные элементы не возникают. С этим в общем-то можно было бы согласиться, если бы не один весьма существенный момент. Разделение внутренней боковой лопасти на две части —  $I_v$  и  $I_d$  (первое деление) — наблюдается у видов рода *Leumeriella* на первом обороте, т. е. очень рано, задолго до того момента, когда начинает изменяться форма поперечного сечения. А поэтому, если изначально эти два процесса явно не связаны друг с другом, то весьма сомнительно наличие такой непосредственной связи и в дальнейшем.

Всем изученным видам свойственно поднятие участка, лопастной линии между первой пупковой лопастью и спинной частью внутренней боковой лопасти, т. е. подобие седла, рассеченность которого и является производным второго, третьего и четвертого делений. Очевидно, что чем меньше делений, тем целостнее представляется это «седло». Этот факт не наблюдался Шиндевольфом, видимо, потому, что он ограничился изучением более ранних стадий развития.

В то же время мы полностью присоединяемся к основному выводу Шиндевольфа о принадлежности семейства *Leumeriellidae* надсемейству *Hoplitaceae*, которому в целом свойственно разделение внутренней боковой лопасти с дальнейшим повторным делением ее производных. Существенное различие между семействами *Hoplitidae* и *Leumeriellidae* сводится к двум особенностям: во-первых, у голплитид процесс появления новых лопастей никогда не ограничивается тремя или четырьмя делениями, а обычно наблюдается пять, шесть или семь делений, во-вторых, у них никогда не возникает подобие «седла» между  $U^1$  и  $I_d$  (Михайлова, 1970).

Сходство *Leumeriellidae* с *Lyelliceratidae*, отмеченное Кейси, в действительности не наблюдается. У семейства *Lyelliceratidae* отсутствует раз-

деление внутренней боковой лопасти и новые лопасти представляют результат деления седел, а не лопастей. Один из доводов Кейси о близости *Leumeriellidae* и *Lyelliceratidae* основан на сравнении характера навивания. Он отмечает как общий признак уменьшение с возрастом степени перекрывания оборотов. Однако этот признак не может быть использован, так как он не является выдержанным для всего семейства, что наглядно видно при сравнении рис. 1, *в — ж*, 2, *в — ж* и 4, *г — к*. Столь же не соответствует действительности утверждение Кейси о различии между *Leumeriellidae* и *Hoplitidae*, с одной стороны, и сходстве *Leumeriellidae* с *Deshayesitidae* — с другой. Для семейства *Deshayesitidae* характерны четырехлопастная примасура и образование новых лопастей за счет деления седла I/D, при этом внутренняя боковая лопасть перемещается на наружную сторону (Михайлова, 1957).

Итак, правота Шиндевольфа бесспорна и очевидна, но встает неизбежный и очень важный вопрос. Если данные онтогенетических исследований могут интерпретироваться столь различно и приводить к столь серьезным ошибкам, то не ставит ли это под сомнение важность и необходимость применения такого метода для целей филогении и систематики? Это особенно существенно, так как очень многие исследователи до сих пор основывают свои систематические и филогенетические построения лишь на сравнении взрослых стадий развития. Из сказанного ясно, что тот частный случай, которому посвящена эта статья, является частью весьма важной общей проблемы подхода к изучению мезозойских аммоноидей. Правда, после блестящей работы Шиндевольфа интерес к онтогенетическим исследованиям мезозойских аммонитов безусловно должен резко возрасти. В заключение хотелось бы еще раз подчеркнуть, что эти исследования требуют максимальной тщательности, чтобы исключить возможность ошибочных выводов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Глазунова А. Е., Луппов Н. П. и Савельев А. А. 1958. Надсемейство *Hoplitaceae*. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. Под ред. В. В. Друцкица. II. Гостехиздат, стр. 112—117.
- Михайлова И. А. 1957. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 3, стр. 173—182.
- Михайлова И. А. 1970. К онтогенезу видов рода *Lepthoplites* Spath и *Schloenbachia* Neumayr. Тез. докл. V научн. отчет. конф. геол. ф-та Моск. ун-та, стр. 28—31.
- Breistroffer M. 1951. Sur quelques ammonites de l'Albien inférieur de Madagascar. C. r. Soc. géol. France, № 15, p. 266—268.
- Casey R. 1957. The Cretaceous ammonite genus *Leymeriella*, with a systematic account of its British occurrences. *Palaeontology*, vol. 1, pt. 1, p. 29—59.
- Jacob Ch. 1907. Études paléontologiques et stratigraphiques sur la partie moyenne des terrains crétaqués dans les Alpes Françaises. *Trav. Lab. géol. Univ. Grenoble*, № 8, p. 280—590.
- Schindewolf O. H. 1966. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 6. *Abhandl. Acad. Wiss. u. Lit., Math.-naturwiss., Kl., № 8*, S. 643—730.
- Spath L. F. 1923. A monograph of the Ammonoidea of the Gault, pt. 1. *Palaentol. Soc.*, London, p. 1—72.
- Wright C. W. 1952. A classification of Cretaceous ammonites. *J. Paleontol.*, vol. 26, № 2, p. 213—222.
- Wright C. W. 1957. Superfamily *Hoplitaceae*. *Treatise on Invertebrate Paleontology*, pt. L. *Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press*, p. 381—402.

Московский государственный университет

Статья поступила в редакцию  
28 X 1971