

*А. Н. ИВАНОВ*

### **ПОЗДНИЙ ОНТОГЕНЕЗ АММОНИТОВ И ЕГО ОСОБЕННОСТИ У МИКРО-, МАКРО- И МЕГАКОНХОВ**

Последние тридцать лет в истории палеонтологии ознаменовались большими успехами в исследовании филогении и систематики аммонитов на основании изучения ранних стадий онтогенеза лопастных линий. Первостепенное значение для этого успеха имели работы О. Г. Шиндевольфа (1896—1971) и В. Е. Руженцева, а также их многочисленных последователей. На новом, более высоком научном уровне, с применением электронного микроскопа проводятся исследования эмбриональной раковины.

Неослабевающий интерес к ранним стадиям онтогенеза у аммонитов закономерен и понятен, но он имеет и свои теневые стороны. С ним в какой-то мере связано пренебрежительное отношение к позднему онтогенезу. Стали обычными работы с названием «Онтогенез» того или иного вида, рода, семейства аммонитов, в которых нет ни слова о поздних стадиях развития раковины. Создается впечатление, что авторы не относят к онтогенезу конечных стадий индивидуального развития. В оправдание такой позиции иногда можно услышать ссылки на классиков эволюционной морфологии.

Узкое понимание онтогенеза действительно характерно для морфологов конца прошлого, первой четверти нашего века. А. Н. Северцов (1921, стр. 78) писал, что индивидуальная жизнь животного распадается на два отдела: «на период индивидуального развития и на период половозрелого (взрослого) состояния». Следовательно, ни взрослое, ни тем более старческое состояние к онтогенезу не относится. Некоторые биологи обвиняли автора термина «онтогенез», Э. Геккеля в узком понимании и противопоставлении онтогенеза взрослому состоянию (Крыжановский, 1939, стр. 305), а также

в том, что он не дал ему «окончательного определения» (Фролкис, 1969, стр. 20). Эти упреки справедливы лишь отчасти и в том отношении, что в центре внимания Э. Геккеля был действительно онтогенез в узком смысле. Как было подчеркнуто в первом номере отечественного журнала «Онтогенез», начавшего выходить в 1970 г., Геккель под онтогенезом понимал «совокупность явлений индивидуального развития». Онтогенезом он называл «науку об изменениях формы, которые претерпевают бионты или физиологические индивидуумы в течение всего времени их индивидуального существования от возникновения до уничтожения». Он указывал и на важность изучения развития физиологических функций (по Бляхеру, 1970, стр. 98).

Для современной биологии характерно широкое понимание онтогенеза как развития индивида на протяжении всего жизненного цикла от рождения до смерти. «Развитие не ограничивается только ранними стадиями, оно продолжается, хотя обычно пониженными темпами, и в течение всей жизни» (Гексли, де Бер, 1936, стр. 16). В прошлом морфологи изучали преимущественно эволюцию органов путем выяснения их гомологии, и потому в центре их внимания был ранний онтогенез. В наше время исследователей интересует весь онтогенез, как результат осуществления наследственной программы во взаимодействии со средой, как выражение организованности живого, которая не раскрывается познанием только эволюции форм и построением филогенетических древ. Как ни велики успехи филогенетической таксономии, основанной на познании ранних стадий онтогенеза лопастных линий, назрела необходимость всестороннего, целостного исследования всего онтогенеза, включая поздние стадии. Только так можно подойти к выяснению закономерностей и ритма роста в разных стадиях и в разных условиях среды, циклов размножения, образа жизни и многих других вопросов, то есть подойти к познанию аммонитов как организмов, а не «фигурных камней» со сложным таинственным рисунком лопастных линий.

Возможность различать виды, проследить их филогению и обслуживать стратиграфию, имея дело с неполными экземплярами, привела к тому, что новые виды описываются по фрагментам, когда неизвестны ни жилая камера, ни устье, а значит, и конечный размер аммонита. Недостаточная осведомленность об этих признаках снисходительно относится за счет плохой сохранности. Между тем, отсутствие жилых камер в коллекциях чаще объясняется просто несовершенством сборов. Опыт изучения местонахождений на Русской платформе и за ее пределами показывает, что в большинстве случаев раковины захоронены с жилыми камерами (Баранов

и Иванов, 1974). При сборах же внешне непривлекательные, трудно отделимые от породы и сильно увеличивающие вес и объем образца жилые камеры не попадают в коллекцию или даже губятся во время препарировки.

Если автор вида располагал образцами с жилыми камерами, то о них в описании говорится глухо. Стандарт, выработанный на палеозойских аммонитах, у которых жилые камеры нередко мало отличаются от фрагментов, не дает места для их описания. По совершенно порочной традиции, простирающейся все из того же пренебрежительного отношения к взрослой стадии, при объяснении изображений в монографиях не отмечается наличие или отсутствие жилой камеры. Нет этих указаний и в «Основах палеонтологии» (1958, 1962). В работах по палеозойским аммонитам стало правилом для показа формы сечения внешнего оборота отпиливать часть, приходящуюся на жилую камеру.

При такой практике в родовые диагнозы и видовые описания редко вводится размер взрослых раковин. Они оказываются как бы безразмерными. Отсутствие данных о размерах взрослых раковин по местонахождению голотипа лишает возможности судить и об отклонениях в размере, которые могут быть в других местонахождениях, в иных условиях роста.

Чтобы судить о предельных размерах раковины вида, рода, необходимо располагать не только жилыми камерами, но и быть уверенным, что она принадлежит особям, полностью закончившим свой рост. Для этого нужны критерии зрелости (взрослости) у аммонитов вообще и для данной группы в частности. Их, к сожалению, нет ни в учебниках, ни в пособиях по описанию и определению аммонитов (все еще сказывается груз теоретического наследства прошлого).

В середине XIX века, когда закладывались основы описательной палеонтологии и стратиграфии, аммониты считались животными с постоянным ростом, как и современные головоногие и двусторчатые моллюски, раки и рыбы. При таком взгляде размер аммонитов казался несущественным признаком. Мелкие образцы считались принадлежавшими не успевшей вырасти молодежи. Но находки мелких аммонитов с жилой камерой (и устьем), которая по своим признакам резко отличалась от соответствующих по размеру внутренних оборотов крупных образцов «того же вида», противоречили такому представлению и требовали своего объяснения. Некоторые исследователи (Рейнес, 1879; Квенштедт, 1886; Мюнье-Шельм, 1892) пытались найти выход в допущении полового диморфизма. Упомянутые мелкие формы определялись как самцы, а их отличие от крупных (самок) приписывалось половому диморфизму. Большинство же решительно отказалось при-

знать в мелких образцах взрослые экземпляры и видело в непонятных «аномальных» особенностях на их жилых камерах своего рода «забавы молодости». Они будто бы периодически появлялись в молодом возрасте, а исчезали благодаря ресорбции, уничтожавшей аномальные, временные устья и даже большие участки жилых камер, чтобы восстановить возможность для нормального роста раковины.

Теория ресорбции, распространенная и на ископаемых паутилоидей, тормозила развитие знаний об аммоноидеях. Заслуга критического анализа накопившихся фактов и опровержения этой ложной теории принадлежит И. Ф. Помпецкому. Сделал он это в работе «Об аммонитах с аномальной жилой камерой» (1894). К сожалению, никто в отечественной литературе не удосужился изложить содержание этого классического сочинения.

Свое исследование И. Ф. Помпецкий ограничил только формой «аномальных жилых камер», предполагая в дальнейшем рассмотреть и свойственную им скульптуру. Работа включает обзор родов с такими камерами от палеозоя до верхнего мела, в том числе и побочные формы (гетероморфы). Он убедительно доказал, что ресорбция значительной части целой камеры и, тем более, фрагмента (когда аномальные признаки захватывают в какой-то мере и его) абсолютно невозможна, а предположение о ней бессмысленно, что «аномальная камера» — последняя жилая камера уже взрослого животного. Она, следовательно, служит признаком окончания роста. «Аномальные камеры», а значит, и ограниченный рост свойственны не всем, а лишь относительно немногим аммоноидеям. «Аномальность» усиливается в ходе эволюции и не связана с половым диморфизмом.

Отвергая половой диморфизм, И. Ф. Помпецкий прошел мимо того, на что в известной мере уже обратили внимание его сторонники. Он не заметил, что степень «аномальности» жилых камер в пределах родов и родственных групп находится в зависимости от размера взрослых раковин: резче у мелких, слабее у крупных и почти не заметна у очень крупных.

Прошло более столетия, пока к фактам, описанным сторонниками полового диморфизма, прибавились новые многочисленные наблюдения и привели знатоков юрских аммонитов к важному выводу о том, что в составе многих родов и семейств, начиная по крайней мере со средней юры, сосуществовали виды, разделяющиеся по размерам взрослых раковин, жилым камерам и особенностям устья на две группы. И. Г. Калломон (1955) охарактеризовал их особенности и назвал *микро-* и *макроконхами*, подчеркнув, что эти понятия имеют чисто морфологический характер, отмечают объективно существующий диморфизм, который не требует

обязательного принятия теории полового диморфизма.

Г. Хельдер (1960) в статье по вопросу об окончании роста аммонитов справедливо заметил, что усвоенное еще в XIX веке представление о старческой (сенильной, геронтической) стадии применительно к микро- и макроконхам теряет свой смысл. Подобно теории ресорбции, его пора сдать в архив. Конечное устье, конечная жилая камера, учащение перегородок перед ней — признаки только ограничения роста, а не старости. Многие, особенно крупные аммониты, лишены этих признаков и, по-видимому, были постоянно растущими формами, как это имеет место и у брюхоногих.

Г. Маковский (1962), И. Г. Калломон (1962, 1963), Г. Вестерман (1964), возродившие на новой основе теорию полового диморфизма, приобрели немало сторонников. Появилась целая серия работ, выявляющих диморфизм не только у мезозойских, но и у палеозойских аммоноидей. В большинстве дело идет о микро- и макроконхах. Впрочем, Г. Маковский считает, что главным отличием диморфа является не размер и внешний облик раковины, а число составляющих их оборотов (больше у самок, меньше у самцов). Он нашел пары и среди палеозойских аммоноидей. Распространение теории и попытки учесть диморфизм в систематике привлекли внимание к взрослым половозрелым раковинам, без которых невозможно определить диморфы.

Определение взрослой и старческой стадий, как и вообще периодизация постэмбрионального развития, представляет известные трудности даже у ныне существующих беспозвоночных животных, тем более это относится к ископаемым животным. У животных и растений постэмбриональное развитие распадается на предрепродуктивный, репродуктивный и послерепродуктивный периоды. Они составляют основу любой периодизации подобного рода. Но периодизация должна отражать и другие стороны онтогенеза. Онтогенез же складывается из роста, морфо-физиологического и репродуктивного развития. Каждый из этих тесно взаимодействующих процессов представляет ряд последовательных изменений в едином процессе развития организма. Биологическая периодизация должна отражать специфические для данной группы соотношения процессов, слагающих онтогенез на каждой его стадии. Трудности в различении последовательных стадий происходят прежде всего потому, что нет полного совпадения (параллелизма) между течением роста, морфо-физиологического развития и старения (инволюции). Полное морфологическое развитие может не совпадать с наступлением половой зрелости. Она наступает нередко раньше, чем заканчивается морфо-физиологический рост, например, у рыб и моллюсков рост может продолжаться не только в репродуктивном, но

происходит и в пострепродуктивном периоде. Вследствие этого в периодизации онтогенеза наблюдается вполне объяснимая тенденция основать периоды на изменениях в ходе одного процесса, например, морфогенеза, репродуктивного развития, питания и т. п. Палеонтолог, располагающий часто только скелетными остатками, опирается в своей периодизации прежде всего на стадии развития скелета. Без этого его периодизация потеряет всякую почву. Но классификации по отдельным сторонам онтогенеза всегда останутся формальными. Только классификация по общему состоянию организма с подразделением на ювенильный, зрелый и старческий периоды может быть подлинно научной биологической периодизацией постэмбрионального онтогенеза. Период зрелости всегда остается периодом морфо-физиологического расцвета и интенсивного размножения. Старческий период является периодом упадка жизнедеятельности, прекращения размножения и известной деградации. Начало, середина и конец в каждом из основных периодов может существенно отличаться по соотношению слагающих их элементов, и поэтому нельзя обойтись без выделения соответствующих подпериодов и стадий.

Исходя из этих общих положений, литературных данных и опыта исследования позднемезозойских аммонитов, мы предложили схему периодизации онтогенеза у аммонитов, в которой взрослая стадия разделяется на *зрелую* и *позднезрелую* подстадии. В зрелую подстадию аммонит достигает полного морфологического развития, характерного для вида (форма раковины, скульптура, лопастная линия), и половой зрелости, но еще не прекращает рост. В позднезрелой подстадии строится конечная жилая камера с признаками сначала торможения, а потом и прекращения роста, возможно, ради усиления функции размножения, которое у форм с ограниченным ростом, по-видимому, продолжалось и после окончания роста. Вот почему конечная жилая камера у этих форм может быть признана геронтической стадией в том смысле, что прекращение роста служит признаком предстоящего скорого окончания жизненного цикла. Настоящую старческую стадию, развивающуюся в пострепродуктивный период, можно ожидать у форм с постоянным ростом, где жилая камера, наоборот, не несет резко выраженных признаков прекращения роста. Такие формы мной было предложено называть *мега-конхами* (1971).

Поскольку распознавание конечных жилых камер имеет первостепенное значение для определения взрослых форм, ниже приводится анализ признаков этих камер, истории их возникновения, возможных сочетаний и биологического значения.

Хотя палеонтолог лишен возможности наблюдать, когда, в каком возрасте достигается половая зрелость, когда прекращается размножение и начинается старость, разграничение основных периодов жизненного цикла ископаемых животных, в частности, у аммонитов, совсем небезнадежно. Возможность для решения этой задачи заложена в том, что некоторые регистрирующие структуры и онтогенетические изменения скелета вообще отражают взаимодействие роста, морфогенеза, размножения и геронтогенеза. Интерпретация развития скелета на основе уже известных закономерностей этого взаимодействия очень перспективна для биологической периодизации онтогенеза вымерших групп. Одной из прочно установленных закономерностей считается замедление или прекращение роста при созревании половых продуктов. Оно хорошо выражено, например, у современных средиземноморских головоногих (Мангольд-Вирц, 1963). Можно ожидать, что половые циклы у аммонитов находили отражение в периодических замедлениях роста их раковин.

У аммонитов к структурам, регистрирующим темп и ритм роста раковины, могут относиться линии (струйки) нарастания, перегородки и в какой-то мере скульптура. С 60-х годов стали проводиться исследования роста путем измерения расстояний между перегородками. Некоторые наблюдения и соображения о фиксации периодов размножения в виде временного сближения перегоронок в фрагмоконе были кратко изложены мной в связи с гипотезой лунного ритма в построении *перегородок* (1971). Недавно Ц. Кулицкий (1974) на основании того же метода сделал определение половых циклов у микро- и макроконхов из рода *Quenstedtoceras* и предложил биологическую интерпретацию поздних стадий онтогенеза раковины у этих форм, о чем будет сказано подробнее ниже.

Процессы роста, морфогенеза, репродуктивного развития и геронтогенеза по-разному складываются и выражаются у форм с явно ограниченным и нечетко ограниченным ростом. Ниже охарактеризованы эти взаимоотношения у микро-, макро- и мегаконхов.

Интерес к теории полового диморфизма у аммонитов и рост числа ее сторонников способствовал осознанию неудовлетворительности наших знаний о их позднем онтогенезе. Уже появляются работы, авторы которых стремятся восполнить недостатки прежних описаний. Р. А. Дэвис (1972) в работе, посвященной изменениям раковины в стадии зрелости, вынужден был переописывать ряд верхнепермских родов с отдельным описанием незрелой и зрелой раковины.

## КОНЕЧНАЯ ЖИЛАЯ КАМЕРА И ЕЕ ПРИЗНАКИ

И. Ф. Помпецкий (1894) описал жилые камеры аммонитов с ограниченным ростом под названием «аномальных камер», хотя весь смысл его работы состоял в том, чтобы показать, что для каждого вида, ею обладающего, она является характерной, нормальной «последней жилой камерой взрослых индивидуумов» (стр. 290). Поскольку этой камерой заканчивается раковина, ее следует называть *конечной жилой камерой*. Остальную часть раковины Д. И. Иловайский (1917, стр. 78) называл «перегородчатой частью». А. А. Савельев (1973, стр. 135) называет экземпляры без жилой камеры «септированными». Аналогичные термины встречаются и в зарубежной литературе. Думается, более рационально принять общее название для всех головоногих моллюсков — *фрагмокон*.

Термином «конечная жилая камера» пользовались А. О. Михальский (1898), Д. Н. Соколов (1912), В. И. Бодылевский (1925), А. Н. Иванов (1960) и другие авторы. Чаще его можно встретить в зарубежных работах, например, у У. Лемана (1966), Г. Шайрера (1967), Р. А. Дэвиса (1972). В их работах проводятся измерения при конечном диаметре. *Конечный же диаметр* становится известным при сохранившемся устье. Измеряются *конечные* высота и ширина оборота, диаметр пупка.

Конечная жилая камера охарактеризована Г. Я. Крымгольцем (1960, стр. 69—71) в его методическом пособии, но с пессимистическим резюме: «Имеющийся материал недостаточен для решения вопроса о распознавании конечных и временных жилых камер». Не забыта она и в словаре терминов раковины аммонитов А. Е. Глазуновой (1965, стр. 12) и определяется как «последняя камера, в которой помещался моллюск после того, как рост его прекращался».

В палеонтологическом словаре (1965), как и в «Основах палеонтологии» (1962), взамен рассматриваемого понятия предлагается более широкое и потому менее точное понятие — «терминальная раковина», то есть «раковина в ее конечной форме», с образованием которой «рост моллюска прекращается» (1965, стр. 334). Конечно, изменения в форме, размерах оборота и пупка, в скульптуре, расположении перегородок и лопастных линий, характерные для конечной стадии онтогенеза, появляются еще до начала конечной жилой камеры, на предшествующей части фрагмокона. Так происходит у многих позднемезозойских аммонитов с жилой камерой, обычно занимающей менее оборота. В таких случаях можно было бы говорить о терминальном обороте. Но у палеозойских аммонитов камера часто занимает более оборота, а особенности ее, как конечной камеры, проявляются только вблизи устья. Где же начало терминальной раковины? Когда выделяется эмбриональная раковина, то она включает всю

раковину от начала до конца. Удобно ли называть раковинной лишь последний отрезок ее спирали? К тому же признаки конечной стадии различны у разных аммонитов. Чуть не для каждого рода придется устанавливать свои критерии для определения границы терминальной раковины.

Авторы описаний аммонитов, если позволяет материал, обычно говорят просто о «жилых камерах», не отдавая себе отчета в том, закончил ли описываемый экземпляр свой рост и можно ли его камеру назвать конечной. Тем самым бессознательно поддерживается представление о редкости сохранения конечных жилых камер. Хотя в действительности как раз наоборот: лучше и чаще сохраняются именно конечные, чем временные жилые камеры.

Уже Э. Я. Перна (1914, стр. 20) обратил внимание на то, что при сборах *Prolobites* в девонских известняках на Восточном склоне Урала молодые экземпляры не находили. Он предположил, что вид в молодости «вел другой образ жизни и не жил в тех местах, где в зрелом состоянии». Он допускал также, что у молодых особей раковина была менее прочной. В наше время И. Г. Калломон (1963, стр. 26) о мезозойских аммонитах писал, что «большинство нетронутых раковин было обнаружено во взрослом состоянии». При этом он ссылался на Г. Вестермана (1954, стр. 67) и Р. Бринкмана (1929, стр. 43). Первый в коллекции из сотен образцов байосских отоитид, второй среди 3000 келловейских *Cosmoceras* не обнаружили ни одного незрелого образца. По Калломону, такие сборы отражают нормальные фауны — «аммониты в нормальных условиях проводят значительную часть своей жизни во взрослом состоянии».

