

УДК 564.53

Ю. Д. ЗАХАРОВ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО АППАРАТА У АММОНОИДЕЙ РАННЕГО МЕЗОЗОЯ

Начиная с рубежа палеозоя и мезозоя возрастает роль аммонитов, обладающих во взрослом состоянии амфиоанитовыми и прохеоанитовыми септальными трубками, а также внутренним положением сифона на ранних стадиях онтогенеза. Рассматривается таксономическое значение некоторых признаков внутреннего строения раковин триасовых цератитов. Намечаемые типы гидростатических аппаратов у цератитов характеризуют таксоны не ниже семейственного и родового ранга. Установлена корреляция между числом камер фрагмокона и формой его поперечного сечения; подмечена зависимость между размерами разных органов эмбрионов.

Раковина головоногих моллюсков устроена, как известно, в виде сложного гидростатического сооружения и поэтому не препятствует ведению нектонного и планктонного образа жизни. У большинства современных цефалопод скелетные образования значительно редуцированы, и лишь некоторые из них могут служить объектом для изучения функционального значения гидростатического аппарата, своеобразного устройства, являющегося обычным атрибутом ископаемых цефалопод.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО АППАРАТА У НЕКОТОРЫХ СОВРЕМЕННЫХ ЦЕФАЛОПОД

Функциональное значение гидростатического аппарата наиболее изучено у современного наутилуса; благодаря этому устройству совершаются вертикальные суточные миграции, при этом раковина выдерживает значительные перемены в давлении. В каждой точке своего пути, независимо от глубины погружения, животное находится в состоянии нейтральной плавучести, регулируемой изменением соотношения объемов газа и жидкости в соответствующих камерах (Meigen, 1869; Bassot et Martoja, 1966). Газообразное вещество в раковине наутилуса содержит постоянное количество азота и аргона, содержание кислорода и углекислого газа не отличается постоянством и зависит, по мнению А. Биддер (Bidder, 1962), от физиологического состояния животного. Жидкость представляет собой раствор некоторых солей, содержащий органический материал; начальные камеры обладают более вязкой жидкостью. Недавно выяснилось (Bidder, 1962; Denton, Gilpin-Brown and Howarth, 1967), что в последних камерах как у наутилуса, так и у спироулы содержание жидкости преобладает над содержанием газа, причем новообразующаяся камера целиком заполнена жидкостью.

Контроль за регуляцией газовой-жидкостной системы осуществляется с помощью сифона, являющегося, как известно, выростом задней части тела моллюска, в котором помещены вены и артерии. Сифон пронизывает все камеры фрагмокона и с помощью нейрогуморальной и, по-видимому, осмотической регуляции осуществляет свою функцию. Судя по наблюде-

ниям над спидурами, при определенном соотношении объемов жидкости и газов в камерах последние теряют сообщение с сифоном, однако оно восстанавливается при плавании апертурой вверх. Давление газов в камерах сохраняется постоянным независимо от внешнего давления.

Говоря о значении гидростатического аппарата у цефалопод, нельзя не остановиться на рассмотрении интересного эксперимента, проведенного в прошлом веке большим знатоком цефалопод А. Вилли (Willey, 1895). Наблюдая за поведением наутилусов, выпущенных у берега с перерезанными сифонами, он заметил, что оно не отличается от поведения особей с нормально функционирующей гидростатической системой (меры по предотвращению потери крови им были приняты). Однако с выводом Вилли о бесполезности гидростатического аппарата у наутилуса нельзя согласиться по той причине, что его испытания были проведены в условиях мелководья. Выводу Вилли противоречат материалы Биддер, исследовавшей газово-жидкостную систему наутилусов, поднятых с глубины 180 м.

ЭВОЛЮЦИЯ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО АППАРАТА АММОНОИДЕЙ НА РУБЕЖЕ ПАЛЕОЗОЯ И МЕЗОЗОЯ

За длительную историю существования аммоноидей их фрагмокон, выполнявший функцию гидростатического аппарата, претерпел заметную эволюцию. Наряду с усложнением септ существенные изменения произошли в положении сифона в пределах начальных камер, а также в способе прикрепления оболочки сифона к септам. Обычным положением сифона

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Nordopficeras schmidti* (Mojsisovics); экз. № 415/802: 1а — протоконх и первый оборот раковины, наблюдается привентральное положение сифона ($\times 46$); 1б — цекум и начало сифона, заметен короткий просифон ($\times 260$); р. Оленек, ручей Менгилях; оленекский ярус.

Фиг. 2. *Subcolumbites multiformis* Kiparisova; экз. № 71/801, дорсальное и придорсальное положение сифона в пределах первых двух оборотов ($\times 46$); остров Русский, мыс Житкова; оленекский ярус.

