

PAEDOMORPHOSIS, ACCELERATION, AND CAENOGENESIS IN THE EVOLUTION OF TEXAS CRETACEOUS AMMONOIDS

DAVID L. CLARK

Department of Geology, Brigham Young University

Received September 11, 1961

Many of the interesting relationships between embryologic growth and evolutionary development have been summarized by de Beer (1958). De Beer ably illustrates how the synthesis of embryology and evolution has produced plausible explanations for many biological and paleo-biological phenomena which formerly were thought to be explained best by the "recapitulation theory" of Haeckel. In many cases, these phenomena illustrate that the opposite of recapitulation occurs, and it appears valid now to accept heterochrony and its various effects as an explanation of many aspects of evolution.

Little has been published on the embryologic effects in paleontology. De Beer and Swinton (1958) have cited the work on trilobites by Stubblefield (1936), graptolites by Elles (1923), and the discussion on corals by Cloud (1948) as a few works of special importance, and have concluded that similar illustrations of embryology and evolution are probably "found in the evolutionary history of most large and successful groups" (p. 2).

In support of this statement can be added a few details concerning the abnormally coiled ammonoid cephalopods of the Texas Cretaceous.

THE CEPHALOPOD RECORD

During the preparation of a monograph of Texas Albian and Cenomanian (Cretaceous) abnormally coiled ammonoids, the writer encountered several examples of paedomorphosis and one example of caenogenesis and acceleration. These phenomena were noted in species represented in the Texas material by collections numbering several dozen to several thousand specimens. Undoubtedly, other examples of such phenomena among the hetero-

morphs exist but have not been recognized because of the limited size of most collections.

The examples cited here are from the Turrilitidae, a group of helically coiled ammonoids which are commonly differentiated on the basis of different types of ornamentation (Arkell, Kummel, and Wright, 1957).

This report is part of a study made possible by a grant from the Systematic Biology Section of the National Science Foundation.

PAEDOMORPHOSIS

The possession by mature organisms of characters which were present only in the young of an ancestor is here referred to as paedomorphosis. De Beer (1958, p. 63) has applied paedogenesis "to cases of precocious sexual maturity of the reproductive organ while the organism is still in the condition of a larva," and neotony "to cases in which animals retain their larval form." Because it is rather difficult to determine from the fossil record which occurred, both have been here included together.¹

This phenomenon is well shown in the evolution of *Mariella* (*Plesioturrilites*) *brazoensis*. This Early Cenomanian heteromorph occurs abundantly throughout the Texas, southern Oklahoma, and northern Mexico area, and is one of the few Texas heteromorphs which still can be collected with ease. It has long been noted in the Main Street and Grayson formations of north Texas (Adkins, 1928), and recently a fragmentary specimen has been found in the Upper Albian Weno Formation. Except for this single anomalous occurrence,

¹ In 1958, de Beer discusses both processes under the heading neotony, but de Beer and Swinton (1958) discuss the same phenomena under paedomorphosis. This latter practice is followed here.

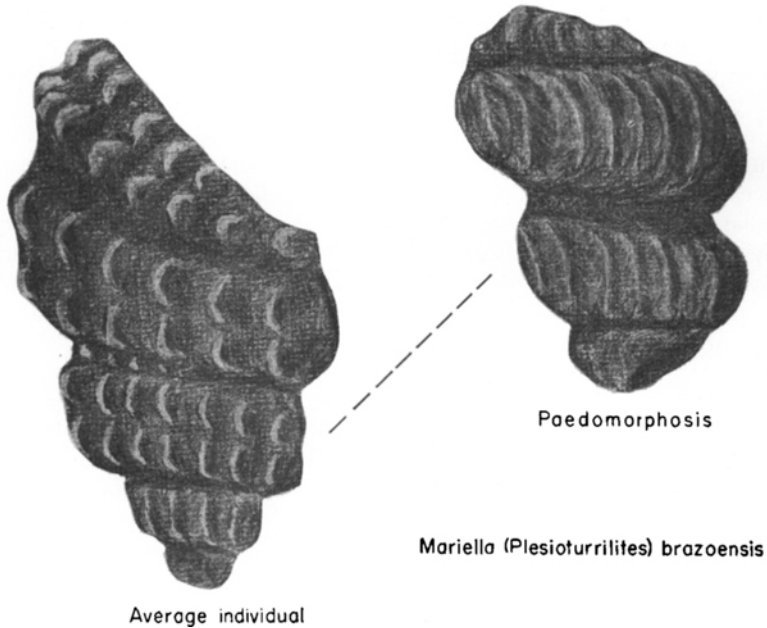


FIG. 1. Paedomorphosis in *Mariella (Plesioturritites) brazoensis*.

the species is apparently restricted to the Early Cenomanian and has been used as an "index fossil" for rocks of this age for more than 40 years. This species decreases in abundance from the basal beds of the Main Street, where it occurs in greatest number, to the Grayson Formation where it is rare above the lower beds.

