

30/ХТД
Милитарному от автора

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 9—1953

В. В. ДРУЩИЦ

ДАнные ОБ онТОГЕНЕЗЕ ноВого РОДА АММОНИТОВ *EUPHYLLOCERAS*

Изучение индивидуального развития рода *Euphyllloceras* диктовалось необходимостью всестороннего изучения мезозойских аммонитов. Филлоцератида существовали в юрский и меловой периоды и, по мнению многих исследователей, были основным стволом, от которого произошли многие другие семейства. Филлоцератида характеризуются объемлющей раковиной и очень сложной лопастной линией, изучить которые очень трудно. Поэтому вопросами индивидуального развития представителей этого семейства практически никто, кроме Смита [8], не занимался. При описании онтогенеза *Phylloceras onoense Stanton* из нижнего мела Америки Смит искусственно выделил многочисленные возрастные стадии развития, считая, что каждая стадия роста представляла какой-нибудь предковый род и неверно изобразил строение внутренних частей лопастной линии.

Материалом для настоящей статьи послужила коллекция аммонитов, относительно хорошей сохранности, собранная из барремских отложений Бахчисарайского района Крыма. При их изучении применялась ранее описанная методика [1]. Подробное изучение вида *Phylloceras ponticuli Rousseau* и близких к нему видов позволило предложить для этой группы аммонитов новое родовое название—*Euphyllloceras g. n.*

РОД *EUPHYLLOCERAS* G. N.

Тип рода—*Phylloceras ponticuli Rousseau*, 1842, стр. 783, табл. 1, фиг. 3. Юго-Западный Крым. Баррем.

Д и а г н о з. Раковина эллипсоидная, на первых двух оборотах эволютная, позднее—инволютная, с плоскими параллельными или выпуклыми боками и округленной внешней стороной. Поперечное сечение изменяется от широкого и низкого в личиночной стадии до эллипсоидного или округленно-треугольного у взрослых. Диаметр пушка составляет 0,06—0,09 диаметра всей раковины. Скульптура представлена тонкими частыми слабо изогнутыми ребрышками, ослабевающими на боках. Лопастная линия очень сложная. Брюшная лопасть имеет крышеобразное срединное седло. Боковая лопасть трехветвистая, у крупных экземпля-

ров—длиннее брюшной. Первая пупковая лопасть подобна боковой, но короче ее и несколько асимметрична. Размеры и степень рассеченности остальных пупковых лопастей уменьшаются к пупку. Внутренние лопасти сложно-рассеченные. Антисифонная лопасть двузубчатая и ограничена прямыми стенками. Седла разделены трехзубчатой вторичной лопастью на две почти одинаковые ветви. Внутренние седла оканчиваются одним округленным листочком.

К этому роду можно отнести следующие виды, распространенные в нижнемеловых отложениях средиземноморской провинции: *Euphyloceras tethys* (d'Orb.), *E. sabyense* (Kar.), *E. anthulai* (Kas.), *E. subalpinum* (d'Orb.), *E. aptiense* (Sayn), *E. velledae* (Mich.) и др.

Приведем новые данные об индивидуальном развитии вида *Euphyloceras ponticuli* (Rousseau).

Начальная камера почти шаровидной формы (рис. 5а, 5б), ширина ее 0,33—0,34 мм, диаметр 0,32 мм. Первый и второй обороты низкие, мало объемлющие (рис. 2, к, л). Отношение боковой высоты оборота к ширине (В : Ш) и внутренней высоты к ширине (в : Ш) изменяются следующим образом:

		В : Ш	в : Ш
в конце	$\frac{1}{4}$ оборота	0,58	0,43
» »	$\frac{3}{4}$ »	0,62	0,51
» »	$1\frac{1}{4}$ »	0,77	0,70
» »	$1\frac{3}{4}$ »	0,88	0,76
» »	$2\frac{3}{4}$ »	1,17	0,97

Иволютность раковины увеличивается, начиная с третьего оборота. Обороты приобретают полуэллиптическую форму. Наружная сторона округленная. Боковые стороны слабо выпуклые, почти параллельные. Высота оборотов значительно больше ширины, и при диаметре в 19 мм отношение высоты к ширине раковины равняется 1,7, а при $D=44$ мм—уменьшается до 1,3. Отношение внутренней высоты к ширине до диаметра в 40 мм колеблется в пределах 1,00—1,12, при дальнейшем же увеличении размеров раковины составляет 0,9—0,95. Отношение высоты оборота к диаметру изменяется в пределах от 0,57 до 0,60. Отношение ширины оборота к диаметру изменяется от 0,37 до 0,43 (не считая начальных оборотов). Диаметр пупка не превышает 0,06—0,07 диаметра раковины.

