

## ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ДВУХ ВИДОВ РОДА *Hoplites* Neumayr (Ammonoidea, Hoplitaceae)

И. А. Михайлова

Содержание. Описан онтогенез *Hoplites dentatus* Sow. и *H. benettianus* Sow. из отложений среднего альба Туаркыра, Кубадага и Большого Балхана. Для каждого вида изучено по несколько экземпляров. Особое внимание уделено рассмотрению лопастных линий. Подтвержден пятилопастный исходный тип: VUU<sup>1</sup>:ID. Показано, что все новые лопасти являются продуктом разделения внутренней лопасти.

Аммониты являются превосходными руководящими ископаемыми, на основании которых можно проводить весьма детальное расчленение и корреляцию отложений. Для альбского яруса нижнего отдела меловой системы распределение аммонитов позволяет выделять не только подъярусы, но и зоны. Многие аммониты альбского яруса распространены в пределах одного подъяруса, а некоторые из них характерны для определенных зон. Так, род *Hoplites* встречается в отложениях среднего альба и типичен для его нижней зоны — зоны *Hoplites dentatus*.

Этот род является одним из наиболее известных и достаточно хорошо изученных. Он был установлен в 1875 г. М. Неймайром [2] и первоначально охватывал очень большой круг форм с широким возрастным интервалом. Многие виды рассматриваются теперь в составе других родов, относящихся в настоящее время к различным надсемействам. Современное представление об объеме этого рода и его распространении сложилось после работы Л. Спета [4]. Очень широкое горизонтальное распространение голплитов способствовало длительному и непрекращающемуся интересу исследователей к этому роду.

В то же время аммониты относятся к той группе организмов, раковина которых отражает не только последнюю взрослую стадию, но и включает возможность изучения всей истории особи от начальной до жилой камеры. Это свойство аммонитов — надстраивать раковину и явилось той второй замечательной особенностью, которая является залогом непрекращающегося интереса к этим организмам. Именно возможность проследить историю особи и уловить в ней общие черты, присущие группе, и привлекла в данном случае наше внимание, а выбор для изучения именно видов рода *Hoplites* определялся следующими соображениями.

Род *Hoplites* был положен в основу семейства Hoplitidae, которое является основным в надсемействе Hoplitaceae. И так же как представ-

ления о роде складываются в известной мере на основании особенностей типового вида, так и представления о более высоких таксонах (подсемействах, семействах и надсемействах) в значительной степени определяются особенностями типового рода.

Как известно, основной особенностью аммонитов (на которой основана их классификация) являются строение лопастной линии и ее изменение в процессе онтогенеза.

Впервые данные об изменении лопастной линии в онтогенезе раковины одного из видов рода *Hoplites* были приведены Л. Спетом [4, рис. 1]. Вторично онтогенез другого вида — *Hoplites (Hoplites) escrag-nollensis* Spath — был изучен О. Шиндевольфом [3]. Выводы Шиндевольфа диаметрально противоположны выводам Спета. Спет изображает 7 лопастных линий для «*Hoplites auritus*» (Price, non Sowerby). Во второй лопастной линии он наблюдал четыре лопасти; отсутствует лопасть, лежащая на шве ( $U^1$ ). Новые лопасти возникают не за счет раннего разделения внутренней лопасти, а в результате разделения седла  $U/1$  т. е. образуются  $U^1$  — первая пупковая лопасть,  $U^2$  — вторая пупковая лопасть и т. д. Рисунок Спета был воспроизведен позднее в *Traité de Paléontologie* [5, стр. 535, фиг. 5] и в работе Р. Кейси [1, стр. 33, рис. 2]. Тем самым вновь был подтвержден четырехлопастной исходный тип.

О. Шиндевольф изобразил только три лопастные линии [3, рис. 397, а—с]. Первая из них — рис. 397, а — вторая лопастная линия, в противоположность утверждению Спета, пятилопастная. На шве располагается мелкая пупковая лопасть ( $=U_2$  Шиндевольфа). На втором рисунке 397b показана четвертая лопастная линия, имеющая принципиальные отличия: в основании внутренней лопасти ( $=U_1$  Шиндевольфа) поднимается седло, развитие которого приводит к делению этой лопасти на две самостоятельные. Одновременно с этим первая пупковая лопасть смещается на наружную сторону. Последняя, третья из изображенных линий — рис. 397, с — характеризуется наличием в области шва нескольких дополнительных лопастей. « $U_4$  в типичном случае преобразовывается в сутуральную лопасть» [3, стр. 728]. Таким образом, на этих трех рисунках Шиндевольф отразил основную подмеченную им особенность надсемейства *Hoplitaceae* — раннее разделение внутренней лопасти.

Для того чтобы согласиться с одним из имеющихся взглядов, а также проследить способ возникновения новых элементов и пределы изменчивости как у одного, так и у разных видов, был изучен онтогенез двух видов рода *Hoplites*. В качестве одного был выбран типовой вид *Hoplites dentatus* (Sow.), в качестве другого — вид *Hoplites benettianus* (Sow.), резко отличающийся от первого более вздутой формой раковины.

Образцы частично были собраны лично, а также переданы мне В. А. Коротковым и В. Б. Сапожниковым из отложений зоны *Hoplites dentatus* среднего альба Копетдага, Туаркыра и Кубадага. Изученный материал хранится на кафедре палеонтологии МГУ в коллекциях № 94, 95 и 150.

