

УДК 564.53

ОНТОГЕНЕЗ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КЕЛЛОВЕЙСКИХ АММОНИТОВ РОДА PSEUDOCADOCERAS BUCKMAN

Д. Н. Киселев

Рассматриваются сравнительный онтогенез *Pseudocadoceras* Buckman и *Cadoceras* Fischer (Ammonoidea) и вопросы их систематики. Предлагается комплексная методика изучения онтогенеза аммоноидей. Построена модель генетических взаимоотношений *Cadoceras* и *Pseudocadoceras*. Род *Pseudocadoceras* рассматривается как группа с двумя полярными морфотипами, которым присваивается подродовой ранг: *Costacadoceras* (Rawson) и *Pseudocadoceras* s. str.

Среди келловейских кардиоцератид аммониты, объединяемые в род *Pseudocadoceras*, характеризуются признаками, которые их ставят в особое положение. Они завершают онтогенез гораздо раньше сопутствующих им близкородственных групп, что усложнило выяснение их систематического положения и объема. Расхождение в понимании этой проблемы привело к столкновению двух научных принципов — морфологического и биологического. Сторонники первого из них рассматривают эту группу в качестве рода [6, 8, 9, 14, 16], а второго — определяют аммониты как половых диморфов рода *Cadoceras* [18]. Обе точки зрения изначально опирались на некоторые положения, которые рассматривались как аксиомы. Одна из них впервые была дана в диагнозе рода его автором [14, с. 14]: «серия кардиоцератид, напоминающая молодых *Cadoceras*, но не достигающая кадиконической стадии, имеющая только слабое вздувание оборотов; старческий признак разворота спирали начинается одновременно с утолщением оборотов, что препятствует развитию кадикона». Бакман сразу же подчеркнул, что ранние обороты *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* морфологически равноценны, и отличия наблюдаются на взрослых стадиях онтогенеза. В дальнейшем это положение никем не оспаривалось и было принято как факт всеми, кто занимался этой группой [6, 7, 11, 15—17, 20]. Изучение и дробление группы проводилось в основном по жилым камерам или по внутренней морфологии ранних оборотов [4, 7]. Однако сравнительный онтогенез был изучен методически целен только А. Н. Ивановым [6] и после этого никем не исследовался. Иванов рассмотрел периодизацию онтогенеза у *Pseudocadoceras* по четырем морфологическим признакам: форма раковины, скульптура, лопастная линия, конечное устье. На основании их изменений в индивидуальном развитии он выделил у обеих групп три общие стадии: 1) гладкой раковины, 2) первичной скульптуры, 3) предкадоцеросовая. После этого онтогенез становится различным: *Pseudocadoceras* вступает в псевдокадоцеросовую, а *Cadoceras* — в кадоцеросовую стадию. Таким образом, Иванов не видит различий в онтогенезе этих групп до взрослых стадий. При изучении он сопоставлял модификации признаков раковины с ее диаметром. Однако диаметр раковины является сильно изменчивой величиной, зависящей от высоты оборотов и диаметра пупка, и, следовательно, не может быть надежной опорной характеристикой для установления границ стадий, которые в этом случае становятся размытыми. Поэтому периодизацию онтогенезов, рассмотренную Ивано-

вым, можно принимать только как качественное изменение признаков, в то время как количественная сторона его работы является условной.

Обобщая, можно сказать, что при изучении рода *Pseudocadoceras* всеми авторами использовалось положение об идентичности начальных оборотов *Cadoceras* и *Pseudocadoceras*. Подобный вывод был сделан на основании изучения ограниченного количества признаков с применением методически недостаточных способов, ограничивающих или исключающих количественную сторону анализа. Однако онтогенетическая стадия как обособленная единица индивидуального развития должна характеризоваться комплексом многочисленных признаков, взаимоотношения между которыми являются аллометрическими. Такое исследование не проводилось, следовательно, положение о равнозначности внутренних оборотов у этих групп не доказано. В настоящей статье приводятся результаты изучения сравнительного онтогенеза *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* по комплексной методике, т. е. на основании изучения изменений в онтогенезе семи признаков. Опорной величиной для идентификации стадии мы применяем номер оборота.

Методика изучения

Для изучения онтогенеза использовались поперечные разрезы и шлифовки раковин на уровне протоконха, после чего проводились измерения признаков от полуоборота к полуобороту (рис. 1) и затем графический анализ семи признаков в течение всего онтогенеза. Эти признаки включают:

1) относительную высоту (ОВ) оборотов — отношение боковой высоты оборота к толщине. Значение ОВ ниже единицы означает превышение боковой высоты над толщиной и наоборот; 2) скорость роста высоты оборота (P_v) — отношение боковых высот последующего полуоборота к предыдущему. Эта величина характеризует степень увеличения вентральной спирали раковины аммонита; 3) скорость роста толщины оборота (P_t) — отношение толщины последующего полуоборота к предыдущему; 4) среднюю скорость роста поперечного сечения (P_{cp}) — среднее арифметическое P_v и P_t . Она позволяет выявить основные тенденции роста в индивидуальном и сравнительном онтогенезе. Это второй из компонентов общей скорости роста раковины. Первый — средняя линейная скорость роста спирали, изучаемая по измерениям межсептальных расстояний, здесь не рассматривается; 5) коэффициент высоты оборота (K_v) — отношение P_v

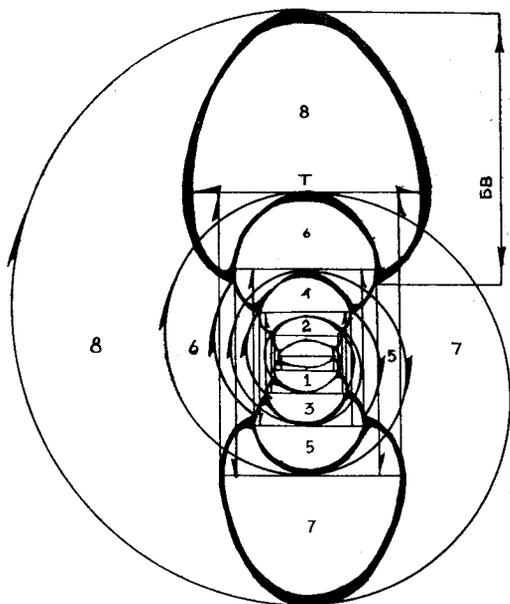


Рис. 1. Схема последовательности измерений поперечного сечения оборотов для составления паспорта онтогенеза. Цифрами обозначена последовательность измерений. БВ — боковая высота оборота, Т — толщина оборота

к R_t . Эта величина показывает превышение скорости роста оборотов в высоту по отношению к толщине. Если K_v больше единицы, то R_v больше R_t и наоборот; 6) диаметр пупка в процентах (Π) — процентное отношение диаметра раковины к диаметру пупка; 7) пупковая (умбональная) скорость (R_p) — отношение диаметров последующего к предыдущему пупков двух ближайших полуоборотов.