Показатель спирали до диаметра в 30 мм равен в среднем 1,96, при $D=40-50$ мм увеличивается до 2,10.

Величина отношения В : Ш характеризует форму тела аммонита. На первом и втором оборотах тело сжато в спинно-брюшном направлении, затем становится почти круглым и позднее оказывается сжатым с боков (рис. 1).

Начальная камера и первый оборот гладкие. В конце первого оборота наблюдается слабо выраженный пережим, который свидетельствует об окончании эмбрионального развития (рис. 6, а). На втором обороте на поверхности раковины появляется тонкая еле различимая густая струйчатость, которая с увеличением раковины становится более отчетливой и переходит в тонкие ребрышки. Струйки и ребрышки начинаются на пупковой стенке, слабо серпообразно изгибаются на боковой стороне и переходят наружную сторону прямо или образуют небольшой изгиб вперед. На боковой стороне наблюдается ослабление скульптуры вплоть до полного исчезновения ее с последующим усилением на брюшной стороне (рис. 7, 8).

Ни раковина, ни ядра не несут каких-либо ясно выраженных пережимов, что в свое время при установлении вида подчеркивал Руссо [6].

Перегородки между камерами тонкие, сложно изогнутые. Поверхность перегородки вдоль линии прикрепления к внутренней части раковины имеет сложный рельеф, на котором чередуются выпуклые (седла) и вогнутые (лопасти) части. Центральная часть перегородки изогнута меньше и обычно слабо выпукла. На первых двух-трех оборотах края слабо гофрированы.

По мере роста раковины усложняется гофрировка краевой зоны, и в инволютной части перегородки возникают новые лопасти и седла. Частые мелкие внешние лопасти этой части перегородки связываются неглубокими бороздками с соответствующими им внутренними лопастями; боковые лопасти связываются между собой неглубокой, но широкой бороздкой; спинная лопасть вытягивается назад в длинную, узкую коническую воронку, вершина которой достигает предыдущей перегородки и заходит между внутренними седлами, прикрепляясь к ним. Вдоль спинного края раковины возникает система вложенных одна в другую воронок. Подобная поверхность перегородки значительно укрепила раковину, увеличивала связь тела моллюска с ней. К тому же внешняя поверхность раковины, встречая достаточную внутреннюю опору, хорошо противодействовала давлению столба воды при вертикальных перемещениях животного [2].

Соответственно с изменением формы перегородки изменялось очертание лопастной линии. Первая линия состоит из трех лопастей: боковой, пупковой и внутренней, считая только лопасти (рис. 2, а). В последующей линии появляются еще две лопасти: брюшная и спинная (рис. 2, б). По мере увеличения диаметра раковины прогрессивно увеличивается рассеченность лопастной линии, и в области пупка образуются новые пупковые и внутренние лопасти (рис. 2, в—е). Рассечение линии начинается на внешней стороне и постепенно распространяется в сторону шва. В боковой лопасти возникают два вторичных седла; в вершине наружного и пупкового седла образуются неглубокие вторичные лопасти. При $D=17$ мм (рис. 2, и) лопастная линия приобретает очень сложные очертания: длина боковой лопасти больше длины всех остальных лопастей. Боковое седло оказывается выше наружного и пупкового; число пупковых лопастей достигает девяти; стенки спинной лопасти прямые, нерассеченные; седла разделены глубокой трехзубчатой выемкой на две почти одинаковые ветви. Внутренние седла заканчиваются одним округленным листочком.