Онтогенез *Hoplites dentatus* (Sow.) был прослежен на семи экземплярах. Полученные данные имеют различную полноту, но хорошо согласуются друг с другом.

Начальная камера наблюдалась у четырех экземпляров (рис. 1, А). Она имеет валикообразную или боченковидную форму с размерами: диаметр 0,65—0,67 мм и длина 0,84—0,88 мм.

Поперечное сечение оборота. Для самых ранних стадий поперечное сечение наиболее детально прослежено на экз. 6297—94

(рис. 1, Б): на протяжении первых двух оборотов сечение низкое эллипсоидальное, начиная с 4 перегородки намечается разделение внутренней лопасти и смещение первой пупковой лопасти на боковую сторону. Соотношение последующих оборотов для этого экземпляра хорошо видно на рис. 1, В. Онтогенез наиболее крупного экземпляра показан на рис. 1, Г, где хорошо отражены поздние стадии до конца пятого оборота, когда наблюдается характерный желобок на середине брюшной стороны. Другие изученные экземпляры существенных отличий не имеют.

Лопастная линия (рис. 1, Д, Е, рис. 2). У экземпляра 6374—94 (рис. 2) первая и вторая лопастные линии изображены только с наружной стороны. Первая линия с высоким седлом, на месте которого во второй лопастной линии располагается цельная брюшная лопасть. Двураздельность брюшной лопасти видна с третьей лопастной линии.

Для двух экземпляров онтогенез прослеживался начиная с третьей лопастной линии (рис. 1, Д, Е), состоящей из пяти лопастей: брюшной, пупковой, первой пупковой, внутренней и спинной:  $VU^1 : ID$ . Брюшная лопасть двураздельная, первая пупковая лопасть наиболее мелкая, расходящаяся швом примерно посередине.

На рис. 1, Д показаны самые ранние стадии до начала третьего оборота. Начиная с четвертой лопастной линии первая пупковая лопасть начинает смещаться на боковую сторону, одновременно с этим намечается разделение внутренней лопасти (рис. 1, Д, б). На восьмой лопастной линии зубцы, возникшие в результате разделения внутренней лопасти ( $I_v$  и  $I_d$ ), уже отличаются по глубине<sup>1</sup>. Это отличие к середине второго оборота усиливается (рис. 1, Д, д), и если пропущен момент разделения внутренней лопасти, то уже обособившиеся лопасти  $I_v$  и  $I_d$  на этой стадии могут ошибочно трактоваться как возникшие независимо друг от друга. В этом случае лопасть  $I_d$ , занимая место внутренней лопасти, будет приниматься за нее, а лопасть  $I_v$  — за вторую пупковую лопасть —  $U^2$ , заложившуюся в седле  $U^1/I$ .

Эта расшифровка принципиально отличается от того, что наблюдается в действительности, так как новые лопасти трактуются как результат деления седел и отвергается разделение внутренней лопасти. Таким образом, если не прослеживать детально лопастные линии на первом обороте, то ошибка весьма вероятна и происходит она от необычайно раннего разделения внутренней лопасти и неравномерного увеличения дочерних лопастей, когда наблюдается резкое отставание  $I_v$  от  $I_d$ .

К середине второго оборота первая пупковая лопасть полностью переместилась на боковую сторону и шов располагается на седле между лопастями  $U^1$  и  $I_v$ . Вслед за этим наружная из вновь возникших лопастей протерпевает деление, аналогичное первому, т. е. появляются  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$ . В начале третьего оборота деление лопасти повторяется и возникают  $I_{vvd}$  и  $I_{vdd}$ . Таким образом, на протяжении двух с небольшим оборотов трижды за счет деления лопасти возникают новые лопасти.

У экземпляра № 13781—150 (рис. 1, Е) разделение внутренней лопасти отчетливо видно на шестой лопастной линии, второе деление приурочено к началу третьего оборота, а третье деление — к середине

<sup>1</sup> Принято показывать разделение лопасти нижними цифровыми индексами. Многократное деление лопастей, присущее надсемейству Hoplitaceae, делает использование цифровых индексов мало показательными. Поэтому для таких групп, как Hoplitaceae, представляется более целесообразным заменить цифровые индексы буквенными, вводя для этого прописные латинские буквы *v* и *d* в зависимости от положения возникших ветвей. Эти дополнительные индексы используются И. Видманном [5].

