

НИИГА, 1958, вып. 11, с. 31—33. 11. Кулькова И. А. Палинологические исследования эоценовых отложений Яно-Индигорской низменности. Новосибирск, 1973, 115 с. 12. Погожев А. Г., Семейкин А. И. Третичные отложения Северо-Востока СССР.—Тр. Межвед. совещ. по разработке унифицир. стратиграф. схем Северо-Востока СССР. Магадан, 1959, с. 90—93. 13. Свиточ А. А., Базилевская Л. И., Боярская Т. Д. и др. Развитие верхней части шельфа Юго-Восточной Чукотки в плейстоцене.—В кн.: Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек, № 7. М., 1980, с. 156—161. 14. Сергеенко А. И., Сопоева А. С., Томская А. И. Палинологическое обоснование возрастного расчленения кайнозойских отложений Яно-Омолейского междуречья.—В кн.: Палинолог. характеристика палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений. Якутск, 1971, с. 87—110. 15. Стрепетова З. В., Лаухин С. А., Рыжов Б. В., Дубинчик А. И. Опорный разрез кайнозоя на Яно-Омолейском междуречье.—Изв. АН СССР. Геол., 1981, № 7, с. 48—63. 16. Троицкий С. Л. Морской плейстоцен Сибирских равнин. Новосибирск, 1979, 294 с. 17. Хруцкий С. Ф., Кондратьева К. А., Рыбакова Н. О. Разрез кайнозойских отложений в грабенах Приморского разлома (Яно-Омолейского междуречья).—В кн.: Мерзлотные исследования, вып. 16. М., 1977, с. 89—109.

Поступила в редакцию
17.10.80

УДК 56.07

МЕТОДИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ АММОНОИДЕЙ

И. А. Михайлова

В последние годы резко возросло число работ, в которых при изучении аммоноидей применяется онтогенетический метод. Хорошо известно, что работы подобного плана по мезозойским аммоноидеям до последнего времени были исключением. Именно поэтому филогенетическая система мезозойских аммоноидей по сравнению с их палеозойскими предшественниками являлась по существу не разработанной [2, с. 300].

Эффективное использование онтогенетического метода неразрывно связано с улучшением методики исследования. К сожалению, многие работы по мезозойским аммонитам грешат неточностями изображения элементов лопастной линии и их соотношения между собой, а поэтому полученные результаты оказываются недостаточно достоверными даже при простом сравнении лопастных линий взрослых аммоноидей. Многие авторы ограничиваются изображением лопастной линии на наружной видимой стороне оборота. При этом на отдельных участках линия нередко произвольно воздымается или опускается. Наибольшие искажения наблюдаются около шва. При зарисовке серии лопастных линий они иногда даются то справа, то слева от плоскости симметрии, что затрудняет установление способа появления новых элементов. Достаточно часто линии зарисованы при несравнимых размерах. Если в приращении к мономорфным аммонитам чаще всего нарисованы лопастные линии, видимые на последнем обороте раковины, то у ряда гетероморф линия видна на любом участке раковины. Рисунки в таких случаях нередко делаются для того участка, на котором они лучше просматриваются.

Автор занималась свыше 25 лет онтогенетическим изучением меловых аммоноидей и при этом соприкасалась с различными трудностями. Преодоление этих трудностей, улучшение качества наблюдений, увеличение скорости обработки материала, видимо, могут представлять интерес для тех, кто начинает осваивать эту методику.

Процесс от отбора образцов до получения фотографий с изображением лопастных линий, начальных камер и поперечных сечений занимает длительное время и распадается на несколько последовательных стадий.