Ornamentation at maturity consists of four rows of large tubercles divided into two sets of two rows each by a pronounced depression which winds around the whorls.

The large tubercles are of uneven size; the abapical rows (fig. 1) normally contain the larger. The typical *P. brazoensis* contains the same number of well-formed tubercles in all four rows. A variety of *P. brazoensis* which is present with the typical forms in north Texas but is most abundant in west Texas, has unequal numbers of tubercles in the two, two-row sets; about 25% fewer in the abapical rows. This west Texas variety occurs in the same age rocks as the typical form, and the difference in ornamentation appears to be an excellent example of geographic separation

of a species (in this case some 300 miles) followed by speciation.

The ontogeny of *P. brazoensis* from the north Texas rocks is difficult to determine, as most known specimens are incomplete internal molds and are poorly preserved. The few individuals on which youthful whorls are preserved show clearly that the juvenile tubercles are somewhat different from the adult. They are small and both sets of rows tend to be joined in a ribbed fashion. This ridge or ribbing of the tubercles becomes less pronounced as the individuals increase in size (and age), and on the mature portion large rounded discrete tubercles are present. Therefore, ornamentation changes during ontogeny from coalesced ribs to discrete tubercles in the typical *P. brazoensis*.

An interesting variety of *P. brazoensis* has been noted in the north Texas area for a number of years. This variety appears in the upper beds of the Main Street Formation, but is most common in the lower and middle beds of the overlying Grayson Formation at which level the typical *P.*

brazoensis with discrete tubercles is rare. Both forms become extinct shortly after the time of deposition of these sediments.

The variety differs from the typical *P. brazoensis* in the ornamentation. Instead of possessing large discrete tubercles at maturity, even the largest individuals possess tuberculate ribs or ridges, two sets separated by the spiral groove. This variety is never as large as the largest *P. brazoensis*, but it does possess the ribbed or ridged ornamentation well beyond the stage where it is lost on the typical *P. brazoensis*. The facts that the ribbed variety occurs most abundantly in younger aged rocks than where the typical *P. brazoensis* occurs, and possesses at maturity the characteristics found only in the very young ontogenetic stages of *P. brazoensis* from the older strata, seems to suggest an excellent example of paedomorphosis.

Plesioturritites brazoensis appears to have been a rapidly evolving species. That portion of the population which migrated geographically soon changed its ornamentation to an unequal tuberculate condition. Through time (1 to 2 million years extrapolated from Kulp, 1960) paedomorphosis occurred and a variety appeared which, at maturity, had characteristics which were present in the early ontogeny of the ancestral forms. What other internal and non-preservable characters were similarly affected may never be known, but the elements involved in paedomorphosis seem ample to explain what can be observed.

ACCELERATION

"By acceleration of the rate of action of the internal factors which control its formation, a character which appeared in the late stages of ontogeny of an ancestor may appear early in the development of a descendant" (de Beer, 1958, p. 104). Acceleration and hypermorphosis may work together to bring about a recapitulatory effect, and the lineage of *Gryphaea incurva* described by Trueman (1922) has been explained in this way (de Beer, 1958, p. 106). However, acceleration may inde-

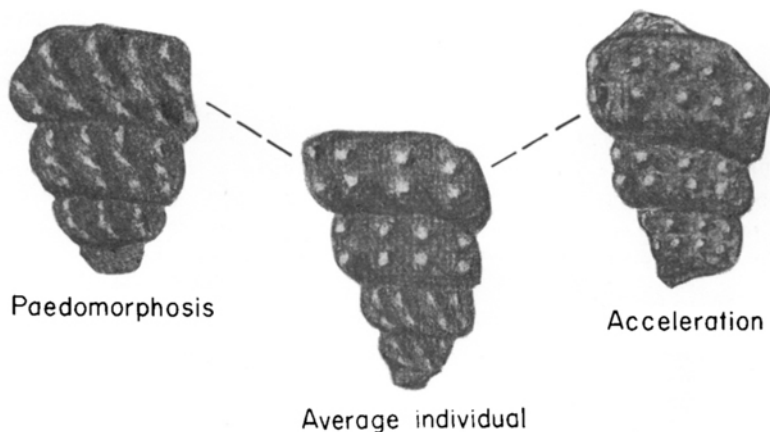
pendently give rise to such a phenomenon. An example of acceleration and paedomorphosis is found in the Upper Albian heteromorph *Mariella worthensis*. This species occurs with great abundance in the Pawpaw Formation of north Texas.

This helically coiled species at maturity bears four rows of more or less equal sized and equal spaced tubercles. Each of the four rows contains the same number of tubercles. Among the several thousand specimens of *M. worthensis* studied, there appear to be three varieties.

The most common forms, and those which evidently represent the average in the population, underwent ontogenetic changes including ornamentation changes which can be studied in detail because of the good state of preservation of the fauna. The earliest whorls are almost smooth but very small nodes appear early in ontogeny. These nodes are very small and are arranged in four rows which are oblique on the whorl flank. As the shell increased in size the tubercles became larger and more rounded, and instead of retaining the juvenile oblique orientation, the four rows became almost straight across the whorl flank. This is the last and greatest ornamentation change during ontogeny (fig. 2).

