

Г Е О Л О Г И Я

В. В. ДРУЩИЦ

К ИЗУЧЕНИЮ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ *BIASALOCERAS SUBSEQUENS* (KARAKASCH)

Современная мичуринская биология требует углубленного и всестороннего подхода к изучению организмов. Онтогенетический метод является одним из важнейших методов, применяемых при исследовании ископаемых головоногих—аммоноидей.

Еще в 1890 г. А. П. Карпинский [1] успешно применил этот метод при исследовании артинской фауны аммоноидей; это позволило ему выяснить их происхождение, установить генетические связи, уточнить их систематику и сделать выводы, важные как для истории органического мира, так и для стратиграфии.

Много ценных работ, посвященных изучению онтогенеза верхнепалеозойских аммоноидей, дал В. Е. Руженцев [2].

А. П. Павлов, Д. И. Иловайский, В. И. Бодылевский [3] изучали юрские и нижнемеловые аммониты, тщательно исследуя их онтогенетическое развитие. К сожалению, в дальнейшем этот метод не получил достаточно широкого распространения при изучении мезозойских аммоноидей, а в некоторых случаях, особенно за границей, трактовался с идеалистических позиций и приводил к неверным выводам. Так, Дж. Смит [4] в статье о развитии рода *Lytoceras* (теперь относимого к роду *Gaudryceras*.—В. Д.), следуя Гайэтту, искусственно выделял в онтогенезе рода *Lytoceras* многочисленные возрастные стадии развития.

Материалом для настоящей работы послужила коллекция аммонитов, собранная в 1950—1951 гг., из барремских отложений юго-западного Крыма. Наличие большого числа экземпляров *Lytoceras subsequens* Kar., установленного Каракашем [5], позволило всесторонне исследовать этот вид и на основании полученных данных предложить для него новое родовое название—*Biasaloceras* g. n.

РОД *BIASALOCERAS* G. N.

Тип рода—*Lytoceras subsequens* Каракаш, 1907, стр. 44, табл. V, рис. 9а, в; табл. XXIV, рис. 32. Юго-Западный Крым. Баррем.

Д и а г н о з. Раковина состоит из слабо объемлющих оборотов овального сечения при ширине, обычно превышающей высоту. Наружная

сторона и бока округленные. Пупок широкий. Ребра тонкие, прямые, мелкозубчатые. На ядре видны редкие пережимы. Лопастная линия состоит из пяти сложно рассеченных лопастей.

Кроме типичного вида, к этому роду могут быть отнесены *L. liebighi* Opp., *L. sequens* Vac., *L. belliseptetum* Anth. и др., распространенные

в нижнем мелу средиземноморской провинции.

Для изучения формы начальной камеры строения первых лопастных линий и изменений лопастной линии в онтогенезе были подвергнуты раз-
вертыванию наиболее крупные и типичные экземпляры. По мере уменьшения размера раковины измерялись диаметр, высота и ширина оборота, диаметр пупка, изучался характер скульптуры, строение лопастной линии.

При диаметре спирали в 1—3 мм препаровка раковины усложнилась ее малыми размерами. Во избежание возможных потерь обломков и раковины, особенно начальной камеры, изучение велось под водой.

Для обнажения лопастной линии раковинный слой удалялся иголкой под бинокулярной лупой. Лопастная линия изображалась при помощи рисовального аппарата. Рисунок проверялся и исправлялся путем непосредственного сравнения с оригиналом. Новая лопастная линия обычно изображалась при замеченных изменениях, происходящих особенно часто на молодых оборотах.