1. Подбор материала. Для онтогенетического изучения отбираются самые хорошие образцы. Замена лучших образцов двумя-тремя худшей сохранности обычно сопровождается потерей отдельных возрастных стадий и ведет к ухудшению качества наблюдений. Попытка

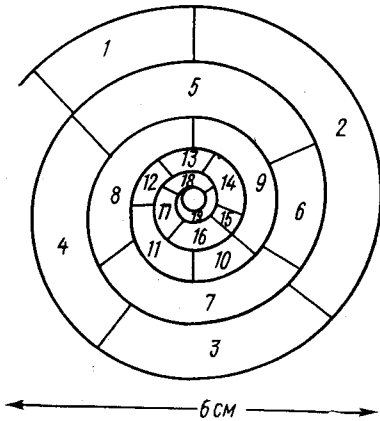


Рис. 1. Схема расположения оборотов у вида *Craspedodiscus discofal-catus* Lah., экз. № 183/10359; привязка к оборотам большего конца фрагмента: 1—5,2 об.; 2—5 об.; 3—4,6 об.; 4—4,4 об.; 5—4,2 об.; 6—3,8 об.; 7—3,7 об.; 8—3,3 об.; 9—3 об.; 10—2,6 об.; 11—2,5 об.; 12—2,2 об.; 13—начало 3-го об.; 14—конец 2-го об.; 15—1,7 об.; 16—1,6 об.; 17—1,4 об.; 18—1,2 об.; 19—0,8 об. (перезжим); Поволжье, окрестности Ульяновска; поздний потеряв

соединить воедино наблюдения, сделанные на двух-трех экземплярах, чревато погрешностями. Желательно отпрепарировать образец до начальной камеры. Тогда сразу можно определить число оборотов раковины и положение каждого последовательно отделяемого фрагмента по отношению ко всей раковине. Препаровку нельзя вести с помощью кислоты; кислота применяется только в исключительных случаях. Прежде чем начать размывать образец, его желательно сфотографировать либо при массовом материале отобрать два идентичных экземпляра, один из которых сохранить в качестве двойника.

2. Разворачивание образца. Отделение крупных фрагментов ведется с помощью молотка и зубила, а главное различных зубо-врачебных щипцов. Средние фрагменты, пока их можно держать в руках, нередко отделяются слабым нажатием щипцов, мелкие — при помощи иголок под биноклем. Удобнее всего использовать для этого тонкие швейные иглы, которые легко закрепляются в карандаше или иглодержателе. Для

удобства хорошо иметь набор игл, чтобы по мере приближения к начальной камере их можно было менять на более тонкие и заостренные.

Сложность разворачивания ранних оборотов состоит в том, что получаемые фрагменты даже при слабом нажатии иглы отскакивают. Резко понизить «прыгучесть» можно, ведя препаровку под водой. Но подобный способ, применяющийся некоторыми исследователями [1], не может обеспечить точного откалывания частей оборота, так как в воде очень сложно зажать образец, и вместо откалывания может происходить раскалывание или раздавливание.

«Разворачиванию» образца предшествует следующая подготовительная работа. Делается схематический рисунок, отражающий действительное число оборотов у избранного экземпляра (рис. 1). Такой законченный в центре рисунок можно сделать тогда, когда раковина отпрепарирована до начальной камеры. Обычно это достаточно легко достигается у эволютных раковин и с большим трудом — у инволютных. Далее на листе бумаги написать столбец цифр 1, 2, 3 и т. д., соответствующих последовательно отделяемым фрагментам. Одновременно с этим подготовить небольшие листки бумаги для помещения

на них получаемых фрагментов. В графе 1 до отделения первого фрагмента указать общее число оборотов; тем самым будет зафиксировано положение на раковине большого конца будущего первого фрагмента. Помимо этого измерить и записать в графу 1 диаметр раковины, высоту и ширину оборота, а также диаметр пупка, характеризующие большой конец первого фрагмента. Полностью для последнего оборота дается описание скульптуры.

Только после этого отделяется первый фрагмент и соответствующая ему часть оборота показывается на рисунке (рис. 1). Полученный первый фрагмент откладывается на листок бумаги, где подписывается цифра 1 и указывается его положение применительно к оборотам спирали соответственно рис. 1 и данным графы 1. Далее вновь определяется число оборотов, уже для большого конца следующего второго фрагмента, данные заносятся в графу 2, отделяется второй фрагмент, его положение фиксируется на рисунке и он помещается на листок с цифрой 2.