The second variety possessed the same ornamentation characteristics as variety one in the juvenile stage (obliquely arranged tubercles) but rather than acquiring large, straight tubercles at maturity as in variety one, this second variety retained the small obliquely arranged tuberculation throughout ontogenetic development. This appears to be another example of paedomorphosis.

The third variety of this species is of additional interest. On this form, the earliest whorls do not possess small oblique nodes as on varieties one and two, but on the earliest whorls, the nodes are arranged in a straight alignment across the whorl flank, and in addition, these nodes become larger (tuberculate) much sooner than on the average variety. This clearly seems to be an example of acceleration; character-



Mariella (Mariella) worthensis

FIG. 2. Paedomorphosis and acceleration in *Mariella (Mariella) worthensis*.

istics which appear in the late stages of an ancestor appear early in the descendant.

Of several thousand specimens studied, the "average" condition, described as variety one, is present in about 80% of the population. The paedomorphic condition was noted in about 3% of the population, and acceleration in about 2%. Another 15% was too poorly preserved for detailed study.

CAENOGENESIS

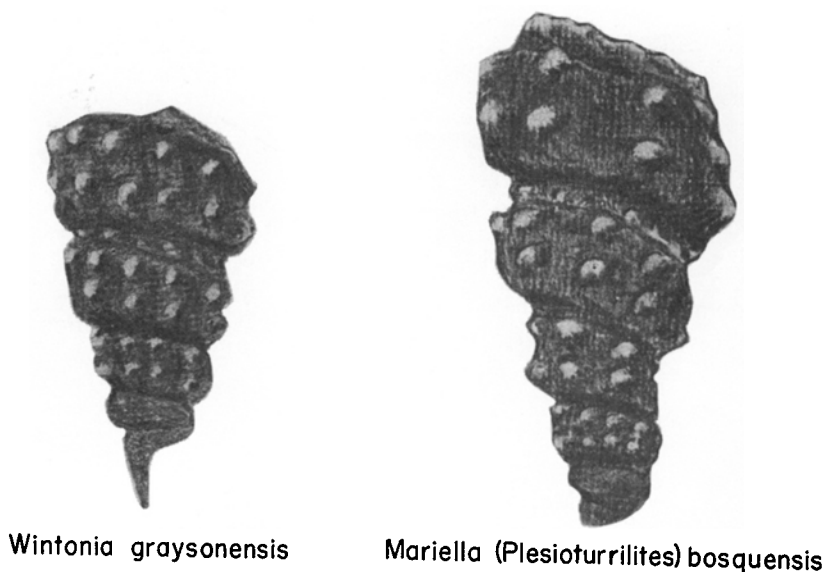
Caenogenesis has been defined as the case "in which different animals resemble one another when adult, but are markedly unlike one another in the early stages of their development" (de Beer, 1958, p. 40).

De Beer has summarized a number of excellent examples of this phenomenon in living species in which the larval stages of certain organisms are "markedly different" but the adults cannot be distinguished (p. 45-50). He also cites Spath's study of *Gagaticeras* as an example of caenogenesis in the fossil record (p. 47).

In the Texas collections there are large numbers of small Early Cenomanian turritulids which are associated but which represent two genera, *Plesioturritulites bosquensis* and *Wintonia graysonensis*. Although there are great similarities between these

two forms, they have been separated generically because of the marked difference in their early stages. *Wintonia graysonensis* is one of the very unique Turritulidae because its earliest shell consists of at least one straight shaft which then merges during later ontogeny into a normally coiled turrituliticone. In contrast, the earliest stages of *Plesioturritulites bosquensis* are quite uniformly coiled and all stages form a uniform helical spiral.

After these different early stages, both species acquire four rows of tubercles divided into two sets by a prominent *Plesioturritulites* groove. Each species bears the same number, size, shape, and spacing of tubercles on equal sized whorls, and whorl shape, apical angle, and size are also the same. These two forms occur in the same layers and cannot be separated by characteristics of their adult stage alone. When the initial straight shaft of *Wintonia* is not preserved it is not possible to distinguish the two species (fig. 3). From the Grayson and Del Rio formations of Texas several thousand specimens of these two species have been collected. The earliest part of the shell is missing on about 98% of the specimens studied, and various statistical methods were employed without success in



Caenogenesis

FIG. 3. Caenogenesis illustrated by *Wintonia graysonensis* and *Mariella (Plesioturritiles) bosquensis*.

an attempt to discover taxonomically important differences among the adult shells.

This appears to be a good example of caenogenesis, and involves novelties appearing in the young which are not reflected in the adult stage. There is no generic difference between these two species, but taxonomic determination based on the early ontogenetic stages alone would not reflect this.

SUMMARY

Plesioturritiles brazoensis of the Early Cenomanian possessed ribbing on its youngest whorls which became distinctly tuberculate in the adult. A variety of this form occurs in stratigraphically younger rocks and retained the ribbing throughout ontogeny, an example of paedomorphosis.