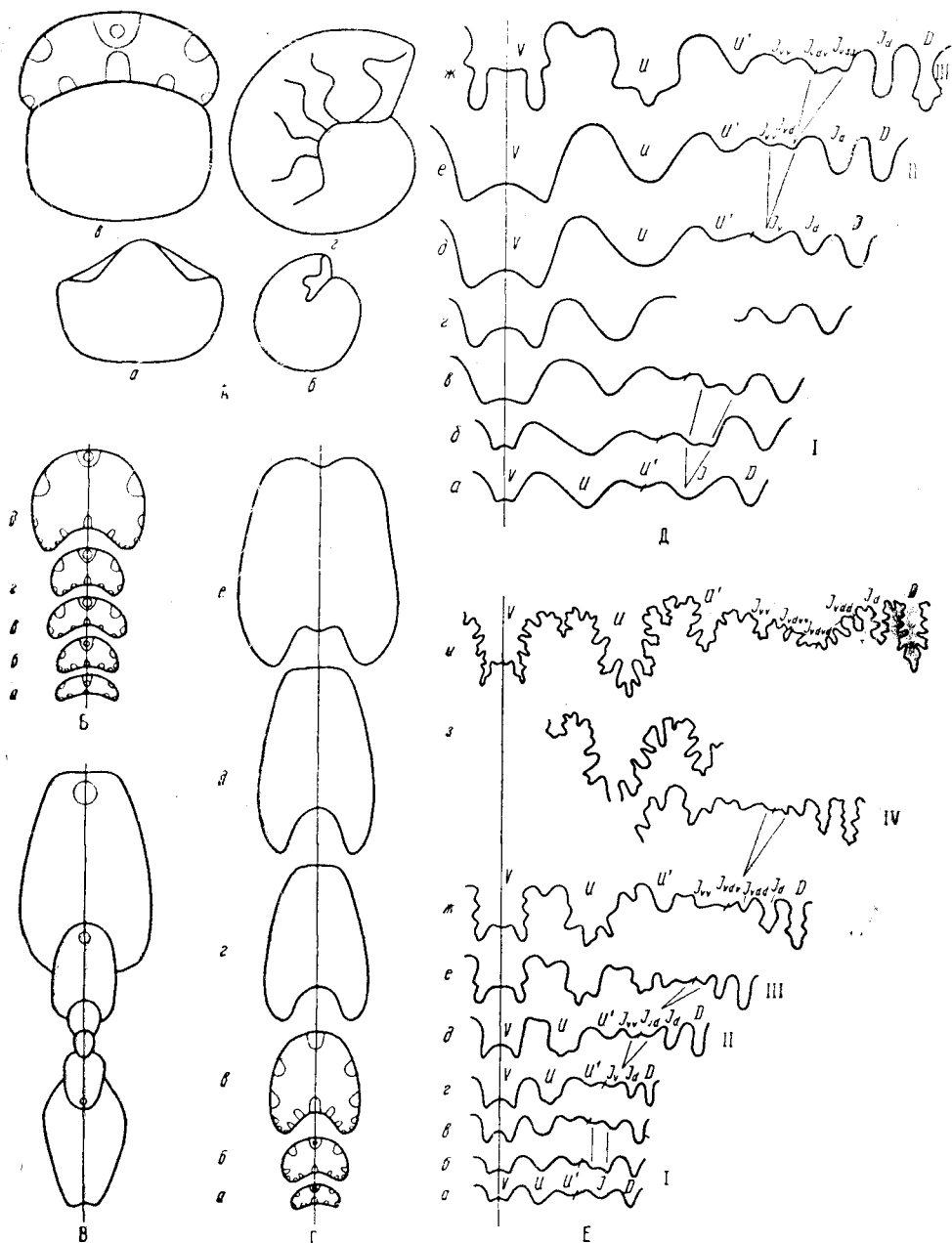


Рис. 1. *Hoplites dentatus* Sow.: А — экз. № 6374—94; начальная камера: а — сверху, б — сбоку; раковина в половину оборота: в — со стороны перегородки, г — сбоку ( $\times 22$ ). Б — экз. № 6297—94; изменение формы поперечного сечения в онтогенезе раковины: а — вторая перегородка; б — четвертая перегородка; в —  $\frac{3}{4}$  оборота; г —  $1\frac{1}{4}$  оборота; д —  $2\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 7,5$ ). В — экз. № 6297—94; поперечное сечение раковины в онтогенезе: а — конец первого оборота ( $\times 6,0$ ); б —  $1\frac{3}{4}$  оборота ( $\times 3,0$ ); в — начало четвертого оборота ( $\times 2,0$ ); г — начало пятого оборота ( $\times 1,7$ ); д — середина пятого оборота ( $\times 1,3$ ); е — конец пятого оборота ( $\times 0,7$ ). Д — экз. № 6297—94; изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: а, б, в — третья, четвертая, восьмая лопастные линии; г —  $1\frac{1}{3}$  оборота; д —  $1\frac{1}{2}$  оборота; е —  $1\frac{3}{4}$  оборота (а—е —  $\times 28$ ); ж —  $2\frac{1}{4}$  оборота ( $\times 17$ ). Е —

этого оборота. На трех последующих стадиях (рис. 1, Е, ж, з, и) отражена лопастная линия до начала пятого оборота. На рис. 1, Е, з в середине четвертого оборота вновь хорошо фиксируется деление расположенной на шве лопасти ( $I_{vdv}$ ) — четвертое деление. Пятое, шестое и седьмое деления на этом рисунке не удастся проследить последовательно.

Так как разделение пришовной части с возрастом происходит с ускорением, то далеко не на каждом экземпляре можно проследить все детали. Шестое деление наблюдается в середине четвертого оборота на рис. 2, к; седьмое деление — примерно в конце пятого оборота на рис. 2, н. Сложность заключается в том, что, лишь имея материал по нескольким экземплярам, можно отчетливо проследить природу всех новых элементов и время их появления.

Таким образом, первоначально лопастная линия состоит из пяти лопастей  $VUU^1 : ID$ ; все новые элементы являются производными внутренней лопасти.