Начальная камера (рис. 1) (рисунки 1—7 см. на вклейке) бочонковидной формы имеет следующие размеры:

$$\begin{aligned} D &= 0,32 \text{ мм}; & \text{Ш} &= 0,44 \text{ мм}; \\ D &= 0,34 \text{ мм}; & \text{Ш} &= 0,42 \text{ мм}. \end{aligned}$$

Первая четверть оборота отличается очень низким сечением (рис. 2, а). Ширина оборота составляет 0,8 диаметра; к концу второго оборота

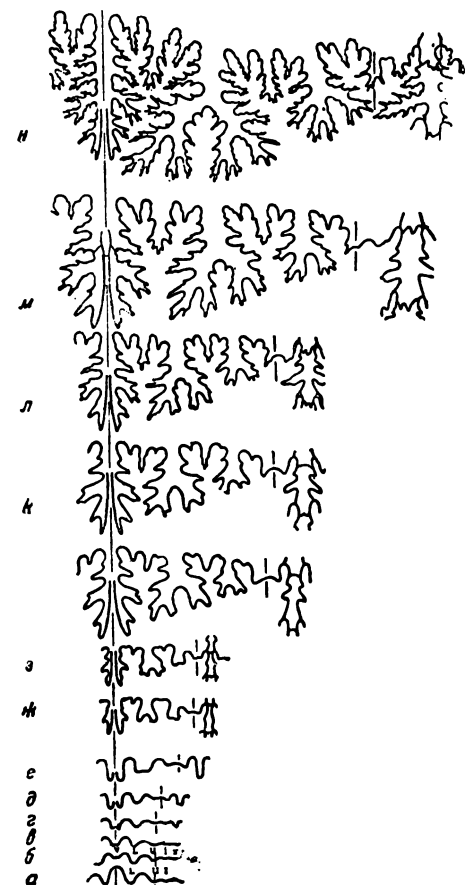


Рис. 8. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Biasaloceras subsequens* (Karakasch). Лопастные линии: а, б, в, г, д—первая, вторая, третья, пятая и восьмая ($\times 13$); е—при $\text{ш}=0,9$ мм ($\times 13$); ж—при $\text{ш}=1,3$ мм ($\times 8$); з—при $\text{ш}=2,0$ мм ($\times 5$); и—при $\text{ш}=2,5$ мм ($\times 5$); к—при $\text{ш}=4$ мм ($\times 5$); л—при $\text{ш}=6,5$ мм ($\times 4$); м—при $\text{ш}=7$ мм ($\times 4$); н—при $\text{ш}=24$ мм ($\times 1,3$)

это отношение уменьшается до 0,4 и таким сохраняется почти без изменения на протяжении всех оборотов, лишь несколько отклоняясь от средней величины в ту или иную сторону (0,38—0,44) (рис. 6, 7). На всех возрастных стадиях высота оборота меньше ширины, составляя 0,72 ширины на первых оборотах, 0,78—0,83—на последующих оборотах. Небольшая ширина располагается на внутренней трети оборота (рис. 7).

Наружная сторона округленная, плавно, без резкого перегиба переходящая в слабо выпуклые боковые стороны. Пупковая стенка до диаметра

60—70 мм узкая, крутая, отделенная довольно резким крутым перегибом от боковой стороны, и широкая, связанная плавным изгибом с боковой стороной у более крупных экземпляров.

Пупок широкий, ступенчатый, составляет 0,42—0,49 диаметра. Спираль сложная. Показатель спирали первой четверти оборота равен 2,8—2,9, затем уменьшается и на протяжении четырех оборотов колеблется от 1,9 до 2,1, на пятом обороте составляет 2,3—2,6, уменьшаясь в дальнейшем вновь до 2,0.

Размеры	Д	В	Ш	Ду	В : Д	Ш : Д	Ду : Д	В : Ш
1	147	48	66	72	0,32	0,44	0,49	0,72
1	141	44	56	66	0,31	0,40	0,46	0,78
1	126	40	50	55	0,31	0,40	0,43	0,80
1	105	35	43	46	0,34	0,40	0,43	0,81
1	82	29	34	34	0,34	0,41	0,41	0,85
16	82	26,5	34	38	0,33	0,41	0,46	0,78
16	80	28	31	36	0,35	0,38	0,45	0,88
1	71	24	29,5	30	0,33	0,41	0,42	0,81
1	55	19	24	25	0,34	0,43	0,45	0,80
1	47	16	21	21	0,34	0,44	0,44	0,76
1	36	11,5	16	16	0,32	0,44	0,44	0,71
16	36	12	14	17	0,33	0,38	0,47	0,85
16	26	8,3	10	13	0,31	0,38	0,5	0,83
16	16	5	6	7	0,31	0,37	0,44	0,74
16	4,1	1,3	—	1,8	0,31	—	0,44	—
16	2,7	0,8	—	1,1	0,30	—	0,4	—
16	1,9	0,56	0,76	0,8	0,30	0,40	0,42	0,73