Paedomorphosis and acceleration took place in certain individuals of the *Mariella worthensis* fauna during the Late Albian. The average individual of this group bears obliquely arranged nodes in the juvenile stage and larger straight nodes (or tubercles) in the adult. A paedomorphic variety

which retained the small obliquely arranged nodes throughout ontogeny and a variety showing acceleration, bearing large straight nodes in all stages of ontogeny, have been noted.

Adult shells of *Plesioturritiles bosquensis* and *Wintonia graysonensis* cannot be distinguished, but in the earliest ontogenetic stage, *W. graysonensis* has a straight shaft. During ontogeny this shaft merges with a normal helically coiled shell, the type present in all stages of *P. bosquensis*.

LITERATURE CITED

- ADKINS, W. S. 1928. Handbook of Texas Cretaceous fossils. Univ. Texas Bull., **2838**: 1-385.
- ARKELL, W. J., B. KUMMEL, AND C. W. WRIGHT. 1957. Mesozoic Ammonoidea. Treatise on invertebrate paleontology, pt. L: 80-465.
- CLOUD, P. E. 1948. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates. *EVOLUTION*, **2**: 322-350.
- DE BEER, G. R. 1958. Embryos and ancestors. Clarendon, Oxford.
- AND W. E. SWINTON. 1958. Prophetic fossils. In T. W. Westoll, ed. Studies on fossil vertebrates. Athlone, London: 1-15.

- ELLES, G. L. 1923. Evolutionary paleontology in relation to the Lower Paleozoic rocks. Rep. Brit. Assn. Adv. Sci., 91st Meeting: 83-107.
- KULP, J. L. 1960. The geological time scale. Rep. 21st Session Norden, Inter. Geol. Congress, pt. III: 18-27.
- STUBBLEFIELD, C. J. 1936. Cephalic sutures and their bearing on current classifications of trilobites. Biol. Rev., **11**: 407-440.
- TRUEMAN, A. E. 1922. The use of Gryphaea in the correlation of the Lower Lias. Geol. Mag., **59**: 256-268.

Министерство геологии СССР
Всесоюзный научно-исследовательский
геологический
институт /ВСЕГЕИ/

УДК 564.53 : 551,763 /73/

Регистрац. №

Давид Л.Кларк

Педоморфоз, акселерация и каеногенез
в эволюции техасских меловых аммонитов

Dand L.Clark

Paedomorphosis, accelation and caeno-
genesis in the evolution of Texas
Cretaceous ammonoids.

Evolution 16, vol.XVI, September 1962,
No 3, pp.300-304

Язык оригинала - английский

Количество страниц -10

Количество иллюстраций - 3

Переводчик: Дубобрей Л.

Назарова Л.П.

Редактор: Атабекян А.А.

Дата выполнения: 1976,

Ленинград
1976

Множество интересных родственных отношений в эмбриологическом и эволюционном развитии были обобщены Де Биром /1958/. Де Бир умело описал синтез эмбриологии и эволюции, дал толковое объяснение для многих биологических и палеонтологических явлений, которые, как считалось раньше, были лучше всего объяснены "теорией рекапитуляции" Геккеля. Во многих случаях эти явления противоречат рекапитуляции, и это оказывается действительным теперь для принятия гетерохронии и её различных проявлений, как объяснение многих аспектов эволюции. В палеонтологии было мало напечатано об эмбриологических эффектах. Де Бир и Суинтон /1958/ ссылались на работу Стаблефилда о трилобитах /1936/, Эллиса о граптолитах /1923/ и описание кораллов Клаудом /1948/, как на работы большей важности и заключили, что общее объяснение эмбриологии и эволюции, возможно, имеется в истории развития самых больших и прогрессирующих групп. В поддержку этого может быть добавлено несколько деталей, касающихся ненормально свернутых аммонитидных цефалопод.

Сообщение о цефалоподах.

Во время подготовки монографии о техасских, альбских и сеноманских /меловых/ ненормально свернутых аммонитид автор встречал несколько экземпляров с пedomорфозом и один экземпляр с ценогенезом и акселерацией. Эти явления были отмечены у видов, представленных в техасском материале в коллекции, насчитывающей от нескольких десятков до нескольких тысяч образцов. Несомненно среди гетероморф имеются другие экземпляры с такими феноменальными явлениями, но они не были распознаны из-за их ограниченного размера большинства коллекций.

Примеры приведенные здесь, взяты из туррилитид /*Turrilitidae* / - группы геликоидально свернутых аммонитов, которые дифференцированы

на основе различных типов орнаментации /Аржел, Коммель, Райт, 1957г./

Этот отчет является частью исследований, которые были осуществлены с разрешения Систематического биологического отдела национальной организации по науке.