Полученные параметры изучались графически в течение всего онтогенеза. Их анализ включает: 1) построение всех линий каждого параметра на одном графике для каждого экземпляра — составление онтогенетического паспорта экземпляра, который позволяет выяснить границы варибельности всех признаков внутри вида; 2) составление среднестатистического паспорта онтогенеза для вида. Значения вычисляются как среднее арифметическое величин из паспортов онтогенеза всех экземпляров. Этот принцип позволяет уменьшить случайные флюктуации роста, связанные с паратипической изменчивостью или компенсационным ростом, и выявить генотипические закономерности роста, которые должны проявляться в онтогенезе всех экземпляров. Критические генотипические закономерности роста могут служить границами стадий в онтогенезе. В нашем случае, применительно к паспорту онтогенеза, это сильные изменения аллометрических соотношений большинства параметров, которые мы называем арифметическим событием. Оно вычисляется как среднее арифметическое градиентов линий на один полуоборот и обозначается как суммарный градиент на полуоборот (сум. гр./п-о); 3) составление среднестатистического паспорта онтогенеза для надвидовых таксонов. Значения вычисляются как среднее арифметическое величины из паспорта онтогенеза разных видов, что дает возможность увидеть закономерности онтогенеза на надвидовом уровне. Эти этапы позволяют наблюдать морфологические корреляции и аллометрические взаимоотношения между изучаемыми признаками, что может дать ключ к выяснению относительной и, возможно, абсолютной функции тех или иных состояний раковины. Принцип паспортизации онтогенеза позволяет изучать в комплексе большое количество признаков. Совмещение этих признаков с «классическими» (скульптура и лопастная линия) дает возможность уточнить периодизацию онтогенеза; 4) сравнительный анализ линий признаков, совмещенных у нескольких таксономических групп, что дает информацию для систематики на математически точном языке.

Онтогенез *Cadoceras*

Для составления среднестатистического паспорта онтогенеза рода *Cadoceras* были использованы онтогенетические паспорта *Cadoceras elatmae* (Nik) и *C. milashevici* (Nik). Нами онтогенез рода разделен на 2 периода и 6 стадий (рис. 2).

Эмбриональный период. Включает одну стадию — постройку аммонителлы до первичного валика, который достраивается в постэмбриональный период [3, с. 186]. Стадия заканчивается формированием первого оборота, что характерно для всех аммоноидей. Завершение стадии сопровождается самым крупным в онтогенезе аллометрическим событием, равным 0,37. Это показывает, что для нее характерны самые критические ростовые параметры во всем онтогенезе. В частности, скорость роста поперечного сечения очень низка и приближается к единице (1,1). Это означает, что ширина и высота оборотов почти не изменились от протоконха до конца первого оборота. В то же время пупковая скорость крайне высока (до 2,8). Причина заключается в том,

что первичный пупок, возникающий на первом полуобороте, образует-ся при навивании оборота на конические углы боковых сторон про-токонха, поэтому пупок аномально низкий (15,4%). В конце первого

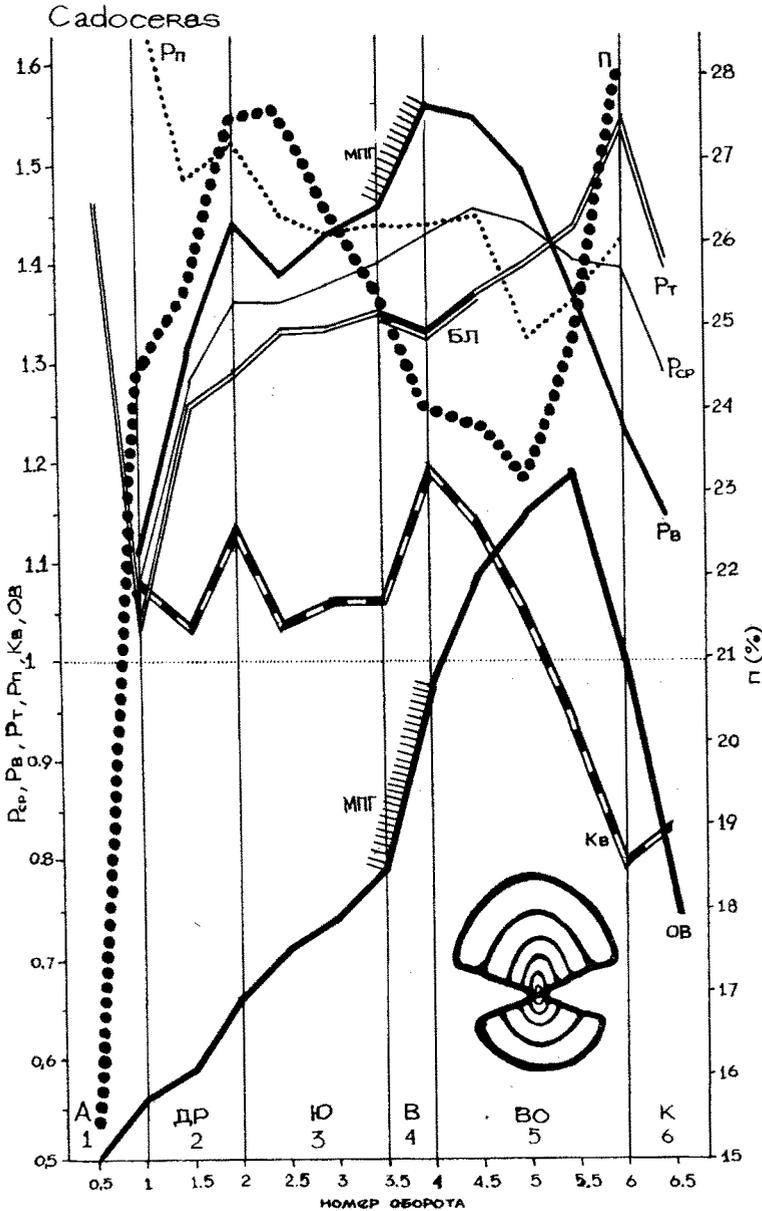


Рис. 2. Среднестатистический паспорт онтогенеза рода *Cadoceras* Fischer. МПГ — максимальный положительный градиент $P_{\text{В}}$ и $P_{\text{В}}$. БЛ — большая ложбина $P_{\text{т}}$. Остальные обозначения см в тексте

оборота раковина начинает навиваться на предыдущий полуоборот и связь с протоконхом теряет, при этом она вынуждена сильно разво-рачиваться. Следовательно, основной процесс этой стадии — разво-рачивание спирали, т. е. усиленный рост пупковой спирали и соответ-

венно дорзальной стенки раковины. Сечение оборотов также наиболее низкое в онтогенезе — 0,47—0,55.

Постэмбриональный период. Начинается постройкой первичного валика [3] и заканчивается формированием конечного устья. Момент постройки первичного валика сопровождается замедлением роста поперечного сечения и высокой пупковой скоростью.