Некоторые исследователи считали, что сама полнота сохранности жилой камеры, независимо от размера особи, есть признак взрослости. Еще Ф. Квенштедт (по И. Помпеckому, 1894, стр. 279) очень часто повторял: «Маленькие раковины — уже взрослые потому, что они имеют жилую камеру». К такому же выводу пришел и А. О. Михальский (1908, стр. 94): «Не следует ли у аммонитов в известных, по крайней мере, границах считать самое присутствие жилой камеры достаточным указанием на взрослый возраст соответствующего индивида». Мысль об этом пришла ему еще раньше (1894, стр. 279). При этом он сослался на мнение Тессайера (1889, стр. 632), также полагавшего, что только преимущественно взрослые индивидуумы имели способность к сохранению жилой камеры.

Этот эмпирический вывод следует назвать *правилом Квенштедта-Михальского*. О нем полезно помнить каждому исследователю, принимающему за описание жилых камер. Но

область действия этого правила не так широка, как предполагали его авторы.

К сожалению, при обилии фактов, разбросанных в литературе, все еще не выяснены общие закономерности захоронения аммонитов. В последнее время большинство исследователей признают, что, как правило, они оказываются захороненными там же, где жили, и только в литорали могут оказаться сгруженными раковины, принесенные издалека (Циглер, 1967, Шевырев, 1969). Вместе с тем получило распространение и мнение о том, что взрослые экземпляры должны встречаться вместе с молодыми, которые в каком-то количестве все же умирали, не достигнув зрелости. Имеется немало наблюдений, подтверждающих это. В. И. Бодылевский (1925) собирал в келловейских глинах у Елатымы вполне взрослые экземпляры *Cadoceras elatmae* Nik вместе с молодыми, имеющими диаметр 1,5 мм и более, с полными жилыми камерами. В нижнеготеривских конкрециях известковистого песчаника в Среднем Поволжье мне приходилось наблюдать, наряду с крупными, много мелких раковин аммонитов. Можно назвать целый ряд других местонахождений, где мелкие аммониты встречаются вместе с крупными. Это не исключает предположения о том, что аммониты разных поколений могли жить на разных глубинах, в «разных ярусах». Смешение же их раковин происходило посмертно. Такое ярусное положение допустимо, если исходить из представления о преимущественно планктонном образе жизни мезозойских аммонитов (Иванов, 1973). Существование же смешанных по размеру стай нейктонных аммонитов мало вероятно из-за каннибализма, свойственного головоногим.

Есть основание считать, что кладки яиц и вылупившиеся из них аммониты находились все же в других местах. В. Ветцель (1959) в лейасовых известковых конкрециях из Южной Гольштинии описал раковины мелких аммонитов диаметром от 0,42 до 1,68 мм. В отечественной литературе неоднократно упоминалось скопление мелких раковин и яиц в мергелях Ульяновской области (Руженцев и Шиманский, 1954, стр. 39). Аммониты с диаметром раковины менее 1,5 мм обычно обнаруживаются вместе с более крупными. Поэтому В. Ветцель высказал предположение о развитии мелких аммонитов из яиц в особых местах и их донном образе жизни.

Изучение захоронения аммонитов в верхнеюрских отложениях в Ярославской области подтверждают первое предположение В. Ветцеля. Так, в конкрециях средневожского песчаника встречается масса раковин аммонитов с диаметром от 1,5 до 70 мм. Крупные раковины, диаметром свыше 200 мм, в том же местонахождении не имеют спутников другого возраста и размера и, может быть, жили отдельно (см. статьи

Е. С. Муравина и В. Н. Баранова в настоящем сборнике).

Преимущество понятия конечной жилой камеры состоит прежде всего в том, что оно является строго морфологическим понятием. Она вмещала в себя мягкое тело закончившего рост животного и потому отражает строение и образ жизни моллюска в конечной стадии онтогенеза. Самые характерные признаки ее, как конечной камеры, — признаки, свидетельствующие о замедлении и полном прекращении роста и проявляющиеся как на ней самой, так и на предшествующей части фрагмента. Они наиболее ярко выражены у мезозойских микро- и макроконхов, но проявляются и у некоторых палеозойских аммоноидей. У мегаконхов они отсутствуют или выражены недостаточно четко. Зато у них могут выступать признаки другой природы, например, риверсия, и возможны новообразования в скульптуре.

Одни из признаков имеют очень древнее происхождение и обнаруживаются вообще у наружнораковинных головоногих, другие, например, специфические устьевые придатки, характерны только для мезозойских аммонитов.

Сочетание разных признаков определяет значительное разнообразие конечных камер у аммоноидей разных таксономических групп.

Для того, чтобы точнее определить особенности конечных жилых камер по сравнению с временными и подойти к выяснению их биологического значения, необходим анализ самих признаков. О плодотворности «метода отдельных признаков» в палеонтологии писал в своем «завещании» крупнейший советский палеонтолог А. А. Борисяк. По его словам, «основной задачей палеобиологического анализа является оценка признака». В палеонтологии «имеется возможность проследить изменения признаков в течение длительного периода, наблюдать параллельные изменения различных признаков» (1973, стр. 133). Рассмотрение каждого признака отдельно, его поведения в ряду изменяющихся форм» подведет «к пониманию его значения в истории организма». При этом «палеонтология дает богатейший материал в подтверждение относительной независимости изменения отдельных признаков» (стр. 156).

Из-за трудности извлечения сведений о конечных жилых камерах из литературы следующий ниже обзор признаков ни в какой мере не претендует на полноту и предлагается как схема для разработки и обсуждения.

#### ФИНАЛЬНОЕ СБЛИЖЕНИЕ ПЕРЕГОРОДОК

Сближение перегородок перед началом конечной жилой камеры в сочетании с ее особенностями считается решающим признаком завершения роста и развития раковины аммонитов.

Признак четко выражен у современного наутилуса и встречается у многих наутилоидей («Оси. палеонтологии», 1962, рис. 141; табл. 27, ф. 5; табл. 40, ф. 69; Цветаева, 1898, табл. 1, ф. 1, 3; табл. 5, ф. 17; Журавлева, 1972, табл. 7, ф. 1 а; табл. 19, ф. 1 а). З. Г. Балашов (1962, стр. 177), описывая эндоцератондей, счел нужным отметить, что «у старых особей длина последних двух-трех камер резко уменьшается» и это дает возможность судить об окончании роста раковины. Впрочем, у наутилоидей и эндоцератондей бывает трудно решить, является ли сближение перегородок финальным или оно временно и далее могли последовать новые камеры с нормальной длиной. Сближение перегородок становится явно финальным, когда далее следует жилая камера с признаками конечной камеры. Конечные же жилые камеры у названных групп не часто обладают специфическими признаками. Подобные трудности возникают при определении финального сближения у некоторых палеозойских аммонитов. К. Д. Клаузен (1969, стр. 16), обсуждая возможности такого определения у мелких форм *Manticoceras* из одного местонахождения в Рейнских сланцевых горах, пришел к заключению: «Теоретически допустимо, что сближение перед жилой камерой может быть и случайным, промежуточным, и финальным старческим». Тем не менее финальное сближение перегородок, несомненно, существует у девонских *Tornoceras* (Богословский, 1971, табл. 1, ф. 8 а), *Gyroceratites*, *Tumanites* (Павлова, 1927, рис. 469 а, 473). Э. Я. Пэрри (1914, стр. 24) наблюдал, что у *Prolobites delphinus* перед жилой камерой перегородки сближены так, что на четверть оборота их приходится 5—6, а на внутренних оборотах на целый оборот — не более 4—5. Это явление, по его мнению, указывает «на то, что в молодых стадиях рост раковины совершался быстрее, а при приближении к взрослому состоянию замедлялся». Он же (стр. 69) отметил сближение перегородок близ жилой камеры у *Climonia stuckenbergi* Tok.

У позднепалеозойских аммонитов финальное сближение наблюдается, но в работах современных авторов трудно найти указания на это, а техника изображений в таблицах не рассчитана на подобную информацию. Р. А. Дэвис (1973, стр. 59) отмечает его для пермского рода *Texoceras*.

По А. Г. Мюллеру (1970, стр. 382), специально изучавшему финальное сближение перегородок у германских цератитов, оно происходит у большинства, хотя и не у всех. Число сближенных перегородок максимально 6, обычно 3 (изображения см. Мюллер, 1965, рис. 258—262; Павлова, 1927, стр. 274.) Ю. Н. Попов (1961) отметил сближение перед жилой камерой у ряда триасовых родов, например, у *Amphiropanoceras maritabilis* Porow (табл. 22, ф. 9).

Таким образом, сближение перегородок перед конечной жилой камерой, как следствие замедления роста, — признак очень древний и широко распространенный у наружнораковинных головоногих моллюсков. Наиболее яркого выражения он достиг у юрских микро- и макроконхов.

У типичных макроконхов нормальный ход построения перегородок обрывается очень резко. Финальная редукция межсептальных расстояний обычно сказывается только на

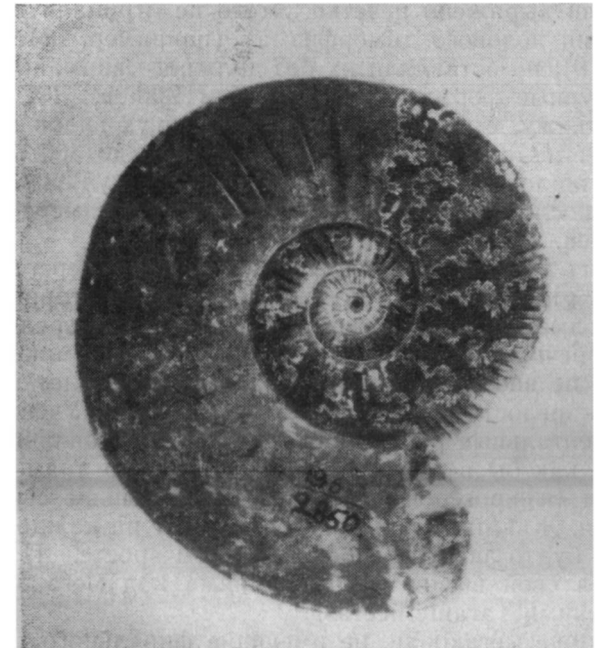


Рис. 1. Макроконх *Elatmites* sp. из Елатмы. Видно финальное учащение перегородок, раскручивание спирали, сглаживание скульптуры,  $\times 0,8$ .

двух камерах. В последней камере оно вдвое меньше, чем в предпоследней. В результате, например, у келловейских *Pseudococeras* может происходить местами соприкосновение двух последних перегородок, а у *Elatmites* соприкосновение не происходит, но сближены также только три перегородки.

У макроконхов сближение происходит обычно очень плавно и затрагивает по крайней мере несколько перегородок

(рис. 1). Так, у *Kerplerites gowerianus* (Sow.) сближено шесть перегородок. Длина последней камеры уменьшилась по сравнению с максимальной более чем вдвое. У *Cadoceras elatmae* сближение происходит еще более плавно и заметно на десяти перегородках, вследствие этого число перегородок на последнем обороте фрагмокона по сравнению с предыдущим значительно увеличивается.

Наряду с макро- и микроконхами в юре существовали формы, у которых финальное сближение перегородок не выражено или выражено нечетко. Этого не отрицали и сторонники теории полового диморфизма (например, Маковский, 1962, стр. 9), но оставляли их без должного внимания. Обычно это крупные формы — мегаконхи (Иванов, 1971). Для примера укажу, что у изученных мной двух видов из волжских *Laugites* с максимальным диаметром до 300 мм перед конечной жилой камерой наблюдается нерегулярное сближение, а последняя «предсмертная» газовая камера длиннее предыдущей.

Г. Хельдер, изучая расстояния между перегородками у *Orpelia gigas* (Orp.), по-видимому, из категории макроконхов, подметил, что разные особи достигают зрелости при разном конечном диаметре. Он назвал малых микрогеронтными, что не вполне удачно, т. к. здесь дело идет не о старости, а о зрелости и о разной скорости роста. Ученый заметил, что септальные расстояния, задолго до окончания роста, находятся как бы в зависимости от конечного диаметра, чем меньше он (микрогеронтные особи), тем меньше септальные расстояния. Животное при построении септ на каждой стадии роста как будто знало о своем конечном росте. Позже он подтвердил свой вывод наблюдениями над мегаконхами — верхнеюрскими *Taramelliceras*.

Настоящие мегаконхи, не имеющие финального учащения перегородок, выявлены по контрасту с юрскими макро- и микроконхами. Но они, по-видимому, есть и среди палеозойских аммонитов и встречаются у наутилоидей.

Финальное учащение перегородок, будучи лишь следствием заключительного замедления роста раковины, могло способствовать упрочению раковины в конце фрагмокона. Эта часть его у многих мезозойских аммонитов остается открытой, так как конечная жилая камера занимает часто меньше оборота и не покрывает фрагмокон.

Термином «финальное лопастное сближение» в последние годы пользуется А. Г. Мюллер (1970, стр. 380). Другие немецкие авторы (Хельдер, Леман, Байер) предпочитают термин «вторичное лопастное сближение», следуя за К. П. Фогелем (1959, стр. 528). Его термин имеет смысл, как противопоставление «первичному» сближению. Под ним

он понимает септальные расстояния (у изученных им карликовых полиптихитов из Северной Германии), «которые уже на внутренних оборотах оказываются меньшими, чем на сходных по размеру молодых оборотах нормально росших полиптихитов». Употребление терминов Фогеля для аммонитов или наружнораковинных вообще совершенно неразумно. Называть «вторичным сближением» тот неотвратимый результат онтогенеза у широкого круга аммонитов, которые жили в нормальных условиях и не имели никакого «первичного сближения», открытого Фогелем у «карликов» (о них см. ниже), нелепо.

А. Г. Мюллер (1970, стр. 380) противопоставил финальному промежуточное (*intermediäre*) сближение, которое «может происходить до достижения финального лопастного сближения один или несколько раз. Между этими отрезками включаются другие с более высокими камерами». Промежуточное сближение может быть обусловлено сезонными снижениями температуры и периодами размножения, сказывающимися на росте. У. Байер (1972) справедливо отмечает также, что сближение септ может быть связано с увеличением ширины оборота, которое, не сказываясь на приросте массы тела, вызывает снижение линейного прироста.

Упрощение последних лопастных линий обычно отмечается как признак позднего онтогенеза (Маковский, 1962, с. 8; Калломон, 1963, стр. 25; Дэвис, 1973, стр. 30). В современных монографиях все реже и реже приводятся рисунки совершенно взрослых лопастных линий, что затрудняет сбор сведений об упрощении. У юрских аммонитов оно описано у *Otoitidae* (Вестерман, 1954), у *Taramelliceras* (Хельдер, 1955), отмечено «почти у всех представителей *Macrocephalidae*» (Ломинадзе, 1967). По моим наблюдениям, упрощение в какой-то мере имеет место у верхнеюрских микро- и макроконхов. Например, у *Kerplerites gowerianus* в результате сближения последних перегородок седла делаются ниже, а лопасти — мельче; при этом получился ущерб в полноте развития и размерах зубцов и вырезов, хотя главные элементы расчленения сохранились. Укорочение седел и лопастей отметил у макроцефалитид Ломинадзе (1967, стр. 57, 71) и посчитал это явление признаком того, что «животное уже не могло опускаться на большие глубины и не выходило из мелководной части». На возможное уменьшение прочности прикрепления мускулов и диапазона вертикальных движений указывал также Г. Хельдер (1960).

Финальное сближение перегородок не обязательно влечет за собой упрощение лопастных линий. Так, у цератитов упрощение не наблюдается (Мюллер, 1970, стр. 387).

Значение «деградации» лопастной линии, как характерного



## ИЗМЕНЕНИЕ ЗАВИВАНИЯ РАКОВИНЫ

признака «старости», настойчиво подчеркивал А. Хайетт (1866), хотя и понимал известную зависимость этого явления от ограничения в росте. По традиции упрощение и во многих современных работах все еще называют «старческим» (Маковский, 1962) или «дегенерацией» (Колломон, 1963, стр. 25). Между тем, как справедливо отметил Р. А. Дэвис (1972, стр. 36), упрощение — «механическое приспособление к септальному сближению», то есть оно является следствием прекращения роста раковины и может быть выражено у микро- и макрокожхов. Для аммонитов с нечетко ограниченным ростом, для мегаконхов, упрощение не характерно. На это обратил внимание уже А. Хайетт (1866).

Лопастная линия во взрослом состоянии параллельно с увеличением размеров раковины достигает наибольшей морфологической сложности. Это выражается в наибольшем расчленении основных ее элементов, свойственных данному таксону. Могут появиться вспомогательные лопасти и некоторые другие особенности. Все эти изменения служат показателем зрелости. У некоторых палеозойских аммонитов поздним возрастным признаком является приострение лопастей.

*Утолщение последней перегородки* было отмечено наряду с другими признаками позднего онтогенеза (Маковский, 1962, стр. 12; Дэвис, 1973, стр. 30). А. Г. Мюллер (1970, стр. 386), упоминая о нем, отправляется от своих наблюдений за современным наутилусом. Последняя перегородка в раковине с конечным диаметром 19,3 см имеет толщину 1,6 мм, а предшествующая — 1,2 мм. К сожалению, мои наблюдения разошлись с этими данными. Последняя перегородка у раковины диаметром 18 см имеет толщину 1,6 мм, а предшествующая — 1,5 мм; у следующих за ней 1,40—1,50—?—1,00—1,00 ... Редукцию длины имеет только последняя газовая камера.

Беглый просмотр раковин аммонитов с конечными жилыми камерами не дал определенных результатов: у одних утолщение явно выражено, у других оно незаметно; иногда последняя перегородка оказывается даже тоньше предшествующей. Это объясняется, по-видимому, разными обстоятельствами: то последняя, по существу дела, не была последней, а если и была, то моллюск мог погибнуть сразу после ее построения, не успев нарастить толщину, то, наконец, произошло частичное растворение перегородки, что с последней могло произойти скорее, чем с предыдущими. В принципе же отложения излишнего карбоната кальция на последней перегородке в момент прекращения роста раковины представляется возможным. Требуются тщательные наблюдения.

Изменение завивания раковины — едва ли не самый характерный признак конечных жилых камер, делающий их «аномальными». У позднемезозойских макро- и микроконхов оно выражается то в плавном, то в довольно резком раскручивании спирали пупкового шва, в результате чего пупок сильно расширяется. У палеозойских аммонитов, наоборот, иногда наступает как бы внезапное сжатие спирали и пупок сужается или закрывается. В случае раскручивания продолжение роста привело бы к отделению оборота от предыдущего, а во втором случае продолжение роста вообще невозможно. Следовательно, названные изменения в завивании раковины в области конечной жилой камеры — признак окончания ее роста. Вот почему он обычно проявляется у форм, имеющих финальное сближение перегородок. Но абсолютной корреляции между признаками нет. Так, по наблюдениям Е. Эхсле (1958), у разных видов *Sopinia*, имеющих конечный диаметр от 10 до 50 см, ясно выражено раскручивание спирали, но не обнаружено явного сближения перегородок.