Педоморфоз

Когда зрелые организмы обладают отличительными особенностями, которые были характерны для предков в раннем возрасте, то мы имеем дело с педоморфизмом. Де Бир употребляет педогенез для случаев преждевременной половой зрелости, когда организм находится в стадии личинки и неотеении для случаев, когда животные сохраняют свою личиночную форму. Поскольку это трудно определить по окаменелым остаткам, то оба процесса были объединены вместе^{xI}. Эти гетероморфы раннего сеномана встречаются в большом количестве в Техасе /Южная Оклахома/ и сев. части Мексики и являются одними из нескольких техасских гетероморфных, которые можно легко обнаружить.

Этот феноменальный пример можно хорошо увидеть в эволюции *Mariella* (*Plesioturritiles*) *brasoensis*. Этот раннесеноманский гетероморфный аммонит обилен в Техасе, южной Оклахоме, северной Мексике. Он был давно замечен в формациях Майн Стрит и Грейсон северного Техаса /Адкинг, 1928/ и недавно фрагментарный образец был найден в верхнеальбской формации Вено.

За исключением этой единственной находки распространение вида, очевидно, ограничивается ранним сеноманом, и он использовался как "руководящая окаменелость" для пород этого возраста более 40 лет.

xI. В 1958г. Де Бир рассматривает оба процесса под заглавием неотеения, но Де Бир и Свинтон /1958/ рассматривают те же самые явления как педоморфозы. Этого придерживаются и в этой статье.

Степень изобилия этого вида уменьшается от базальных слоев формации Мейн Стрит, где он встречается в значительном количестве, до формации Грейсон, где он встречается выше нижних слоев.

Скульптура зрелых организмов состоит из 4 рядов больших бугорков, разделенных на 2 группы, по 2 ряда в каждой, отчетливым углублением, идущим по спирали.

Большие бугорки неодинаковы и по размерам, абапикальные ряды обычно более крупные. Типичный *P. brazoensis* содержит одинаковое количество ярко выраженных бугорков во всех четырех рядах. Варие-ты вида *P. brazoensis*, которые обнаружены вместе с типичными формами в Северном Техасе, но наиболее распространены в Западном Техасе, имеют неодинаковое количество бугорков в двух группах по 2 ряда каждая, в абапикальных рядах на 25% меньше. Эти разнообразные виды Западного Техаса встречаются в породах того же возраста, что и типичные формы, и различия в орнаментации являются ярким примером географической изоляции видов /в данном случае около 300 миль/, за которыми следует видообразование.

Онтогенез *P. brazoensis* северного Техаса трудно поддается определению, так как наиболее известные образцы являются неполными внутренними ядрами и плохо сохранились. Некоторые экземпляры, на которых представлены юные обороты, ясно показывают, что ранние бугорки отличны от более поздних. Они невелики по размеру, обе группы рядов стремятся принять одинаковую ребристую форму. Эти выступающие поверхности бугорков или ребристость становятся менее ярко выраженными по мере увеличения размеров раковины /или с возрастом/, и зрелая стадия обладает отдельными округлыми бугорками. Следовательно, орнаментация изменяется в течение онтогенеза от ребристой до отдельных бугорков у типичных *P. brazoensis*.

Интересная разновидность *P. brazoensis* была найдена в северном

Техасе в течение нескольких лет. Эта разновидность появляется в верхних слоях формации Майн Стрит, но чаще встречаются в нижних и средних слоях вышележащей формации Грэйсен, на уровне которой типичный *P. brazoensis* с отдельными бугорками встречается редко. Обе формы исчезли сразу же после времени образования этих осадочных формаций.

Разновидность отличается от типичного *P. brazoensis* своей скульптурой. Вместо наличия разделенных больших бугорков в зрелости, даже самые большие представители имеют бугорчатые ребра или складки, причем пары из этих бугорков разделены спиралеобразным желобком. Эта разновидность никогда не достигает таких размеров как самые крупные *P. brazoensis*, но она имеет складчатую и ребровидную скульптуру, после той стадии, когда такая скульптура исчезает у типичных *P. brazoensis*. Тот факт, что ребристая разновидность чаще встречается в юном возрасте, чем типичные *P. brazoensis*, и наличие в зрелости признаков, которые были только на очень молодых онтогенетических стадиях *P. brazoensis* из более древних отложений, является превосходным примером пedomорфоза.

Оказывается, что *P. lesioturrilites brazoensis* является быстро эволюционировавшим видом. Часть популяции, которая мигрировала географически, вскоре изменила свою орнаментацию до неравнобугорчатого очертания. В течение времени /от 1 до 2 мил. лет экстраполированных из работы Каппа, 1960/ вследствие пedomорфоза появилась разновидность, которая в зрелости имела признаки, которые были представлены в ранней онтогении предковых форм. Может быть никогда не будет известно на какие внутренние и несохранившиеся признаки было оказано воздействие, но элементы вовлеченные в пedomорфоз, могут объяснить, что можно наблюдать.

Акселерация.