Стадия двухслойной раковины. Соответствует средней части стадии гладкой раковины (первая часть относится к первому обороту) А. Н. Иванова. В это время внутренний призматический слой отсутствовал [4], что говорит о незавершенности секреторного механизма и мантийного аппарата. В. В. Друшиц предполагает, что отсутствие третьего слоя можно объяснить как диагенетическое исчезновение, однако этот факт встречается в разных группах аммоноидей в различных фациях, например у средневожских перисфинктид (устное сообщение Е. С. Муравина). Даже если третий слой был, то для исчезновения ему нужно быть аномально тонким, что также говорит о своеобразии секреции. Эта стадия продолжается до начала третьего оборота и характеризуется следующими особенностями: 1) рост оборотов в высоту и толщину является изометричным в первой половине стадии. В других стадиях онтогенеза подобная изометрия не встречается; 2) умбональная скорость резко снижается с 2,8 до 1,5, но продолжает оставаться самой высокой из всех последующих стадий. Пупок, однако, продолжает увеличиваться и в конце стадии становится максимальным для ранних оборотов; 3) градиент роста поперечного сечения оборота является наиболее высоким в онтогенезе, что говорит о высоких темпах роста; 4) аллометрическое событие характеризуется высоким для постэмбрионального онтогенеза суммарным градиентом (0,14).

Обобщая сказанное, можно отметить, что в эту стадию продолжается разворачивание спирали пупка, относительный диаметр которого максимален на ранних оборотах. Уникально, что это сопровождается резким ростом скорости высоты оборота, поскольку происходит одновременный рост дорзальной и вентральной спиралей. Как показывают графики, на других стадиях онтогенеза расширение пупка сопровождается снижением роста в высоту и наоборот. Это происходит, во-первых, потому, что увеличение высоты оборота автоматически уменьшает процентное соотношение пупка к диаметру, а во-вторых, есть основания считать, что между дорзальной и вентральной стенками оборота существует конкуренция за материал при их росте. Поэтому, если один из параметров растет, то второй замедляется, и через определенное время они меняются местами. В стадии двухслойной раковины созданы условия для совмещенного роста пупка и высоты оборота, что ставит ее особняком. В конце стадии должен, по-видимому, произойти какой-то метаморфоз, после чего появится возможность строить третий слой раковины. Учитывая сказанное, можно думать, что эта стадия соответствует стадии личинки, возможность существования которой у аммонитов была хорошо показана в работе И. С. Барскова [1, с. 77]. Личинка *Sadoceras* обладала уникальными пропорциями раковины и несформированной мантией и, видимо, вела планктонное существование.

Стадия смены спирального доминирования. Соответствует второй половине стадии гладкой раковины у А. Н. Иванова. Она продолжается с 2 до 3,5 оборота и характеризуется: 1) снижением скорости роста поперечного сечения оборотов в начале стадии до 2,5 оборота, что можно объяснить началом секреции третьего слоя. Поскольку для этого нужна особая перестройка механизма секреции, то

какое-то время мантии необходимо приспособливаться к новому типу секреции, что выражается во временном замедлении роста; 2) повышением скорости роста высоты оборота во второй части стадии; 3) сменной типа спирального доминирования в начале третьего оборота. В этой точке R_v и R_p одинаковы, после чего R_v повышается, т. е. впервые в онтогенезе вентральная стенка раковины и спираль образуются с большей скоростью, чем дорзальная (происходит смена дорзального доминирования на вентральное).

В эту стадию завершается разворачивание спирали, характерное для предыдущих стадий, и начинается рост оборотов в высоту. Раковина впервые становится трехслойной и принципиально не отличается от раковин взрослых стадий. По времени и по морфологическим особенностям эту стадию можно определить как ювенильную.

Вспомогательная стадия. Соответствует стадии первичной скульптуры у А. Н. Иванова и продолжается с $3,5$ по $4 \pm 0,25$ оборота до первой точки изодиаметрического поперечного сечения, где устьевое отношение равно единице. Для нее характерны резкое увеличение роста оборотов в высоту и появление максимального положительного совмещенного градиента для R_v и O_v . При этом скорость роста оборотов в высоту становится пиковой в конце стадии и для всего онтогенеза. Рост оборотов в высоту усиливается падением роста в толщину (появление ложбины R_t). Подобный механизм способствует усиленному росту оборотов в высоту, поэтому появление его до первой точки изодиаметрического сечения как бы помогает раковине вступить в следующую стадию. Таким образом, функция этой стадии — ускорение достижения раковиной точки изодиаметрического сечения оборотов, для чего применяется совмещение максимальных положительных градиентов R_v и O_v и большой ложбины R_t .

Стадия высоких оборотов. Это предкадоцеросовая стадия, по А. Н. Иванову. Она находится между первой и второй точками изодиаметрического сечения оборотов, где $O_v=1$. Эта стадия продолжается от $4 \pm 0,5$ до $5,6$ оборотов. Для нее характерно: 1) относительный диаметр пупка минимален в онтогенезе, а относительная высота оборота — максимальна (до $1,55$), в целом раковина наиболее инволютна в онтогенезе кроме первого оборота; 2) смена типа поперечного роста во второй половине стадии. В этой точке O_v достигает пика, а $K_v=1$ ($R_v=R_t$), после чего O_v и K_v резко падают, т. е. падение относительной высоты оборота происходит одновременно с превышением роста оборотов в толщину; 3) смена типа спирального доминирования: пупковая скорость снова превышает скорость роста высоты оборота, т. е. вентральное доминирование сменяется дорзальным; 4) границы стадии, проводимые по точкам изодиаметрического сечения, сопровождаются аллометрическими событиями с высокими суммарными градиентами. Все признаки, применяемые в этой работе, имеют критические значения для онтогенеза: четыре максимальных (R_v , R_t , O_v , R_{cp}) и три минимальных (K_v , V_p , Π); 5) скульптура становится наиболее рельефной во всем онтогенезе.

Эта стадия сильно отличается от предыдущих. Кардинально меняются все параметры, и эти изменения носят переломный характер, что говорит о большой важности стадии в онтогенезе *Cadoceras*. Модификации подобного масштаба и важности могли быть связаны только с репродуктивными процессами. Возможно, в эту стадию закончилось созревание половых продуктов, но не наступило время размножения, поэтому, вероятно, она является предрепродуктивной. Об этом говорит и общее снижение роста поперечного сечения в последующую стадию.

Установлено, что у рецентных беспозвоночных большинства систематических групп рост замедляется или останавливается сразу после созревания половых продуктов [10, с. 255], что объясняется завершением гистологической дифференциации всего организма, в результате чего ограничивается ростовая потенция тканей [12, с. 77].

Кадикическая стадия. Соответствует кадоцеросовой стадии, по А. Н. Иванову. Она продолжается от 5—6 до 9—10 оборотов после второй точки изодиаметрического сечения оборотов и характеризуется: 1) общим снижением скорости роста поперечного сечения; 2) доминированием роста в толщину и формированием кадикона; 3) Рп усиленно растет и значительно превышает Рв, т. е. секреция дорзальной стенки раковины происходит повышенными темпами, что приводит к эволютизации раковины; 4) исчезновением скульптуры; 5) конечное устье простое с коротким и широким вентральным выступом. Основные процессы — вздувание и разворачивание оборотов. Скорее всего, размножение происходило на этой стадии, следовательно, ее можно называть взрослой, или репродуктивной.