В связи с различными трактовками внутреннего строения первой линии у узкоседельных аммонитов остановимся на воззрениях немецкого палеонтолога Шиндевольфа [7], который считал, что Бранко [5] неверно изображал внутреннюю часть первой линии. Эта часть состоит, по мнению Шиндевольфа, из спинного седла, а не лопасти, и двух ограничивающих его лопастей. Бранко рассматривал первую линию на начальной камере. В этом случае внутренняя часть линии состоит из двух внутренних седел и лопастей между ними, в чем легко можно убедиться, сделав из пластилина модель начальной камеры. Так как изображение всех лопастных линий связано с оборотами спирали, то при ее изображении нужно брать не начальную камеру, а начало первого оборота. В таком случае внутрен-

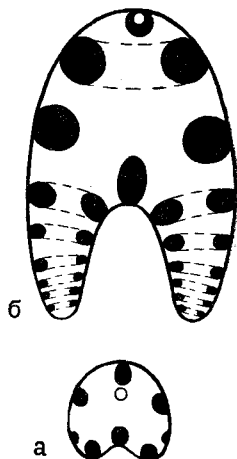


Рис. 1. Строение перегородки: а—в начале второго оборота ($\times 25$); б—у взрослого экземпляра ($\times 0,7$) (лопасти зачернены)

няя часть первой линии будет состоять из двух лопастей и заключенного между ними седла. Бранко при трактовке первой линии был непоследователен, он изображал ее относительно начальной камеры, а не первого оборота. Шиндевольф, правильно трактуя строение внутренней части первой лопастной линии, неверно связывал ее с начальной камерой.

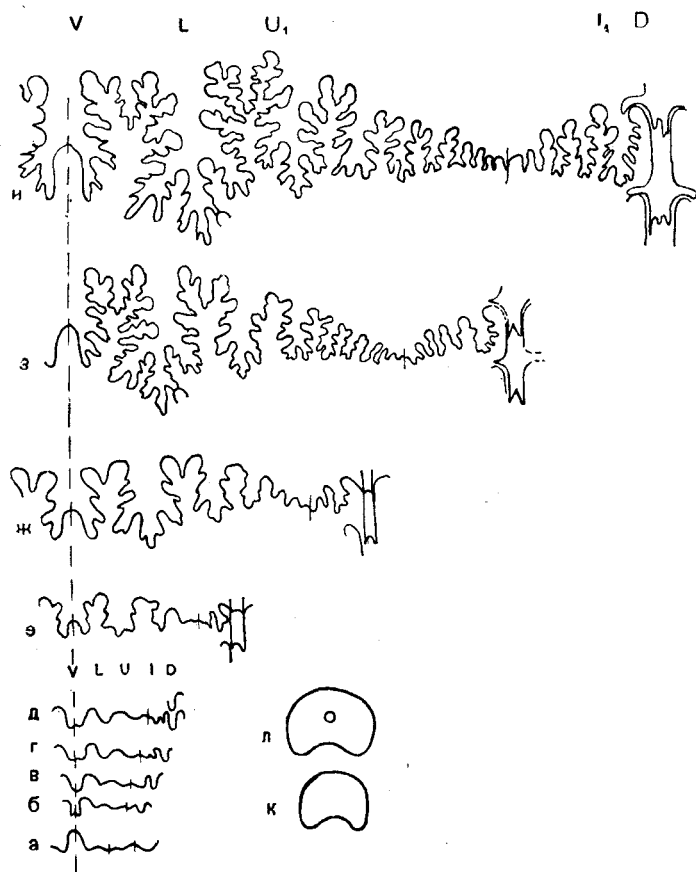


Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Euphylloceras ponticule* (Rousseau). Лопастные линии: а—первая ($\times 15$); б—пятая—восьмая ($\times 15$); в, г, д—в конце первого и в начале второго оборота при $\text{Ш} \geq 0,5$ мм ($\times 15$); е—в конце третьего оборота при $\text{Ш} = 1,3$ мм, $\text{В} = 1,2$ мм ($\times 10$); ж—при $\text{Д} = 5,7$ мм, $\text{Ш} = 2,2$ мм, $\text{В} = 2,6$ мм ($\times 10$); з—при $\text{Д} = 13$ мм, $\text{Ш} = 4$ мм, $\text{В} = 7,4$ мм, $\text{в} = 4,6$ ($\times 5$); и—при $\text{Д} = 17$ мм, $\text{Ш} = 6$ мм, $\text{в} = 6$ мм ($\times 5$). Форма поперечного сечения: к—в начале первого оборота; л—в конце первого оборота ($\times 23$)