"При помощи ускорений темпов функционирования /акселерация/ внутренних факторов, которые контролируют его строение-признак, который появился на последней стадии онтогении предка, может появиться на ранней стадии развития потомка" /Де Бир, 1958, стр. 104/. Акселерация и гипоморфоз могут функционировать, вместе, чтобы произвести суммирующий эффект, и происхождение *Gryphaea incurta*, описанное Труменом /1922/ было объяснено таким образом /Де Бир, 1958, стр. 106/. Однако, акселерация может независимо привести к такому необыкновенному явлению. Пример акселерации и пedomорфоза найден у верхнеальбского гетероморфного аммонита *Mariella worthensis*. Этот вид встречается в большем количестве в формации Попо Северного Техаса. Эти геликоидально свернутые виды в зрелости имеют 4 ряда более или менее одинаковых по размерам и расположенных через одинаковые промежутки бугорков. Каждый из 4 рядов содержит одинаковое количество бугорков. Среди нескольких тысяч изученных экземпляров *M. worthensis* имеются только 3 разновидности.

Наиболее обычные формы те, которые представляют среднее количество заселения, претерпели онтогенетические изменения, включая изменение скульптуры, которые могут быть изучены детально благодаря хорошей сохранности. Самые ранние обороты почти гладкие, но небольшие бугорки появляются в ранней онтогении, Эти бугорки малы и образуют 4 ряда, которые скошены на стороне оборота. По мере того, как раковина увеличивается в размере, бугорки становятся больше и округлее вместо сохранения ранее скошенного положения 4 ряда становятся почти прямыми по всей стороне оборота. Это - последнее и самое большое изменение орнаментации в течение онтогенеза /рис. 2/.

Вторая разновидность имеет такую же скульптуру, как у первой

разновидности на одной из ранних стадий /с косо расположенными рядами бугорков/, но принесколько большем размере в зрелости наблюдаются прямые бугорки, а у этой 2-ой разновидности сохраняется малая скошенная, вупуклая бугорчатость в течение онтогенетического развития. Это является вторым примером педоморфоза.

Третья разновидность этого вида представляет собой дополнительный интерес. У этой формы ранние обороты не имеют маленьких скошенных бугорков, как у I и 2 разновидности, но на ранних оборотах бугорки образуют прямую линию на боковых сторонах оборотов, и эти бугорки становятся широкими /бугорчатыми/ гораздо раньше, чем на обычных разновидностях. Кажется, что это может быть примером акселерации. Характерные черты, которые появляются в позднем периоде жизни предка, появляются в начальном периоде жизни потомка.

Из нескольких тысяч изученных экземпляров, "среднее" состояние описанное как первая разновидность характерно для 80% популяций. Педоморфические отклонения были обнаружены у 3% популяций, а акселерация примерно у 2%. Остальные 15% имели плохую сохранность для детального изучения.

Ценогенез.

Ценогенез получил определение для случаев, при которых различные живые организмы имеют сходство во взрослом состоянии, но резко отличаются друг от друга на разных стадиях развития /Де Бир, 1958, стр. 40/.

Де Бир обобщил множество прекрасных примеров этого явления среди ныне существующих живых организмов, у которых личиночные стадии некоторых организмов совершенно различные, тогда как во взрослом состоянии они обладают большим сходством /стр. 45-50/. Он также ссылается на исследования Спетом *Gagaticeras* как например ценогенеза в исто-

рии изучения окаменелостей /стр.47/.

В техасских коллекциях имеется большое количество маленьких ранне сеноманских турриллитид, которые встречаются в одной ассоциации, но принадлежат 2 родам *Plesioturrilites bosquensis* и *Wintonia graysonensis*. Хотя между этими формами существует огромное сходство они относятся к разным родам в связи с большими различиями на ранних стадиях развития. Вид *Wintonia graysonensis* представляет собой одну из уникальных форм турриллитид, т.к. наиболее ранняя часть раковины состоит из, по крайней мере, одной прямой оси, которая затем в более поздней онтогении переходит в обычно свернутый туррилитикон. Напротив, *Plesioturrilites bosquensis* закручена и на самых ранних стадиях и на всех стадиях образует единую геликоидальную спираль.

После этих разных начальных стадий оба вида имеют 4 ряда бугорков, разделенных у *Plesioturrilites* на 2 группы выступающим желобком. Каждый вид обладает одинаковым числом бугорков, одинаковыми размерами, формой и одинаковым расположением бугорков на оборотах одинакового размера, одинаковой формой апикальным углом и размерами оборотов. Обе эти формы встречаются в одних и тех же слоях и их невозможно отличить друг от друга, зная только характерные черты взрослых организмов. Если начальная прямая ось *Wintonia* не сохраняется, то оба вида невозможно отличить друг от друга /рис.3/. Было собрано несколько тысяч образцов этих 2-х видов в формациях Грейсон и Дель Рио в Техасе. Наиболее ранняя часть раковин отсутствует у изученных экземпляров, и различные статистические методы были безуспешно применены, чтобы обнаружить таксономически важные различия между взрослыми раковинами.