Фиг. 3. *Arctomeekoceras rotundatum* (Mojsisovics); экз. № 445/802, протоконх и первый оборот ($\times 46$); р. Оленек, ручей Менгилях; оленекский ярус.

Фиг. 4. *Grambergia taimyrensis* Popow; экз. № 446/802, обращает на себя внимание небольшая высота начальных камер, положение сифона привентральное и вентральное ($\times 46$); побережье Оленекского залива, 1,8 км западнее пос. Станнах-Хочо; анзийский ярус.

Фиг. 5. *Olenekites? altus* (Mojsisovics); экз. № 447/802, четвертый оборот, деталь септальной трубки амфиоанитового типа ($\times 46$); р. Оленек, ручей Менгилях; оленекский ярус.

Фиг. 6. *Prosphingites hexagonalis* Yu. Zakharov; экз. № 72/801, просифон и цекум ($\times 260$); восточное побережье Уссурийского залива, севернее мыса Ком-Пихо-Сахо; оленекский ярус.

Фиг. 7. *Parasibirites grambergi* Popow; экз. № 448/802, протоконх и первый оборот, отчетливо заметен непнионический пережим ($\times 46$); р. Оленек, ручей Менгилях; оленекский ярус.

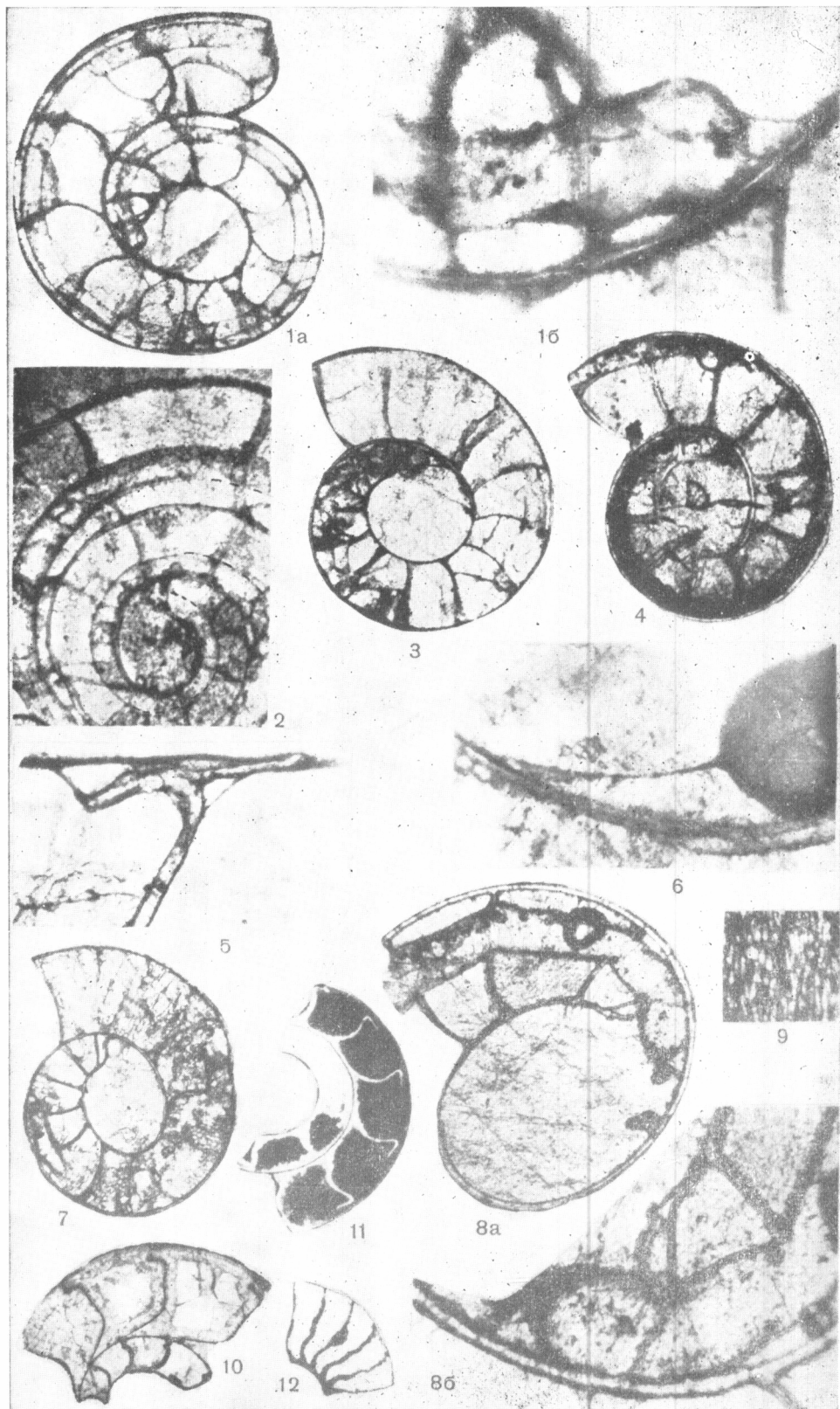
Фиг. 8. *Sibirites eichwaldi* Mojsisovics; экз. № 449/802: 8а — протоконх и начальные камеры ($\times 117$), 8б — просифон, цекум, начало сифона, кромка раковины выражена слабо ($\times 260$); р. Оленек, ручей Менгилях; оленекский ярус.