I деление —  $I \rightarrow I_v I_d$  — происходит на 4—6-й лопастной линии (рис. 1, Д, Е). Если на первом обороте пропущено подряд несколько лопастных линий, то при первом изучении правильная расшифровка затруднена. Это связано с тем, что две вновь возникшие лопасти характеризуются различной скоростью роста:  $I_v$  резко отстает от  $I_d$ , и если рассматривать лопастную линию в начале второго оборота изолированно или начинать изучение с этой стадии, то складывается полное впечатление, что  $I_d$  — изначально существующая  $I$ , а  $I_v$  возникла в результате деления седла  $U^1/I$ , т. е. должна быть обозначена как  $U^2$  или вторая пупковая лопасть.

II деление —  $I_v \rightarrow I_{vv} I_{vd}$  — прослеживается в конце второго — начале третьего оборота (рис. 1, Д, е, Е, д). Отчетливо видно, что делится лопасть, хотя вскоре близнецы  $I_{vv}$  и  $I_{vd}$  из-за различной скорости роста становятся не похожи друг на друга, т. е. наблюдается то же самое, что отмечалось для лопастей  $I_v$  и  $I_d$ .

III деление —  $I_{vd} \rightarrow I_{vdv} I_{vdd}$  — происходит с середины до конца третьего оборота, аналогично двум предшествующим.

IV деление —  $I_{vdv} \rightarrow I_{vdvv} I_{vdvd}$  — наблюдается на четвертом обороте и происходит точно так же, как и более ранние.

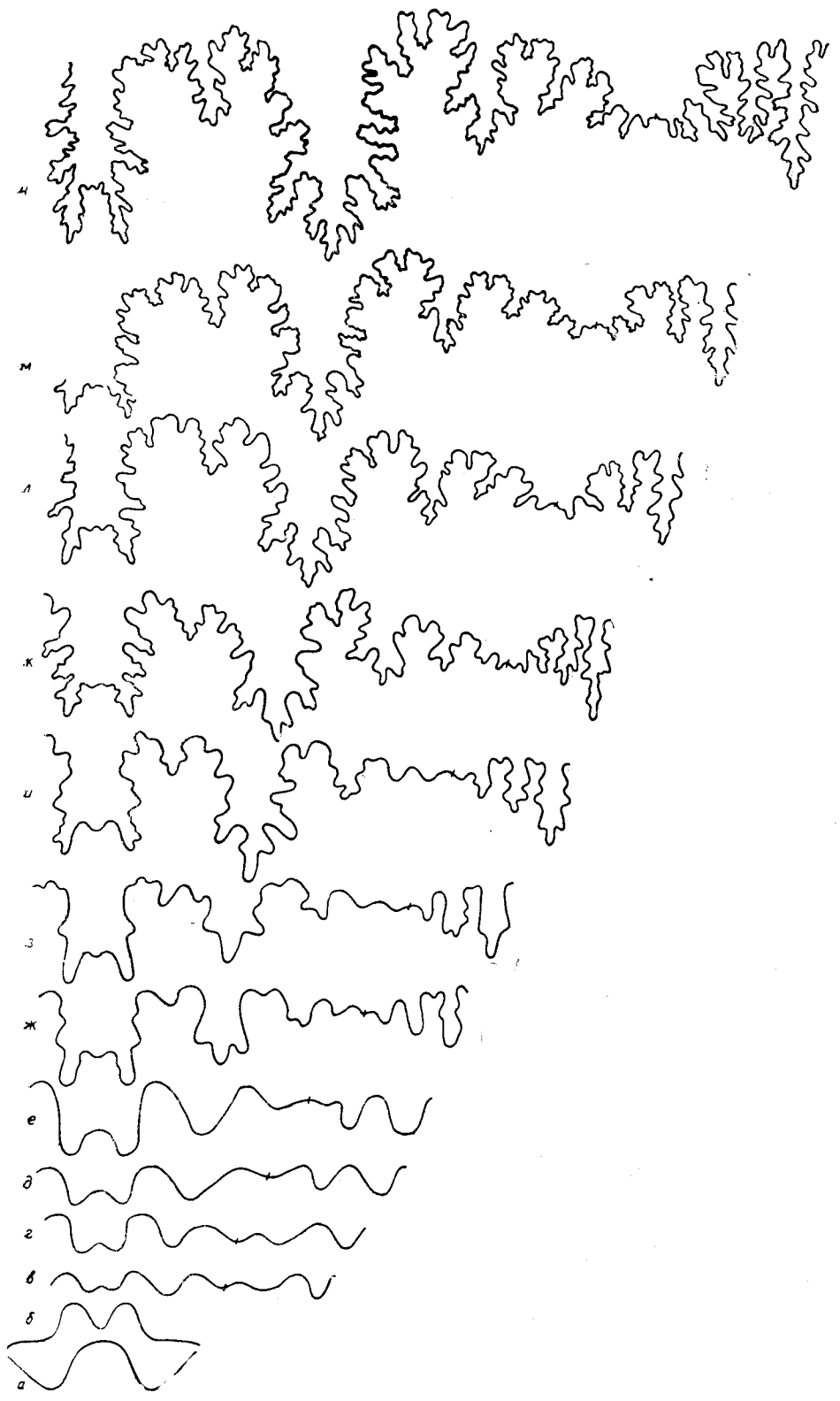
V, VI, VII деления, прослеженные лишь на некоторых экземплярах, идут аналогичным путем.

Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины идет двумя путями: образование новых элементов и усложнение имеющихся.

Итак, процесс возникновения новых элементов происходит за счет многократного деления лопасти с последующим обособлением одной части и повторным делением другой. Так как первоначально делится внутренняя лопасть, то все, возникшие к взрослой стадии новые лопасти, являются ее производными.

Итак,  $VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 : I_v I_d D$  (I деление)  $\rightarrow VUU^1 I_{vv} : I_{vd} I_d D$  (II деление)  $\rightarrow VUU^1 I_{vv} I_{vdv} : I_{vdd} I_d D$  (III деление)  $\rightarrow VUU^1 I_{vv} I_{vdvv} : I_{vdvd} I_{vdd} I_d D$  (IV деление) и т. д. Нижние индексы  $v$  и  $d$  характеризуют положение новых элементов, количество значков соответствует по-

экз. № 13781—150; изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: а — третья лопастная линия; б — шестая лопастная линия; в —  $1\frac{1}{5}$  оборота; г —  $1\frac{1}{2}$  оборота ( $a-g \times 14$ ); д — начало третьего оборота ( $\times 12$ ); е — середина третьего оборота ( $\times 11$ ); ж — конец третьего оборота ( $\times 8,0$ ); з — середина четвертого оборота ( $\times 5,0$ ); и — начало пятого оборота ( $\times 5,0$ ). А—Д — Кубадаг, Янгаджа; средний альб, зона *Hoplites dentatus*; Е — Туаркыр, Туар; средний альб, зона *Hoplites dentatus*



следовательности деления. Например, рассматривая формулу, можно сказать, что  $I_d$  — внутренняя часть первого деления;  $I_{vv}$  — наружная часть (второе  $v$ ) второго деления (две буквы  $vv$ ),  $I_{vdd}$  — внутренняя часть (последняя нижняя буква  $d$ ) третьего деления (три буквы:  $vdd$ );  $I_{vdvv}$  и  $I_{vdvd}$  соответственно наружная (последняя буква  $v$ ) и внутренняя части (последняя буква  $d$ ) четвертого деления (четыре буквы:  $vdvv$  и  $vdvd$ ).

Все новообразованные лопасти в момент своего появления располагаются прямо, а впоследствии начинают отклоняться в обе стороны от шва, образуя провисающую сутуральную лопасть. Лишь лопасть  $I_d$  сохраняет вертикальное положение. Провисание сутуральной лопасти начинается с конца четвертого оборота. По отношению к остальным мелким, симметрично расположенным лопастям лопасть  $I_{vv}$  располагается несколько особняком. Поэтому упрощенный вариант формулы лопастной линии можно записать следующим образом:  $VUU^1I_{vv}I_{vd}I_dD$ . Если сопоставить индексы новообразованных лопастей с индексами, используемыми О. Шиндевольфом, то видно следующее соответствие:  $I_{vd}=U_4$ ,  $I_{vv}=U_3$ , а  $I_d=$ внутренней части  $U_1$ . Логичность в обозначении лопастей, принятая О. Шиндевольфом, несколько теряется, когда речь идет о лопасти  $I_d$ , возникающей в результате первого деления внутренней лопасти  $I$  ( $=U_1$  О. Шиндевольфа). Он распространяет индекс  $U_1$  ( $=I$ ) только на лопасти  $I_d$  и  $I_{vdd}$  в нашем понимании. Исходя из этого следует признать, что лопасти, обозначенные О. Шиндевольфом как  $U_3$  и  $U_4$  соответствующие нашим лопастям  $I_{vv}$ ,  $I_{vdvv}$ ,  $I_{vdvd}$  и т. д., не являются производными лопасти  $U_1$  ( $=I$ ). На самом деле это не так, что мы и пытались показать выше.

Усложнение первоначально имеющих и образованных вновь элементов и их соотношение. Усложнение имеющих седел и лопастей начинается с середины второго оборота в следующей последовательности: пупковая лопасть становится трехраздельной (рис. 1, Е, з), почти одновременно наружное седло приобретает двураздельность. В начале третьего оборота на брюшной лопасти возникают боковые зубцы. К концу третьего оборота этот процесс распространяется на первую пупковую лопасть, спинную лопасть и внутреннюю часть внутренней лопасти, а также на внутреннее седло. Дальнейшее усложнение происходит в той же последовательности с появлением все новых и новых дополнительных зубцов, а также продолжает распространяться в направлении к шву, затрагивая вновь образованные лопасти.

Интересно, что у *Hoplites dentatus* Sow. новые элементы появляются на первом обороте, т. е. примерно на один-полтора оборота раньше, чем происходит усложнение уже имеющих, тогда как, например, у представителей семейств Parahoplitidae и Deshayesitidae, эти два процесса практически совпадают по времени и начинаются значительно позже, примерно с третьего оборота.