Примечание. Выше приведены данные, полученные при развертывании двух экземпляров; Д—диаметр раковины; В—высота оборота; Ш—ширина оборота; Ду—диаметр пупка.

Начальная камера и первый оборот совершенно гладкие. В конце первого оборота наблюдаются следы первичного устья, имеющего слабо выпуклые ушки (рис. 4, а), за которым следует ясно выраженный на ядре пережим. Эти морфологические особенности позволяют сделать вывод, что сформировавшаяся в яйце молодая особь имела начальную камеру и первый оборот. Начав самостоятельное существование, молодь росла и развивалась, свободно плавая, постепенно наращивая раковину, строя перегородки. На втором-третьем оборотах появляется 4—5 утолщений, между которыми наблюдается тонкая, еле заметная струйчатость. После третьего оборота возникают редкие ребрышки, расположенные на расстоянии 2—3 мм друг от друга, слабо изогнутые вперед вдоль пупкового края, переходящие без ослабления через наружную сторону. С увеличением размеров раковины ребра становятся чаще: число ребер вдоль наружной стороны, на отрезок, равный ширине оборота в 27 мм, составляет 15—17, а при Ш=40 мм—27. Число ребер вдоль пупковой стенки увеличивается почти в 2,5 раза.

У экземпляров диаметром от 40 мм и больше ребра с задней стороны мелко зазубрены (рис. 5). Помимо тонких ребер, на раковине имеются утолщенные ребра в количестве 3—4 на один оборот, которым на гладком ядре соответствуют слабо выраженные пережимы. При хорошей сохранности на раковине взрослых экземпляров наблюдается тонкая продольная струйчатость, придающая скульптуре сетчатый характер. Скорлупа раковины очень тонкая, и при ширине оборота в 38 мм ее толщина не превышает 0,7—1,0 мм.

Первая лопастная линия—узкоседельная, состоит из трех лопастей: боковой, пупковой и внутренней. Между боковыми лопастями находится узкое брюшное седло, занимающее срединное положение на наружной стороне, между внутренними—слабо выпуклое спинное (рис. 8, а). Во 2-й лопастной линии в вершине наружного седла закладывается неглубокая брюшная лопасть, усложненная в осевой части небольшим срединным седлом. В вершине спинного седла возникает антисифонная или спинная лопасть (рис. 8, б). Заложенные во второй перегородке элементы лопастной линии сохраняются в течение всей жизни аммонита, сильно усложняясь с возрастом. Усложнение и рассечение лопастной линии начинается с брюшной стороны и последовательно распространяется к пупковому краю. В вершине седел возникают углубления, разделяющие седла на две ветви; в лопастях появляются небольшие вторичные седла, разделяющие их также на две ветви. При увеличении размеров раковины очертание лопастной линии очень усложняется (рис. 8, в—н).



Рис. 9. Септальные крылья спинной лопасти. Нат. вел. № 60

Особого внимания заслуживает строение спинной лопасти. Эта лопасть имеет крестообразный вид вследствие развития длинных рассеченных боковых зубцов (рис. 8, н). От нее отходят 2 ветви, оставляющие след на предыдущей перегородке (рис. 9). Эти ветви получили название септальных крыльев (Квенштедт) [6]. На молодых стадиях они представлены небольшими зубцами, на взрослых—довольно крупными крыльями, занимающими почти половину поверхности перегородки (рис. 6а, 9).