Фиг. 9. *Phyllocladiscites basarginensis* Yu. Zakharov; экз. № 25/801, остатки волокон проблематичной ткани в жилой камере ($\times 46$); северное побережье пролива Босфор Восточный, мыс Басаргин; анзийский ярус.

Фиг. 10. *Otoceras boreale* Spath; экз. № 70/803, третий и четвертый обороты, ретроанитовый тип септальных трубок ($\times 1$); Восточное Верхоянье, р. Сеторым; индский ярус.

Фиг. 11. *Prosphingites czekanowskii* Mojsisovics; экз. № 427/802, пятый и шестой обороты, проанитовый тип септальных трубок ($\times 1$); р. Оленек, ручей Менгилях; оленекский ярус.

Фиг. 12. *Pseudosagaceras* sp.; экз. № 450/802, взрослый оборот, вытянутые в высоту камеры оксиконовой раковины ($\times 1$); р. Оленек, ручей Менгилях; оленекский ярус. (Типичная для офиконов и кадиконов форма камер, близкая к изометричной или вытянутая по длине оборота в продольном сечении, приведена на фиг. 10 и 11.)



в раковинах палеозойских аммонойд считается повсеместное крайнее вентральное положение; исключения составляют климении, представители надсемейств *Agathicerataceae* и *Cheilocerataceae* (Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959; Branco, 1880; Schindewolf, 1931; Miller and Unklesbay, 1943), а также *Neoglyphioceratinae* (наблюдения автора). Сифон у ювенильных особей средне- и позднемезозойских аммонойд расположен в центральной и привентральной частях камер (Друщиц и Хиами, 1970; Erben, Flajs und Siehl, 1969). Существенное изменение в развитии септальных трубок аммонойд наметилось, по-видимому, в перми. Вместо некоторых гониатитов с ретрохоанитовым типом трубок на рубеже палеозоя и мезозоя стали появляться аммонойды, обладавшие во взрослом состоянии амфихоанитовыми септальными трубками, причем последние претерпели затем ряд последующих изменений.

Для уточнения узловых моментов в филогенетическом развитии палеозойских и мезозойских цефалопод важное значение имеет изучение внутреннего строения раковин триасовых аммонойд. С этой целью нами были изучены цефалоподы из разных зон нижнего и среднего триаса Якутии и Приморья. Детали внутреннего строения фрагмокона изучались в прозрачных шлифах. Результаты исследования показали, что внутреннее строение раковин цератитов отличается большим разнообразием (табл. 1).

В самой нижней триасовой зоне широко распространены представители рода *Otoceras*, обладающие своеобразным внутренним строением раковины, отличающим их от других триасовых аммонойд (табл. III, фиг. 10). По положению сифона и способу прикрепления его оболочки к септам *Otoceras* приближается к типичным представителям палеозойских гониатитов.

В верхах индского яруса наряду с цератитами, имеющими ретрохоанитовый тип септальных трубок (*Gugonites*), встречаются формы, обладающие во взрослом состоянии прохоанитовым типом, что, по-видимому, является мало характерным для более древних аммонойд (примером может служить *Koninkites*).