Соотношение седел и лопастей. Брюшная и пупковая лопасти на всем протяжении имеют примерно одинаковую глубину. С возрастом они становятся относительно более узкими: в начале второго

---

Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Hoplites dentatus* Sow.; а—к — экз. № 6374—94, л—н — экз. № 6704—94; а, б, в, г, д, е — первая, вторая, третья, четвертая, пятая, десятая лопастные линии ( $\times 38$ ); ж —  $2\frac{2}{3}$  оборота ( $\times 16$ ); з — конец третьего оборота ( $\times 16$ ); и —  $3\frac{1}{3}$  оборота ( $\times 10,7$ ); к —  $3\frac{4}{5}$  оборота ( $\times 7$ ); л — начало пятого оборота ( $\times 5$ ); м — середина пятого оборота ( $\times 3,8$ ); н — конец пятого оборота ( $\times 3,8$ ). Кубадаг, Янгаджа; средний альб, зона *Hoplites dentatus*

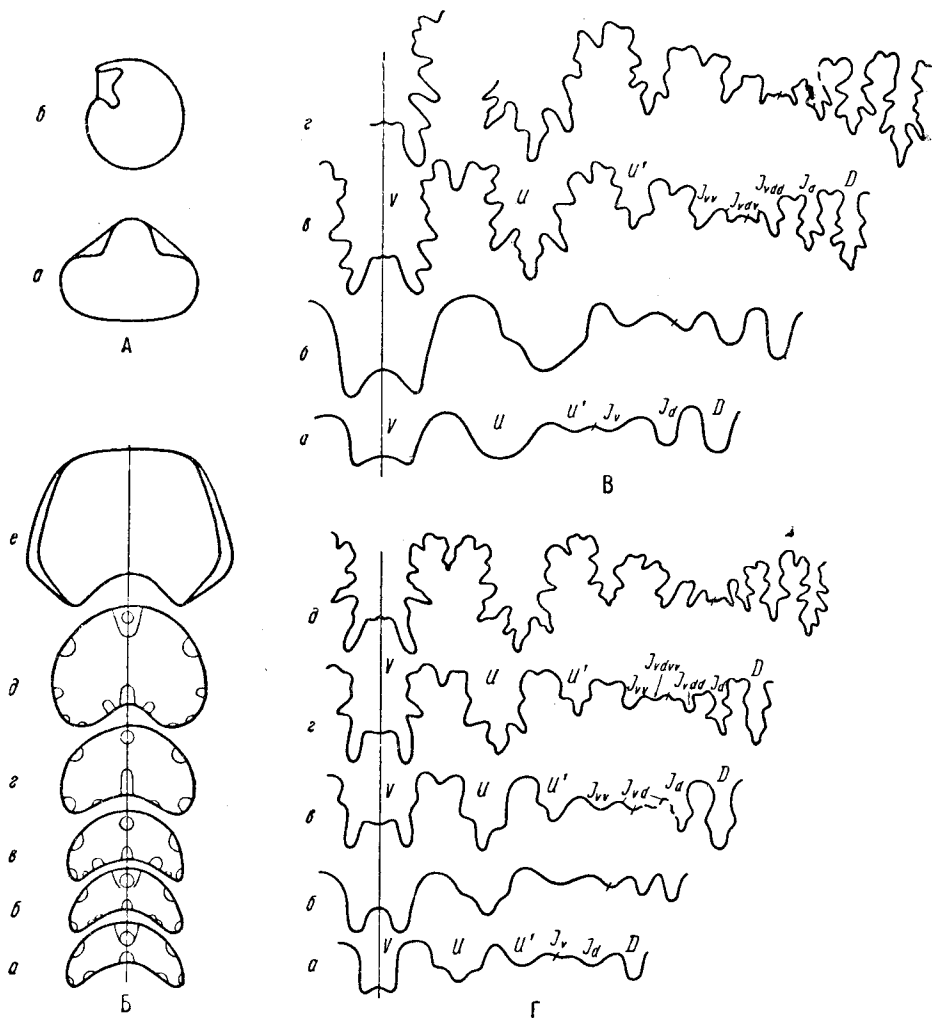


Рис. 3. *Hoplites* ex gr. *benettianus* Sow.: А — экз. № 9438—95; начальная камера: а — вид сверху, б — вид сбоку ( $\times 30$ ). Б — экз. № 13786—150; изменение поперечного сечения в онтогенезе раковины: а, б, в — пятая, седьмая, девятая перегородки ( $\times 16$ ); з — середина второго оборота ( $\times 10$ ); д —  $2\frac{3}{4}$  оборота ( $\times 6$ ); е —  $4\frac{1}{4}$  оборота ( $\times 2,4$ ). В — экз. № 9437—95; изменение лопастной линии в онтогенезе *Hoplites benettianus* Sow.: а — начало второго оборота ( $\times 42$ ); б — конец второго оборота ( $\times 41$ ); в —  $3\frac{3}{4}$  оборота ( $\times 12$ ); з —  $4\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 10$ ). Г — экз. № 9436—95; изменение лопастной линии в онтогенезе раковины: а — конец второго оборота ( $\times 30$ ), б —  $2\frac{1}{3}$  оборота ( $\times 26$ ); в — конец третьего оборота ( $\times 19$ ); з —  $3\frac{1}{2}$  оборота ( $\times 12$ ); д —  $4\frac{3}{4}$  оборота ( $\times 6$ ). А, В, Г — Большой Балхан, Боржоклы; средний альб, зона *Hoplites dentatus*; Б — Туаркыр, Аккыр; средний альб, зона *Hoplites dentatus*

оборота высота и ширина их примерно равны, к концу пятого оборота высота превосходит ширину не меньше, чем в два раза, это особенно относится к брюшной лопасти. Спинная лопасть, имеющая первоначально такую же глубину, с возрастом несколько отстает от брюшной и пупковой.