Таким образом, онтогенез *Cadoceras* можно записать в виде формулы:

$$A \frac{1}{1} ДР \frac{1}{2} Ю \frac{1-1,5}{3-3,5} В \frac{0,5-1}{4} ВО \frac{1,5-2}{5,5-6} К \frac{3-4}{9-10},$$

где А — аммонителла, ДР — стадия двухслойной раковины, Ю — ювенильная, В — вспомогательная, ВО — высоких оборотов, К — кадиконическая стадии. В числителе — объем стадии, в знаменателе — номер оборота, где стадия заканчивается.

Онтогенез *Pseudocadoceras* (рис. 3)

Эмбриональный период. Стадия постройки аммонителлы у *Pseudocadoceras* принципиально не отличается от таковой *Cadoceras*. Существует лишь небольшая разница в росте толщины первого оборота: у *Cadoceras* она может на первом полуобороте значительно превышать большой диаметр протоконха, в то время как у *Pseudocadoceras* — незначительно или равна ему, а иногда даже меньше.

Постэмбриональный период. Характеризуется сильными изменениями по сравнению с *Cadoceras* начиная с первой постэмбриональной стадии. Стадия двухслойной раковины начинается в конце первого оборота, как у *Cadoceras*. Однако окончание ее наступает в два раза быстрее на половину оборота в середине второго оборота и сопровождается смещением первого пика Рв и Кв на половину оборота раньше. Как пишет В. В. Друшиц [4, с. 19], внутренний призматический слой появляется в середине второго оборота, что совпадает с изменениями кривых роста. В конце этой стадии Рв=Рп, чего никогда не бывает у *Cadoceras*, у которого пупковая скорость здесь доминирует. Поэтому у *Pseudocadoceras* раковина на данной стадии не такая эволютная, как у *Cadoceras*, пика ранней эволютности она достигнет позднее.

Таким образом, у *Pseudocadoceras* стадия двухслойной раковины оказалась укороченной и следующая за ней стадия смены спирального доминирования начинается на половину оборота раньше (с 1,5 оборота). Именно в этой стадии пупковая спираль начинает разворачиваться, и раковина становится наиболее эволютной на 2,5—3 оборотах, поэтому у *Pseudocadoceras* пик эволютности сместился вперед. Заканчивается стадия на 3,5 обороте, как и у *Cadoceras*, т. е. видно, что у *Pseudocadoceras* она длиннее на половину оборота.

Дальнейшее течение онтогенеза в этой группе также своеобразно. У *Sadoceras*, как уже выяснено, вспомогательную стадию заканчивает максимальный совмещенный градиент Рв и ОВ, благодаря чему образуется изодиаметричное сечение оборотов. Одновременно возни-

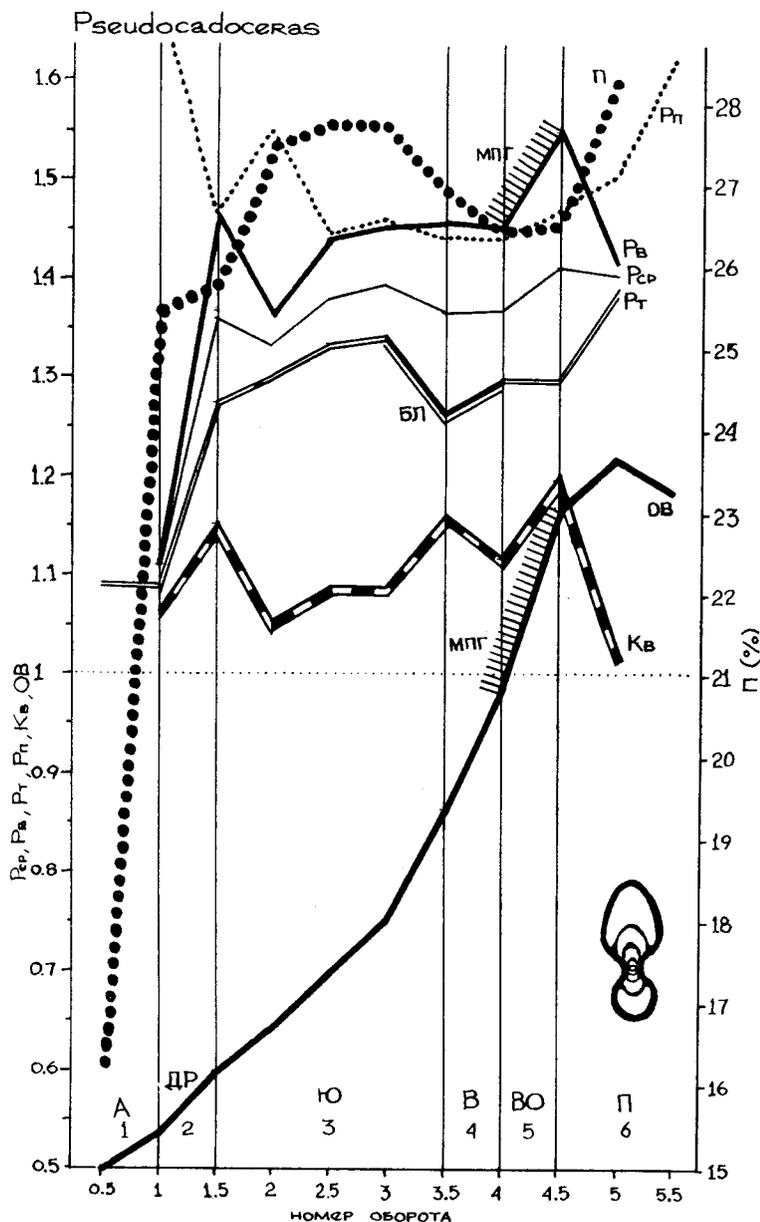


Рис. 3. Среднестатистический паспорт онтогенеза рода *Pseudocadoceras* Buckman

кает и большая ложбина R_r , которая пропорционально увеличивает высоту оборота. У *Pseudocadoceras* в этой точке происходят существенные изменения: максимальный положительный совмещенный градиент перемещается вперед за точку изодиаметрического сечения в стадию

высоких оборотов, а большая ложбина P_t — назад, в вспомогательную стадию. При этом большая ложбина P_t значительно глубже, чем у *Cadoceras*, у которого она усиливает эффект пика P_v для ускоренного вступления в стадию высоких оборотов. У *Pseudocadoceras* пик P_v удаляется за пределы вспомогательной стадии, поэтому, чтобы достичь точки изодиаметрического сечения, рост в толщину должен быть резко снижен. Таким образом, возрастание в высоту происходит не в результате повышения скорости роста в высоту, а за счет понижения скорости роста в толщину. Функция этой стадии аналогична *Cadoceras* — ускоренное достижение точки изодиаметрических оборотов, но происходит это с помощью другого механизма, который как бы компенсирует отсутствие пика P_v . Функция и положение пика P_v меняются при перемещении за точку изодиаметрического сечения, которая находится в начале пятого оборота. При этом раковина вступает в стадию высоких оборотов, которая длится всего половину оборота, а за ним идет конечная жилая камера. У *Cadoceras* стадия высоких оборотов длится в 3—4 раза дольше.