Оленекский и анизийский века характеризуются дальнейшим развитием аммонойд, имеющих прохоанитовые септальные трубки; последние получили наибольшее распространение среди представителей позднего мезозоя. К числу рассматриваемых триасовых аммонойд следует отнести *Ussuria*, *Prionolobus*, *Arctoceras* и *Prosphingites* (табл. III, фиг. 6) из нижней зоны оленекского яруса, *Pseudosageceras* (табл. III, фиг. 12), *Voreomeekoceras*, *Arctomeekoceras* (табл. III, фиг. 3), *Khvalynites* и *Prosphingites* (другой вид, табл. III, фиг. 11) из верхней зоны этого же яруса, а также *Grambergia* (табл. III, фиг. 4) и *Arctohungarites* из низов анизийского яруса. Судя по материалам О. Шиндewolfа (Schindewolf, 1967), аналогичные признаки имеют и анизийские представители *Ptychites*. Однако цератиты, обладающие прохоанитовым типом трубок, отличаются от меловых аммонойд строением ранних оборотов фрагмокона: у потомков цератитов ретрохоанитовый тип трубок сменяется на амфихоанитовый чаще всего в более ранний период онтогенетического развития (Друщиц и Хиами, 1970; Birkelund, 1967). Фрагмоконы прочих исследованных нами оленекских цератитов — *Wyomingites*?, *Nordophiceras* (табл. III, фиг. 1), *Voreomeekoceras*, *Owenites*, *Columbites*, *Subcolumbites* (табл. III, фиг. 2), *Sibirites* (табл. III, фиг. 8), *Parasibirites* (табл. III, фиг. 7), *Anasibirites* — сочетают в себе как особенности предков (ретрохоанитовый и амфихоанитовый типы септальных трубок), так и признаки, типичные для позднемезозойских аммонойд (привентральное, субцентральное, центральное, а иногда и дорсальное положение сифона в пределах первого оборота фрагмокона), в чем, очевидно, проявляется одна из особенностей цератитов и некоторых позднепалеозойских гониатитов.

Позднетриасовые *Tropitidae* (Spath, 1950) и *Trachiceratidae* (Schindewolf, 1931) имеют на ранних стадиях дорсальное и центральное положе-

Внутреннее строение раковин

Семейство	Род	Тип гидростатического аппарата	Размеры протоконха, мм			Характеристика аммонителлы		Размеры цекума, мм		Длина прото-сифона, мм
			Д ¹ пр	Д ² пр	Шпр	Да	α°	Д ¹ ц	Д ² ц	
Sageceratidae	Pseudosageceras	Псевдосагерецеровый	0,57	0,41	—	0,96	295	0,21?	0,10?	0,07?
Otoceratidae	Otoceras	Отоцеро-вый	0,73?	0,54?	0,53?	1,11?	—	—	—	—
Meekocerati- dae	Meekoceras Svalbardice- ras *	Миноцеро-вый	0,43— 0,45 0,39	0,31— 0,39 0,36— 0,37	—	— 0,89—0,91	— 260?	—	—	—
	Nordophiceras	Нордофице- ро-вый	0,37— 0,39	0,30— 0,32	0,44	0,77—0,79	260	0,14	0,09	0,03— 0,04
	Boreomee- koceras Arctomeekoce- ras	Бореомице- ро-вый	0,41 0,37	0,36 0,37	—	0,84 0,82	295 280—285	0,10 0,06	0,09 0,10	0,08? 0,07
Owentidae	Owentites	Овенито-вый	0,37	0,33	0,40	—	270?	—	—	—
Nannitidae	Prosphingites	Просфингито- ро-вый	0,38— 0,41	0,31— 0,36	—	0,68—0,79	265	0,09— 0,13	0,08— 0,09	0,03— 0,09
Columbitidae	Columbites Subcolumbites	Колумбито- ро-вый	0,46 0,34— 0,41	0,34 0,28— 0,28	— 0,39	0,73 0,63	240 240	0,10 0,09	0,07 0,07	0,02 0,05?
Sibiritidae	Sibirites Parasibirites Anasibirites	Сибирито- ро-вый	0,35— 0,37 0,40 0,46	0,25 0,21 0,34	0,43 —	0,60—0,67 0,71 —	260 265 —	0,08 0,07 —	0,06 0,07 —	0,04? 0,02 0,04?
	Olenekites	Оленекито- ро-вый	0,28— 0,40	0,31— 0,36	0,45	0,72	300—315	0,10	0,06	0,11
?	Wyomingites? (Приморье)		0,45	0,34	—	0,76	265?	—	—	—
Keyserlingi- tidae	Keyserlingites	Кейзерлингито- ро-вый	0,64	0,52— 0,59	0,81— 0,82	1,29—1,31	300	0,21	0,15	0,26
Hungaritidae	Grambergia	Грамбергис- ро-вый	0,34	0,32	—	0,76	295	0,06	0,05	—
Nautiloidea	Gryoceras	Грипоце- ро-вый	0,40	1,00	—	—	—	0,4?	0,3?	—

Условные обозначения: Д¹ пр и Д² пр — размеры протоконха в медиальной плоскости, Шпр — ширина протоконха, Да — диаметр аммонителлы, α — угол, определяющий положение первичного (непионического) валика (измерение выполнено по методу Гранжана), Д¹ ц и Д² ц — размеры цекума в медиальной плоскости, I — VII — номера оборотов, В₀ — высота первой камеры, В₁ — вы-
* Под Svalbardiceras изучен по S. sibiricum (Mojsisovics).