Это - яркий пример ценогенеза, включающий в себя то новое, что появляется на ранних стадиях развития, но не отражено в более поздний

период. Между этими двумя видами нет родовых различий, но таксономическое определение, основанное только на ранних онтогенетических стадиях, не отражает этого.

Заключение.

Plesioturritilites brazoensis раннего сеномана обладал ребристой поверхностью оборота на ранней стадии, которая позднее стала бугорчатой. Разновидность этой формы встречается в стратиграфически более молодых породах и сохраняет ребристую поверхность в течение всего онтогенеза, являясь примером пedomорфоза.

Пedomорфоз и акселерация имели место у некоторых видов *Mariella worthensis* в позднем альбе. Средний представитель этой группы обладает скошенными бугорками на более ранней стадии и большими прямыми бугорками в более поздний период. Были обнаружены пedomорфическая разновидность обладающая скошенными бугорками в период всего онтогенеза, и разновидность демонстрирующая акселерацию, у этой разновидности на всех стадиях имеются большие прямые бугорки.

Взрослые раковины *Plesioturritilites bosquensis* и *Wintonia graysonensis* имеют между собой большое сходство, но на ранней онтогенетической стадии *W. graysonensis* имеет прямую ось. В течение онтогенеза эта ось переходит в нормальную геликоидальную раковину, то-есть приобретает форму, характерную для всех стадий развития *P. bosquensis*.

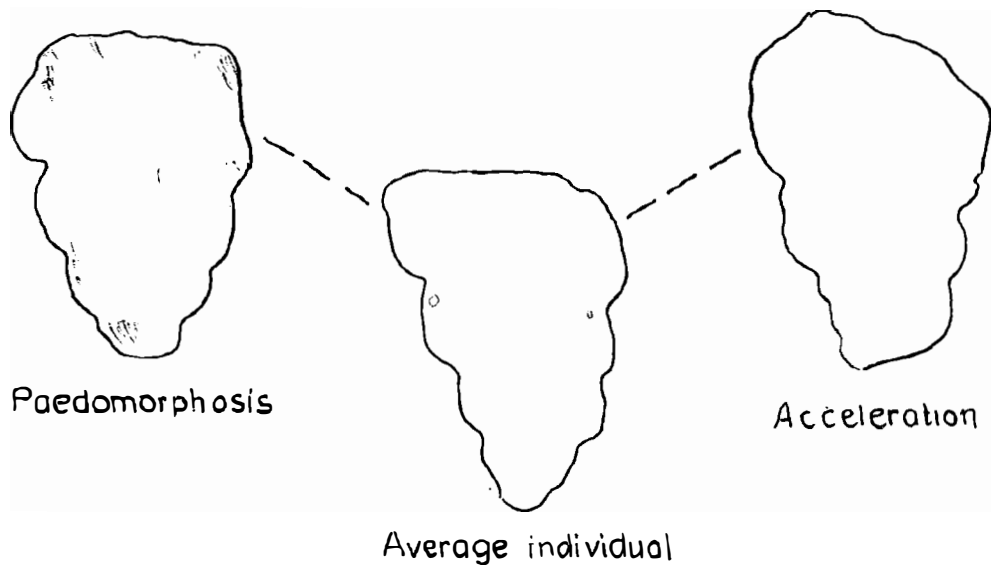
Рис.1. Пedomорфоз на примере *Mariella (Plesioturritilites) brazoensis*

Рис.2. Пedomорфоз и акселерация на примере *Mariella (Mariella) worthensis*.

Рис.3. Ценогенез на примере *Wintonia graysonensis* и *Mariella (Plesioturritilites) bosquensis*.

Literature Cited

- Adkins, W.S. 1928. Handbook of Texas Cretaceous fossils. Univ. Texas Bull., 2838: I-385.
- Arkell, W.J., B. Kummel, and C.W. Wright. 1957. Mesozoic Ammonoidea. Treatise on invertebrate paleontology, pt. L: 80-465.
- Cloud, P.E. 1948. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates. Evolution, 2: 322-350.
- de Beer, G.R. 1958. Embryos and ancestors. Clarendon, Oxford.
- and W.E. Swinton. 1958. Prophetic fossils. In T.W. Westoll, ed. Studies on fossil vertebrates. Athlone, London: I-15.