Изучение литературного и фактического материала показало, что септальные крылья характерны для литодератид. Эти крылья, образованные отростками мантии моллюска, повидимому, служили для дополнительной связи тела животного с раковиной. Такая связь у моллюска осуществлялась, с одной стороны, мускулами, с другой—прикреплением переднего края мантии к устьевой части раковины и к поверхности предыдущего оборота. У аммонитов типа *Phylloceras* внешний край мантии почти целиком охватывал предыдущий оборот, значительно увеличивая поверхность прикрепления мантии к раковине. У литодератид площадь прикрепления внешнего края мантии к предыдущему обороту была невелика и компенсировалась наличием септальных крыльев антисифонной лопасти.

Детальное изучение онтогенеза *Biasaloceras subsequens* позволило установить форму начальной камеры, изучить первую и вторую лопастные линии, изучить возрастную изменчивость оборотов, скульптуры, лопастных линий, своеобразное строение спинной лопасти.

При этом можно сделать следующие выводы:

1. Форма оборотов и степень инволютности у этого вида, начиная со 2-го оборота, мало изменяются с возрастом.
2. Начальная камера имеет бочонковидную форму, диаметром 0,32—0,34 мм, при ширине в 0,42—0,44 мм.
3. Первый оборот заканчивается пережимом и знаменует окончание развития в яйце. Скульптура появляется на втором обороте; с этого момента начинается самостоятельное существование молоди.
4. Первая лопастная линия является узкоседельной и состоит из 3 лопастей: боковой (*L*), пупковой (*U*) и внутренней (*I*), имея формулу $LU:I$. Между боковыми лопастями находится узкое брюшное седло, между внутренними—слабо выпуклое спинное.