Каким образом у *Pseudocadoceras* за такое короткое время стадия высоких оборотов могла выполнить свою роль, которая предполагается как время созревания половых продуктов? Это может быть выполнено только за счет интенсификации онтогенеза и процессов скорости роста в 3—4 раза. На графике видно, что у *Pseudocadoceras* относительная высота оборота за 0,5 оборота достигает таких же значений, как у *Cadoceras* за 1,5 оборота, т. е. в три раза быстрее. В это время как раз появляется пик P_v из предыдущей стадии, что приводит к повышению роста в высоту и появлению максимального положительного совмещенного градиента. Таким образом, для того чтобы укоротить стадию высоких оборотов без ухудшения ее функции, пик P_v был перемещен в эту стадию из предыдущей, а ложбина P_t — в противоположном направлении, чтобы скомпенсировать падение роста. Это приводит к повышению скорости роста в высоту в три раза по сравнению с *Cadoceras*.

Конечная жилая камера начинается с 4,5—5 оборотов и продолжается половину оборота. У *Pseudocadoceras* она образует взрослую стадию целиком, в отличие от *Cadoceras*, у которого в эту стадию входили также и последние обороты фрагмента. Незадолго до устьевого края сечение оборота начинает утолщаться, но вторая точка изодиаметрического сечения так и не наступает. Скульптура жилой камеры сохраняется до устьевого края и становится более рельефной. Устьевого края снабжен длинным клювовидным устьем. Итак, у *Pseudocadoceras* по сравнению с *Cadoceras* сокращена взрослая стадия до конечной жилой камеры, морфологически разнокачественной, что дало повод А. Н. Иванову назвать ее псевдокадоцеросовой [6, с. 383].

Следовательно, онтогенез *Pseudocadoceras* отличается от *Cadoceras* с самого начала: 1) сокращением онтогенеза до 5—6 оборотов: выпадением кадиконической (кадоцеросовой) и образованием псевдокадоцеросовой стадии, а также уменьшением стадии высоких оборотов; 2) изменением морфофизиологических особенностей и корреляций признаков до конечной жилой камеры за счет: сокращения стадии двухслойной раковины и увеличения ювильной на половину оборота; сокращения и интенсификации стадии высоких оборотов в 3 раза благодаря компенсирующей перестановке ложбины P_t и пика P_v по разные стороны от точки изодиаметрического сечения оборотов, что привело к появлению в этой стадии максимального положительного совмещенного градиента P_v и O_v ; качественного изменения вспомогательной

стадии с помощью замены максимального положительного совмещенного градиента большой ложбиной Рт.

Обобщающую информацию по сравнительному онтогенезу *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* можно свести в таблицу.

Морфологическая стадия	Онтогенетическая стадия	Функция стадии	Объем стадии	
			Cad.	Ps. cad.
Построения первого оборота	эмбриональная	формирование аммонителлы	1	1
Двухслойной раковины	личиночная (непониженная)	расселение	1	0,5
Смены спирального доминирования	ювенильная (неаническая)	подготовительный рост и наращивание массы	1—1,5	2
Вспомогательная		ускорение достижения $OB = 1$	0,5—1	0,5
Высоких оборотов	предрепродуктивная	созревание половых продуктов	1,5—2	0,5—1
Кадиконическая (псевдокадоцеросовая)	репродуктивная (взрослая)	размножение	3—4	0,5

Примечание. Cad. — *Cadoceras*, Ps. cad. — *Pseudocadoceras*.

Сравнительный онтогенез внутри рода *Pseudocadoceras*

К настоящему времени в род *Pseudocadoceras* включены виды, распространенные от верхнего бата до верхнего келловея. Крайние виды этого интервала образуют четкие морфотипы, которые можно выделить в две группы надвидового ранга. Впервые это отметила С. В. Меледина [9, с. 97]: «К роду *Pseudocadoceras* сейчас относятся формы с довольно широким диапазоном изменчивости таких признаков, как величина пупка и особенности ребристости. Разница в величине диаметра пупка у крайне инволютных форм и крайне эволютных форм составляет 15—20%. Наиболее эволютные формы отличаются наибольшей силой выраженности ребер». В дополнение можно сказать, что эти группы довольно четко разделяются стратиграфически: эволютная группа стоит у истоков рода, а инволютная — завершает род, причем встречаются они вместе только в середине всего интервала в зоне *Sigaloceras calloviense* нижнего келловея. Нами изучен онтогенез обеих групп, которые мы предварительно обозначаем как группа 1 (эволютная) и группа 2 (инволютная). Изучение проводилось по принципу паспортизации онтогенеза на 4 видах: *P. mundum* (Sas.), *P. sinuatum* (Sas.), *P. dorbigny* Maire, *P. petelini* (Pomp.).

Результаты (рис. 4). Онтогенез группы 2 более продолжительный и включает, как правило, 6 оборотов. У группы 1 онтогенез обычно продолжается 5 оборотов, изредка 5,5. Подобное отличие сопровождается диспропорцией размеров: группа 2, превышая числом оборотов группу 1, имеет гораздо меньший конечный диаметр раковины. Это говорит о более высоких темпах роста у группы 1, которые определяются качественными отличиями роста. Как отмечалось ранее, рост диа-