Раскручивание яснее выражено у инволютных форм. Оно может начинаться с началом конечной жилой камеры или становится заметным лишь в области второй половины жилой камеры или только в ее приустьевом отрезке. То же относится и к сжатию. У некоторых родов раскручивание раковины проявляется не как признак конечной жилой камеры, а запрограммировано и осуществляется в ходе онтогенеза задолго до ее построения. Но в этом случае идет обычно согласное раскручивание спирали пупкового шва и спирали внешнего края, и потому не бывает тех изменений в форме оборота, которые возникают на конечной жилой камере.

Раскручивание можно заметить уже во всех отрядах наутилоидей, где имеются планоспиральные раковины. Если обороты только соприкасаются, не имея контактного желобка, то раскручивание может приводить к отделению заключительной части жилой камеры от предыдущего оборота, например, у *Planetoceras* из отряда наутилид («Основы палеонтологии», 1962, табл. 1, ф. 4 а).

И. Ф. Помпецкий (1894, стр. 222) начал свой обзор «аномальных камер» с палеозойских аммонитов и привел два палеозойских рода — *Adrianites Gemmel* и *Poranoceras Nutt*, у которых, по его данным, аномальность выражается в том, что последняя приустьевая или, как он называет, «передняя» часть жилой камеры несколько выпрямляется. Отметим, что это явление характерно выражено у верхнедевонской климени *Wocklumeria*, а также у верхне-

пермского *Palermites*, который выделен из *Adrianites* («Основы палеонтологии», 1962, табл. 30, ф. 6 б; табл. 28, ф. 3 а). У нижнекарбонического рода *Miguelentia* с очень мелкими раковинами, не более 1,5 см в диаметре, при построении конечной жилой камеры характерно резкое расширение узкого пупка (Руженцев и Богословская, 1971, стр. 328—329; табл. 37, ф. 12—14; табл. 38, ф. 1, 2). Вроде же раскручивание раковины никак нельзя признать характерным признаком палеозойских аммонитов. Но изменение завивания раковины, как установил Р. А. Дэвис (1973), наблюдается у целого ряда пермских родов в семействах адрианитид, циклолобид, а также маратонитид и родов *Agathiceras* и *Stacheoceras* из других семейств. Последняя треть жилой камеры у них как бы тесней прижимается к предыдущему обороту, так что в ходе спирали внешнего края раковины заметно плавное понижение.

Для триаса И. Ф. Помпецкий смог назвать уже свыше десяти родов с аномальными камерами, в основном заимствованных им из трудов Э. Мойсисовича. Объем многих родов теперь изменился, но мы перечислим их по Помпецкому: *Pararcestes*, *Arcestes*, *Lobites*, *Dydymites*, *Holorites*, *Jovites*, *Homerites*, *Isulcites*, *Juvavites*, *Tropites*, *Styrites*, *Miltites*, *Planoceras*. У большинства имеет место изменение в завивании. Особенно характерно для триасовых аммонитов стремление конечной жилой камеры как бы выпрямиться, в связи с чем пупок приобретает овалный вид и делается эксцентричным. Однако с приближением устья камера вновь пригибается и образует иногда своего рода капюшон, например, *Holorites* и *Cococeras* (выделен из *Lobites*). У этих родов («Основы палеонтологии», 1958, табл. 25, ф. 1; табл. 24, ф. 12) при всем этом пупок сжимается и превращается в узкую щель. У других, например, у *Lobites rompneckli*, он остается достаточно широким (Мюллер, 1965, стр. 202). Широкий, но тоже овалный пупок благодаря раскручиванию, а потом сжатию при образовании последней части конечной жилой камеры образуется у германских цератитов (Мюллер, 1965, ф. 250 а). У них жилая камера составляет всего около половины оборота. У некоторых, триасовых аммонитов, например, *Tropites* («Основы палеонтологии», 1958, табл. 113, ф. 5), *Paranorites* и *Proptychites* (Кипарисова, 1961, табл. 18, ф. 3; табл. 20, ф. 5) и других раскручивание раковины в области конечной жилой камеры происходит плавно, почти так же, как у позднемезозойских макроконхов.

Наиболее резкое раскручивание раковины не сопряжено обязательно с резким прекращением роста, которое часто бывает у микроконхов.

Впрочем, у некоторых микроконхов, например, у келловейских *Torricelites* и *Gulielmina* раскручивание выражено гораз-

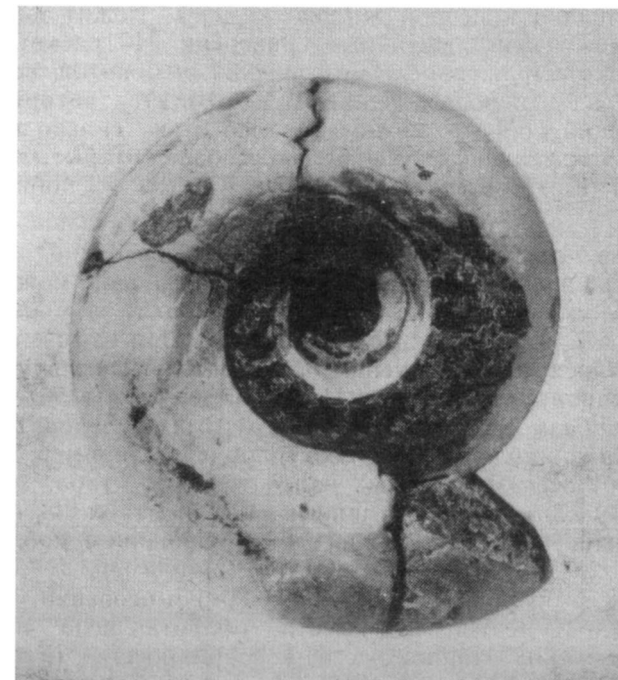


Рис. 2. Макроконх *Cadoceras tschefkini* (d'Orb.) из Елатьмы,  $\times 0,8$ .

до слабее, чем у родственных макроконхов — *Kepplerites*, *Gowericeras*, *Sigaloceras*. В роде *Kosmoceras* раскручивание ясно выражено и у макро- и у микроконхов (см. изображения у Тинтана, 1963). У макроконхов из рода *Cadoceras* раскручивание делается заметным только перед устьем, (рис. 2), а у ближайших микроконхов — *Pseudocadoceras* уже в середине конечной жилой камеры. Раскручивание в очень ясной форме можно наблюдать у некоторых видов аптского рода *Deshayesites*, (Глазунова, 1973, табл. 82, ф. 1; табл. 83; табл. 84, ф. 3—6).

У крупных юрских и меловых аммонитов — мегаконхов раскручивание раковины обычно не выражено, едва заметно или отмечается только вблизи устья.

Как и упрощение последних лопастных линий, раскручивание, проявляющееся в конечной стадии онтогенеза, нередко называют признаком «старческой дегенерации», возвратом к признакам далеких предков, имевших раковину с еще не

(1971, стр. 226, 229, рис. 45, 47), «с приближением к конечному обороту вентральная сторона сужается, а далее постепенно принимает килеватую форму. Стадия с килевой вентральной стороной занимает около трех четвертей конечного оборота».

#### УМЕНЬШЕНИЕ ДЛИНЫ КОНЕЧНОЙ ЖИЛОЙ КАМЕРЫ

Укорочение конечных жилых камер по сравнению с длиной предшествующих временных камер является одним из характерных признаков, по крайней мере, микроконхов. Г. Маковский (1962) убежден, что укорочение обязательно происходит у форм с финальным сближением перегородок, так как последняя септа была образована после того, как край апертуры прекратил свой рост. По его наблюдениям, у келловейских *Quenstedtoceras* временные жилые камеры занимают половину оборота, а конечная жилая камера несколько короче; у гонитита *Tognoceras* она сокращается на одну десятую оборота.

Данные об изменении длины жилой камеры в онтогенезе аммонитов почти отсутствуют, так как у молодых аммонитов редко сохраняются жилые камеры. Поэтому наблюдения В. И. Бодылевского (1925) представляют исключительный интерес. У *Cadoceras elatmae* Nik. жилые камеры при диаметре раковины 1,5 мм, 4,28 мм и конечная жилая камера оказались одинаковыми по длине —  $\frac{3}{4}$  оборота, считая от последней лопастной линии до основания устья. Впрочем, относительно длины конечной камеры В. И. Бодылевский был, вероятно, не вполне точен. На нескольких взрослых образцах с конечным устьем, собранных мной также у Елатмы на Оке, видно, что конечная жилая камера занимает от  $\frac{2}{3}$  до  $\frac{4}{5}$  оборота.

У Леман (1969, стр. 171) отметил, что у микроконхов тоарского *Graupoceras doerflense* (D a n s k.) жилые камеры юных форм занимают  $260-280^\circ$ , а у зрелых  $240-260^\circ$ .

Сокращение конечной жилой камеры, по-видимому, характерно для некоторых юрских перисфинктид. По наблюдениям Г. Шайрера (1967, стр. 21, табл. 3, ф. 1), у молодых экземпляров *Perisphinctes polygyratus* (Rein) из нижнего кимериджа Франконского Альба полная жилая камера с простым устьем занимает более целого оборота. У взрослых же экземпляров с конечным пережимом и ушками она начинается при диаметре раковины около 70 мм и составляет только  $\frac{2}{3}$  оборота. По наблюдениям Д. И. Иловайского (1917, стр. 107, табл. 1, ф. 3), у волжской *Pavlovia Jatrensis* на молодых раковинах диаметром около 5 см жилая камера занимает более оборота. У взрослых же раковин, по данным

Н. П. Михайлова (1966, стр. 49), она занимает три четверти оборота. Очень наглядное сокращение жилой камеры обнаружено мной у *Elatmites submutatus* Nikitin из келловей Елатмы. На образцах, имеющих конечное устье и финальное сближение перегородок с диаметром 75 мм, жилая камера

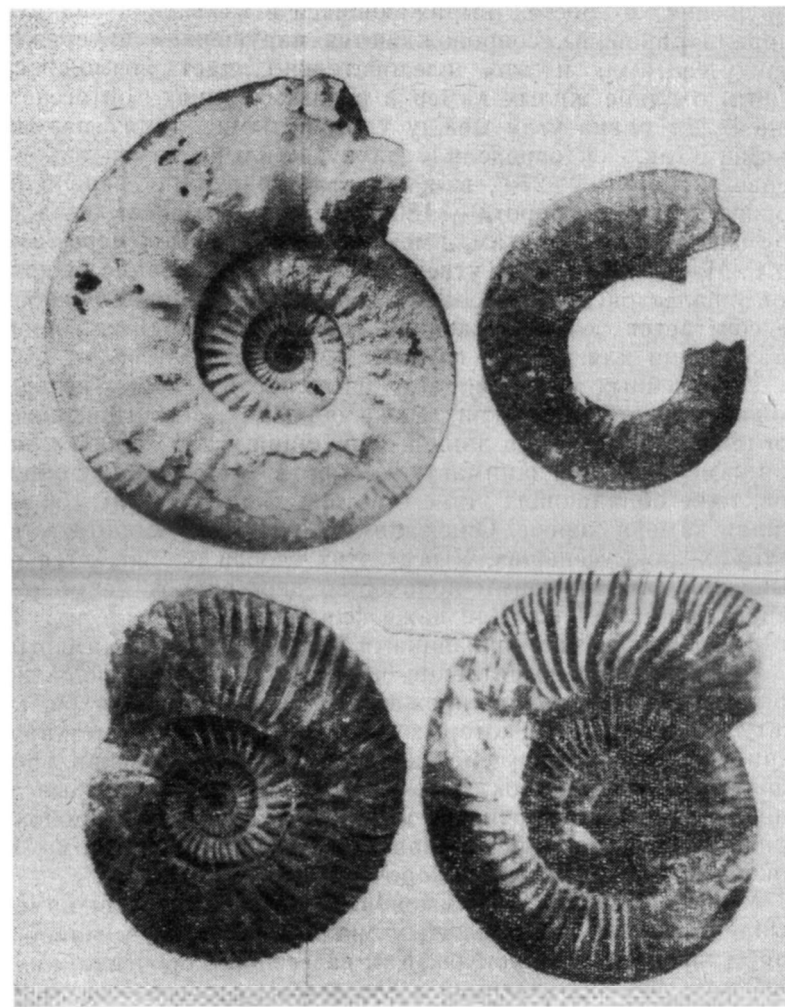


Рис. 4. Микроконхи,  $\times 1$ . Фиг. 1—2. *Elatmites submutatus* (Nik.) из Елатмы. Фиг. 3. *Epirigatites nikitini* (Mich.) из Среднего Поволжья, жилая камера занимает около оборота. Фиг. 4. *Perisphinctes polygyratus* (Rein.), Франконский Альб, фрагмokon (по Шейеру, 1967, табл. 2, фиг. 4).

едва превышает  $\frac{2}{3}$  оборота. У образцов же с максимальным диаметром 50—60 мм, не имеющих устья, жилая камера все же занимает  $\frac{1}{5}$  оборота, а на образце с устьем — около  $\frac{5}{6}$  оборота (рис. 4, ф. 2).

И. Байер (1972), изучая онтогенез у мелких нижнеюрских аммонитов рода *Bifericeras*, установил, что отрицательные нарушения в росте, выражающиеся в изменении радиуса спирали раковины, сопровождаются нарушением интервалов между септами, и это, следовательно, дает возможность судить о длине жилых камер в разных стадиях онтогенеза. Она будет равна углу между упомянутыми двумя нарушениями. Так, он определил длину жилых камер в конце первого оборота —  $270^\circ$ , в конце второго —  $150^\circ$ , первой половине третьего оборота —  $180^\circ$ . Такая методика была бы применима к аммонитам, имеющим регулярные пережимы, но Г. Маковский (1962) утверждает, что образование пережимов у палеозойских *Prolobites* и юрских *Perisphinctes* никогда не сочетается со сближением септ. Необходимы новые наблюдения для разных групп.

У изученных мной *Laugaites* из волжских слоев, которых можно отнести к мегаконхам, на образцах, достигших почти предельного размера в данной популяции в 250—300 мм, жилая камера обычно занимает  $\frac{7}{8}$  оборота. Между тем, у образцов, тоже обладающих устьем, но при диаметре 130—150 мм, жилая камера короче. Она занимает около  $\frac{3}{4}$  оборота, у некоторых даже меньших. У всех этих особей наблюдается повышенное против нормы количество перегородок на обороте перед жилой камерой или даже финальное учащение их. Но не все они обладают признаками конечной жилой камеры.

Складывается впечатление, что укорочение конечной жилой камеры характерно прежде всего для микроконхов, может проявляться у некоторых макроконхов, но оно не характерно для образцов мегаконхов, лишенных финального сближения перегородок. Те же из мегаконхов, которые заканчивали рост досрочно, имели сближение перегородок и приближались по общему характеру роста и развития к макроконхам, могли строить укороченную камеру.

У позднемезозойских аммоноидей конечная жилая камера была по длине наименьшей у микро-, средней — у макро- и наибольшей — у мегаконхов. Как известно, укорочение жилой камеры — общая тенденция в эволюции аммонитов на протяжении всей их истории. В сочетании с изменением других признаков оно может быть истолковано как результат перехода от активно плавающего образа жизни к планктонному, когда раковина преимущественно «висела» в воде, настораживая добычу. При этом фрагмоконе с относительно возросшим (за счет сокращения жилой камеры) объемом лучше

выполнял свою роль «поплавка». Из короткой жилой камеры удобнее сделать бросок тела на добычу.

#### КОНЕЧНОЕ УСТЬЕ И ПРИУСТЬЕВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ

У аммонитов с ограниченным ростом устья обладают существенными особенностями, которые делают их аномальными по сравнению с временными устьями молодых особей. Правда, устья у молодых особей сохраняются крайне редко. Но о них можно судить по временным пережимам, струйкам роста, скульптуре и параболическим устьям на фрагмоконе взрослых форм.

У позднемезозойских мегаконхов, не имеющих четкого ограничения роста, устьевой край простой, чаще всего синусоидный — с небольшими изгибами на боках и вентральной стороне. Очертание практически совпадает со струйками роста, направлением ребер и не является аномальным, т. е. специфичным для взрослого состояния.

В литературе преувеличивалась простота устья палеозойских аммоноидей. Как показывают новейшие работы, целый ряд признаков устья мезозойских аммонитов, вплоть до ушек, можно встретить уже у палеозойских аммоноидей.

Более распространенным, чем выступы (апофизы) устьевого края, можно считать конечный пережим и конечное предустьевое утолщение. Эти два признака нередко переходят друг в друга, но могут существовать и раздельно. Так, у микроконха *Elatmites submutatus* (Nik.) перед устьевым краем имеется полный пережим в виде ясного изгиба раковины внутрь без заметного утолщения раковины в этом месте (рис. 4, ф. 1). У макроконха *Cadoceras elatmae* Nik. при сохранившейся раковине вблизи конечного устья никакого пережима на поверхности раковины незаметно. Но если сбить раковину, то в ядре обнаружится широкий и пологий пережим, который возник за счет незаметного с поверхности утолщения раковины. На ядрах тот и другой пережимы выглядят одинаково, хотя происхождение их разное. Утолщение раковины при простом крае без придатков охватывает и самый край, но происходит неравномерно. У многих родов самым толстым оказывается край на вентральной стороне.

Конечный пережим, как это показал Р. А. Дэвис, (1972), наблюдается у верхнепермских аммонитов семейства *Adrianitidae*, *Cyclolobidae*, *Marathonitidae* и рода *Agathiceras*. Из девонских аммоноидей глубокий конечный пережим и другой, аналогичный, перед началом жилой камеры имеет *Prolobites*. Среди мезозойских аммонитов пережим в чистом виде характерен преимущественно для микроконхов.

Едва ли можно сомневаться в том, что конечные утолще-

ния и пережим были признаками окончания роста. Утолщение создается, по-видимому, благодаря продолжающейся секреции карбоната кальция, когда уже линейный рост прекращается. Оно имело адаптивное значение, обеспечивая прочность устьевого края, что может быть полезным и при сближении раковин для спариваний (д'Орбиньи, 1849, стр. 266). Пережим, вероятно, является результатом сопряженности окончания роста с интенсивным размножением, когда могло произойти некоторое уменьшение объема тела, сказавшееся и на манийном крае, сформировавшем пережим.

У позднемезозойских аммоноидей одни группы развивали вентральный выступ, другие — ушки. У форм, обладающих ушками, вентральный выступ бывает только короткий, например, у нижнемелового *Spiticeras*. Между этими признаками существует как бы антагонизм. В сем. *Cardioceratidae* *Nutt* вентральный выступ появляется уже в байосе и имеет характер козырька, сильнее выраженного у микроконхов. В келловее у микроконхов, имеющих киль, он уже превращается в далеко выступающий вперед ростр, достигающий наибольшей длины у кимериджских форм. Более короткий ростр и только в оксфорд-кимеридже развивается у некоторых макроконхов из рода *Atioceras*. Все это наглядно показано в работе И. Г. Калломона (1963, табл. 1). Вместе с эволюцией этого признака происходило и прогрессивное уплощение раковины.

Ушки развивались в группах, у ранних представителей которых устьевого край имел изгиб вперед. У макроконхов дальше этого изгиба дело не пошло, у микроконхов развились настоящие ушки. Первый представитель с ушками появляется только в конце лейаса. Им является верхнеояркий *Grammoceras doerntense* (Denck). Это показал У. Леман (1969). Этот вид и все позже появившиеся формы с ушками принадлежат к микроконхам. Следовательно, ушки — признак, свойственный только микроконхам. При этом ушки нередко сопряжены с полным пережимом, а впадины по оси ушек сливаются с ним. С вентральной и дорзальной сторон от ушек располагаются вырезы.