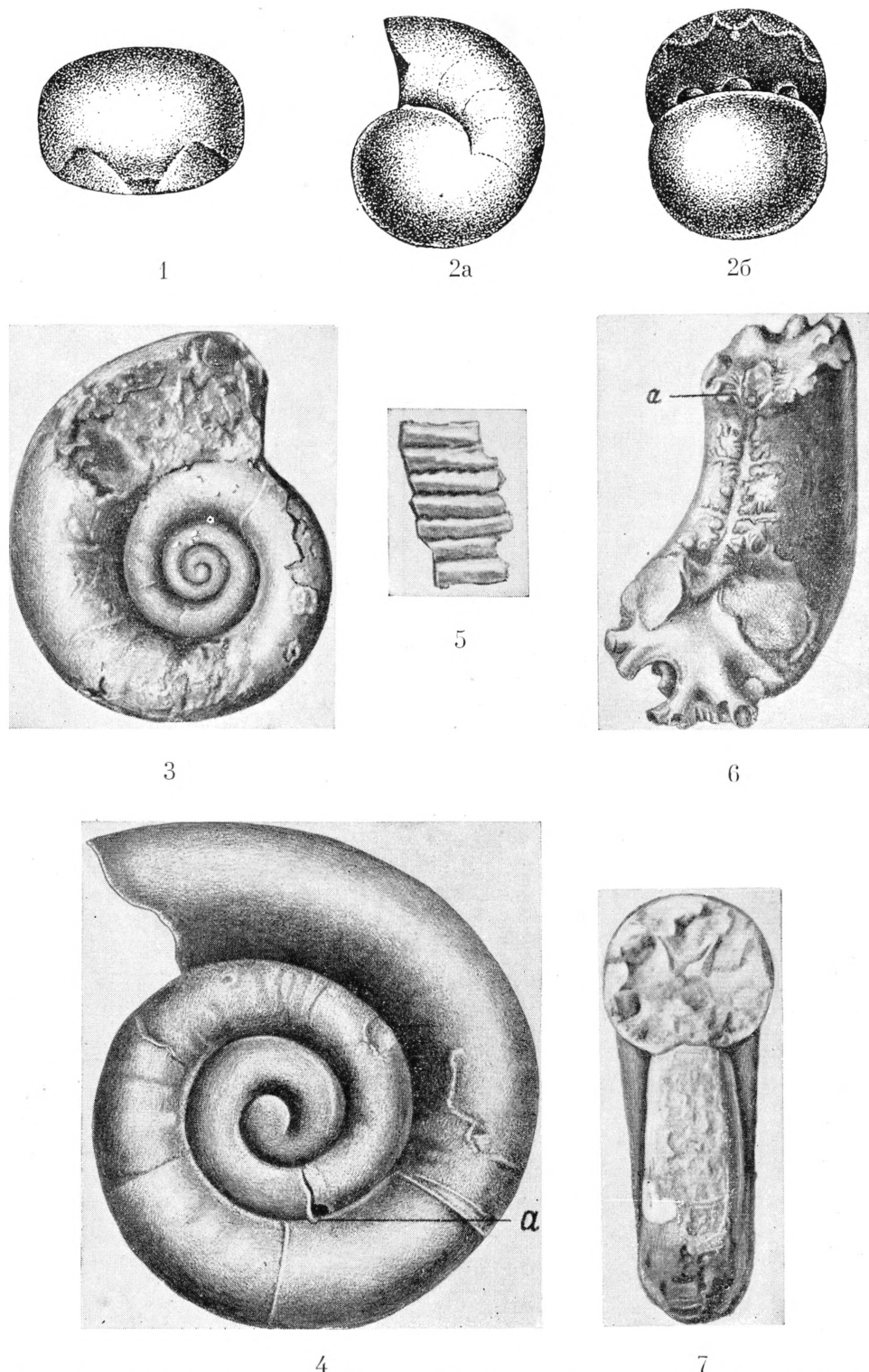


Рис. 1—7. *Biasaloceras subsequens* (Karakasch). Бахчисарайский район Крыма. Баррем. 1—5—паратип. № 16. 1—начальная камера. Вид сверху ($\times 70$). 2a—начальная камера и начало первого оборота. Вид сбоку ($\times 65$). 2b—та же раковина. Вид со стороны пятой перегородки ($\times 65$). 3—начальные обороты паратипа. Вид сбоку ($\times 7,5$). 4—начальная камера, первый и второй обороты; а—первичное устье и следующий за ним пережим ($\times 25$). 5—тип скульптуры раковины крупного экземпляра ($\times 2$). № 1. 6—вид с внутренней стороны обломка спирали ($\times 0,5$). № 60; а—септальные крылья спинной лопасти. 7—вид со стороны устья экземпляра средних размеров ($\times 1$). № 22.

Рисунки выполнены худ. Е. И. Щербаковой.

5. Вторая линия состоит из 5 лопастей: (*VLU:ID*), из которых брюшная лопасть (*V*) закладывается в вершине наружного седла, а спинная (*D*)—в вершине спинного седла.

6. Возникшие 5 лопастей сохраняются на всех возрастных стадиях, постепенно усложняясь. Усложнение и рассечение лопастной линии начинается с брюшной стороны и последовательно распространяется к пупковому краю.

Вопрос об установлении ближайших предков описанного вида из-за недостаточной степени изученности нижнемеловых и юрских литоцератид в настоящее время представляет значительные трудности и требует дополнительных исследований.

Поступила в редакцию
11. 9. 1952 г.

Кафедра
палеонтологии

ЛИТЕРАТУРА

1. К а р п и н с к и й А. П. Об аммонейх артинского яруса и о некоторых каменно-угольных формах, Собр. соч., т. 1, 1945.
 2. Р у ж е н ц е в В. Е. Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Frech и Medicottidae Karpinsky, «Тр. Палеонт. ин-та Акад. наук СССР», т. XIX, 1949.
 3. Б о д ы л е в с к и й В. И. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik., «Ежегодн. Рус. палеонт. об-ва», т. V, ч. 1, 1925.
 4. S m i t h J. P. The development of *Lytoceras* and *Phylloceras*, Proceed of the Californ Acad. of Sc., 3 ser. geol., v. I, № 4, 1898.
К а р а к а ш Н. И. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна, «Тр. С.-Петерб. об-ва естеств.», т. XXXII, в. 5, 1907.
 6. Q u e n s t e d t F. A. Handbuch d. Petrefactenkunde, III Aufgag, 1885.
-