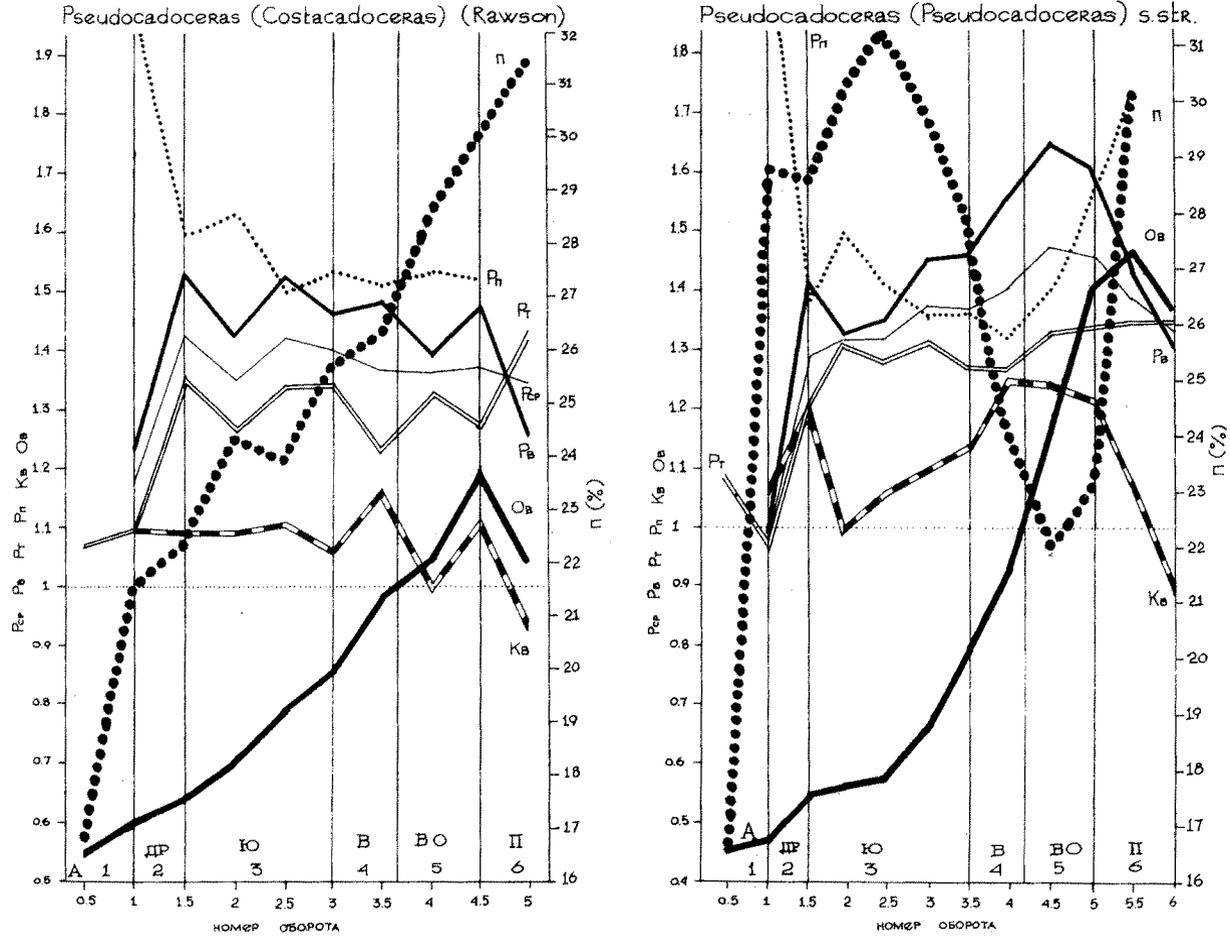


Рис. 4. Среднестатистический паспорт онтогенеза *Pseudocadoceras (Costacadoceras) (Rawson)* и *Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) s.str.*

метра раковины у аммонитов определяется взаимодействием скоростей секреций дорзальной и вентральной стенок раковины, т. е. взаимодействием дорзального и вентрального роста. Пупковая скорость (R_p), как показатель дорзального роста, у группы 1 всегда выше, чем скорость оборотов в высоту R_v (показатель вентрального роста) на всех оборотах. Поэтому у группы 1 в онтогенезе происходит постоянное разворачивание спирали пупка, усиливающееся на конечной жилой камере. У группы 2 R_p преобладает только в начале и конце оборота, поэтому рост диаметра определяется доминирующим параметром R_v . При этом диаметр пупка изменяется скачкообразно: 2 максимума и 2 минимума. У группы 1 максимумы и минимумы еле различаются, и линия диаметра пупка выглядит как восходящая слабо изогнутая кривая, что говорит о постоянном плавном разворачивании пупковой спирали.

Таким образом, рост диаметра раковины этих групп качественно различается и их можно отнести к разным типам: у группы 1 онтогенез градуальный (плавный), преобладает дорзальный рост, у группы 2 — салтативный (прыгающий) с вентральным доминированием. Эти различия представляются как две эволюционные тенденции, объясняющие четкое разделение рода на инволютных и эволютных *Pseudocadoceras*. Причем это разделение не только качественное, но и количественное. У группы 1 пупковая скорость является вообще самой высокой в обеих группах, поэтому разворачивание пупковой спирали у группы 1 (дорзальный рост диаметра раковины) превышает скорость роста высоты оборотов (вентральный рост диаметра) у группы 2. По этой причине диаметр раковины группы 1 растет быстрее, чем у группы 2 и при 5 оборотах имеет больший диаметр, чем группа 2 при 6 оборотах.

Поскольку группа 1 по времени предшествует группе 2, то мы можем говорить о тенденции в эволюции рода к увеличению длительности онтогенеза. Это увеличение у группы 2 образуется за счет двух стадий: ювенильной и взрослой. Ювенильная увеличивается на 1—1,5 оборота, взрослая на 0,5. Увеличение ювенильной стадии несколько отодвигает точку изодиаметрического сечения оборотов у группы 2. У него она появляется после 4 оборота, у группы 1 — до 4 оборота. У группы 2, по сравнению с первой, наблюдается понижение ранних оборотов и сильное повышение поздних (на стадии высоких оборотов). Поэтому амплитуда OB между ранними и поздними стадиями у группы 2 значительно выше (0,95), чем у группы 1 (0,66). Эта амплитуда подчеркивает увеличивающееся обособление ранних и поздних стадий онтогенеза у группы 2. Если у группы 1 эволютная и вздутая раковина ранних стадий плавно превращается в еще более эволютную раковину с более высокими оборотами, то у группы 2 резко эволютная раковина со вздутыми оборотами быстро превращается в резко инволютную с высокими оборотами. Это говорит о резком разделении ранних и поздних стадий по морфологическим признакам.

Таким образом, у обеих групп мы наблюдаем существенные отличия, определяемые как эволюционные тенденции от группы 1 к группе 2: 1) удлинение онтогенеза на один оборот за счет увеличения ювенильной и взрослой стадий; 2) обособление ранних стадий онтогенеза (до стадии высоких оборотов) от поздних (после вспомогательной стадии) за счет усиления их морфологических особенностей; 3) смена доминирования роста дорзальной спирали на вентральную.

Итак, род *Pseudocadoceras* четко делится на две группы, которым мы придаем подродовой статус. Для группы 1 мы применяем название

P. (*Costacadoceras*), предложенное Рэвсоном для одного вида из кадоцератин, найденного в верхнем бате Гренландии [19]. Во вторую группу входят «классические» виды этого рода, которым мы отводим название *P.* (*Pseudocadoceras*) s. str.

Систематическое описание

Род *Pseudocadoceras* Buckman, 1918

Pseudocadoceras: Buckman, 1918, с. 121; Imlay, 1953, с. 93; Treatise, 1957, с. 302; Саонов, 1965, с. 26; Меледина, 1973, с. 85, 1977, с. 93; Ломинадзе, 1982, с. 140.

Типовой вид *Pseudocadoceras boreale* Buckman, 1918, келловей Англии.

Д и а г н о з. Кадоцератины, заканчивающие онтогенез на 5—6 оборотах. Появление конечной жилой камеры сопровождается разворотом спирали. Скульптура сохраняется до конечного устьевоего края и на последнем полуобороте состоит из видоизмененных ребер. Устье снабжено клювовидным выростом. Онтогенетическая формула:

$$A \frac{1}{1} DP \frac{0,5}{1,5} Ю \frac{1,5-2}{3-3,5} B \frac{0,7}{4} BO \frac{0,8}{4,5-5} П \frac{1-0,5}{5-6}.$$

С р а в н е н и е. От одновозрастных молодых *Cadoceras* отличается разворотом спирали и расширенным пупком, разреженной и огрубленной скульптурой. В онтогенезе характерно уменьшение стадии двухслойной раковины, высоких оборотов и взрослой, а также удлинение ювенильной стадии.

С о с т а в р о д а. Нами род разделен на два подрода: *P.* (*Costacadoceras*) (Rawson), 1982 и *P.* (*Pseudocadoceras*) s. str.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний бат Гренландии и Канады — верхний келловей (до зоны *Quenstedtoceras lamberti*) Европы, Северной Сибири, Канады, Аляски, Земли Франца Иосифа.