Если учесть, что у микроконхов конечная жилая камера укорочена по сравнению с временными жилыми камерами, то устья с ушками возникли, очевидно, в связи с ограничением роста как приспособление, позволяющее с экономией в материале прикрыть какие-то части тела, в чем не нуждались макроконхи. Но переразвитые, слишком длинные или очень крупные, широкие, сближенные друг с другом ушки более чем какие-либо другие признаки дают повод к тому, чтобы рассматривать их как вторичнополовой признак самцов, демонстрирующий готовность к выполнению половых функций.

Так считал Л. Ш. Давиташвили (1948, стр. 459; 1961, стр. 102).

После классической работы И. Ф. Помпецкого (1894) устье с ушками стало рассматриваться как признак взрослых раковин, что и было зафиксировано в широко известном руководстве К. Циттеля (русское издание, 1934, стр. 774). Нужда в теории ресорбции отпала. Среди исследователей аммонитов редко можно встретить ее сторонников, допускающих растворение лишь небольших предустьевых участков. В случаях образования параболических устьев, как считал А. О. Михальский (1908), действовала не ресорбция, а эрозия — механическое разрушение участков ранее более широкого устья. Но исследователи наутилоидей, встречаясь со щелеобразно суживающимся устьем у мелких палеозойских форм, в свое время привлекших внимание И. Барранда (1867—1877), все еще допускают, что «они, вероятно, периодически растворялись, так как дальнейший рост невозможен» (Шиманский, 1962, стр. 42).

Отклонение теории ресорбции не освобождает от необходимости выяснения времени появления и механизма развития в оттогенезе устьевых придатков, в частности, ушек. По К. Циттелю (1934, стр. 774), «они характерны только для взрослых, так как лежащие за ними линии нарастания имеют более простой контур». На фрагмоне, вдали от конечного устья, контуров ушек действительно не обнаруживается. Но на конечной жилой камере у некоторых форм все же бывает заметен сначала плавный, потом более сильный изгиб в ребрах и линиях нарастания на месте будущих ушек. Это еще как бы «предушки». Они хорошо видны у микроконхов из рода *Kosmoceras* (см., например, у Тинтан, 1963, табл. 56, ф. 5; табл. 55, ф. 3; Ротките, 1970, табл. 4, ф. 4 а, 5).

Отмечаются случаи, когда следы ушек будто бы заметны и на значительном расстоянии от конечного устья. Д. И. Иловайский (1934, стр. 175), касаясь временных пережимов, сообщил, что «если устьевого край образует ушки, с сопровождающими их вырезами... то следы этих вырезов часто заметны около пережимов. Очевидно, эти последние соответствуют длительным остановкам роста, во время которых успевали образоваться приустьевые придатки». Л. Ш. Давиташвили и Н. Г. Химшиашвили (1954, стр. 53) назвали для примера *Ataxioceras polyplocus*, *Strenoceras subfurcatum*, *Proplanulites chegensis* из байоса и бата и при этом отметили, что явственные пережимы могут и отсутствовать. Исходя из этих и других фактов, они пришли к выводу, что «в отношении некоторых форм установлено ритмичное чередование периодов «простого» околоустья с периодами... околоустья, осложненного присутствием наружных выступов или боковых

ушек». Чередование могло быть связано с «циклом размножения» и не требовало ресорбции устьевых придатков. Происходило лишь зарастание вырезов по бокам от них (стр. 59—60).

В этих выводах мне кажется спорным предположение о нескольких половых циклах. Как теперь выяснилось, ушки свойственны только микроконхам, у которых (см. ниже стр. 41) до окончания роста было, вероятно, не более одного полового цикла. Кроме того, обсуждаемые явления относятся к некоторым формам одного семейства *Perisphinctidae*. У его представителей обнаруживаются и параболические устья.

В работе, посвященной перисфинктидам нижнего кимериджа Франконского Альба, Г. Шайпер (1967, стр. 32, 104, табл. 2, ф. 4) описал и изобразил образец *Perisphinctes palygyratus* (Reip.) с максимальным диаметром 60 мм. У пяти ребер наблюдается изгиб по месту и форме, соответствующий ушкам (рис. 4, ф. 4). Конечная жилая камера начинается у вида при диаметре 70 мм. Конечное устье имеет ушки.

В моем распоряжении имеется коллекция келловейских *Elatmites submutatus* (Nik.) из того же семейства. В ней до 10 образцов со следами конечного устья. Конечный диаметр колеблется от 60 до 85 мм. Длина жилой камеры занимает  $\frac{2}{3}$  и не более  $\frac{3}{4}$  оборота. Ушки только при диаметре 70 мм и более длинные, такие, как изображены С. Н. Никитиным (1881, табл. 8, ф. 4; изображение воспроизведено Павловой, 1927, рис. 513). На трех образцах с меньшим конечным диаметром они несравненно меньше. Имеется также образец, представляющий собой ядро жилой камеры без внутренних оборотов. Камера занимает несколько менее оборота и заканчивается устьем при диаметре 57 мм. Приустьевой пережим едва заметен. Короткие ушки несколько отклонены в стороны от медиальной плоскости (рис. 4, ф. 2). На том же экземпляре в первой трети камеры — следы двух параболических устьев.

Изгиб ребер, соответствующий ушку, отмечен на одном экземпляре.

Следует заметить, что регулярные временные пережимы и параболические устья по своему количеству и расположению не могут быть приписаны половому циклу. Они остаются загадкой.

Известно немало попыток объяснить адаптивное значение устьевых придатков. Но они мало убедительны. В. Е. Руженцев (1960, стр. 144) находит, что форма и положение устья позволяют предполагать среди аммонитов и бентофагов и планктофагов и во всяком случае относятся «к числу наиболее приспособительных признаков».

## ИЗМЕНЕНИЯ СКУЛЬПТУРЫ

У позднемезозойских аммонитов скульптура на конечной жилой камере либо сохраняет характер и тенденции скульптуры фрагмокона, либо совершенно меняется.

Набросок общей картины эволюции скульптуры у аммонитов был сделан А. Г. Мюллером (1955, 1965). От гладких возникают формы с простыми ребрами, от них происходят формы с дихотомными ребрами и, наконец, появляются формы с пучковыми ребрами. Этот прогрессивный ход эволюции в группе, стволе мог смениться регрессивными изменениями, приводящими к «расстройству» скульптуры, ее упрощению и, наконец, к сглаживанию. Филогенетическая история скульптуры в той или иной мере рекапитулируется в онтогенезе. Все это затрудняет оценку состояния скульптуры в позднем онтогенезе аммоноидей в целом.

В. Аркелл (1935—1948, стр. 8), описывая оксфордских перисфинктид, обратил внимание на резкое изменение скульптуры с началом конечной жилой камеры у *Perisphinctes variocostatus* (Busk.) — часто расположенные дихотомные ребра сменили очень редкие и грубые одиночные ребра — складки (Аркелл, 1961, табл. 39, ф. 3). Подобное резкое изменение скульптуры, включая и ее исчезновение, он назвал *вариокостатным*. Калломон (1963, стр. 28) предлагает применять этот термин ко всем случаям изменения стиля скульптуры у аммонитов на последних оборотах. Вариокостатные раковины, меняя один стиль на другой, по его мнению, являются как бы «гибридными» или «диморфными». Раковины, сохраняющие в конце онтогенеза прежний стиль скульптуры, как, например, *Dactylioceras*, он назвал *экви-костатными*.

Следует заметить, что сохранение или изменения прежнего «стиля» в конце онтогенеза относятся не только к скульптуре, но и к форме оборота, особенно вентральной стороны. Поэтому необходимы термины более широкого значения. Можно раковины, меняющие «стиль», называть *биморфными*, а сохраняющие его — *мономорфными*.

К эквикостатным формам среди позднемезозойских аммонитов должны быть отнесены большинство микроконхов тех групп, которые имеют скульптуру. Изменения на конечной жилой камере у них выражаются обычно в том, что ребра часто делаются грубей, реже, иногда несколько проще, чем на фрагмоконе. Это наблюдается, например, у изученных мной *Pseudocadoceras* и *Elatmites* (рис. 4, ф. 1).

Раковины, попадающие в категорию вариокостатных, как правило, макроконхи и мегаконхи, оказываются очень раз-

личными из-за разной степени и разной природы варио-костатности.

Учащение ребер чаще всего бывает выражено во второй половине конечной жилой камеры или даже непосредственно перед устьем, например, у макроконхов из космоцератид (рис. 5). Г. Маковский (1962) ставит этот признак в ряду общих признаков конечных жилых камер. Но его, по-видимому, не бывает у многих микроконхов. Сближение ребер происходит вследствие замедления роста раковины перед образованием конечного устья. Оно вызвало и финальное сближение перегородок у макро- и микроконхов. Но у микроконхов прекращение роста наступало резко. Оно не могло сильно сказаться на расстоянии между ребрами. Пара же сближенных перегородок, вероятно, строилась уже после прекращения роста. Отсюда у них и заметное сокращение длины жилой камеры. Все же у некоторых микроконхов, например, у тех же космоцератид, учащение в предустьевой части наблюдается.

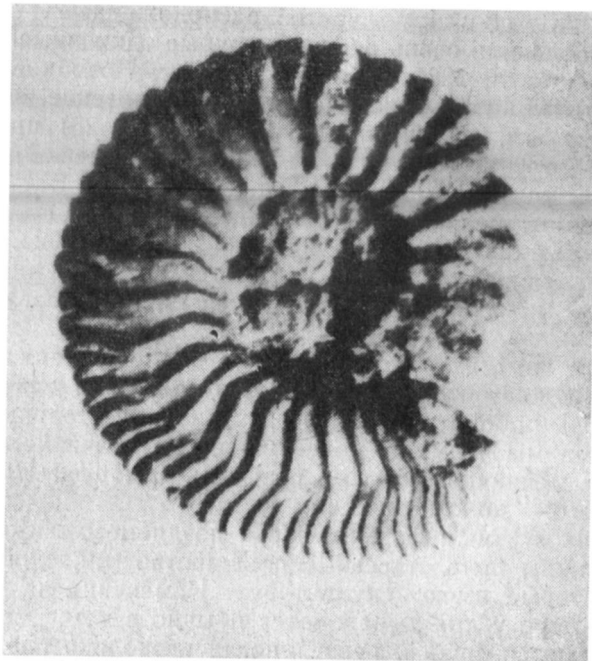


Рис. 5. Макроконх. *Kosmoceras bezeti* R. Douv. из окрестностей Бельфера, конечная жилая камера без устья (по Тинтану, 1963, табл. 48, ф. 1),  $\times 1$ .

Учащение происходит и в том случае, когда пучковые ребра успели превратиться в грубые складки или от них остались лишь бугры на умбональном краю. При этом и сами ребра и эти производные от них на середине жилой камеры оказываются наиболее разреженными, что, следовательно, свидетельствует о времени особенно интенсивного роста перед скорым его замедлением.

Не все изменения скульптуры на конечной жилой камере можно вывести как следствие из изменений темпа роста. Учащение ребер, по существу дела, относится к низшей степени вариокоостатности, которая трудно отделима от эви-костатности.

Очень распространенный признак конечных камер, особенно у макроконхов,—сглаживание скульптуры, у одних только во второй половине камеры, у других на всей камере (например, у *Keplerites calloviensis* (Sow.) и некоторых видов *Kosmoceras*), наконец, у третьих ослабление и сглаживание скульптуры начинается уже на фрагмоконе (например, у некоторых кадоцератид). Сглаживание характерно для многих мегаконхов.

Сглаживание конечной жилой камеры в какой-то мере может быть объяснено тем, что она, занимая нижнее положение и находясь в собственной тени, «не нуждается в скульптурном камуфляже». Сглаживание, охватывающее не один оборот и приблизительно соответствующее взрослому состоянию, могло отвечать большей, чем раньше, подвижности в связи с миграциями для кладки яиц.

При сглаживании нередко остаются части ребер или бугорки на пупковом краю, например, у ряда космоцератид и кадоцератид, и на пристроенном вентральном краю, например, у *Chamoussetia*, *Craspedodiscus*, *Leopoldia*. В таком превращении скульптуры никак нельзя увидеть «старческую дегенерацию». Наоборот, в нем явная целесообразность: скульптурные утолщения и гофрировка укрепляют перегибы раковины.

У некоторых вторично сглаженных мегаконхов, например, у *Laugéites*, на конечной жилой камере вдруг вновь возникают пучковые ребра в виде грубых складок (рис. 6). Это явление происходит, по-видимому, за счет риверсии, проявляющейся у мегаконхов в старости благодаря возобновлению активности генов, действие которых в репродуктивный период было заторможено. При диаметре около 60 мм скульптура исчезла (рис. 7), возродилась при диаметре около 200. Потеря способности к размножению позволила лаугейтам вновь вернуться к преимущественно планктонному образу жизни.

К явлениям упрощения раковины, наряду с изглаживанием скульптуры, следует отнести смену сложной пучковой ребристости простыми бипликативными или единичными ребрами (рис. 9). Они могут занимать жилую камеру или несколько оборотов, как это происходит у многих мегаконхов и

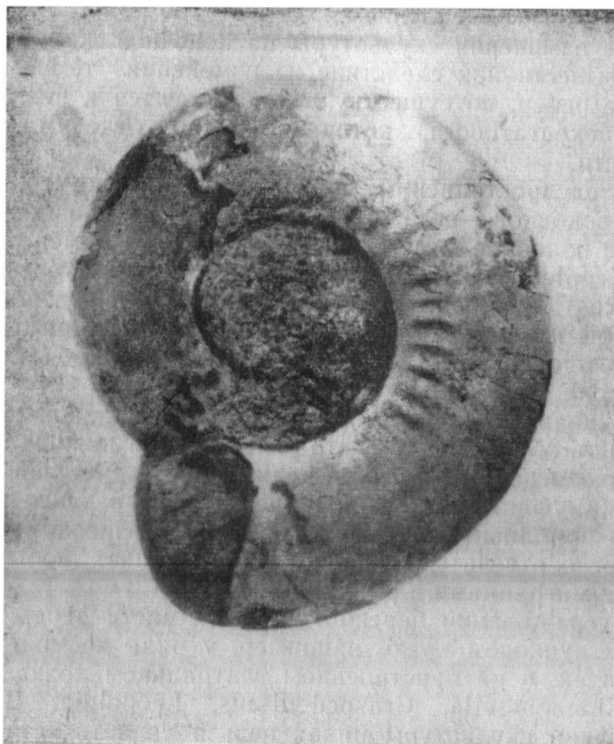


Рис. 6. Мегаконх. *Laugeites glebovensis* Ivanov sp. nov. из Глебова, Рыбинского района; жилая камера с устьем при диаметре 230 мм,  $\times 0,3$ .

у некоторых макроконхов надсемейства *Perisphinctaceae*. Такие упрощения, возможно, тоже нужно приписать риверсии, т. е. возврату утраченных в филогенезе признаков, которые часто сохраняются в раннем онтогенезе этих форм. Бипликативные ребра, следовательно, проявляются у них дважды: в начале развития и в конце онтогенеза.

У *Kaschpurites fulgens* (Gaut.) первично гладкая раковина на конечной жилой камере и на предшествующем ей обороте приобретает пучковые ребра. Возможно, они здесь представляют и новообразование.

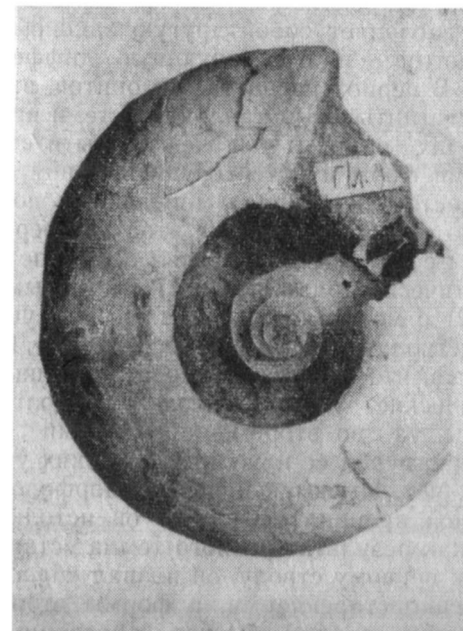


Рис. 7. Мегаконх. *L. glebovensis* Ivanov sp. nov. из Глебова, Рыбинского района; жилая камера с устьем при диаметре 134,2 мм,  $\times 0,5$ .

#### ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЗДНЕМЕЗОЗОЙСКИХ АММОНИТОВ НА МИКРО-, МАКРО- И МЕГАКОНХИ И ЕЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Среди «законов палеонтологии», установленных еще в прошлом веке, довольно известен закон «увеличения роста» в филогенетических ветвях (Коп, 1885; Делере, 1907). Неоднократно указывалось на проявление этого закона и в эволюции аммонитов. К такому выводу, например, пришел А. Мюллер (1954), изучая цератитов «германского верхнего раковинного известняка». Он же охарактеризовал увеличение размеров как общую тенденцию в эволюции аммонитов: крупнейшие аммониты в девоне достигают диаметра около 15 см, в верхнем триасе пинакоцератида — около 80 см, в юре, крупные пересфинктиды — около 85 см, а в верхнем мелу крупнейший известный экземпляр из рода пахидискус имеет диаметр



255 см. Нельзя отрицать того, что обобщение это имеет под собой фактическое основание. Но оно все же слишком упрощает дело и заслоняет собой другую закономерность в эволюции аммонитов — прогрессирующую дифференциацию их по размерам. В период расцвета аммонитов, в юре, характерны не только гиганты, но и карлики. И те, и другие сосуществуют в пределах одной и той же группы и свидетельствуют о разнообразии форм и путей осуществления биологического прогресса. Достаточно полная монография по той или иной группе обычно отражает наличие этой дифференциации.

Уже Вааген В. (1869) описал для оппелий два параллельных генетических ряда форм: 1) с крупными раковинами, без ушек, и 2) с мелкими раковинами, но с ушками. Подобные же два «ствола» описал у пересфинктид Л. Тейссейре (1889), отметив, что в первом стволе, с крупными раковинами, параболические устья исчезают задолго до начала жилой камеры, а во втором, с мелкими раковинами, — непосредственно перед ее началом. У мелких устье с ушками, у крупных их нет. Имеются и другие морфологические отличия. С большой проницательностью он истолковал различие между ними как результат разного темпа «старения». Формы, относящиеся к первому стволу, он назвал «брадигеронтными», то есть медленно стареющими, а формы второго ствола — «тахигеронтными», то есть быстро стареющими. Только мы бы теперь предпочли говорить о медленном и быстром наступлении зрелости, а не старости. Но Л. Тейссейре пользовался понятиями своего времени. Да и ныне многие по традиции описывают признаки конечных жилых камер как геронтические, а некоторые убеждены в том, что они действительно являются последствием старости, а не проявлением зрелости.

Мысль Л. Тейссейре была забыта. О ней не вспомнил Г. Хельдер (1952), выделяя внутри вида особи с признаками зрелости при незначительном диаметре под названием «микрogerонтные». Не упоминает Л. Тейссейре и И. Г. Калломоу (1955), предложивший новые и, как можно судить сейчас, спустя двадцать лет, более удачные, сочувственно принятые многими исследователями аммонитов термины *микро-* и *макроконхи*. Они соответствуют терминам тахи- и брадигеронтные, но остаются чисто морфологическими понятиями, не навязывая никакой интерпретации. О работе Л. Тейссейре я узнал благодаря Л. Ш. Давиташвили (1948, стр. 274), который упомянул об открытии и терминах этого исследователя.