Определение положения большого конца каждого фрагмента по отношению к оборотам спирали раковины и показ последовательных фрагментов на схематическом рисунке — неперенные условия процесса разворачивания. Полное измерение всех параметров и описание скульптуры целесообразно проводить после отделения нескольких фрагментов, составляющих примерно один оборот. И так далее.

После снятия верхних двух-трех оборотов раковина помещается в камеру Франке, и дальнейшее разворачивание проводится под биноклем. Мелкие фрагменты раскладываются по одному в камеры Франке. На каждой камере с одной стороны подписывается номер фрагмента и число оборотов, соответствующих большому его концу, а с другой стороны — название вида, номер экземпляра и местонахождение. Когда остается раковина примерно около двух оборотов, то измерения проводятся с помощью окулярной линейки.

В результате раковина разбирается на отдельные фрагменты, каждый из которых составляет часть оборота. Сопроводительные пояснения состоят из таблицы с измерениями, описания скульптуры и схематического рисунка, на котором показано положение всех фрагментов. Каждый фрагмент помещен отдельно: крупные — на листки бумаги, мелкие — в камеры Франке; сделаны соответствующие сопроводительные надписи. После этого все фрагменты просматриваются в обратном порядке (от протоконха к жилой камере) и при отсутствии пропусков указывается последовательность ограничивающих большой конец фрагмента перегородок. Эти данные дописываются в имеющуюся таблицу. Крупные фрагменты заворачиваются индивидуально в бумагу, а мелкие закрываются в камерах Франке.

Описанный процесс разворачивания является идеальным. В итоге имеется 20—25 фрагментов, для каждого из которых указана ограничивающая его перегородка и привязка к обороту. Мелкие фрагменты хранятся в коробках для микрофауны (лотки с камерами Франке), крупные складываются в коробки с крышками для образцов. Идеальные случаи редки, как правило, ограничиваются эволютными или полуэволютными раковинами; обычно процесс разворачивания оказывается более сложен.

Далеко не всегда удастся отпрепарировать образец до начальной камеры. В этом случае образец и рисунок спирали (первоначально не заверченный в центре) размечаются под углом 90° на четыре сектора для более точного показа получаемых фрагментов на рисунке. По мере откалывания оборотов обычно удается освободить от породы пер-

вый оборот. Сразу после этого уточняется рисунок центральной части раковины и дается привязка уже имеющихся фрагментов к соответствующим оборотам.

Значительные трудности возникают в том случае, когда образец обладает большой прочностью и последовательное отделение фрагментов не удается. Нередко при этом образец раскалывается на две или три части. На рисунке в этом случае показывается положение полученных секторов, и дальше каждый из них расчленяется на отдельные фрагменты с точной фиксацией на схеме и проверкой взаимоотношения с фрагментами соседнего сектора. Соседство двух фрагментов однозначно доказывается совмещением рисунков поперечного сечения. У инволютных раковин разделение фрагментов внутри сектора нередко сопряжено с потерей отдельных фрагментов, так как только разрушив один фрагмент, удается освободить другой.

Столь подробно описанный процесс разворачивания на первый взгляд может показаться излишне усложненным и трудоемким. Однако только соблюдение всех перечисленных последовательных операций позволяет ввести единый приемлемый для сравнения критерий — точное указание большего конца фрагмента по отношению к спирали раковины, другими словами, таким способом достигается привязка к оборотам. Конечно, несравненно проще ограничиться ссылкой на размеры, так как при этом можно использовать даже рассыпавшийся на части экземпляр, расположив фрагменты в порядке увеличения высоты или ширины оборота. Однако при этом исчезает единый критерий для сравнения онтогенезов на различных таксономических уровнях и само сравнение становится в таком случае некондиционным. Разнообразие формы раковины аммонитов столь велико, что сравнение по одному из числовых показателей (диаметр раковины, высота оборота, ширина оборота) нельзя признать удовлетворительным. В совершенно исключительных случаях, преимущественно для гетероморфных аммонитов, можно ограничиться указанием на высоту или ширину оборота.