Подрод *Costacadoceras* (Rawson) 1982

Costacadoceras: Rawson, 1982, с. 96.

Типовой вид. *Costacadoceras bluethgeni* Rawson, 1982, верхний бат Гренландии.

Д и а г н о з. *Pseudocadoceras*, заканчивающие онтогенез при 5—5,5 оборотах. Раковина умеренно эволютного типа с диаметром пупка 25—37%, взрослые обороты умеренно высокие с относительной высотой вблизи конечного устья 0,86—1,95. Вентер всегда округлый, без заострения. Онтогенез градуальный с дорзальным доминированием роста. Формула онтогенеза:

$$A \frac{1}{1} DP \frac{0,5}{1,5} Ю \frac{1,5}{3} B \frac{0,7}{3,7} BO \frac{0,8}{4,5} П \frac{5-5,5}{0,5-1}.$$

В и д о в о й с о с т а в. *P.* (*C.*) *grewingki* (Pomp.), *P.* (*C.*) *schmidti* (Pomp.), *P.* (*C.*) *panseni* (Pomp.), *P.* (*C.*) *catostoma* (Pomp.). *P.* (*C.*) *mundum* (Sas.), *P.* (*C.*) *insolitum* Meled., *P.* (*C.*) *bluethgeni* (Rawson), *P.* (*C.*) *parviforme* (Imlay).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний бат (зона *Arcticoceras cranoccephaloides*) Гренландии — нижний келловей (зона *Sigaloceras calloviense*) Аляски, Канады, Европы, Северной Сибири.

З а м е ч а н и я. К этому подроду относятся наиболее древние представители рода. Время их появления обычно приурочивают к слоям с *Arcticoceras* нижнего келловея. При изучении юры Гренландии П. Ф. Рэсоном был описан новый представитель кадоцератин из верхнего бата, которого он отнес к новому роду *Costacadoceras*. Он отметил, что этот род напоминает ранних представителей *Pseudocadoceras*, однако более древний возраст, относительно большой диаметр раковины, низкое сечение оборотов и особенности скульптуры, по его мнению, не дают основания объединить эти группы. Тем не менее, как пишет Калломон [15], некоторые экземпляры *Costacadoceras* очень трудно отличить от ранних *Pseudocadoceras grenwingki* (Pomp.). Действительно, морфологические особенности *Costacadoceras* полностью совпадают с диагнозом рода *Pseudocadoceras*, а такие признаки, как низкое сечение оборотов и большой диаметр раковины, встречаются и у нижнекелловейских *Pseudocadoceras*, например *P. insolitum* Meled. Поэтому мы не видим оснований для выделения *Costacadoceras* в новый род и придаем ему подродовой статус.

Подрод *Pseudocadoceras* s. str.

Типовой вид. *Pseudocadoceras boreale* Buckman, 1918, келловей Англии.

Д и а г н о з. *Pseudocadoceras* с онтогенезом до 6 оборотов. Раковина умеренно инволютная или инволютная с диаметром пупка 20—28%. Взрослые обороты высокие с относительной высотой вблизи устья 1,13—1,73. Вентер всегда с заострением на жилой камере. Онтогенез салътативный с вентральным доминированием роста. Формула онтогенеза:

$$A \frac{1}{1} DP \frac{0,5}{1,5} Ю \frac{2}{3,5} B \frac{0,7}{4,2} BO \frac{0,8}{5} П \frac{1}{6}.$$

Видовой состав. *P. (P.) boreale* Buckm., *P. (P.) petelini* (Pomp.), *P. (P.) dorbigny* Maire, *P. (P.) chinitnense* Imlay, *P. (P.) crassicostatum* Imlay, *P. (P.) cuneatum* Sas., *P. (P.) suraense* Sas.

С р а в н е н и е. От *P. (Costacadoceras)* этот подрод отличается удлинением онтогенеза на 0,5—1 оборот за счет увеличения ювенильной и взрослой стадий, а также повышением оборотов, инволютизацией раковины на последних двух стадиях. Скульптура появляется позже, чем у *P. (Costacadoceras)*, и на жилой камере она меняется качественно, становится слегка колючей и усиливается на вентере, который почти всегда заострен и пиловиден.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний келловей (зона *Sigaloceras calloviense*) — средний келловей (зона *Erymnoceras coronatum*) Аляски, Канады, востока Европы, Северной Сибири.

Генетические взаимоотношения между *Cadoceras* и *Pseudocadoceras*

Как нами было упомянуто вначале, родственные связи *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* трактовались многочисленными авторами на основании предлагаемой идентичности внутренних оборотов и периодизации раннего онтогенеза. Результаты исследований, опубликованных в настоящей статье, дают нам основания полагать, что отличия между обеими группами появляются с самых ранних стадий онтогенеза. Эти изменения стойко встречаются у каждого вида и экземпляра, что говорит о генетической закрепленности признаков. Однако интерпрети-

ровать этот факт можно по-разному. Так, подобные ранние отличия в онтогенезе можно объяснить большим генетическим расстоянием между обеими группами, образовавшимся в результате продолжительной дивергенции, а сами отличия трактовать как филэмбриогенетические. При такой трактовке *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* должны определяться как независимые роды.

Тем не менее эта точка зрения совершенно не исключает другую, рассматривающую обе группы с позиций полового диморфизма. Согласно им, все отличия у этих групп являются признаками микроконхов и макроконхов, а не родов, и появление таких изменений должно быть связано с фактом модификации онтогенеза. *Pseudocadoceras* обладает сокращенным онтогенезом и полным набором всех стадий, свойственных *Cadoceras*. Поэтому логично предположить, что поскольку необходимо сократить онтогенез и при этом сохранить его полноценность, то значит индивидуальное развитие надо качественно перестроить до самых его ранних стадий.

Между этими подходами трудно выделить какое-либо преимущественное, если не прибегнуть к интерпретации онтогенеза обеих групп через понятие жизненного цикла. В простейшем понимании жизненный цикл определяется как соотношение репродуктивного и пререпродуктивного периодов в онтогенезе. В соответствии с нашим пониманием функциональной периодизации онтогенеза репродуктивный период у *Cadoceras* занимает до 4 оборотов, а у *Pseudocadoceras* — 0,5 реве 1. Поэтому, если рассматривать изучаемые группы как два рода, можно полагать, что *Cadoceras* размножались несколько раз в жизни (полицикличность), а *Pseudocadoceras* — скорее всего один раз (моноцикличность). Среди рецентных головоногих встречаются как моноциклические, так и полициклические виды, причем тот или иной тип жизненного цикла может быть жестко закреплен в родовом или надродовом таксоне, например у полициклических сепиид [5, с. 24], или же может быть разным у близкородственных видов или даже в пределах вида, например у кальмаров *Loligo* (там же). Поэтому вполне возможно предположить подобную ситуацию и в нашем примере.