Опираясь на опыт изучения келловейских аммонитов Англии, И. Г. Калломоу (1955, стр. 237) назвал *макроконхами* «большие раковины, которые вполне вырастали, станови-

лись гладкими. Их взрослая апертура простая, несколько синусоидальная». *Микроконхи*, по его определению, — «маленькие раковины (часто около половины размера соответствующих макроконхов) с сильно развитой скульптурой, которая не теряется у взрослых экземпляров. Апертура на взрослых раковинах часто с ушками (как у рода *Kosmoceras*) или длинным ростром (как у рода *Pseudocadoceras* и некоторых представителей рода *Cardioceras*)». Он назвал макроконхов и микроконхов для сем. *Kosmoceratidae* и *Cadoceratinae*, а также для родов *Macrocephalites* и *Reineckea*. В Аркелл (1957) во вводной статье по аммонитам в «Руководстве по палеонтологии» подчеркнул реальность этого «диморфизма» в мезозое, особенно в средней и верхней юре, но не принял терминов Калломона.

В 60-х годах появилась целая серия работ по мезозойским аммонитам, в которых, вслед за И. Г. Калломоном, авторы продолжали начатое им деление таксонов юрских и меловых аммонитов на макро- и микроконхи, рассматривая их как подроды в рамках одного рода. Сам Калломоу (1962, 1963) дал обзор макро- и микроконхов юры по семействам, выступая уже как сторонник теории полового диморфизма. И он, и другой, еще более рьяный пропагандист этой теории Г. Макаровский (1962), равно как и их многочисленные последователи, признали в сосуществующих микроконхах самцов, а в макроконхах — самок.

Превращая микроконхов и макроконхов в половые диморфы, сторонники теории создают лишь видимость объяснения давно известным фактам. Для того же, чтобы действительно идти вперед, необходимо проанализировать, в чем же состоит собственно различие между микро- и макроконхами, попытаться вскрыть природу этих отличий, не связывая себя теорией полового диморфизма.

Стоило сделать первые шаги по этому пути, как оказалось, что в составе некоторых таксонов, в которых найдены микро- и макроконхи, имеются еще другие, во многом отличающиеся формы. Они значительно крупнее макроконхов. Их пришлось выделить как *мегаконхи* (Иванов, 1971).

На основании анализа признаков конечных жилых камер у аммоноидей представляется возможным показать, что каждая из трех нередко сосуществующих в пределах одного таксона групп отличается не только по размеру взрослых раковин и комплексу признаков конечных жилых камер, но и по продолжительности, темпу и ритму роста.

Их морфологические отличия достаточно четко определяются в пределах таксона (семейства, надсемейства). Характеристика же микро-, макро- и мегаконхов вообще, даже для аммонитов юры, где они наиболее дифференцированы,

затруднительна. Размеры, характерные в одном таксоне, оказываются иными в другом. Признаки конечных камер у микро- и макроконхов встречаются в самых разнообразных сочетаниях. Меняется у тех и других степень их развития. Только выдающиеся устьевые придатки — ушки и ростр, и, может быть, укорочение конечной жилой камеры по сравнению с временными жилыми камерами можно считать специфическими признаками некоторых микроконхов. Для некоторых макроконхов специфична биморфность в онтогенетических превращениях формы и скульптуры, чего не хватает у микроконхов. У палеозойских аммонитов отличия микро- и макроконхов обычно сводятся к размерам и числу оборотов. Последнее особенно подчеркивает Г. Маковский (1962) и описывает для примера диморфы у *Tognoceras*. По В. Е. Руженцеву и М. Ф. Богословской (1971, стр. 227), нижнекарбонный *Dombarites carinatus* имеет раковины с конечным устьем при диаметре свыше 140 мм и при диаметре около 100 мм. Впрочем, случаи, когда отличия микро- и макроконхов сводятся почти только к размерам, отмечались и для юры, например, у *Sphaeroceras Bayle* и *Chondroceras Maske*. (По Маковскому, 1971, стр. 333).

Мегаконхи трудно охарактеризовать в целом еще и по недостаточной их изученности. Нижеследующая характеристика макро-, микро- и мегаконхов основывается преимущественно на изучении юрских форм.

**Макроконхи** — средние по размерам и по продолжительности роста аммониты с конечным диаметром обычно в пределах 80—200 мм. Постепенно происходящее финальное сближение нескольких последних перегородок (иногда до 10 и более), а также учащение пупковых и внешних ребер во второй половине конечной жилой камеры, если скульптура сохраняется, а не сглаживается, свидетельствуют о замедлении и прекращении роста во время построения этой половины камеры. Здесь же нередко постепенное раскручивание спирали пупкового шва приводит к заметному расширению пупка и некоторому сужению оборота; может изменяться наклон пупковой стенки и сглаживаться пупковый край. В другом варианте на конечной жилой камере и уже в конце фрагмонта происходит сглаживание скульптуры и округление вентральной стороны, если на фрагмоне были киль или внешнее утолщение. Устье относительно простое, без придатков, но нередко с изгибом края вперед или с вентральным выступом. Может быть приустьевое утолщение. Конечная жилая камера по длине средняя, занимает от  $\frac{3}{4}$  до  $\frac{4}{5}$  оборота, по-видимому, она несколько короче, чем временные камеры

Для макроконхов характерна биморфность, выражающаяся в том, что форма раковины и скульптуры, закономерно возникшие в ходе онтогенеза, в стадии зрелости преобразуются. Это преобразование равносильно переходу из одного рода в другой. Для макроконхов характерна правильно и полно развитая лопастная линия с высокой степенью расчлененности. Изучение интервалов между перегородками показывает, что среди временных сближений перегородок некоторые, наиболее значительные и регулярно расположенные сближения в числе — не менее двух — соответствуют периодам размножения. Финальному сближению перегородок отвечает размножение, совпадающее с прекращением роста. С первым размножением аммонит вступал в зрелое состояние. У биморфных макроконхов это происходило, по-видимому, раньше, чем совершалось преобразование формы оборота и скульптуры.

**Микроконхи** — мелкие, рано прекращавшие рост аммониты с конечным диаметром в пределах 20—80 мм. Имеют финальное сближение двух—трех перегородок и относительно короткую, занимающую около  $\frac{2}{3}$  оборота конечную жилую камеру. Наблюдается раскручивание спирали пупкового шва и расширение пупка, но менее интенсивное, чем у макроконхов. Характерен приустьевой пережим и придатки в виде вентрального выступа, ростра, или ушек. Форма сечения оборота на конечной жилой камере по сравнению с фрагмоном не претерпевает существенных изменений, скульптура не исчезает, но ее элементы могут делаться более редкими и грубыми, а у самого устья, наоборот, сближаются. Таким образом, микроконхи мономорфны. Лопастная линия несколько растянута, имеет менее значительный диапазон между высотой седел и глубиной лопастей, несколько менее расчленена и вообще кажется проще, чем у родственных макроконхов при соответствующих размерах.

Отмечается по крайней мере одно не у всех четко выраженное временное сближение септ на таком расстоянии от финального сближения, которое может соответствовать годовому интервалу роста. Поэтому есть основание считать, что многие микроконхи уже за год до окончания роста приобрели половую зрелость и размножились. Резкое прекращение роста совпадало, по-видимому, со вторым размножением, после которого жизнь и размножение микроконхов продолжались еще некоторое время. Кривые роста (рис. 8) обычно обнаруживают депрессию, соответствующую упомянутому размножению. Но некоторые микроконхи не показывают этой депрессии (Леман, 1969, рис. 2). Вполне допустимо, что такие микроконхи не размножились до окончания роста. У них финальное сближение перегородок соответствует пер-

вому размножению. В этом отношении они сходны с современным наутилусом (см. работу Иванова и Стумбура в настоящем сборнике).

Сторонники теории полового диморфизма отмечают сходство онтогенеза раковины у микро- и макроконхов на первых четырех-пяти оборотах, до момента построения микроконхом конечной жилой камеры. Микроконхи прерывают рост раковины, когда макроконхи еще продолжают расти и при этом осуществляют нередко преобразование формы и скульптуры. Сопоставляя онтогенез микроконха *Pseudocadoceras orbygny Maige* с онтогенезом макроконха *Cadoceras tschefkini (d'Orb)*, я пришел к выводу (1960), что первый произошел от второго в результате *неотении*. Позже Г. Тинган (1963) и И. Гукс (1968), не зная о существовании моей работы (на что справедливо обратил внимание Маковский, 1971) также объяснили происхождение других микроконхов неотенией в широком смысле недоразвития вообще. Но недоразвитие, выражающееся в сохранении потомком преходящей стадии онтогенеза предка во взрослом состоянии, совершается у аммонитов еще и другим путем — *брадигении* — (Шмидт, 1925; Иванов, 1945, 1969), когда рост не останавливался. Неотения и брадигения — разные модусы *педогенеза*.

Г. Маковский (1971), придерживаясь классического узкого понимания неотении как сохранения личиночных признаков во взрослом состоянии, отвергает возможность применения этого модуса эволюции к случаю происхождения микроконхов. Объяснения их происхождения неотенией в широком смысле, по его мнению, не решают проблему возникновения диморф в целом, так как у палеозойских и у некоторых мезозойских аммонитов они отличаются только размером и числом оборотов.

Явления педогенеза, несомненно, сыграли свою роль в образовании микроконхов, но дело не сводилось только к ним. Как показывают мои дальнейшие исследования упомянутых диморф, существенное отличие микро- от макроконхов сказывается в разном темпе роста. У *Pseudocadoceras* на обороте раковины при диаметре 18 мм (до финального сближения перегородок) оказалось 13 перегородок, на предшествующем, при диаметре 6,5 мм — 16 и на еще более молодом обороте — 17. У *Cadoceras* на соответствующих по размеру оборотах оказалось 15, 17 и 18. Это различие указывает на более быстрый темп роста у микроконхов.

От сравнительно быстро или нормально растущих микроконхов необходимо отличать очень замедленно растущих «карликов», которые описывались обычно в составе карликовых угнетенных форм. К. П. Фогель (1959) на большом материале с помощью кривых роста убедительно показал,

что описываемый им карликовый вид *Polyptychites pumilio* из валанджских черных глин Северной Германии с диаметром до 30 мм рос замедленно. На первых четырех оборотах у него 64 септы, а нормально растущий вид имеет 56 септ. У описываемых К. Д. Клаузеном (1969), «карликов» девонского рода *Manticoceras* из Рейнских сланцевых гор с диаметром около 12 мм на первых четырех оборотах оказалось 63 септы против 45 у нормально растущего вида. Примечательно, что в обоих примерах на первых двух оборотах учащения перегородок не отмечаются. Возможно, это связано с иными условиями жизни и развития молодежи, вылупившейся из яйца.

А. Г. Халилов (1964) обнаружил в барремских глинах юго-восточного Кавказа пиритизированные ядра взрослых аммонитов из родов *Phyllopacyceras*, *Euphylloceras*, *Lytocegas* с диаметром 7—10 мм. М. А. Берчине (1969) описал в верхнетриасовых слоях в окрестностях Будапешта «карликовую фауну» аммонитов от 4 до 10 мм в диаметре. При обсуждении природы карликовости (Хелл, 1965) обычно отдается предпочтение модификациям в неблагоприятных условиях, которые на аммонитах сказываются сильнее, чем на типичных бентонных беспозвоночных (Фогель, 1959). Но нельзя забывать, что модификации прокладывают путь для эволюционных изменений.

Итак, микроконхи имеют малый размер не из-за малой скорости роста, а потому, что они относительно рано становились взрослыми и прекращали рост, карлики же оказались мелкими из-за медленности роста, несмотря на его продолжительность.

Из-за отсутствия кривых роста или данных о числе перегородок на оборотах нет ясности в том, что представляют собой (карлики или микроконхи) батский *Sphaeroceras tittbun Busck*, с диаметром около 5 мм (Ветцель, 1937), 32 вида *Symbites* из немецкого лейаса (Шиндевольф, 1961) с диаметром не более 16 мм и *Dovilleiceras cornelli d'Orb var. rugosae* из аптских слоев Кавказа с диаметром 11—13 мм (Никшич, 1915). (У всех имеются явные признаки конечных жилых камер).

Позднемезозойские микроконхи обладают целым комплексом признаков (ушки, развитая скульптура, приустьевого пережима и упрощенность лопастной линии), которые не позволяют видеть в них нектонных или планктонных хищников. Эти признаки скорее говорят за то, что они могли быть специализированными планктофагами, которые, находясь во взвешенном состоянии, отцеживали мелкий планктон. Может быть, ушки и нужны были для крепления особого аппарата для улавливания пищи из планктона.

**Мегаконхи** — крупные аммониты с диаметром, обычно превышающим 200 мм, с постоянным или продолжительным, но не так четко ограниченным ростом, как у макроконхов. Устье простое. Жилая камера занимает почти оборот и более. Характерные для макро- и микроконхов признаки ограничения роста (финальное сближение перегородок, конечные пережим и утолщение) и ясно выраженное раскручивание спирали пупкового шва здесь не наблюдаются. Поэтому в поздней стадии онтогенеза жилая камера мало отличается от предыдущего оборота фрагмокона, либо отличия относятся преимущественно к скульптуре.

Все же признаки окончания роста удается заметить у некоторых мегаконхов. Так, на экземпляре *Epirigatites nikitini* (Mich.) из Глебова с диаметром 47 см при жилой камере, занимающей почти полный оборот, но без устья, на последнем отрезке камеры (протяженностью не более  $\frac{1}{5}$  оборота) заметен слабый отход пупковой спирали от нормального завивания. Кроме того, на этом отрезке место грубых дихотомических ребер заняли все более учащающиеся простые ребра — линии нарастания. Эти признаки были обнаружены и на другом, менее полном экземпляре с устьем.

У многих мегаконхов в позднем онтогенезе происходит сглаживание скульптуры, например, на образце *Elatmites mutatus* (Taut.) из Рязанской области с диаметром около 40 см видно, что скульптура в виде пологих редких складок — ребер постепенно сглаживается еще до начала жилой камеры.

Другие мегаконхи, например, аптский *Ammonitoceras* с Кавказа в конце онтогенеза взамен частых ребер строит очень грубые и редкие одиночные ребра, разделенные глубокими «пережимами». На образце с диаметром 64 см музея МГУ в пределах жилой камеры, занимающей половину оборота, видно 12 таких ребер, а на предшествующей половине оборота — 33 ребра на пупковой стенке (41 на вентральной стороне). Из упомянутых 12 ребер два последних сближены.

Для многих мегаконхов в позднем онтогенезе характерна замена ранее более сложных пучковых ребер простыми дихотомическими. Так происходит у упомянутого выше эпиригатитеса, то же наблюдается у очень крупных *Virgatites virgatus* (по А. О. Михальскому, 1890). Наконец, у некоторых мегаконхов, например, у *Laugites*, возрождается и усиливается ранее утраченная скульптура.

В литературе нет данных об измерении расстояний между перегородками на протяжении всего онтогенеза у мегаконха. Подсчеты числа перегородок по оборотам у двух видов *Laugites* из Глебова Рыбинского района показывают, что

обычно на обороте с диаметром около 40—50 мм число перегородок увеличивается сравнительно с предшествующими оборотами, что, по-видимому, связано с началом репродуктивного периода. На последующих оборотах число перегородок снова сокращается, но отмечается неоднократное временное сближение перегородок (иногда разделенное интервалом в 11—12 камер), возможно, отвечающее половым циклам.

Мегаконхи отличались, по-видимому, тем, что у них интенсивный рост продолжался долго, может быть, всю жизнь. Относительно поздно начинающееся размножение было так сбалансировано с ростом, что не вызывало больших задержек в нем. Возможно, они производили относительно мало половых продуктов, но продолжительность жизни и многократность размножения компенсировали этот недостаток. Неясно, сохранялась ли у них способность к размножению до конца жизни или, как у рыб, происходила, наконец, деграция половых желез, хотя рост и продолжался. Не исключено, что последний оборот некоторых мегаконхов с признаками реверсии скульптуры строился уже в старости.

Итак, у многих групп позднемезозойских аммонитов наряду с микро- и макроконхами жили еще мегаконхи. Для объяснения их сосуществования совершенно необязательно прибегать к теории полового диморфизма. У современных животных и растений в порядке адаптивной радиации развились формы разных размеров и длительности жизни. Даже у таких гигантов живой природы, как эвкалипты и слоны, выявлены карликовые виды. При этом крупные и мелкие формы часто живут рядом. Это относится и к человеку. В Африке пигмеи с ростом 138 см живут рядом с племенем, имеющим в среднем рост 182 см.

А. Н. Голиков (1963, стр. 24) отмечает распространение в бореальных северотихоокеанских водах у азиатских берегов ряд видов брюхоногого моллюска рода нептуния с разными размерами раковины. Среди них вид с высотой раковины 210 мм и вид, у которого высота раковины не превышает 75 мм. По его мнению, «эти различия в размерах раковин у видов, обитающих в сходных экологических условиях, объясняются, очевидно, наличием у них разных типов ассимиляционно-диссимиляционных процессов».

По мнению многих исследователей, у микро- и макроконхов построением последнего оборота с конечной жилой камерой еще только достигалось состояние зрелости и начинался репродуктивный период неизвестной продолжительности (Хельдер, 1955, 1960; Калломон, 1963, стр. 25; Мюллер, 1970, стр. 384; Дэвис, 1973, стр. 31—32). При этом ссылаются нередко на пример современного наутилуса, который стано-

вится зрелым лишь с окончанием роста раковины. Но существует и другое мнение (Маковский, 1962; Кулицкий, 1974), по которому конечная жилая камера — признак старческой. Она строилась не в начале, а в конце репродуктивного периода, незадолго перед смертью. В интерпретации Ц. Кулицкого (1974, стр. 218) само сокращение длины конечной жилой камеры (см. выше, стр. 26) у изученных им микро- и макроконхов из рода *Quenstedtoceras* есть следствие уменьшения объема тела за счет деградациии половых желез. Одна депрессия (сближение перегородок) в кривой роста у микроконхов (самцов) и две у макроконхов (самок) — следствие замедляющего рост полового цикла. Финальное же сближение перегородок — уже явление пострепродуктивное. Таким образом, по Ц. Кулицкому, микроконхи размножались один раз в жизни и погибали в возрасте 2-х лет, а макроконхи погибали 3-х лет, после второго размножения, и происходило это в осенне-зимний период. К таким заключениям Ц. Кулицкого привело неосмотрительное применение метода актуализма и полного перенесения на аммонитов того, что свойственно современным головоногим моллюскам, в частности, некоторым кальмарам.

При сопоставлении современных организмов с вымершими нельзя упускать из виду важной закономерности эволюции — увеличения темпа роста и продуктивности животных, сформулированной Г. И. Шпетом (1971). Он убедительно показал, что «в пределах многих систематических групп хорошо прослеживается смена в истории Земли медленно растущих, мало продуктивных форм, формами быстро растущими, более продуктивными». Биологический прогресс испытывают формы с быстрым ростом и созреванием. У них при прочих равных условиях чаще происходит смена поколений и быстрее проявляется действие естественного отбора. Геологически древние формы по сравнению с более молодыми и особенно современными были медленнее растущими. Такими являлись, вероятно, ископаемые головоногие по сравнению с современными.

Признаки конечных жилых камер, будучи, по Ц. Кулицкому, «геронтическими», не могли бы быть столь постоянными у каждого вида. Они бы «не настаивали так на своем существовании» (Дэвис, 1972, стр. 31). Ведь старческие признаки, формирующиеся в пострепродуктивный период, уже не подвластны контролю естественного отбора.

