

И. А. МИХАЙЛОВА

О ПРАВИЛЬНОМ ПОНИМАНИИ ОНТОГЕНЕЗА
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
DESHAYESITIDAE STOYANOW

(Представлено академиком В. В. Меннером 19 VI 1975)

Онтогенетическому изучению юрско-меловых аммонитов с каждым годом уделяется все больше внимания. Уже первые полученные результаты позволили более надежно и убедительно трактовать систематику и филогению целого ряда групп. К сожалению онтогенетические данные не всегда одинаково интерпретируются в отношении собственно лопастных линий. Речь в данном случае идет не о терминологии лопастной линии, а об оценке способов появления новых элементов. Одним из наиболее наглядных примеров является различное понимание морфогенеза лопастной линии у представителей семейства *Deshayesitidae* Stoyanow.

Онтогенез лопастной линии деезитид впервые был изучен С. Д. Архангельским⁽¹⁾ на примере «*Hoplites* из группы *Deshayesi-Dufrenoyi*». Так как автор изобразил только наружную часть лопастной линии, то способ появления новых элементов не рассматривался. В 1957 г. морфогенез лопастной линии *Deshayesites consobrinus* Orb. и *Dufrenoyia subfurcata* Kasan. был изображен и описан нами⁽²⁾. Тогда же были изложены, а впоследствии дополнены^(3, 4) основные положения, касающиеся необходимости выделения семейства *Deshayesitidae* и особенностей этого семейства. Существо этих положений сводилось к следующему: 1. Примасутура (2-я лопастная линия) состоит из четырех лопастей: брюшной, пупковой, внутренней и спинной (VUID). Такая же примасутура была установлена для семейства *Parahoplitidae* и *Cheloniceratidae*^(2, 5). 2. Новые лопасти у деезитид возникают за счет деления седла I/D , т. е. седла, первоначально находящегося за швом; при этом образуются лопасти I^1 , I^2 . Внутренняя лопасть I в ходе онтогенеза перемещается на наружную сторону раковины, а ее место занимает новая лопасть I^1 . 3. У парагоплитид новые лопасти возникают за счет деления седла U/I , т. е. при этом появляются лопасти U^1 , U^2 и т. д. Внутренняя лопасть всегда сохраняет свое первоначальное положение за швом рядом со спинной лопастью. 4. Итог изменения лопастной линии парагоплитид и деезитид может быть очень наглядно записан в виде формулы:

$$\begin{aligned} VUID &\rightarrow VUII^1D \text{ (для семейства } Deshayesitidae), \\ VUID &\rightarrow VUU^1U^2ID \text{ (для семейства } Parahoplitidae). \end{aligned}$$

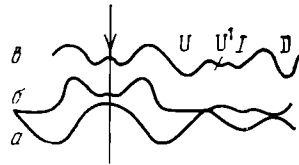
5. Различные способы появления новых лопастей у парагоплитид и деезитид являются наиболее убедительным доказательством в пользу обособления семейства *Deshayesitidae* и отделения его от семейства *Parahoplitidae*, в составе которого деезитиды обычно рассматривались раньше.

Некоторые из высказанных положений были совершенно независимо от нас изложены английским палеонтологом Р. Кейси⁽⁶⁾, а позднее повторно им подтверждены⁽⁷⁾. В работе⁽⁸⁾ приводятся дополнительные

сведения об онтогенезе *Dufrenoya dufrenoyi* Orb. и *Prodeshayesites bodei* Koen. Обе формы, так же как и *Turkmeniceras turkmenicum* Tovb., онтогенез которого воспроизведен О. Шиндевольфом по работе С. З. Товбиной⁽⁹⁾, полностью подтверждают все сформулированные выше положения. Казалось бы, что вопрос достаточно ясен и дискуссии не предвидится.