3. Зарисовывание. Подготовленный материал просматривается и зарисовывается только (!) по направлению от протоконха к жилой камере, т. е. от простого к сложному, а не наоборот. Все рисунки начальных камер, поперечных сечений и лопастных линий можно выполнять с помощью рисовального аппарата РА-1 выпуска 1948 г., смонтированного на бинокулярном микроскопе МБС-1. Так как рисовальный аппарат проектировался в качестве насадки на вертикально расположенные тубусы меньшего диаметра, чем у МБС-1, то было заменено насадочное кольцо и сделана специальная наклонная подставка.

Протоконхи целесообразно зарисовывать при увеличении 85 (окуляр 8 и объектив 7), в дальнейшем первоначальные рисунки фотопулем уменьшаются в два раза. Особое внимание обращается при зарисовывании протоконхов на контур первой септы, края которой отражают просутуру, а строение весьма важно для характеристики крупнейших таксонов. Наилучший объемный эффект достигается при точечном или штриховом изображении протоконха. При массовом материале можно ограничиться контурным рисунком, который тоже дает достаточно точное представление о размерах и форме протоконха. При возможности целесообразно делать контурные или объемные рисунки первого оборота до первичного пережима.

При зарисовывании поперечных сечений и лопастных линий используются увеличения от 85 до 5, что достигается при помощи двух окуляров (8 и 6) в сочетании с пятью смонтированными в барабан

объективами. Путем деления измеренного под бинокляром участка линейки на ее действительную длину была получена таблица, которая отражает и дополнительное увеличение рисовального аппарата. При переходе от ранних оборотов к поздним обычно используется весь возможный набор увеличений.

Окуляр	Объектив	Увеличение
8	7	85
6	7	58
8	4	44
6	4	32
8	2	22
6	2	16
8	1	11
6	1	8
8	0,6	6,2
6	0,6	5

Зарисовывание поперечных сечений особых трудностей не вызывает. На контуре сечения для отображения сложности гофрировки перегородки обычно показываются положение и относительные размеры лопастей. Для грубо скульптурированных раковин дается сочетание двух контуров: минимального и максимального. Правая и левая половины рисунка корректируются по среднему положению, после чего на светостоле переносятся на общий лист. Полученный сводный рисунок просматривается и частично сокращается за счет исключения сходных соседних рисунков; около каждого сечения подписывается номер фрагмента, число оборотов и, если возможно, номер перегородки.

Зарисовывание лопастных линий представляет собой наиболее сложный и трудоемкий процесс. Не всегда лопастная линия видна достаточно хорошо. Нередко она четко различима лишь на последних оборотах. В некоторых случаях линия отчетливо видна на наружной и плохо — на внутренней стороне оборота и на оборот. Даже при массовом материале не всегда можно сразу выбрать такой, у которого линия одинаково хорошо прослеживается на всех оборотах. Самые первые лопастные линии всегда рисовать труднее, чем последующие.

Вторая сложность определяется тем, что лопастная линия располагается на изогнутой поверхности и поэтому образец необходимо поворачивать. Имеется два способа совмещения отдельных участков при повороте образца. В одном случае линия сразу рисуется полностью; для совмещения при повороте линии на образце с линией на рисунке ставятся точечные реперы, которые и переносятся на рисунок вместе с зарисованным участком линии. Такой способ детально описал В. Е. Руженцев [3]. Однако на ранних оборотах невозможно поставить точечные реперы, не говоря уже о точности их совмещения. При увеличении 30—85 точка превращается в расплывающееся пятно. В другом варианте для каждой линии рисуется несколько перекрывающих друг друга рисунков. Обязательно сохранение постоянного фокусного расстояния, иначе будет искажено увеличение отдельных участков. Далее на чистый лист бумаги на светостоле переносится первый фрагмент рисунка, затем помещается следующий, достигается совмещение, лишнее (по краям) убирается, дорисовывается новый участок и т. д. Отрисованная таким способом линия для устранения погрешностей сравнивается с образцом. Все линии, а особенно первые, должны быть зарисованы полностью.