триасовых цефалопод

Положение сифона на разных оборотах							Диаметр сифона (апокальный край), мм	В ₁ В ₀	Д ₁ , мм	Тип септалных трубок					
I	II	III	IV	V	VI	VII				I	II	III	IV	V	VI
В	В	В					0,09	1,5	1,2	А?—Р	А?	А	П	П	
В	В	В	ПВ	ПВ			0,05?	—	1,3?	—	Р	Р	Р	Р	
В	В	В					—	—	—	—	—	Р	Р	Р—А	
В	В	В					—	2,4?	1,0	—	Р	Р	Р	А	
ПВ	В	В	В	В			0,05	2,0	0,9	А?—Р	Р	Р	Р	А	
В	В	В	В	В			0,07	3,1	0,9	—	Р	Р	А	А—П	
В	В	В	В				0,07	2,8	0,9	А?—Р	Р	Р	А?		
ПВ	СЦ	СЦ	СЦ	СЦ	СЦ	ПВ	—	—	—	—	—	—	Р	Р	Р
ПВ—В	В	В	В				—	—	1,1	—	Р	Р	Р—А	А—П	П
Д Д	ПД—Ц Д—ПД	ПВ Ц—ПВ	ПВ ПВ	ПВ В	ПВ В		0,03 0,06	2,6 1,7—1,9	0,9 0,8	—	Р —	Р Р	Р Р	Р Р	Р Р
ПВ (Ц)	ПВ	В	В	В			0,04	2,0	0,8	А?—Р	Р	Р	Р	А	
ПВ (Ц)	ПВ	ПВ	В	В			—	2,6	—	—	—	—	—	—	—
ПВ (Ц)	ПВ	ПВ	В	В			—	2,2	—	—	Р	Р	Р—А	А	А
Ц	ПВ	ПВ—В	В	В			0,05	2,3—2,8	0,8	А?—Р	Р	Р	Р		
Ц	ПВ	ПВ	ПВ				—	2,5	0,9	—	Р	Р	Р		
ПВ—В	ПВ	В	В	В			0,08	2,2	1,4	А?—Р	Р	А	А (II)		
ПВ—В	В	В	В				0,03	4,0	0,8	—	—	А	П	П	
ПД—Ц	Ц	—	—	—			0,15— 0,25	2,8	10,7	Р	Р	Р			

та камеры в конце первого оборота, Д₁— диаметр первого оборота, В и ПВ— вентральное и привентральное положения сифона, Ц— центральное и субцентральное положения, ПВ (Ц)— привентральное положение, приближающееся к субцентральному, Д и ПД— дорсальное и придорсальное положения, Р— ретроантитовый тип, А— амфиантитовый тип, А (II)— амфиантитовые трубки, приближающиеся к проантитовому типу, П— проантитовый тип.

ния сифона, однако характер развития септальных трубок у них мало изучен (представители рода *Sirenites* на втором обороте имеют амфиоханитовый тип трубок, так что в пределах последних оборотов можно надеяться встретить и прооханитовые трубки).

Известны и некоторые другие особенности, отличающие мезозойских аммоноидей от палеозойских. Так, триасовым цератитам свойствен сравнительно небольшой угол α , определяемый по положению первичного валика, фиксирующего, по мнению одних исследователей, положение устья личинки в конце так называемой непионической (ларвальной) стадии, а по мнению других, — конечное положение устья эмбриона. Тем самым подтверждается представление Ф. Гранжана (*Grandjean, 1910*), М. И. Шульги-Нестеренко (1926) и М. Ф. Богословской (1959) о том, что угол α у позднепермских аммоноидей достаточно большой ($310-380^\circ$) и обычно превосходит по величине таковой у мезозойских, в том числе и триасовых представителей. Иными словами, жилые камеры юных особей палеозойских аммоноидей чаще всего, по-видимому, превосходили по длине соответствующие камеры мезозойских форм.

Таким образом, палеозойские и мезозойские аммоноидеи заметно отличаются друг от друга по многим признакам внутреннего строения раковин. Начиная с рубежа палеозоя и мезозоя, как отмечалось выше, заметно возрастает роль аммоноидей, обладающих во взрослом состоянии амфиоханитовыми и прооханитовыми септальными трубками, а также внутренним положением сифона на ранних стадиях онтогенеза.

Септальные трубки аммоноидей развивались, по всей вероятности, путем анаболии, рекапитулируя этапы развития своих предков (от форм с ретрооханитовым типом трубок к формам с прооханитовым типом).

Об особенностях эволюции сифона аммоноидей трудно судить из-за недостатка фактического материала. Шульга-Нестеренко (1926) предполагала, что предками аммоноидей являлись наутилоидеи, имевшие внутреннее положение сифона. Однако этот вывод плохо согласуется с данными, свидетельствующими о том, что срединное положение сифона наиболее распространено у мезозойских аммоноидей, а не у палеозойских, как следовало бы ожидать, придерживаясь подобной интерпретации.