Первая пупковая лопасть вначале значительно уступает обособившейся ветви внутренней лопасти, а в дальнейшем достигает такой же



глубины, превосходя последнюю по ширине. Наружное седло постепенно становится значительно шире, чем ограничивающие его брюшная и пупковая лопасти. С четвертого оборота наружное седло начинает заметно отставать от соседнего бокового седла.

Онтогенез *Hoplites benettianus* Sow. был изучен на трех экземплярах. Из-за сохранности изменение лопастной линии в онтогенезе

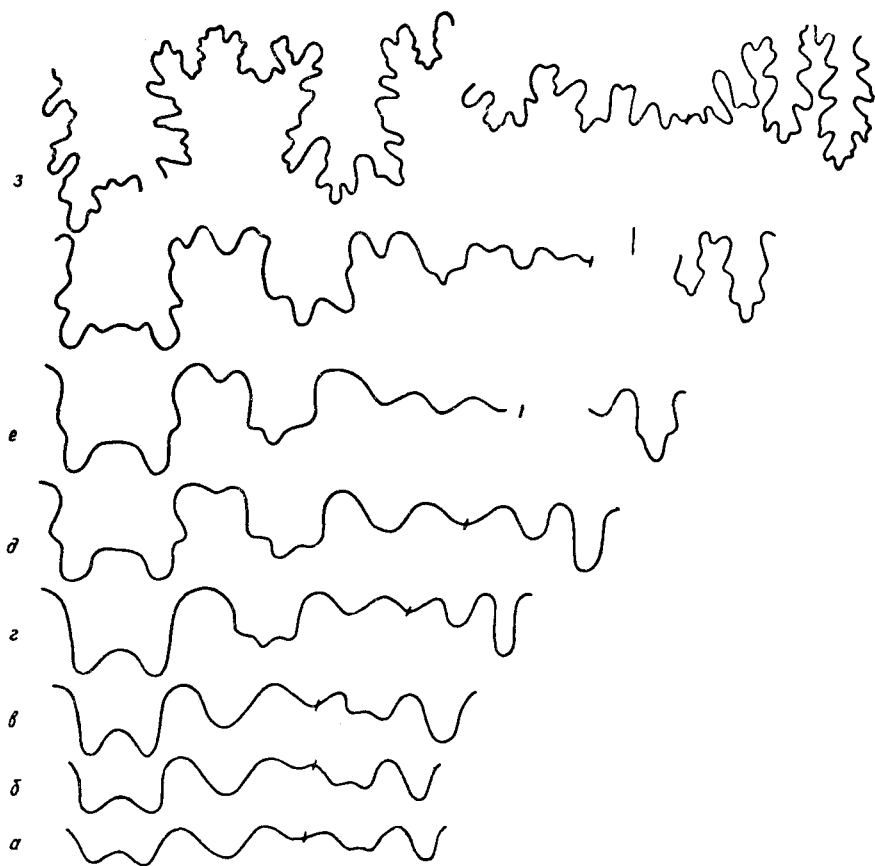


Рис. 4. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Hoplites* ex gr. *benettianus* Sow.; экз. № 13786—150: а, б, в — четвертая, шестая, восьмая лопастные линии; г — четырнадцатая лопастная линия, середина второго оборота (а—г —  $\times 34$ ); д — семнадцатая лопастная линия,  $1\frac{3}{4}$  оборота ( $\times 28$ ); е — конец второго оборота ( $\times 26$ ); ж —  $2\frac{3}{4}$  оборота ( $\times 18$ ); з —  $4\frac{1}{4}$  оборота ( $\times 6,5$ ). Туаркыр, Аккыр; средний альб, зона *Hoplites dentatus*

раковины не удалось проследить с такой подробностью, как это было сделано для вида *Hoplites dentatus* Sow.

Начальная камера имеет бочонкообразную форму с притупленным седлом (рис. 3, А). Размеры: диаметр равен 0,5 мм, длина 0,6 мм. При сравнении с начальной камерой *Hoplites dentatus* Sow. поражает существенная разница в размерах. Трудно объяснить, с чем связано такое расхождение. Можно предположить коррелятивную связь с размерами раковины вообще.

Диаметр раковины *Hoplites benettianus* Sow. значительно меньше диаметра раковины *H. dentatus* Sow., если сравнивать при одном и том

же количестве оборотов. Различие в скорости возрастания размеров раковины особенно хорошо видно на рисунках, отображающих поперечное сечение в онтогенезе раковины этих двух видов. Однако высказанное мнение о коррелятивной связи размеров начальной камеры с размерами раковины является не более, чем предположением.

Поперечное сечение оборота у вида *Hoplites benettianus* Sow. на протяжении первых двух-трех оборотов не отличается от такового у *H. dentatus* Sow. Однако в дальнейшем у первого из упомянутых видов сечение приобретает овальную или округленно-четыреугольную, а не удлинненную форму, что можно заметить, сравнивая рис. 3, Б с соответствующим рис. 1, Г.