Изображение лопастных линий желательно начинать с просутуры. Наружная часть просутуры легко оконтуривается, пока протоконх не отделен от следующей камеры. Внутренняя часть просутуры может быть точно зарисована по внутреннему контуру, глядя на протоконх сверху. Далее, чтобы не пропустить особенности наиболее ранних стадий, зарисовывается несколько линий первого оборота. Особое внимание обращается на лопастные линии около первичного пережима. Сужение на этом участке поперечного сечения (сокращение его площади) отражается и на лопастной линии: наблюдается ее укорачивание, а иногда и некоторая перестройка. На последующих оборотах рисуются те линии, на которых появляются и формируются новые элементы и происходит общее усложнение лопастной линии.

Подготовленные таким образом линии переводятся на общий лист бумаги. Для единообразия все линии даются с одной сторо-

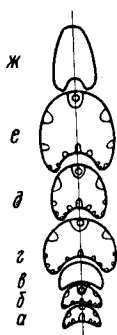


Рис. 2. Рабочий вариант. Изменение поперечного сечения раковины в онтогенезе *Anahoplites intermedius* Spath, экз. № 150/14202

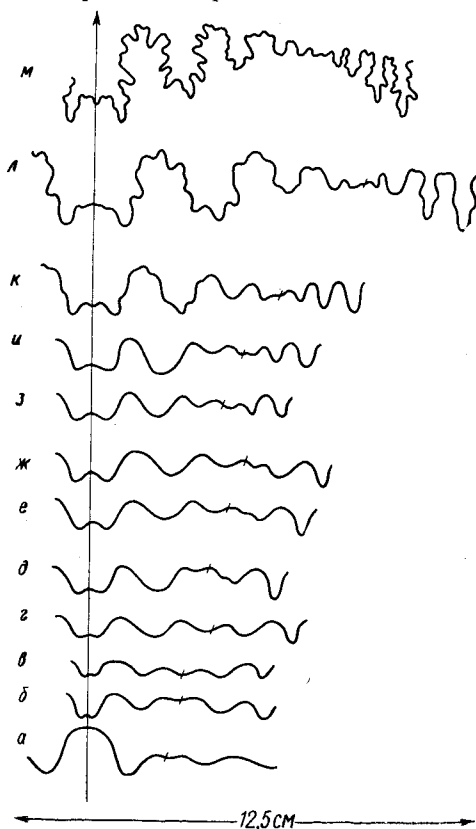


Рис. 3. Рабочий вариант. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Cratspedodiscus discofalcatus*, Lah., экз. № 183/10359

ны от плоскости симметрии. За счет этого достигается лучшее, более наглядное сравнение и понимание способа появления новых элементов (возможная асимметрия линии при этом не рассматривается).

4. Оформление и выбор масштаба. Так как сечение оборота и соответственно размах лопастной линии, т. е. кратчайшее расстояние от брюшной до спинной лопасти, возрастают по мере роста раковины во много раз (в 10—20 и более), то приходится изменять увеличение. Однако не всегда удается выдержать равномерное увеличение всех последовательно зарисованных лопастных линий и поперечных сечений. Нередко даже в современных работах предыдущие линии расположены то слева, то справа от плоскости симметрии, иногда дана обратная последовательность или показана только наружная часть лопастной линии и т. д. Все перечисленные погрешности чрезвычайно мешают и осложняют правильное понимание хода онтогенеза.