В последнее время ведущие палеонтологи приходят к выводу о происхождении аммоноидей от бактритоидей, с чем, по-видимому, следует согласиться. Бактритоидеи в отличие от наутилоидей обладают, в частности, повсеместным крайним вентральным положением сифона, что типично и для преобладающего большинства палеозойских аммоноидей. Не является, вероятно, случайным и тот факт, что у триасовых цератитов, имеющих внутреннее и даже дорсальное положение сифона в пределах ранних оборотов, цекум, служащий началом сифона, всегда занимает крайнее вентральное положение, унаследованное, по-видимому, от предковых форм.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ РАКОВИН АММОНОИДЕЙ

Детальное изучение внутреннего строения раковин ископаемых цефалопод привлекало внимание многих палеонтологов еще со времени исследований А. Хайэтта (*Huatt, 1872*), тем не менее строение фрагмокона многих групп аммоноидей пока еще мало изучено. Английский палеонтолог Л. Спат (*Spath, 1950*) в последние годы своих исследований пришел к выводу, что он допускал серьезную ошибку, когда сомневался в филогенетическом значении таких признаков внутреннего строения раковины, как положение сифона в пределах начальных оборотов, форма протоконха и др.

Проведенные нами наблюдения над цератитами являются продолжением исследований Спата. Намечаемые типы гидростатических аппаратов характеризуют, как правило, группы родов, принадлежащие определен-

ным семействам (табл. 1). Например, колумбитовый тип характерен для родов *Columbites* и *Subcolumbites* (семейство *Columbitidae*), сибиритовый — для *Sibirites*, *Parasibirites* и *Anasibirites* (семейство *Sibiritidae*), микоцеровый — для *Meekoceras* и *Svalbardiceras* (*Meekoceratidae*). Раковины родов одного и того же семейства обладают в одних случаях почти идентичным, а в других различным, но более или менее сходным строением. В принадлежности таксонов к одной семейственной категории приходится сомневаться в случае существенного различия в строении раковины. Так, по-видимому, ошибаются те палеонтологи, которые включают *Keuserlingites* и *Olenekites* в одно и то же семейство, поскольку наряду с известными особенностями они заметно различаются по размеру эмбриональных образований, положению сифона и способу прикрепления оболочки сифона к септам (Захаров, 1970а, б).

Виды, принадлежащие к одному роду, обычно различаются лишь отдельными деталями внутреннего строения. Результаты изучения раковин якутского *Prospiringites czekanowskii* и *P. hexagonalis* из Приморья показывают, что они обладают протоконхами одинаковой формы и величины (0,41 мм в диаметре), а различия в размерах их аммонителл, по-видимому, не выходят за пределы индивидуальной изменчивости (0,79 и 0,71 мм). Рассматриваемые виды характеризуются также равным поперечным размером цекума и другими признаками, указывающими на общность типа гидростатического аппарата. Вместе с тем имеются различия в некоторых деталях строения эмбриональных образований и септальных трубок: просфингиты Приморья отличаются от просфингитов Якутии более длинным просифоном (0,09 мм вместо 0,03 мм) и несколько более замедленным развитием септальных трубок.

Пределы индивидуальной изменчивости тех или иных признаков гидростатического аппарата весьма различны. Наименьшей изменчивостью характеризуются следующие признаки: положение сифона, характер развития септальных трубок, форма и размер протоконха, поперечный размер цекума, размер аммонителлы, угол положения первичного валика, диаметр поперечного сечения оболочки сифона. Перечисленные признаки и использовались нами в качестве основных при характеристике внутреннего строения раковины.

Сведения о внутреннем строении цефалопод имеют, как выяснилось, важное значение при диагностике таксонов не ниже семейственного и родового ранга. Резко выраженное различие во внутреннем строении раковин мы находим у аммоноидей и наутилоидей. Раннетриасовый *Gyroscegas* из Приморья, как и многие другие наутилоидей, заметно выделяется колпачковидной формой и значительной высотой первой камеры (протоконха), отсутствием редукции второй камеры, свойственной аммоноидеям (Egben, 1962), наличием толстого четковидного сифона (апикальный конец сифона *Gyroscegas* почти втрое толще соответствующей части наиболее толстосифонных цератитов); кроме того, первый оборот фрагмокона *Gyroscegas* в 10 раз крупнее соответствующего образования цератитов. В общем спирально свернутые аммоноидеи обладают более сложно устроенным и облегченным (за счет редукции дорсальной стенки) гидростатическим аппаратом, чем наутилоидеи.