Шиндевольф называл первую линию п р о с у т у р о й, а вторую— п р и м а с у т у р о й, считая, что только вторая линия имеет типичные признаки аммонитовой лопастной линии, а первая, не имеющая брюшной и спинной лопасти, таковых не имеет. При этом Шиндевольф, рассматривая историческое развитие первой и второй линии аммонитов, развивал идеалистические взгляды о их якобы самостоятельном и независимом филогенетическом развитии.

Он писал, что примасура не зависит от формы просутуры, предшествующей ей в онтогенезе, и последняя не образует основания, на котором строится примасура ([7], стр. 75). Просутура ведет себя как чужеродное тело в онтогении и при онтогенетической рекапитуляции филогении. «Наряду с ходом развития примасуры протекает филогенетическое самостоятельное (разрядка наша.—В. Д.), обусловленное своими закономерностями развитие просутуры, которое в онтогенезе всегда заканчивается слепо и не принимает участия в образовании конечных стадий» ([7], стр. 77).

Таким образом, Шиндевольф, известный своей идеалистической теорией протерогенеза, при изучении начальных стадий развития аммонитов выступает как идеалист. Он признает существование в едином организме двух якобы независимых начал, развивающихся по разным независимым друг от друга путям, т. е. разрывает организм на две части.

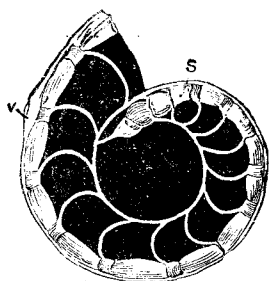


Рис. 3. Разрез в срединной плоскости эмбриональной камеры и первого оборота *Parapronorites biformis* Tschernow. S—сифон, V—первичный пережим ($\times 27$)

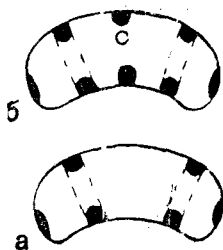


Рис. 4. Строение перегородки: а—первой, б—второй ($\times 70$) (лопасти зачернены)

«... диалектика рассматривает природу,—писал И. В. Сталин,— не как случайное скопление предметов, явлений, оторванных друг от друга, изолированных друг от друга и не зависящих друг от друга,— а как связанное, единое целое, где предметы, явления органически связаны друг с другом, зависят друг от друга и обуславливают друг друга»*.

Разрыв единого организма на две части представляет явную бессмыслицу. Лопастные линии являются следом прикрепления перегородок к раковине и отражают закономерности развития перегородок, выделяемых задней частью мантии.

При образовании первой перегородки, отделяющей начальную камеру, тело моллюска плотно прилегало к перегородке. Часть заднего тела аммонита в виде небольшого вздутого слепого мешка (цекума) располагалась непосредственно позади первой перегородки в полости начальной камеры и тонкой лентой или бокаловидным образованием на длинной ножке, получившей неправильное название просифо, прикреплялась к противоположной стенке начальной камеры ([4], рис. 3).

Просифо, повидимому, служил только для прикрепления тела аммонита. Функцию выделения газа принимал на себя цекум. Для образования второй перегородки тело моллюска отделялось от перегородки, подтягивалось вдоль спирали на небольшое расстояние (0,08—0,12 мм). Задняя

* И. Сталин. Вопросы ленинизма, изд. 11, Госполитиздат, 1939, стр. 536.

часть его, связанная с цекумом, вытягивалась, образуя сифон, который занимал значительную часть полости первой воздушной камеры. Мантия, выделяя углекислый кальций, строила вторую перегородку, и так возникала первая воздушная камера (рис. 3). Возможно, что в связи с образованием в перегородке относительно крупного отверстия для сифона в ней для увеличения прочности появлялся новый изгиб. В вершине брюшного седла возникла брюшная лопасть, в вершине внутреннего—спинная

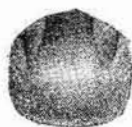


Рис. 5а.