Именно поэтому полученные рисунки представляют собой рабочий вариант (рис. 2 и 3). Окончательный вариант можно подготовить двумя способами. 1. Каждую последующую линию (или сечение) дать больше предыдущей. Это позволяет достаточно хорошо показать ранние стадии, сохранив относительное увеличение последующих. Все линии (и сечения) первого и второго оборотов даются в одном увеличении, хорошо отражая постепенное, а иногда и резкое уменьшение линий (и сечений) к концу первого оборота (к пережиму) и увеличение в начале второго оборота. Поэтому эта часть общего рисунка сохраняется в таком варианте, чтобы отразить действительно существующее соотношение. Все или некоторые линии при необходимости перечерчиваются, переснимаются на пленку и рисуются с помощью фо-

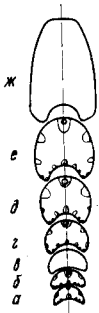


Рис. 4. Окончательный вариант. Изменение поперечного сечения в онтогенезе *Anaploplites intermedius* Spath, экз. № 150/14202: а — 7-я перегородка ($\times 25$); б — начало 2-го об. ($\times 12$); в — 1,3 об. ($\times 25$); г — конец 2-го об. ($\times 17$); д — 2,5 об. ($\times 13$); е — конец 3-го об. ($\times 11$); ж — 3,7 об. ($\times 8$); Копетдаг, Чалсу; средний альб

тоувеличителя в заданном размере, не выходящем за пределы соседних линий. Получается окончательная серия рисунков, которые komponуются вновь, и на этот заверченный рисунок переносятся все объяснения и пересчитываются увеличения (рис. 4 и 5).

2. Все линии можно дать в одном размере. При этом варианте имеется возможность наиболее детально отразить ранние стадии, но теряется относительное превышение одних линий (сечений) над другими и окончательные стадии воспринимаются труднее. Такой вариант принят в работах О. Шиндевольфа [4], который в основном ограничивается выяснением особенностей ранних стадий.

Окончательный рисунок перечерчивается тушью на ватман и затем репродуцируется. На обратной стороне фотографии (на одном экземпляре) пишется название, номер образца, приуроченность каждой линии или сечения к определенному обороту и увеличение. В один конверт помещаются рисунок протоконха и подписанные названным образом лопастные линии и поперечные сечения одного вида; в него

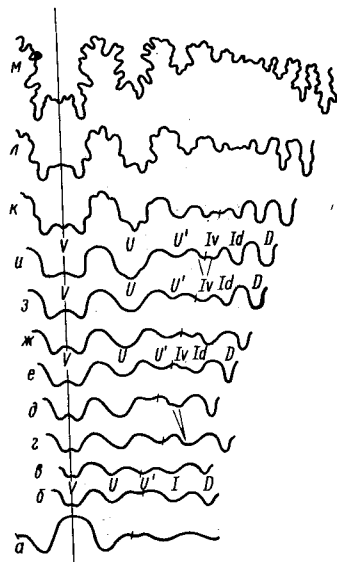


Рис. 5. Окончательный вариант. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Craspedodiscus discofalcatus* Lah., экз. № 183/10359: а—д — 1, 2, 3, 6, 10-я линии ($\times 43$); е — 14-я линия, 1 об. ($\times 43$); ж — 17-я линия, 1,4 об. ($\times 43$); з — 23-я линия, 1,6 об. ($\times 39$); и — 28-я линия, начало 3-го об. ($\times 36$); к — 39-я линия, 2,6 об. ($\times 25$); л — 49-я линия, 3,3 об. ($\times 19$); м — 64-я линия, 4,6 об. ($\times 10$); Поволжье, окрестности Ульяновска; поздний готерив

вкладывается лист с измерениями и краткой характеристикой скульптурных преобразований. Остальные экземпляры раскладываются по отдельным конвертам: протоконхи, лопастные линии и поперечные сечения.

Описанный процесс от отбора материала до получения готовых фотографий весьма трудоемок и длителен и на первый взгляд может показаться излишне усложненным. Но только неуклонное соблюдение всех перечисленных условий является надежной гарантией получения кондиционного материала для его последующей интерпретации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Друщиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Сев. Кавказа. М., 1956, 147 с.
2. Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea. Общая часть.— В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. М., 1962, с. 243—334.
3. Руженцев В. Е. О методике исследования и описания аммоноидей.— Палеонтол. журн., 1964, № 1, с. 120—130.
4. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 1—7. Abhandl. Akad. Wissensch. und Literatur Mainz, 1961—1968, 901 S.

Поступила в редакцию
21.02.81