К ВОПРОСУ О КОРРЕЛЯЦИОННЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ ОТДЕЛЬНЫМИ ОРГАНАМИ ЦЕФАЛОПОД

Различные корреляции, являясь продуктом исторического развития, имеют в онтогенезе явно регуляторный характер (Шмальгаузен, 1942). Для обеспечения активного образа жизни головоногих моллюсков важную роль, как было показано Г. В. Зуевым (1966), играют, с одной стороны, приспособления, обеспечивающие поступательное движение (локомоторный аппарат), а с другой — совокупность органов, связанных с обеспечением нейтрализации силы тяжести (гидростатический аппарат). Выявле-

ние корреляционных связей между разными органами имеет определенное значение при решении некоторых вопросов экологии и систематики.

Реконструкция строения локомоторного аппарата ископаемых цефалопод, основные части которого состояли из мягких органов, сопряжена с большими трудностями. О степени развития составляющих его органов косвенное указание можно получить, изучая скульптуру перегородок и конфигурацию лопастных линий (Попов, 1959), форму раковины, морфологические особенности жилой камеры, а также строение редко встречаемых в жилых камерах остатков органов мягкого тела (Zeiss, 1969).

Сведения о гидростатическом аппарате тех или иных ископаемых цефалопод отличаются достаточной полнотой, поскольку внутреннее строение протоконха и камер фрагмокона при благоприятных условиях сохраняется почти полностью.

Развитие локомоторного аппарата у аммоидей, очевидно, оказывало влияние на совершенствование прикрепительной мускулатуры (Попов, 1959), что находило свое отражение в усложнении формы перегородок. Последнее обстоятельство имело благоприятное для цефалопод значение, по-видимому, в двух отношениях: во-первых, обеспечивалась более надежная опора, противодействующая реактивным толчкам при поступательном движении, и, во-вторых, увеличивалась прочность конструкции гидростатического аппарата, которая могла быть ослаблена в результате изменений формы раковины или интервалов между септами фрагмокона.

Известный в настоящее время фактический материал, касающийся рассматриваемой проблемы, весьма ограничен. Остановимся на разборе двух корреляций, намеченных, по-видимому, впервые.

Корреляционная связь между числом камер фрагмокона и формой его поперечного сечения. Аммоидеи, существенно различающиеся по форме раковины, обычно имеют разное число камер. Минимальное количество камер свойственно многим раковинам, обладающим широкими и умеренно низкими оборотами (табл. 2).

Таблица 2

Структура фрагмокона у цератитов со вздутыми оборотами

Род	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
Otoceras	—	7	8	9	—
Wyomingites	—	7	7?	6	—
Owenites (молодые обороты)	5?	5—6	6	5	7—8
Anakashmirites	—	5?	5	—	—
Columbites	8	10	8	7	7—8
Subcolumbites	9	8	8—9	8—9	—
Prosphingites	8—9	8	7—8	8	10

К числу многокамерных аммоидей относятся виды с тонкодискоидальными или тонколинзовидными раковинами; молодые обороты таких раковин обычно менее уплощены, чем взрослые обороты, и поэтому содержат сравнительно небольшое число камер (табл. 3). Примером палеозойских оксиконов, отличающихся своей многокамерностью, может служить девонский *Beloceras*.

Увеличение числа камер в значительно уплощенных фрагмоконах придает им дополнительную прочность. Вместе с тем сгущения перегородо-

док в отдельных интервалах раковин аммоноидей могут быть вызваны и другими причинами (в частности, сезонными явлениями), не связанными с формой поперечного сечения оборотов. Характер влияния климатических условий на структуру фрагмокона современных цефалопод недавно был установлен Э. Дентоном и Д. Тэйлором (Denton and Taylor, 1964).

Таблица 3

Структура фрагмокона у цератитов с уплощенными раковинами

Род	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>Pseudosageceras</i>	14	14	16	24	—
<i>Svalbardiceras</i>	10—11	11—13	14—16	14—18	—
<i>Nordophiceras</i>	11	11	13	16	19
<i>Boreomeekoceras</i>	15	18	21	18	15
<i>Arctomeekoceras</i>	—	10	10	13	20
<i>Koninckites</i>	6?	8	12	23	—
<i>Anasibirites</i>	—	9	12	18	—
<i>Grambergia</i>	10	11	15	18	—

Зависимость между размерами отдельных органов эмбрионов. Результаты исследований цератитов показывают, что формы, обладающие сравнительно крупными протоконхами, например *Keyserlingites*, имеют соответственно крупные размеры цекума и аммонителлы. Любопытно, что взрослым особям *Keyserlingites*, упомянутым выше, свойствен гигантизм.