Рис. 5б.



Рис. 6.



Рис. 7.



Рис. 8а.



Рис. 8б.

Рис. 5—8. *Euphyllloceras ponticuli* (Rousseau). 5—начальная камера: а—вид с брюшной стороны; б—вид сбоку, № 624 ($\times 50$). 6—первые три оборота экземпляра № 624; а—первичный пережим ($\times 5$). 7—молодой экземпляр с сохранившимся раковинным слоем, № 697 ($\times 0,7$). 8а—вид с внешней стороны паратипа, 8б—вид сбоку, № 493 ($\times 0,7$). Юго-Западный Крым, Бахчисарайский район. Известняки баррема. Коллекция МГУ

(рис. 2, а, б; 4, а, б). В зависимости от типа первой линии находится строение второй; поэтому нельзя отделять развитие одной от другой и не следует называть их просутурой и примасутурой.

Вначале сифон* занимал почти центральное положение. На первом обороте диаметр сифона составлял $\frac{1}{6}$ высоты (рис. 2, л). На втором обороте (рис. 1, а) эта величина уменьшается до $\frac{1}{8}$; сифон постепенно смещается к наружному краю и на третьем обороте занимает краевое положение. Его диаметр значительно уменьшается и равен всего лишь 0,05 внут-

* У *E. ponticuli* не удалось наблюдать начало сифона, поэтому мы пользуемся для обоснования выводов литературными данными и своими наблюдениями над другими нижнемеловыми аммонитами.

ренной высоты. Естественно предположить, что у эмбрионов филлоцератид, только что вылупившихся из яиц и имевших, кроме начальной камеры, один оборот спирали, сифон играл важную роль при регулировании газового режима воздушных камер.

Рождавшаяся в больших количествах молодь филлоцератид, имея маленькую эволютную раковину, диаметром в 1—2 мм, плавала стайками близ дна, легко перемещалась в толще воды, незначительно меняя глубины. С возрастом нарастали все новые и новые обороты спирали, увеличивалась степень инволютности, возникали новые воздушные камеры. Филлоцератиды становились, повидимому, менее подвижными животными. Несмотря на внешнее сходство р. *Euphyloceras* с инволютной формой раковины современного наутилуса, приспособленного к вертикальным перемещениям и мало чувствительного к изменениям температуры и давления (*N. pompilius* L. [3]), эуфиллоцерас, в противоположность наутилусу, имея тонкий, нитевидный сифон, недостаточный для быстрого регулирования газового давления, совершал, повидимому, незначительные вертикальные перемещения и был чувствителен к изменению давления и температуры.

Таким образом, изучение индивидуального развития *Euphyloceras ponticuli* (Rouss.) позволило не только выделить из семейства филлоцератид новый нижнемеловой род, но и осветить некоторые вопросы его биологии, уточнить строение первой лопастной линии, сделать попытку объяснить своеобразное строение второй и последующих линий и высказать предположение об образе жизни этой группы аммонитов.

Поступила в редакцию
1. 12. 1952 г.

Кафедра
палеонтологии

ЛИТЕРАТУРА

1. Друщиц В. В. К изучению онтогенетического развития *Biasaloceras subsequens* (Karakasch), «Вестник Московского университета», № 6, 1953.
2. Руженичев В. Е. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. Изв. АН СССР, серия биол., № 6, 1946.
3. Шиманский В. Н. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих, Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. Ленина, каф. геологии, т. LII, в. 3, 1948.
4. Шульга-Нестеренко М. И. Внутреннее строение раковин артинских аммонитов, Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. IV (1—2), 1926.
5. Branson W. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden, Palaeontographica. Bd. 26, 27, 1879—80.
6. Rousseau L. Description des principaux fossiles de la Crimée in Demidoff. Voyage dans la Russie meridional et la Crimée, t. II, 1842.
7. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoelobenlinie. Abhandl. d. Preuss. geol. Landesanstalt. N. F. H. 115, 1929.
8. Smith J. P. The development of *Lytoceras* and *Phylloceras*. Proceed. of the Californ. Acad. of. Sc. 3 ser. geol. v. I, № 4, 1898.