Лопастная линия (рис. 3, В, Г, 4). Изменение лопастной линии в целом соответствует тому, что наблюдалось у *Hoplites dentatus* Sow. (большая твердость образцов затруднила последовательное изучение лопастной линии, поэтому правильная расшифровка возможна лишь при сопоставлении данных по нескольким экземплярам, а также при сравнении их с данными для *H. dentatus* Sow.). Наиболее ранняя из изображенных лопастных линий показана на рис. 4, а. Это четвертая лопастная линия, состоящая из пяти лопастей: двураздельной брюшной, пупковой, первой пупковой, внутренней и спинной. Уже на этой лопастной линии заметно появление седла в основании внутренней лопасти, т. е. начинается первое деление ( $I \rightarrow I_v I_d$ ). Как видим, по времени оно совпадает с таковым у *H. dentatus* Sow.

Момент второго деления ( $I_v \rightarrow I_{vv} I_{vd}$ ) ни у одного из изученных экземпляров точно не фиксирован. Третье деление ( $I_{vd} \rightarrow I_{vdv} I_{vdd}$ ) происходит в конце третьего оборота (рис. 3, В, в), т. е. незначительно позднее, чем у *H. dentatus* Sow. Четвертое деление ( $I_{vdv} \rightarrow I_{vdvv} I_{vdvd}$ ) видно на рис. 3, В и Г. Оно приурочено к середине третьего оборота или ближе к его концу, т. е. почти укладывается в пределы колебаний *H. dentatus* Sow. Пятое деление ( $I_{vdvd} \rightarrow I_{vdvdv} I_{vdvdd}$ ) наблюдается на рис. 3, В и Г, соответствующих примерно середине пятого оборота. Мелкие дополнительные элементы в области шва, которые видны в начале пятого оборота на рис. 4, з, можно расшифровать как производные шестого и седьмого деления.

Таким образом, лопастные линии, изображенные на рис. 3, В и Г, показывают некоторое отставание во времени появления новых лопастей по сравнению с *Hoplites dentatus* Sow. Однако на рис. 4 такое отставание не прослеживается. В итоге формула лопастной линии ничем не отличается от таковой у *H. dentatus* Sow.

Провисание сутуральной лопасти происходит на пятом обороте, причем лопасть  $I_{vv}$  не обособляется, как это наблюдалось у первого из рассмотренных видов. Усложнение первоначально имеющихся и вновь образованных элементов происходит в такой же последовательности, как и у *H. dentatus* Sow.

Несколько иную картину можно заметить, сравнивая соотношение седел и лопастей. Брюшная и пупковая лопасти не становятся (при равных оборотах) столь узкими, а наружное седло столь широким, как у *H. dentatus*. Соотношение остальных элементов выдерживается в тех же пределах.

### Выводы

Таким образом, для рода *Hoplites* можно отметить следующее:

1. Исходный тип лопастной линии пятилопастной:  $VUU^1 : ID$  (или  $ELU_2 : U_1 I$  О. Шиндевольфа). Утверждение Л. Сгета о четырехлопаст-

ном исходном типе ошибочно, что впервые совершенно справедливо отметил и исправил Шиндевольф.

2. Все новые элементы являются производными внутренней лопасти. Это деление было совершенно правильно отмечено Шиндевольфом. Все новые лопасти у рода *Hoplites* возникают за счет деления лопастей, а не седел. Мнение Спета, к которому присоединился и Р. Кейси, что новые элементы являются результатом деления седла, неправильно.

3. До конца пятого оборота в области шва прослеживается до семи последовательных делений.

4. Нельзя согласиться с тем, что только лопасти  $I_d$  и  $I_{vdd}$  соответствуют изначальной  $I$  (или  $U_1$  по О. Шиндевольфу). Из внутренней лопасти возникли:  $I_d$ ,  $I_{vv}$ ,  $I_{vdd}$ ,  $I_{vdvv}$ ,  $I_{vdvd}$  и т. д. Правда, все упомянутые лопасти имеют разную степень родства по отношению к внутренней лопасти  $I$ :  $I_d$  — дочерняя лопасть, а  $I_{vdd}$  — правнучатная лопасть. Внучатная лопасть —  $I_{vv}$  переместилась на наружную сторону, но является более ранним производным внутренней лопасти, чем  $I_{vdd}$ , а поэтому ее нельзя обозначить как  $U_3$ , противопоставляя  $U_1$ .

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Casey R. The Cretaceous ammonite genus *Leymeriella*, with a systematic account of its British occurrences. «Palaeontology», 1957, vol. 1, p. 1.

2. Neumayr M. Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. «Ztschr. Deutsch. Geol. Ges.», 1875, Bd. XXVI.

3. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten, Lief. VI. «Abh. Acad. Wiss. u. Lit.», math.-naturw. Kl., 1966, Nr. 8.

4. Spath L. F. A Monograph of the Ammonoidea of the Gault, pt. 1. «Palaeontol. Soc.», 1923.

5. Traité de Paléontologie, t. II. Paris, 1952.

6. Wiedmann J. Problème der Lobeterminologie. «Ecl. Helveticae», 1970, vol. 63/3.