Но О. Шиндевольф принципиально иначе подошел к трактовке особенностей развития деезитид, особенно в сравнении их с парагоплитидами. И деезитиды и парагоплитиды по О. Шиндевольфу имеют четырехлопастную примасутуру. Однако различие в способе появления новых элементов О. Шиндевольф свивелировал совершенно неожиданным образом. Он по-разному обозначил примасутуру парагоплитид и деезитид, полагая, что у парагоплитид присутствуют лопасти ELU_1I , а у деезитид ELU_2I (для изложения взглядов О. Шиндевольфа используется немецкая терминология). Пятая (новая) лопасть, исходя из различных примасутур, у этих двух групп естественно будет отличаться: у деезитид появляется лопасть

Рис. 1. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Deshayesites consobrioides* Sinz.; экз. № 7/10352, а, б, в — первая, вторая, третья лопастные линии (28×); Поволжье, окр. Ульяновска; нижний апт.



U_1 , а у парагоплитид — U_2 . В результате этого формула лопастной линии на этой стадии приобретает одинаковый вид: ELU_2U_1I .

Чтобы объяснить и оправдать такую индексацию, О. Шиндевольф прибегнул к ортохронному развитию лопастной линии у парагоплитид и гетерохронному — у деезитид. Это понятие было введено О. Шиндевольфом достаточно давно и неоднократно использовалось им преимущественно для юрских аммонитов^(10, 11). В случае ортохронного развития новые лопасти возникают обычным (прямым) путем: в примасутуре присутствует лопасть U_1 , вслед за ней появляется лопасть U_2 . При гетерохронном развитии наблюдается замедление в появлении лопасти U_1 , в примасутуре присутствует лопасть U_2 , а U_1 возникает после нее.

В нашем понимании парагоплитиды и деезитиды имеют одинаковую примасутуру и различное изменение лопастной линии в онтогенезе. По Шиндевольфу у этих групп примасутуры разные, у парагоплитид наблюдается ортохронное, а у деезитид гетерохронное изменение лопастной линии в онтогенезе раковины. Поэтому формула лопастной линии на конечной стадии развития у обеих групп одинакова.

Таким образом одни и те же факты получили совершенно различное освещение и сложились две принципиально отличающиеся точки зрения. Стереотипные примасутуры деезитид и парагоплитид, с нашей точки зрения, не дают совершенно никаких оснований обозначать и трактовать их по-разному. Но теоретически опровергнуть это положение достаточно сложно.

Изучение парагоплитид, деезитид и хелоницератид, проведенное нами повторно, выявило существенный момент, касающийся примасутуры этих групп. Оказалось, что примасутура и следующие за ней две-три лопастные линии у всех упомянутых групп состоят не из четырех, а из пяти лопастей. Это позволило однозначно решить рассматриваемый вопрос, подтвердив вместе с тем правильность изложенных выше положений. Пятилопастная примасутура была обнаружена нами совместно с Т. Н. Богдановой при пересмотре материала по *Turkmeniceras* Tovb., относящемуся к тому же семейству *Deshayesitidae* Stoyanow.

На рис. 1 показаны 1-я, 2-я и 3-я лопастные линии, а на рис. 2а—3-я лопастная линия вида *Deshayesites consobrinoides* Sinz. Отчетливо наблюдается пять лопастей (рис. 1а, 2а): брюшная — V, пупковая — U, первая пупковая — U¹, внутренняя — I и спинная — D. На рис. 2б—м