Mariella (Mariella) worthensis
Fig 2

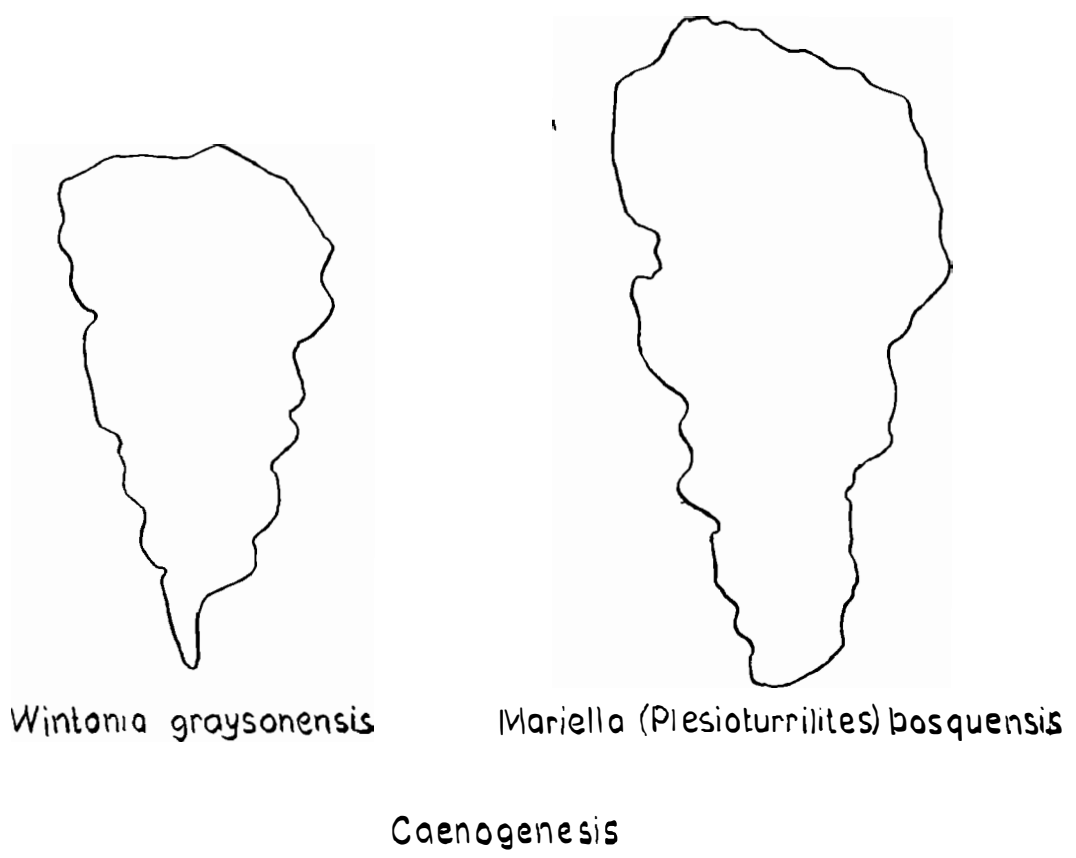


Fig 3

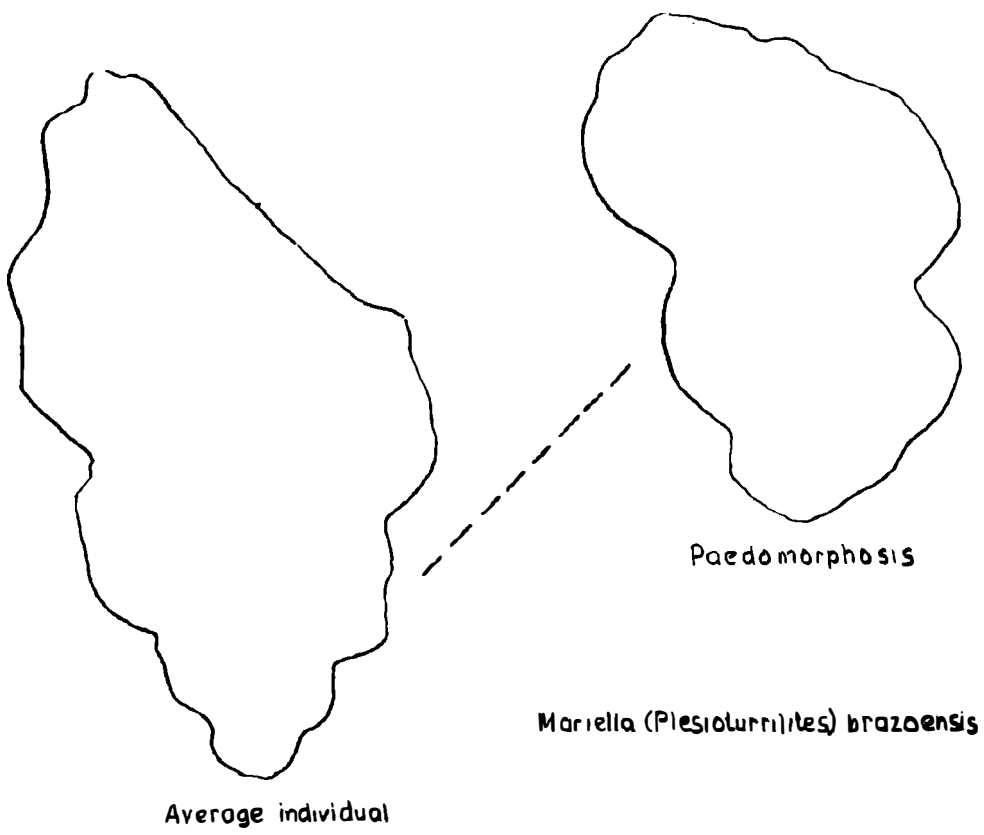


Fig. 1.