Массовая гибель аммонитов после кладки яиц не подтверждена данными о захоронении форм сходного размера в большом количестве, как это известно у белемитов.

«Нельзя... думать, что биология размножения современных головоногих дает прямые указания на биологию размножения ископаемых головоногих групп аммонитов. Во-первых, аммониты — давно исчезнувшая группа... Во-вторых, факты истории органического мира показывают, что даже очень близкие ископаемые родичи современных нам форм нередко существенно отличаются от последних по своим экологическим особенностям, по своей биологии. В-третьих, с точки зрения теории эволюции живой природы недопустимо думать, что ныне существующие формы по основным чертам своей биологии совершенно тождественны ископаемым предкам и родичам...» (Давиташвили и Химшиашвили, 1954, стр. 55).

Анализ кривых роста привел Ц. Кулицкого к важному выводу о начале репродуктивного периода у микроконхов и макроконхов еще до построения конечной жилой камеры. Мои наблюдения подтверждают этот вывод. Но, по моим представлениям, аммониты росли не так быстро, как считал Ц. Кулицкий. По-видимому, рост у них и у наутилоидей происходил в лунном ритме (Иванов, 1971), то есть 1—2 перегородки в месяц. Поэтому депрессия на кривой, соответствующая нескольким камерам, отвечает периоду размножения, за которым следует усиление роста и подъем кривой. Финальное сближение перегородок у рода *Quenstedtoceras* отвечает для микроконхов второму, а для макроконхов — третьему размножению и окончанию роста. После этого они не погибали, продолжали жить и размножаться. Аналогичные соотношения роста и размножения наблюдаются у изученной нами пары диморф. У *Cadoceras tschefkini* d'Orb. (макроконха) сближение перегородок, отвечающее первому размножению, происходит при диаметре около 18 мм. При таком диаметре у *Pseudocadoceras* (микроконх) образует уже финальное сближение перегородок. Таким образом, половая зрелость у *Cadoceras* могла начинаться до приобретения характерных для рода вздутой раковины и ослабленной скульптуры.

На кривой роста *Elatmites submutatus* Nik. (рис. 8) есть депрессия, которую можно связать с размножением. В таком случае следы менее развитых ушек на значительном удалении от конечного устья с вполне развитыми ушками приобретают смысл (см. выше стр. 32) как признак, связанный с половой зрелостью и размножением.

По старому закону увеличения роста в филогенетических ветвях крупные формы появлялись в конце ветвей, в итоге длительной эволюции. Несмотря на это, мегаконхи по ряду признаков оказываются наиболее архаичными в таксоне. Отсутствие признаков ограничения роста, четко выраженной конечной камеры и ее большая длина сближает их с палеозойскими предками. Гигантизм вовсе не всегда признак благополучия, благоприятности условий жизни. С. Р. Беттгер (1953) сообщает, что у некоторых брюхоногих крупные рако-

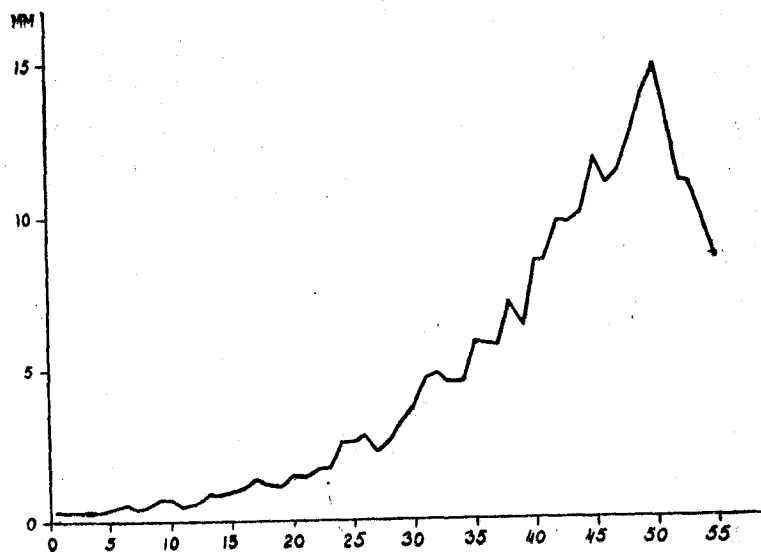


Рис. 8. Кривая роста микроконха *Elatmites submutatus* (Nik.) из Елатьмы, диаметр фрагмокона 50 мм; на ординате — расстояние между перегородками в мм, на абсциссе — номера перегородок.

вины вырастают при поражении половых желез паразитами. Крупный размер мегаконхов в какой-то мере — результат ослабления функции размножения.

Э. Филиппи (1901, стр. 21), изучая германских цератитов, подметил, что геологические древние формы были мелкие, а геологически более молодые — несравненно крупнее. Но и тем и другим в ходе онтогенеза свойственны три стадии изменения в скульптуре. У первых процесс осуществляется на 4-х, а у вторых — на 8-и оборотах. Это явление у крупных цератитов он назвал «растягиванием онтогенеза». Еще раньше А. О. Михальский (1890) при изучении волжских перифинктид встретился со сходными явлениями. Он обнаружил, что в онтогенезе у видов с небольшой раковиной, например, у *Virgatites pusillus* (Mich.) и *V. pallasianus* (d'Orb.), имеются те же стадии в развитой скульптуре, что и у более крупного вида *V. virgatus* (Buch.), но в сокращенном, сжатом состоянии. Сокращению (выпадению) особенно подвержена виргатитовая стадия, вообще средняя, а не начальные и конечная стадии.

Приведенные наблюдения касаются разных видов. Но и внутри одного и того же вида у мегаконхов надсемейства *Perisphinctacea* нередко возникали модификации, а может

быть, расы, которые заканчивали рост при размерах, значительно меньших предельного. Так, у *Laugeites glebovensis* Ivanov из средневожских слоев у с. Глебово взрослые раковины достигают диаметра 300 мм. Но здесь же встречаются полные раковины с признаками окончания роста (появление вторичной скульптуры, изменение наклона пупковой стенки) при диаметре, вдвое меньшем названного. Имеется учащение нескольких последних перегородок, а общее их количество на последнем обороте фрагмокона достигает 20 и более при среднем 17. Эти раковины по размерам и свойствам приближаются к макроконхам.

Наличие очень крупных и сравнительно мелких, вполне взрослых форм отмечал А. О. Михальский (1890) у *V. virgatus* (Buch.) и *Epivirgatites nikitini* (Mich.) и считал их наследственными вариациями (рис. 4, ф. 3). Недавно Н. И. Шульгина (1972, стр. 142) в роде *Subcraspedites*, достигающем 200—250 мм в диаметре, описала вид *S. anglicus* из берриаса Сибири. На жилой камере небольших экземпляров этого вида при диаметре 55 мм так же, как у взрослых крупных, «умбональные ребра становятся реже и толще, а дополнительные сглаживаются».

Известные колебания конечного диаметра имеют место и у видов, относящихся к категории макроконхов. Принято считать, что у них и микроконхов они невелики, со стандартным уклоном 10% (Колломон, 1955, стр. 237; 1963, стр. 28). Но у *Cadoceras tschefkini* (d'Orb.) из Елатьмы мне известны образцы со следующими конечными диаметрами: 153 мм (Иванов, 1960, т. 11, стр. 389), 157 мм (музей ГУЦР), 108 мм (геолог. каб. ЯГПИ). Г. Хельдер (1955), изучая два вида *Orpelia* из юры, открыл явления микрогеронтии, то есть вступления в зрелое состояние при незначительном диаметре. Н. П. Михайлов (1966, стр. 49) отметил, что у *Pavlovia iatriensis* Ivanov из средневожских слоев на Восточном Урале «диаметр взрослых особей колеблется около 30—90 мм». Д. И. Иловайский (1917, стр. 8), описывая у этого вида сходство одновозрастных, в частности, взрослых раковин, при разном диаметре, предложил называть его *подобием*. В классической монографии Ф. Нейтлинга (1906, стр. 87—88) на основании точно определенных критериев зрелости установлено, что у верхнемелового *Indoceras baluchistanense* «величина взрослых экземпляров» колеблется от 55,5 до 131,7 мм.

Даже у относительно крупных микроконхов обнаруживаются колебания конечного диаметра. У *Elatmites submutatus* Nik.) из Елатьмы мной измерены следующие конечные диаметры: 88, 84, 73, 65, 64, 59 мм.

Как видно, внутривидовая изменчивость давала разнообразный материал для естественного отбора и распада вида на формы, расы и в конце концов на новые виды с разной продолжительностью роста и, как следствие, с разными размерами конечного диаметра. Дифференциация группы на мелкие, скороспелые (микро-), средние (макро-) и очень крупные, долго растущие (мегакоконхи) виды свидетельствует о разных путях достижения биологического прогресса и осуществления адаптивной радиации.

Задачу создания мелких и крупных форм решает не только природа, но и сельскохозяйственная практика. Трудом генетиков культурные злаки обогащаются новыми скороспелыми сортами карликовых размеров, но с большим колосом. Создаются гибриды быстро растущих рыб и пород деревьев. Антропология отмечает явную тенденцию к увеличению роста и долголетия у людей.

Выяснение филогенеза микро-, макро- и мегакоконхов по группам — задача будущего. Сторонники теории полового диморфизма склонны представлять эволюцию диморфа в виде непрерывных параллельных линий, напоминающих железнодорожные пути. Они входят на станцию парой и выходят из нее парой (Вестерман, 1964). Но факты все же свидетельствуют о том, что начало группе дает чаще средняя, похожая на макрококонха форма. От нее происходили микрококонхи с более «сжатым» онтогенезом и мегакоконхи с «растянутым» онтогенезом.

Дело осложняется еще тем, что макрококонхи у некоторых групп обладают биморфным онтогенезом. Их внутренние обороты несут признаки, которые у микрококонхов являются признаками взрослого состояния. Возникновение новых признаков происходило нередко на ювенильной, не утратившей пластичности стадии. Этот способ образования новых перспективных для эволюции признаков получил от О. Н. Шиндewolfа название протерогенеза. Вообще аммониты — превосходный объект для исследования взаимоотношения их онтогенеза и филогенеза, что я имел возможность отметить раньше (1971).

Как было сказано выше, педогенез — часто способ превращения биморфных макрококонхов в мономорфных микрококонхов. Ранняя зрелость и построение конечной жилой камеры у микрококонхов обрывали рост и развитие. Вероятно, таким способом уже в девоне от климения *Wosklumeria* с треугольным завиванием только на внутренних оборотах произошла *Eriwosklumeria* с треугольным завиванием на всех стадиях роста. («Основы палеонтологии», 1962, стр. 402—403). Выше отмечалось также, что мелкие формы от крупных возникают не только путем отпадения ко-

нечной стадии развития, но выпадением «средней стадии». Об эволюции путем своего рода надставок с увеличением размеров и построением лишнего оборота свидетельствуют описанные Р. В. Имле (1953) из келловей запада Соединенных Штатов *Keplerites mclearni* (стр. 25, табл. 15, 16, 17) и *K. montanus* (стр. 26, табл. 18). Эти кепплериты — мегакоконхи с конечным диаметром, превышающим 200 мм, строят раковину, как у типичных кепплеритов — макрококонхов с характерной для них сложной скульптурой и резким развертыванием спирали. Но рост раковины не останавливается и надстраивается еще один, девятый по счету, оборот, с примитивными бипликативными ребрами при очень широком пупке (рис. 9). Таким образом, макрококонх превратился в мегакоконха путем «надставки» лишнего оборота с признаками риверсии. Появляются эти мегакоконхи хронологически позже, чем типичные макрококонхи. Сходным способом возникали, по-види-

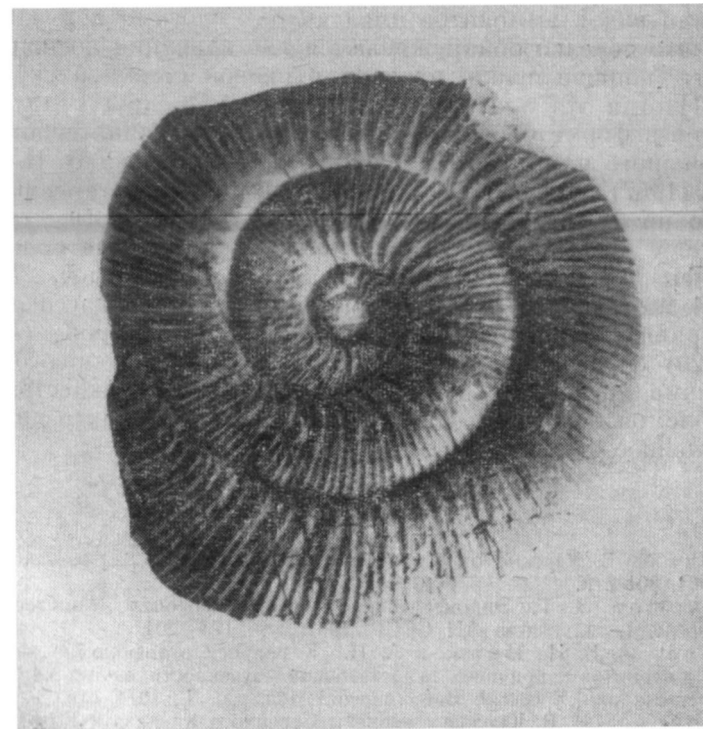


Рис. 9. Мегакоконх. *Keplerites mclearni* Im l a y, Запад США, жилая камера занимает более оборота (по Имле, 1953, табл. 15),  $\times 0,25$ .

тому, мегаконхи у *Virgatites virgatus* (Busch), отмеченные А. О. Михальским (1890, табл. 2, 3). Заметим, что Р. В. Имле (1953) описал также неизвестные на Русской платформе виды-мегаконхи в родах *Arcticoceras* и *Cadoceras*.

Изложенное свидетельствует о том, что дифференциация аммонитов по размеру, а вместе с тем и образу жизни, не может быть отнесена только за счет полового диморфизма. Она отражает более общие закономерности эволюции животного. Когда в микро- и макроконхах видят половые диморфы, то исходят из предположения, что у аммонитов они резко отличались по размерам. Между тем, самцы и самки у современных головоногих, как правило, не имеют больших различий в размерах. Исключение составляет едва ли не один аргонавт. Это относится и к большинству вековечных соперников головоногих — рыб. Более вероятно, что половой диморфизм существовал внутри известных нам видов микро-, макро- и мегаконхов и проявлялся не столько в разных размерах, сколько в пропорциях раковин. Каждый, кто при описании видов аммонитов имел дело со многими образцами, знает, что нередко обнаруживаются две вариации по ширине оборота, ширине пупка, наклону пупковой стенки и скульптуре. Иногда эти признаки комбинируются друг с другом. Отличие в форме оборота у самцов и самок характерно для современного наутилуса. Д'Орбиньи (1860), позже В. И. Аркелл (1957) допускали половой диморфизм у аммонитов именно по форме раковины. Советские палеонтологи, отмечающие у описываемых ими аммонитов возможные половые диморфы (Безносков, 1958, стр. 52, 55; Герасимов, 1969, стр. 94, 96; Захаров, 1969, 1970), следуют этому классическому варианту полового диморфизма. Ю. Д. Захаров (1969, стр. 120) справедливо замечает, что «проблему полового диморфизма цефалопод нельзя целиком отождествлять с проблемой больших и малых форм, как это принято делать в настоящее время».

### Литература

- Аркелл В. Юрские отложения земного шара. М., изд-во иностр. лит., 1964, 801 стр.
- Балашов З. Г. Эндоцератонидеи. — «Оси. палеонт.». Моллюски — головоногие, 1, М., изд-во АН СССР, 1962, стр. 173—204.
- Баранов В. Н., Иванов А. Н. К вопросу о тафономии верхнеюрских аммонитов и причинах недостаточной изученности жилых камер. — Тезисы докладов XX сессии Всес. палеонт. общ-ва. Л., 1974, стр. 3—4.
- Безносков Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Л., Гостоптехиздат, 1958, 118 стр.
- Бляхер Л. Я. Эрнст Геккель. К пятидесятилетию со дня смерти. — Онтогенез, 1, № 1, стр. 98—100.

- Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи. II Гоннотиты. М., «Наука», 1971, 216 стр.
- Бодылевский В. И. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik. — Ежегодник Русск. палеонтол. общ-ва, т. V. Л., 1925, стр. 61—90.
- Борисяк А. А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. — Избранные труды. М., «Наука», 1973, стр. 119—158.
- Гексли Дж. С. и де Бер Г. Р. Основы экспериментальной эмбриологии (1934). Перевод с английского. М.-Л., Биомедгиз, 1936, 467 стр.
- Герасимов П. А. Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М., «Наука», 1969, 144 стр.
- Глазунова А. Е. Словарь терминов морфологических элементов раковин аммоноидей. Л., 1965, 28 стр. (ВСЕГЕИ).
- Глазунова А. Е. Палеонтологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Поволжья. М., «Недра», 1973, 200 стр.
- Голыков А. Н. Брюхоногие моллюски рода *Nertunea* Bolten. — Фауна СССР. Моллюски, V, в. 1. М.-Л., изд-во АН СССР, 1963, 217 стр.
- Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.-Л., изд-во АН СССР, 1948, 575 стр.
- Давиташвили Л. Ш. Теория полового отбора. М., изд-во АН СССР, 1961, 538 стр.
- Давиташвили Л. Ш. и Химшиашвили Н. Г. К вопросу о биологическом значении приустевых образований аммонитов. — Тр. сектора палеобиологии АН Груз. ССР, т. 2, 1954, стр. 45—64.
- Депере Ш. Превращения животного мира. П., 1921, 271 стр.
- Журавлева Ф. А. Девонские наутилоидеи. Отряд *Discosorida*. М., «Наука», 1972, 308 стр.
- Захаров Ю. Д. Проблема полового диморфизма ископаемых цефалопод. — Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969, стр. 108—129 (Дальневост. геол. институт).
- Захаров Ю. Д. Раннетриасовые *Olenekites* и *Keyserlingites* р. Оленек. — Триасовые беспозвоночные и растения востока СССР. Владивосток, 1970, стр. 5—39 (Дальневост. геол. институт).
- Иванов А. Н. К вопросу о так называемой «профетической фазе» в эволюции *Kosmoceratidae*. — Бюлл. М. общ-ва исп. природы, отд. геологии, 20, 1—2, 1945, стр. 11—32.
- Иванов А. Н. О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras*. — Сборник трудов по геологии и палеонтологии. Сыктывкар, (АН СССР, Коми филиал), 1960, стр. 378—392.
- Иванов А. Н. Биогенетический закон в палеонтологии. — Матер. по истор. хим. и биол. XIII Международн. конгресс по истории науки. М., «Наука», 1971, стр. 25—26.
- Иванов А. Н. О некоторых возрастных изменениях раковин аммонитов. — Бюлл. М. общ-ва исп. природы, отд. геологич., 46, № 2, 1971.
- Иванов А. Н. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих. — Учен. зап., вып. 87. Геология и палеонтология. Ярославль, 1971, стр. 127—130 (ЯГПИ).
- Иванов А. Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов — Ученые зап., вып. 87. Геология и палеонтология. Ярославль, 1971, стр. 76—119.
- Иванов А. Н. К вопросу о планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. Тезисы докладов XIX сессии Всес. палеонт. общ-ва. Л., 1973, стр. 25—26.
- Иловайский Д. И. Верхнеюрские аммониты Ляпинского края. М., 1917, 180 стр.
- Иловайский Д. И. Руководство по палеозоологии беспозвоночных, ч. 1, М.-И., ОНТИ, 1974, 222 стр.
- Крыжановский С. Г. Принцип рекапитуляции в условиях исто-



А. Н. ИВАНОВ и Х. А. СТУМБУР

### О СТАДИЯХ РОСТА РАКОВИНЫ У СОВРЕМЕННОГО НАУТИЛУСА

В статье излагаются результаты исследования двадцати распиленных в медиальной плоскости раковин *Nautilus pompilius* L. Кривые роста и их анализ представляют существенный интерес для сравнения с данными о росте, полученными тем же методом измерения длины воздушных камер у ископаемых наутилоидей и аммоноидей.