Исходя из того что оба рода в течение долгого времени идут вместе без признаков регресса с обеих сторон, наблюдаемую картину можно объяснить, используя теорию К/г-отбора [2, с. 6]. Эта теория рассматривает два типа организмов (К и г), живущих в диаметрально различных биотопах, что приводит к появлению полярных жизненных циклов. К-тип обитает в относительно устойчивых биотопах без резких колебаний условий среды и характеризуется крупным размером тела, полициклическостью и отсрочкой размножения, при этом он образует крупные устойчивые популяции. R-тип обитает в резкофлюктуирующих биотопах, повышающих смертность, и обладает мелкими размерами, моноциклическостью, скороспелостью и, что особо важно, большой плодовитостью, большей, чем у К-типа. Нетрудно увидеть, что *Cadoceras* относится к К-типу, а *Pseudocadoceras* к г-типу.

По нашим данным, обе группы редко встречаются в одной фации, а если встречаются, то в большой диспропорции, до 100 к 10 или меньше. *Cadoceras* обычно попадают в глинистых фациях с признаками автохтонного захоронения фауны, что говорит о спокойной обстановке осадконакопления. *Pseudocadoceras* чаще встречаются в слоях, образовавшихся в контрастных и флюктуирующих условиях: фосфоритовые песчаники, оолитовые мергели и др. Следовательно, эти группы можно условно отнести к родам К- или г-типа. Однако непонятно, каким образом *Pseudocadoceras* мог обеспечить большую плодовитость, чем

Cadoceras. Объем жилой камеры *Cadoceras* во много раз больше, чем у *Pseudocadoceras*, поэтому последний может повысить свою плодовитость только за счет значительного уменьшения величины яиц. По нашему мнению, этот процесс в данной ситуации маловероятен, поскольку экстремальное сокращение яйца есть почти полное сокращение желтка, что невозможно, особенно для наружнораковинных цефалопод, вынужденных строить сложную раковину в эмбриональный период. Так, у *Nautilus* огромное соотношение между желтком и зародышем, который на фоне желтка еле заметен [13].

Обе группы в нашем примере имеют одинаковые по размеру эмбриональные структуры раковины, что говорит об одинаковом размере яиц, которые формировались представителями этих родов. При таком положении *Pseudocadoceras* никак не могли быть более плодовитыми, чем *Cadoceras*, что исключает применение К/г-концепции для этой проблемы, а также ставит под сомнение родовую принадлежность *Pseudocadoceras*, потому что в этом случае теряется биологический смысл небольшого размера при моноцикличности, суть которого в большой плодовитости в стрессовом окружении. Концепция полового диморфизма гораздо лучше объясняет небольшой размер *Pseudocadoceras*. Если вообразить представителей этого рода как самцов рода *Cadoceras*, то его жилая камера подобных размеров может легко предполагаться как вместилище тела и нидхемова органа. В пользу этой концепции говорит также то, что обе группы приступали к размножению в разном возрасте: *Cadoceras* — после 6 оборота до 10, а *Pseudocadoceras* всегда до 6. Половой отбор должен идти на увеличение разновозрастности половых партнеров к периоду размножения, поскольку скрещивание в целом разновозрастных особей (гетерогамия) увеличивает гетерозиготность генотипа, а одновозрастных (гомогамия) — гомозиготность с вероятностью дальнейшей инбредной депрессии [10].

Таким образом, теоретическое обоснование сравнительного онтогенеза изучаемых групп предполагает, по нашему мнению, рассматривать *Cadoceras* и *Pseudocadoceras* как диморфные пары одного вида. Однако применению концепции полового диморфизма в этом случае мешает ряд условий: 1) преобладание тенденции фациальной и региональной несовместимости обеих родов; 2) трудность подборки диморфных пар по первой причине, а также потому, что на сегодняшний день известно гораздо больше видов *Cadoceras*, чем *Pseudocadoceras*, тогда как именно составление диморфных пар и переописание рода сделает применение концепции полового диморфизма валидным. Поэтому в настоящее время мы рассматриваем эти две группы как самостоятельные роды. Только выполнение указанных условий и изучение сравнительного онтогенеза предполагаемых диморфных пар поможет выяснению этой проблемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барсков И. С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М., 1989. С. 74—88.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2. С. 6—53.
3. Друшиц В. В., Догужаева Л. А. Аммониты в электронном микроскопе. М., 1983. С. 186—177.
4. Друшиц В. В., Догужаева Л. А., Ломинадзе Т. А. Особенности внутреннего строения раковины среднекембрийских аммонитов//Палеонтол. журн. 1977. № 3. С. 18—23.
5. Зуев Г. В. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. Киев, 1971. 124 с.

6. Иванов А. Н. О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras*//Тр. по геол. и палеонтол. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1960. С. 378—392.
7. Ломинадзе Т. А. Келловейские аммониты Кавказа. Тбилиси, 1982. С. 140—142.
8. Меледина С. В. Аммониты и зональная стратиграфия байоса-бата Сибири//Тр. ИГиГ СО АН СССР. Новосибирск, 1973. Вып. 153. С. 85—90.
9. Меледина С. В. Аммониты и зональная стратиграфия келловей Сибири. М., 1977. С. 93—97.
10. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., 1976. 255 с.
11. Сазонов Н. Т. Новые данные о келловейских, оксфордских и кимериджских аммонитах//Фауна мезозоя европ. части СССР и Средней Азии. М., 1965. 26 с.
12. Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка//Рост животных. М., 1935. С. 74—84.
13. Arnold J. M., Carlson B. A. Living Nautilus Embrios: Preliminary Observations//Science. 1986. Vol. 232. P. 13—76.
14. Buckman S. S. Type ammonites//Wesley. 1909—1930. Vol. 1. P. XIV.
15. Callomon J. H. Wright//Cardioceratid and Kosmoceratid ammonites from the callovian of Yorkshire. 1989//Palaeontology. London, 1989. Vol. 32. Pt. 3. P. 822.
16. Imlay R. W. Collovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. Pt. II. Alaska Peninsula and Cook Inter Regions//Geol. Survey. Prof. Pap. B. 1953. Vol. 249. P. 46—48.
17. Maire V. Contribution à la connaissance des Cardiocératides. Etude sue les espèce des genres *Pseudocadoceras*, *Quenstedticeras*, et *Cardiocéras* de France — Compte et de Bourgogne//Mem. Soc. géol. France. N. S. 1937. Vol. 15, Fasc. 2—3. (Mem. N 34). P. 13.
18. Makowski H. Problem on sexual dimorphism//Ibid. 1962. Vol. 12. P. 36—37.
19. Rawson P. F. New Arctocephalitinae from the Middle Jurassic of King Karls Island, Svalbard//Geol. Mag. 1982. P. 119(1). P. 96—97.
20. Spath L. The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland)//Medd. Gronland. 1932. Vol. 87, N 7. P. 47.
21. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. 1957. Vol. 4. P. 302.

Ярославский
государственный педагогический университет

Поступила в редакцию
11.09.94

ONTOGENESIS AND SYSTEMATIC POSITION OF CALLOVIAN AMMONITES *PSEUDOCADOCERAS* BUCKMAN

D. N. Kiselev

The comparative analysis of the *Pseudocadoceras* Buckman and *Cadoceras* Fischer (Ammonnoidea) ontogenetic development is given. It is proposed to subdivide of genus *Pseudocadoceras* into subgenera *Pseudocadoceras* s. s. and *Costacadoceras* Rawson.