Корреляции между строением лопастной линии, рельефом перегородок и формой поперечного сечения оборотов наиболее убедительно обоснованы Б. И. Богословским (1969). Определенной зависимости между развитием сифона и сутуры, по мнению А. Миллера и А. Анклесбея (Miller and Unklesbay, 1943), как будто не наблюдается.

В заключение отметим, что изучение раковин цефалопод в прозрачных шлифах является, по всей вероятности, одним из перспективных методов, которые могут быть предложены в связи с разработкой рассматриваемой проблемы.

Автор статьи искренне признателен В. В. Друщицу и Н. Хиами за полученную от них консультацию и благодарен В. П. Резниковой, оказавшей помощь при фотографировании препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

- Богословская М. Ф. 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей. Палеонтол. ж., № 1, стр. 49—57.
- Богословский Б. И. 1969. Девонские аммоноидеи. I. Агониятиты. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 124, стр. 1—328.
- Друщиц В. В. и Хиами Н. 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., № 1, стр. 35—47.
- Захаров Ю. Д. 1970а. Сравнительно-морфологический анализ раковин триасовых цератитов Якутии. В сб.: Вопр. геол., геохим. и металлогении сев.-зап. сектора Тихоокеанского пояса. Владивосток, стр. 52—54.
- Захаров Ю. Д. 1970б. Раннетриасовые *Olenekites* и *Keyserlingites* р. Оленек (результаты исследования цератитов в прозрачных шлифах). В сб.: Триасовые беспозвоночные и растения Востока СССР. Владивосток, стр. 5—39.
- Зуе в Г. В. 1966. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Киев, «Наукова думка», стр. 1—140.

- Попов Ю. Н. 1959. Биологическое и систематическое значение септы и лопастной сутуры аммоноидей. Палеонтол. ж., № 4, стр. 41—46.
- Шмальгаузен И. И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд-во АН СССР, стр. 1—205.
- Шульга-Нестеренко М. И. 1926. Внутреннее строение раковин артинских аммоцитов. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 4, № 1, 2, стр. 81—100.
- Bassot J.-M. et Martoja M. 1966. Histologie et fonction du siphon chez le Nautilus. C. r. Acad. sci., D. 263, № 15, p. 980—982.
- Bidder A. M. 1962. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly Nautilus. Nature, vol. 196, p. 451—454.
- Birkelund T. 1967. Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastriichtian. Dansk geol. foren., Bd. 17, H. 1, S. 95—101.
- Branco W. 1880. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. T. II. Die Goniatiten, Clymenien, Nautiliden, Belemniten und Spiruliden. Palaeontographica, Bd. 27, Lief. 1, S. 12—81.
- Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. and Howarth J. V. 1967. On the buoyancy of Spirula. J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 47, № 1, p. 181—191.
- Denton E. J. and Taylor D. W. 1964. The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of Sepia officinalis. J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 44, № 1, p. 203—207.
- Erben H. K. 1962. Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenic der Ammonoidea. Paläontol. Z., Bd. 36, H. 1/2, S. 99—108.
- Erben H. K., Flajs G. and Siehl A. 1969. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur, ectocochleater Cephalopoden. Palaeontographica, Abt. A, Bd. 132, Lief. 1—3, S. 1—54.
- Grandjean F. 1910. Le siphon des ammonites et des belemnites. Bull. Soc. géol. France, 4 sér., t. 10, p. 496—519.
- Hyatt A. 1872. Fossil cephalopods of the Museum of comparative zoology. Embriology. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College, vol. 3, № 5, p. 103—111.
- Meigen W. 1869. Ueber den hydrostatischen Apparat des Nautilus Pompilius. Arch. Naturgesch., 36 Jahrg., Bd. 1, S. 1—34.
- Miller A. K. and Unklesbay A. G. 1943. The siphuncle of Late Paleozoic ammonoids. J. Paleontol., vol. 17, № 1, p. 1—25.
- Schindewolf O. E. 1931. Über den Ammoniten-Sipho. Sitzungsber. Preuss. geol. Landesanst., H. 6, S. 197—209.
- Schindewolf O. H. 1967. Analyse eines Ammonite-Gehäuses. Abhandl. Akad. Wiss. und Liter., math.-naturwiss. Kl., № 8, S. 139—188.
- Spath L. F. 1950. The study of ammonites in thin median sections. Geol. Mag., vol. 87, p. 77—84.
- Willey A. 1895. Significance of the siphuncle in Nautilus pompilius. Quart. Microscop. Sci., new ser., vol. 39, p. 145—226.
- Zeiss A. 1969. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung. Paläontol. Z., Bd. 43, H. 1/2, S. 13—27.

Дальневосточный геологический институт
ДВ научного центра АН СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
7 V 1970