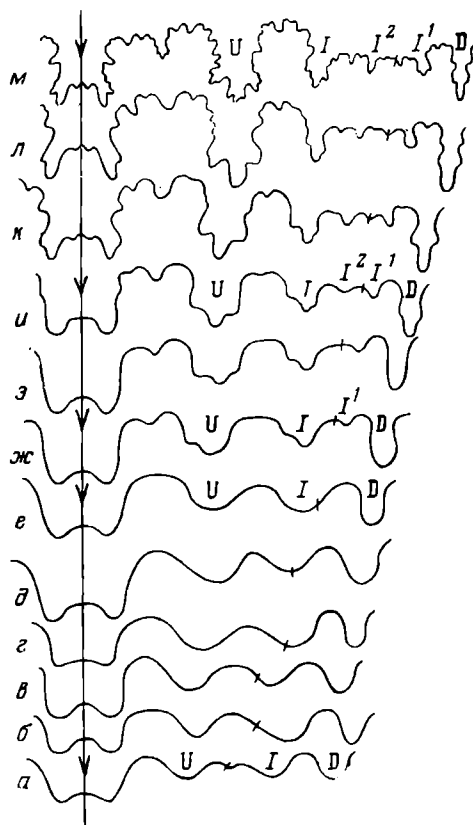


Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе того же вида; экз. № 7/10354. а, б, в — 3, 8, 6 лопастные линии (38×); г — 11 линия, 1,25 оборота (38×); д — 16 линия, 1,6 оборота (31×); е — 21 линия, конец второго оборота (24×); ж — 29 линия, 2,4 оборота (18×); з — 34 линия, середина 3-го оборота (14×); и — 39 линия, 2,8 оборота (11×); к — 46 линия, 3,25 оборота (7×); л — 53 линия, 3,8 оборота (6×); м — 71 линия, середина 5-го оборота (2×); Поволжье, окр. Ульяновска; нижний апт.

лопасть в ходе онтогенеза у деезитид не появляется вторично, а у парагоплитид появляется.

Формула лопастной линии деезитид и парагоплитид должна быть дополнена в начальной части:

$$VUU^1ID \rightarrow VUID \rightarrow VUII^2I^1D \text{ (сем. Deshayesitidae),}$$

$$VUU^1ID \rightarrow VUID \rightarrow VUU^1U^2ID \text{ (сем. Parahoplitidae).}$$

Итак, новые исследования лопастных линий деезитид в сравнении с парагоплитидами показали, что предложенное О. Шиндевольфом объяснение различного хода изменения лопастной линии парагоплитид и деезитид, как результата ортохронного и гетерохронного развития, оказалось ошибочным, а поэтому неприемлемым. Следует вообще отказаться от использования терминов ортохронный и гетерохронный способ развития, так

как удалось доказать, что факты не подтвердили теоретические построения О. Шиндевольфа.

В настоящее время сложились две системы символов для обозначения элементов лопастной линии: русская (¹⁴) и немецкая. Более чем странно слышать в работах немецких палеонтологов (¹⁵) высказывание о том, что именно применение русской терминологии не позволяет правильно расшифровать ход онтогенеза. Различие между русской и немецкой терминологиями в основном сводится к принятию различных индексов для обозначения одних и тех же лопастей. Обе системы легко сопоставляются между собой, причем русская терминология позволяет отразить в формуле не только место появления нового элемента, но и способ его появления (использование верхних и нижних индексов). Правильное понимание онтогенеза не зависит от принятия той или иной терминологии и рассмотрение в этой связи деэзитид является с нашей точки зрения лучшим подтверждением этого факта.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступила
19 VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. Д. Архангельский, Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, т. 3, в. 3 (1925). ² И. А. Михайлова, Вестн. МГУ, сер. биол., почвов., геол. и геогр., № 3 (1957). ³ И. А. Михайлова, Матер. к «Основам палеонтол.», в. 2, 21 (1958). ⁴ И. А. Михайлова, Изв. АН СССР, сер. геол., № 6 (1970). ⁵ И. А. Михайлова, Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 35, в. 2 (1960). ⁶ R. Casey, Palaeontology, v. 1, Part 1 (1957). ⁷ R. Casey, A Monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand, Part 5, 1964. ⁸ O. Schindewolf, Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten, L. 6, 1966. ⁹ С. З. Товбина, Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., 109 (1963). ¹⁰ O. Schindewolf, Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., H. 115 (1929). ¹¹ O. Schindewolf, Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B, H. 10 (1957). ¹² J. Wiedmann, Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Abt. 127 (1966). ¹³ J. Wiedmann, Bol. Geol. Bucaramanga, № 24 (1968). ¹⁴ В. Е. Руженцев, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 20 (1949). ¹⁵ J. Kullman, J. Wiedmann, Univ. of Kansas, Paleontol. Contrib., Paper 47, 1970.