#### МЕТОД И МАТЕРИАЛ

На возможность получения информации о росте раковины у наутилид при измерении расстояний между перегородками обратил внимание еще В. Н. Шиманский (1948). Он измерял септальные углы (угол, образованный касательными к двум соседним септам) в фрагмокоме современного наутилуса и некоторых меловых наутилид и указал на особенности размещения септ в первом обороте — редукцию высоты у камер, построенных после выхода из яйца. В более поздних работах по этому признаку им были определены границы эмбриональной раковины у других наутилоидей. У аммонитов хорошо известно сближение септ у основания конечной жилой камеры. Г. Хельдер (1952) и Э. Эхсле (1958) сделали первую попытку отразить это явление в графиках. Имея дело с обломками раковин, они по оси ординат откладывали расстояние между септами в мм, а по оси абсцисс — высоту оборота раковины.

О начале систематического исследования закономерностей роста у головоногих, обладающих фрагмоконом, можно говорить лишь после того, как К. П. Фогель (1959) у аммонитов и Х. А. Стумбур (1960) у наутилоидей и аммонитов стали измерять расстояние между перегородками на протяжении

всего флагмокона и отображать их в соответствующем графике. Метод с успехом применялся в работах У. Лемана (1966, 1969), Г. К. Кабанова (1967), К. Д. Клаусена (1969), Ю. Д. Захарова (1970), А. Г. Мюллера (1970), У. Байера (1972, 1972 а), Ц. Кулицкого (1974) и других исследователей.

К сожалению, между исследователями нет пока согласия ни в способах измерения длины воздушных камер, ни в способах их графического отображения. Большинство измеряет расстояния между перегородками на внешней стороне раковины в мм, некоторые же исследователи (Байер, Кулицкий) — септальный угол в градусах, что возможно лишь в спирально свернутых раковинах. Те и другие измерения наносят, как правило, на оси ординат. По оси абсцисс, при хорошей сохранности, когда имеется возможность измерить камеры, начиная от протоконха, Х. А. Стумбур (1960, 1975) предложил наносить порядковый номер камеры, а А. Г. Мюллер (1970) поступает так же, но счет перегородок ведет от жилой камеры. У. Байер (1972 а) предпочитает рассматривать септальные расстояния как функцию радиуса и наносит на абсциссу радиус раковины в мм. Он показал, что нарушения в росте сказываются не только в уменьшении септальных расстояний, но и в понижении спирали. К. П. Фогель септальные расстояния исследовал в зависимости от суммы ширины и высоты оборота.

Эти расхождения свидетельствуют о недостаточной разработанности теоретических основ метода, следствием чего являются трудно сопоставимые результаты разных авторов.

Продолжая уже имеющийся в отечественной литературе опыт (Стумбур, Захаров), мы при составлении графиков наносим септальные расстояния в мм на оси ординат, а на оси абсцисс — порядковый номер септ. Нам представляется, что при таком построении кривая будет хорошо отражать изменения линейного прироста раковины на устьевом краю в течение всего периода роста. Не исключено, что время, прошедшее между построением двух соседних септ, приблизительно одинаково, независимо от величины интервалов между ними.

Если нарастание раковины происходило ежедневно, то слойки во время построения очередной перегородки должны быть тоньше. В литературе имеются указания о двух типах ритмичности линий нарастания у нижнепенсильванских наутилоидей (15 и 30 слойков) и сходной периодичности (14 и менее слойков) у современного наутилуса (Пеннель и Макклинток, 1968, стр. 12). Д. Рауп и С. Стэнли (1971) в недавно переведенных на русский язык «Основах палеонтологии» утверждают, что наутилус «растет очень быстро: примерно каждые две недели появляется новая перегородка» (1974, стр. 177). Биологический ритм с периодом 30 и 15 суток

можно назвать лунным. Следовательно, перегородки у наутилуса строятся в лунном ритме. Разнообразные факты, касающиеся роста аммонитов, также позволяют предполагать у них лунный ритм в построении перегородок (Иванов, 1971).

У аммонитов и ископаемых наутилид, когда нет возможности начать измерение от протоконха, целесообразно измерять септальные расстояния и строить кривые в обратном порядке, с нумерацией от жилой камеры. Для фрагментов есть смысл относить септальные расстояния к высоте оборота.

Материалом для настоящей работы послужили измерения септальных расстояний у 20 раковин *N. pompilius* и одной *N. macromphalus*, сделанные Х. А. Стумбуром (1975). Составленные по ним таблицы важнейших параметров (табл. 1) и кривые для каждой раковины (в качестве примера приводим рис. 1) позволили дать ниже следующий анализ роста раковины.

#### АНАЛИЗ КРИВЫХ РОСТА

Зафиксированное в кривых изменение септальных расстояний в раковине на протяжении всего онтогенеза есть следствие непостоянства в росте раковины. Значит, мы можем назвать их кривыми роста (рис. 1). Исследование кривых привело к следующим общим выводам о росте *N. pompilius*:

1. Начальная камера обычно имеет длину 0,35—0,4 мм с колебаниями от 0,3 до 0,6 мм. Отклонения не сказываются заметно на последующих параметрах раковины.

2. Длина последующих пяти камер сильно увеличивается. Наибольший прирост у 15 экземпляров падает на 4-ю камеру. Следовательно, эмбриональная раковина росла особенно быстро между построением 3-й и 4-й перегородок. У трех экземпляров наибольший прирост приходится на последующую, 5-ю камеру. Увеличение длины продолжается до 6-й камеры включительно. Она на кривой составляет вершину — пик эмбрионального роста.

3. Резкое падение длины происходит в 7-й камере и достигает минимума у всех изученных экземпляров, кроме одного, на 8-й камере. Она составляет основание «редукционного рва». Длина 9-й камеры увеличивается, но рост далеко не достигает того темпа, который был в эмбриональном периоде. Потребуется длительный период времени для того, чтобы абсолютная длина воздушной камеры снова достигла длины, бывшей у 6-й камеры. Это, судя по изученным экземплярам, происходит обычно не раньше 18-й, с колебаниями от 15-й до 21-й камер. Если начало этого периода

замедленного роста четко определяется по редукции длины после 6-й камеры у всех экземпляров, то момент его окончания уже не связан с камерой одного и того же номера. Устойчиво интенсивный рост, дающий круто поднимающуюся

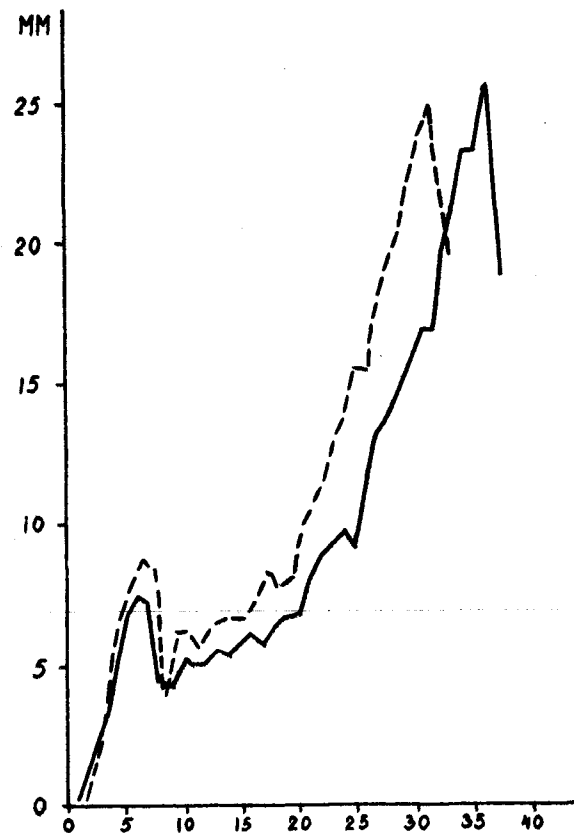


Рис. 1. Кривые роста раковины *N. pompilius* L.; пунктирной линией — тахиморфный (№ 12), сплошной — брадиморфный (№ 3) экземпляры; на ординате — расстояние между перегородками в мм, на абсциссе — порядковый номер перегородок.

вверх кривую, начинается не раньше 19-й и не позже 25-й камер. Это происходит обычно уже после того, когда перекрыта длина 6-й камеры.

Для периода замедленного роста характерна также самая большая в онтогенезе раковины неравномерность роста. Кривая образует зубцы, направленные то вверх, то вниз. Если не считать всегда выраженной первичной редукции длины

в 7-й и 8-й камерах, на протяжении периода до пяти раз происходит падение абсолютной длины или развитие последующей камеры происходит без прибавки в длину. У экземпляра № 9 редукция длины произошла четыре раза: на 11-й, 13-й, 15-й, 19-й камерах. У № 10 это случилось уже на 14-й, 17-й и 20-й камерах, да еще 10-я и 11-я камеры имеют равную длину. Попытка выявить в этих падениях значения длины камер закономерную, обязательную для всех особей повторяемость ни к чему ни привела. Экземпляры № 14 и № 4, замедлив темпы роста, обошлись без этих падений. Экземпляр № 16 имеет только одно падение на 12-й камере.

В самом конце периода привлекает внимание падение (рис. 1), выходя из которого и круто поднимаясь вверх, кривая уже вступает в область следующего периода. Но это падение выражено все же меньше, чем у половины исследованных экземпляров, и в нем едва ли можно видеть проявление обязательного на границе двух периодов снижения скорости роста.

4. В следующем периоде, который можно назвать периодом интенсивного, устойчивого роста, все же обычно не обходится без кратковременных замедлений в скорости роста, которые сказываются лишь на одной камере. Последующая же камера как бы в компенсацию недобора длины в предыдущей камере обязательно резко увеличивается. Так, у экземпляра № 14 28-я камера имеет длину 18 мм, 29-я снижается до 17 мм, а 30-я повышается до 20 мм. Нередко наблюдается даже не снижение длины, а равенство ее с предыдущей, с последующей компенсацией. Такой характер изменений в темпе роста свидетельствует о его случайности. То же наблюдается и в кривых роста аммонитов. Мы предлагаем называть это явление **правилом компенсации**. У изученных экземпляров это явление наблюдается в данном периоде от одного до трех раз, но может и вообще не быть (экземпляры № 13, № 17).

5. Камера с наибольшей длиной увенчивает на кривой «пик зрелости». У изученных экземпляров такой камерой в самом раннем случае является 30-я, а в самом позднем — 37-я.

6. После достижения максимальной длины начинается падение, редукция длины, выражающаяся в сближении перегородок перед началом жилой камеры. Это явление можно назвать по аналогии с аммонитами конечным или финальным сближением перегородок или финальной редукцией длины камер. При этом уменьшение длины камер, как правило, происходит постепенно. За камерой максимальной высоты (у изученных экземпляров она имеет 23,0—27,5 мм, а в виде исключения у экземпляра № 13 только 21 мм) у че-

тырех экземпляров следуют камеры такой же длины, у одиннадцати они ниже на 0,5—3,5 мм и только у трех — резко снижаются на 6—10 мм. У особей, успевших до своей гибели завершить развитие раковины, за ней следует камера, длина которой меньше, чем у камеры с максимальной длиной, на 5—13 мм. Но здесь бывают исключения: у экземпляра № 2 она меньше всего на 1,8 мм.

## СТАДИИ РОСТА

В онтогенезе раковины не обнаружено ритмично повторяющихся учащений перегородок, которые были бы отделены приблизительно одинаковыми интервалами и могли бы свидетельствовать о сезонных замедлениях роста и замедлениях, обусловленных циклами размножения. Это отсутствие объясняется, во-первых, тем, что наутилус живет в теплом море, где сезонных понижений температуры, влияющих на рост раковины, не происходит, во-вторых, он растет, по-видимому, очень быстро. Закончившая рост раковина имеет 2,5—3 оборота и от 32 до 40 перегородок. Согласно упомянутым выше сообщениям о построении перегородок через каждые полмесяца, весь фрагмокон может быть построен за полтора года, включая перегородки его начальной части, построенные еще в яйце. Если здесь действует лунный ритм, то возможно построение перегородок с месячным интервалом, то есть в течение трех лет. Но и в этом случае трудно допустить размножение до окончания роста. Поэтому финальное учащение перегородок происходит, по-видимому, не в старости, а после достижения животным половозрелого состояния, затормозившего и прекратившего рост раковины навсегда.

В литературе имеются указания о том, что наутилус достигал половой зрелости после окончания роста раковины (Вилли, 1902; Стенцель, 1964). И все же требуются точные прямые наблюдения. Необходимы они и для уточнения вопроса об эмбриональной стадии. Общепринятое мнение, по которому резкая редукция длины 8-й камеры является следствием выхода из яйца, подтверждается наблюдениями Р. А. Дэвиса и В. Мохортера (1973), которые на глубине 1—1,25 м обнаружили 5 раковин диаметром 22,3—26,1 мм частью живых, частью пустых. Пустые имели семь перегородок, но еще не обладали пережимом. Живые имели пережим и 8 или 9 перегородок. Следовательно, 7-я перегородка могла быть построена до выхода из яйца и до образования «непионического пережима». Пережим возникал не сразу после выхода из яйца. Труднее примирить упомянутые наблюдения с данными и соображениями Р. Эйхлера и Г. Ришtedта (1966) по изменению изотопного состава углерода и

кислорода в перегородках и стенках раковины. Изотопный состав 8-й перегородки и соответствующей им по времени раковины (между 12-й и 13-й перегородками) свидетельствует о понижении температуры среды и заставляет предполагать перемещение молодежи, вылупившейся из яйца, на более значительную глубину.

Исходя из морфографических данных, почерпнутых из анализа кривых, с учетом сказанного, мы предлагаем подразделение роста моллюска на следующие стадии:

### I. Эмбриональный период

1. Эмбриональная стадия охватывает первый оборот раковины до первичного пережима и шесть или семь первых камер. Они построены в яйце. Теоретически допустимо, что седьмая перегородка построена еще в яйце. Недостаток питательных веществ и снижение темпа роста, зафиксированное в резком уменьшении длины 7-й камеры по сравнению с 6-й, могло происходить уже в яйце, непосредственно перед выклевом. Остальные перегородки, разместившиеся в первом обороте, относятся по времени своего построения к следующей стадии.

### II. Постэмбриональный период

2. Раннеювенильная стадия начинается после выхода из яйца, вызвавшего резкое замедление скорости роста раковины и сильную редукцию длины 8-й камеры. Отличается очень медленным и неравномерным ростом, во время которого длина камер может еще не раз подвергаться редукции. Охватывает почти весь 2-й оборот и камеры с 8-й приблизительно по 21-ю. Примерно до 19-й камеры высота их все еще остается меньшей, чем у 6-й.

3. Ювенильная (позднеювенильная) стадия не имеет резких границ с предыдущей стадией. Отличается устойчиво интенсивным ростом, иногда с незначительными случайными колебаниями, выражающимися в уменьшении длины той или иной камеры, которое сразу же компенсируется резким увеличением длины последующей камеры. Охватывает третий, последний оборот, исключая предустьевую часть, выросшую позже, и около 10 камер. С точки зрения гипотезы лунного ритма стадия продолжалась менее года.

4. Зрелая стадия достигается построением камеры с максимальной длиной, после которой строятся одна или две, редко три камеры, испытывающие финальную редукцию длины. Первая из них обычно еще мало отличается или даже не отличается от максимальной, а вторая, если она есть, уже на сантиметр меньше максимальной. Так как скорость роста сильно замедляется с началом размножения, а потом и вовсе прекращается, то на эту стадию падает лишь последняя треть жилой камеры. Вступив в зрелость и осуществив первое

размножение, наутилус, по-видимому, продолжал жить и размножаться.

Жилая камера занимает несколько меньше половины оборота. Она отличается от фрагмокона по окраске. Фрагмокон покрыт коричневыми полосами. Они имеются в начале камеры, но остальная часть лишена окраски, и только у пупка имеются ее остатки. О том, что отсутствие окраски — признак конечной жилой камеры, свидетельствуют молодые экземпляры. У них, например, на экземпляре с диаметром 119 мм (ЗИН АН СССР, в Ленинграде, образец № 2) окраска имеется почти до самого устья.

На поверхности жилых камер, как правило, хорошо заметны следы периодического повреждения устьевого края в виде ломаных линий. При последующем росте поврежденный край подвергался починке и выравнивался, чтобы через некоторое время вновь наступила поломка. На описываемых образцах, к сожалению, специальных наблюдений этого явления не проводилось. На двух образцах, хранящихся в Ярославском педагогическом институте, в пределах жилой камеры можно видеть около 10 линий. Нельзя сказать, что они отделены одинаковыми интервалами. Ближе к устью эти линии делаются чаще. И все же напрашивается предположение: не связаны ли периодические поломки устьевого края с моментами построения перегородки, когда животному приходилось лежать (скорее «стоять» устьем вниз, т. к. фрагмокон тянул вверх). Следы повреждений имеются и на фрагмоконе. Повреждения неоднократно отмечались в литературе (Шиманский, 1948; Стумбур, 1960).

В проведенном выше разграничении стадий онтогенеза для каждой стадии определены: отрезок раковины (спирали), т. е. оборот или его часть, и перегородки, синхронные с данным отрезком раковины. Они обязательно в том или ином числе будут размещаться в раковине предыдущей стадии и, наоборот, часть оборота, входящего в данную стадию на протяжении, соответствующем возрастной длине жилой камеры, будет вмещать перегородки последующей стадии онтогенеза. Эта топографическая разобщенность отрезка раковины (оборота) и синхронных, соответствующих ему по возрасту перегородок характерна и для аммонитов, но, к сожалению, обычно упускается при описании онтогенеза раковины. Высота оборота или диаметр раковины, при которых нарисована лопастная линия, определяют только топографическое ее положение, а не возраст. Для оценки возраста важен номер камеры.

РОСТ И РАЗМЕР

Таблица 1

Параметры раковины *Nautilus pompilius* L

№№ п/п	Диаметр раков. в мм	Длина в мм			На какой камере достигается		Число камер с финальной редукцией	Общее число камер
		1-ой камеры	6-ой камеры	8(9) камер	длина 6-ой камеры	максим. длина		
1	153	0,3	8,0	3,2	21	35	2	37
2	174	0,4	7,6	3,4	20	36	2	38
3	178	0,4	7,6	(4,4)	21	37	1	38
4	142	0,3	7,1	3,7	17	31	1	32
5	161	0,6	5,9	3,9	18	34	—	35
6	153	0,4	8,1	3,4	18	33	2	35
7	138	0,4	8,0	3,5	16	30	—	30
8	150	0,4	8,1	3,4	18	32	1	33
9	155	0,4	8,6	3,8	20	33	2	35
10	149	0,4	8,7	3,2	18	31	1	32
11	161	0,4	8,5	3,6	19	32	2	34
12	158	0,4	8,8	4,2	20	32	1	33
13	149	0,4	7,3	(3,2)	20	37	1	38
14	154	0,4	7,7	3,8	19	32—33	1	34
15	156	0,4	8,0	3,7	18	35	1	36
16	173	0,4	9,3	3,6	20	34	1	35
17	180	0,4	7,8	3,5	17	33—34	1	35
18	177	0,4	7,8	3,6	20	37	1	38
19	177	0,4	8,7	3,3	18	35—36	1	37
20	176	0,4	7,4	3,3	20	37	2	39

Из таблицы (табл. 1) видно, что наиболее крупные раковины с диаметром между 170 и 180 мм имеют не менее 35 перегородок. Однако некоторые из них, возможно, еще не достигли предельного размера, т. к. имеют только одну камеру с финальной редукцией высоты. Конечный размер раковины, как и все мерные признаки, подвержен варьированию. В коллекции ЗИН АН СССР в числе десяти раковин есть экземпляр № 9 с диаметром 248 мм.

Материал, которым мы располагаем, позволяет сделать следующий общий вывод о росте и размере: размеры раковин, достигших зрелости, зависят от продолжительности роста, темпа роста и времени вступления в половозрелую стадию. Чем дольше растет раковина, тем больше в ней перегородок. Вступление в зрелую стадию прекращает рост. У экземпляров №№ 3, 2, 18, 19, 20, (табл. 1) раковина достигла диаметра свыше 170 мм не только потому, что они имели нормальные темп и условия роста, росли относительно долго, о чем говорит наличие 37—39 перегородок, но и потому, что у них стадия зрелости началась относительно поздно.

Экземпляр № 19 при 37 перегородках вступил в зрелость на 36-й камере. Кривые роста у экземпляров № 16 и № 17 показывают, что ни тот, ни другой не имели никаких задержек роста в ювенильной стадии и даже раннеювенильная стадия прошла у них без существенных задержек. Темп роста был высоким. Так, у № 17 уже на 17-й камере была достигнута длина 6-й камеры. Это позволило им, несмотря на сравнительно раннее вступление в стадию зрелости, на 33-й и 32-й камерах достигнуть диаметра 173 и 180 мм с большой длиной этих камер — 26,0 и 27,5 мм. Мелким оказались экземпляры №№ 4 и 10, их диаметры 142 и 149 мм. Зрелость у них наступила слишком рано, уже на 30-й камере, и прервался рост их. Оба имеют всего по 32 перегородки. Экземпляр № 13 рос долго, имеет 38 перегородок, вступил в стадию зрелости относительно поздно, на 37-й перегородке, ювенильную стадию прошел без всяких помех, но обладал низким темпом роста и потому диаметр раковины — всего 149 мм, а 37-я камера — с длиной лишь 21 мм.

ВАРЬИРОВАНИЕ СКОРОСТИ ОНТОГЕНЕЗА

Если номер камеры определяет возраст особи в момент построения этой камеры (и, может быть, даже число прожитых месяцев), то представляется возможным при сравнении разных экземпляров сделать выводы о варьировании номера перегородки, т. е. возраста, в котором происходит смена онтогенетических стадий, иначе сказать, составить представление о варьировании скорости онтогенеза, об отличиях медленно развивающихся — брадиморфных и быстро развивающихся — тахиморфных особей. Явление это было ранее рассмотрено у аммонитов (Иванов, 1945), а у наутилид, сколько нам известно, не отмечалось.

Из кривых и таблицы видно, что стадии раннего онтогенеза, в отличие от стадий позднего онтогенеза, строго детерминированы во времени. В конце эмбрионального периода строится самая длинная в первом обороте раковины камера, ею всегда является 6-я, начало редукции длины всегда падает на 7-ю камеру. Но после этого в ходе онтогенеза уже становятся возможными вариации. Даже момент наибольшей редукции длины камер по выходе из яйца у двух экземпляров отстает от нормы и проявляется не на 8-й, а только на 9-й камере. Чем позже стадия, тем шире варьирование. Переход от раннеювенильной к ювенильной стадии имеет уже значительный размах изменчивости. Наступление зрелости варьирует у изученных экземпляров от 31 до 37 перегородки.

Примером явно брадиморфной особи может служить экземпляр № 3 (рис. 1). Он имеет наибольшую редукцию на 9-й камере, переходит в юношескую стадию только после 25-й камеры и достигает зрелости на 36-й камере. Но при этом замедленный темп смены стадий не отражается на темпе его роста, и он достигает диаметра в 176 мм. Тахиморфным, быстро развивающимся оказался экземпляр № 12 (рис. 1). Он совершает переход в ювенильную стадию уже на 19-й камере, а достигает зрелости на 31-й камере, что и помешало ему достигнуть большого размера, хотя он и обладает нормальным темпом роста. Его диаметр — 158 мм. Здесь уже повышенная скорость онтогенеза, т. е. качественных превращений, в принципе не зависима от скорости роста, т. е. количественного изменения, сказывается на размере раковины. Раннее вступление в половозрелую стадию обрывает ее дальнейший рост.

### Литература

- Захаров Ю. Д. Раннетриасовые *Olenekites* и *Keyserlingites* р. Оленек (результаты исследования цератитов в прозрачных шлифах) — «Триасовые беспозвоночные и растения востока СССР». Владивосток, 1970, стр. 5—39 (АН ССР, Дальневост. научн. центр, Дальневосточн. геологич. инст.).
- Иванов А. Н. Изменчивость в скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления. — Палеонтологическое обозрение, вып. 5. М., изд-во АН СССР, 1945, стр. 3—7.
- Иванов А. Н. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих. — Учен. зап., вып. 87. Геология и палеонтология. 1971, стр. 127—133 (Яросл. пед. инст. им. Ушинского).
- Кабанов Г. К. Скелет белемнитид. М., «Наука», 1967.
- Рауп Д., Стэнли О. Основы палеонтологии. М., изд-во «Мир», 1974.
- Стумбур Х. А. О разных путях развития наутилоидей. «Изв. Акад. наук Эстонской ССР», Сер. физ.-мат. и техн. наук, № 4, 1960, стр. 368—377.
- Стумбур Х. А. Биометрическая характеристика раковины современного наутилуса. — Изв. АН Эст. ССР. Химия, геология, т. 24, № 1, 1975, стр. 80—90.
- Шиманский В. Н. Современный наутилулус и его значение для изучения ископаемых головоногих. — Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, т. 52. Кафедра геологии, вып. 3, 1948, стр. 77—151.
- Bayet U. Ontogenie der Liassischen Ammonitengattung *Bifericeras*. — *Paläontologische Zeitschrift*, Bd. 46, N 3/4, Stuttgart, 1972, S. 225—241.
- Bayet U. Zur Ontogenie und Variabilität des Jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum*. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, Bd. 140, N 3, Stuttgart, 1972, S. 306—327.
- Clausen C.-D. Oberdevonische Cephalopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge. II. Gephuroceratidae, Beloceratidae. — *Palaeontographica*, Abt. A., Bd. 132, Lief. 4—6, Stuttgart, 1969, S. 95—178.
- Davis R. A., Mohorter W. Juvenile *Nautilus* from the Fiji Islands. — *Journal Paleontol.*, 47, N 5, 1973, S. 925—928.
- Eichler R., Ristedt H. Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (Linné). — *Paläontologische Zeitschrift*, Bd. 40, N 3/4, 1966.

Hölder H. Über Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel jurassischer Ammoniten. — *Palaeontographica*, Bd. 102, Abt. A., Lf. 1—2, Stuttgart, 1952, S. 18—48.

Kulicki C. Remarks on the embryogeny and Postembryonal Development of Ammonites. — *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. XIX, N 2, Warszawa, 1974, s. 201—224.

Lehmann U. Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias — *Geschiebe*. — *Paläontologische Zeitschrift*, Bd. 40, N 1—2, Stuttgart, 1966, S. 26—55.

Lehmann U. Dimorphismus und Apophysen Ausbildung bei *Grammoceras doerntense* (Denekmann). (Ammonoidea, oberes Toaricum). — *Paläontologische Zeitschrift*, Bd. 43, N 3/4, 1969, S. 169—176.

Müller A. H. Über Lobendrängung und Ähnliches bei Ammoniten (Cephalopoda) insbesondere Ceratiten. — *Monatsberichte des Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, Bd. 12, N 5, Berlin, 1970, S. 374—390.

Oechsle E. Stratigraphie und Ammonitenfauna der Sonninien — Schichten des Filsgebirgs unter besonderer Berücksichtigung der Sowerbizone (Mittlerer Dogger, Württemberg). — *Palaeontographica*, Bd. 111, Abt. A, Lief. 1—4, Stuttgart, 1958, S. 47—129.

Pannel G., Macclintock C. Mollusk Shells and the History. — *Discovery*, 4, N 1, 1968, s. 3—12.

Stenzel H. B. Living *Nautilus*, pp. K59—K93. — *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, ed.), 1964. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, Lawrence, Kansas.

Vogel K.-P. Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea). — *Geologisches Jahrbuch*, Bd. 76, Hannover, 1959, S. 469—529.

Willey A. Contribution to the Natural History of the Pearl *Nautilus*. — *Zoological results* ... Pt. 6, 190, pp. 691—830, pls. 75—86, Cambridge University Press.

## Литература

1. Ломинадзе Т. А. Келловейские макроцефалитиды Грузии и Северного Кавказа. Изд-во «Мецниереба», Тбилиси, 1967.
2. Паришев О. В. До стратиграфії кавіівського келовею. Доп. АН УРСР, сер. Б, № 11, 1968.
3. Парышев А. В. Новые данные по изучению аммонитовой фауны Украины. Сб. «Вопросы геологии осадочных отложений Украины», изд-во «Наукова думка», Киев, 1972.

В. Н. БАРАНОВ

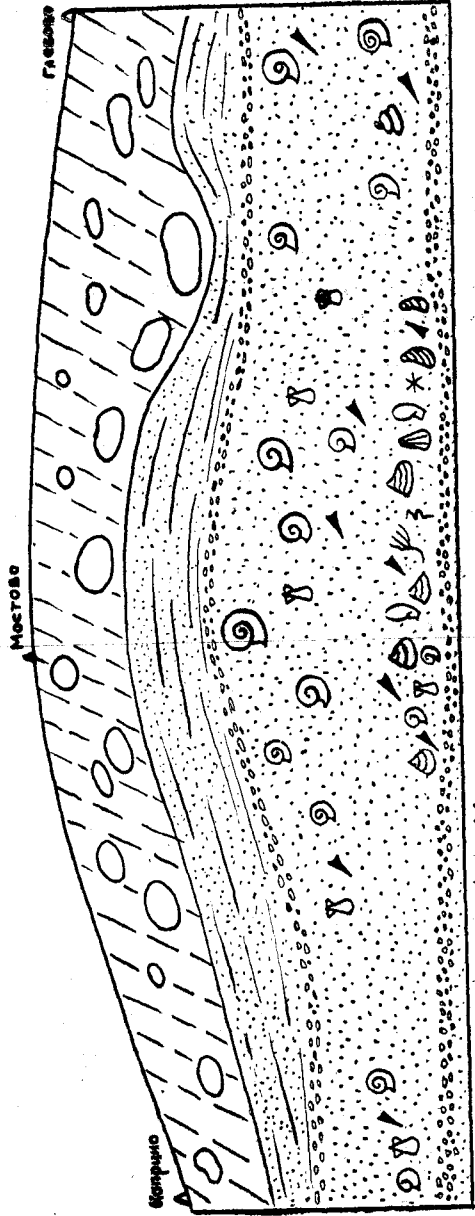
### К ВОПРОСУ О ПАЛЕОЭКОЛОГИИ ПОЗДНЕЮРСКИХ АММОНИТОВ





(на примере Ярославского Поволжья)

Верхнеюрские отложения Ярославского Поволжья издавна пользуются широкой популярностью. Особенно хорошо здесь представлена зона *Epivirgatites nikitini* средневожского подъяруса верхней юры. Слои этой зоны обнажаются в правом берегу р. Волги от с. Глебово до с. Коприно, расстояние между которыми около 10 км. Сложена зона кварцевыми песками, сцементированными окислами железа в песчаник. Подошвой зоны является фосфоритовый конгломерат, относящийся к зоне *Virgatites virgatus*; кровлей — фосфоритовый конгломерат нижнеготеривского возраста. В песчанике зоны *Epivirgatites nikitini*, мощность которого варьирует от 4 до 6 метров, в большом количестве находится фауна, в частности, аммониты. Это *Epivirgatites nikitini* Mich., *Laugeites stschurowskii* Nik., *Lomonossovella lomonossovi* Visch., *Epivirgatites bipliciformis* Nik., *Craspedites ivanovi* Geras., *Cr. nekrassovi* Geras. Наибольших размеров достигают раковины *Epivirgatites nikitini* — до 70 см в диаметре, *Laugeites stschurowskii* — до 35 см, *Lomonossovella lomonossovi* — до 30 см. Частая встречаемость и внушительные размеры аммонитов говорят о том, что жизнь их протекала в оптимальных условиях.

Прослеживая размещение аммонитов на десятикилометровом расстоянии, можно заметить, что в одних местах они встречаются единичными экземплярами, в других — обильно (см. рис. 1). В районе массового скопления аммонитов многочисленны и другие представители фауны — двустворчатые, брахиоподы, черви и др. Такое разнообразие фауны можно видеть на двухкилометровом участке между деревнями Захарьино и Мостово. Примерное соотношение различных групп

Размещение фауны в песчанках  
зоны „*Erivigatites nikitini*“ на участке  
сс. Глебово - Коприно.



- Условные**
-  Четвертичные отложения
  -  Нижнемеловые отложения
  -  Верхнеюрские отложения
  -  Фосфоритовый конгломерат

**Обозначения:**












-  Аммониты
-  Белемниты
-  *Buchia*
-  *Entolium*
-  *Pinna*
-  Двустворчатые (*Astarte*, *Trigonia*, *Mactromya*, *Dicranodonta* и др.)
-  Иглокожие
-  Губки
-  Плеченогие
-  Черви
-  Брюхоногие

Рис. 1.

Свободный бентос

Зарывающиеся формы

Донный бентос

Нектон

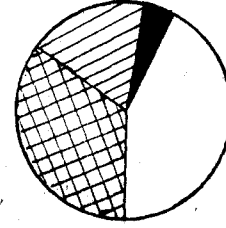


Рис. 2. Соотношение различных групп животных в ориктоценозе.

животных, захороненных здесь, можно выразить следующей диаграммой (рис. 2). Первостепенное значение имеют аммониты, двустворчатые и белемниты, представляющие в основном нектон или свободный бентос. Прикрепленный бентос представляют плеченогие (теребратулиды), губки, мшанки, некоторые двустворчатые (*Buchia*); к зарывающимся или полужарывающимся относятся *Dentalium*, *Pinna*, черви.

На фоне всего обнажения отмеченный участок (Захарьино — Мостово) представляет определенный ориктоценоз. При этом абioticкая среда ориктоценоза существенно не отличается от соседних участков. Она отображена разнозернистыми (преимущественно среднезернистыми) кварцевыми песками, глауконитовыми, сцементированными окислами железа с редкими конкрециями фосфорита.

Исключая последствия диагенеза, нетрудно себе представить, что дно позднеюрского моря на рассматриваемом участке представляло собой относительно мягкий субстрат. Одно из проявлений роли субстрата в экологии бентосных организмов — распределение механизмов питания. Известно, что для песчаного субстрата наиболее характерны сестонофаги (пожиратели взвеси). От типа субстрата во многом зависят также способы прикрепления и передвижения бентосных животных. Как считают Рауп и Стэнли (1974), видовое разнообразие бентоса весьма велико на субстратах, сложенных смесью ила и песка. Вышеуказанный тафоценоз в определенной мере подтверждает это положение. При незначительном количестве зарывающихся форм мы здесь встречаем обилие представителей бентоса и в первую очередь — двустворчатых моллюсков (*Astarte*, *Mactromya*, *Trigonia*, *Buchia*, *Dicranodonta* и др.). Среди них в количественном соотношении преобладают представители родов *Astarte*, *Buchia*. Они образуют скопления раковин, насчитывающие до сотни экземпляров. Раковины, как правило, целые, с хорошо сохранившейся скульптурой. Раковины бухий нередко имеют определенную ориентировку, что свидетельствует о захоронении их на месте



обитания. Хорошая сохранность скульптуры говорит о достаточно быстром захоронении. Многочисленны также и энтолиумы. В крупных скоплениях раковин энтолиумов часто встречаются и другие представители фауны. Единичные экземпляры *Entolium* главным образом встречаются в средней и верхней части песчаной толши. Об условиях обитания *Entolium demissum* (Phil.) В. А. Захаров пишет следующее: «Несмотря на очевидную эврибионтность энтолиума, благоприятным для его развития были хорошо аэрируемая прозрачная вода, близкая по солености к нормальной морской, и участки дна, покрытые мелкозернистым, хорошо сортированным песком. Свободный образ жизни способствовал, вероятно, выбору оптимальных условий для существования. Этим можно объяснить массовые скопления раковин энтолиумов в ракушечниковых песчаниках и глауконитовых песках нижнего кимериджа». (В. А. Захаров, 1966, стр. 35).

Песчаное дно явилось хорошим субстратом для поселения здесь плеченогих, губок, мшанок, червей, морских лилий (*Pentacrinus*), брюхоногих моллюсков и некоторых других животных.

Спектр биологического сообщества, экологические особенности различных групп животных, характер захоронения, свидетельствуют о том, что данный биоценоз обитал на дне неглубокого моря. Предположительно можно считать, что глубина достигала 50—70 м. Несомненно, что вода имела нормальную соленость, газовый режим. Определение палеотемператур на севере СССР для юрского и раннемелового времени (Берлин, Найдин, Сакс и др., 1966) показывают, что в волжское время температура морской воды на северной половине Русской платформы достигала 20°.

Эти условия оказались весьма благоприятными для обитания аммонитов. Все современные данные свидетельствуют о том, что раковины аммоноидей после смерти животного не перемещались на далекие расстояния. Поэтому осадки, в которых они захоронены, и другие органические формы, с которыми они находятся вместе, в известной мере отражают их экологию, т. е. условия жизни.

По вопросу экологии аммонитов интересные сведения даны в работе Циглера (Ziegler, 1967). Придерживаясь мнения ряда исследователей (Зейлахера, Шмидта и др.), Циглер считает, что многие аммониты не являлись nektonными животными верхних слоев воды, а держались преимущественно вблизи морского дна. В пользу этого вывода он приводит следующие данные.

1. Расселение определенных видов аммонитов часто ограничено малым пространством. При этом учитывается, что узкие границы распространения обнаруживаются также там,

где, вследствие незначительной глубины моря, могут возрастать ветровой дрейф и течения.

2. Имеются «локальные фауны», т. е. одновозрастные, представленные в разных местонахождениях одинаковыми видами, хотя с сильно отличной частотой нахождения.

3. Некоторые виды связаны с определенными фациями или встречаются в них особенно часто.

Циглер считает, что юные формы и взрослые животные находились вместе. Наши наблюдения, проведенные на вышеупомянутом обнажении, с этим мнением не согласуются. Рассматривая разрез (зону *Epirigatites nikitini*) снизу вверх, нетрудно заметить, что мелкие формы аммонитов сосредоточены в основном в нижней части слоя, до высоты 1,5—2 м от фосфоритового горизонта. Они находятся в скоплениях, образуя аммонитовые банки, или встречаются совместно с двустворчатыми. Локальное размещение аммонитовых скоплений говорит о том, что молодь аммонитов вела стайный образ жизни, тяготея к прибрежным участкам моря.

Выше по разрезу наблюдается резкое сокращение фауны. В средней и, особенно, в верхней части разреза мы видим только аммониты крупных размеров (15—50 см в диаметре), захороненные поодиночке; единичные, относительно крупные раковины *Entolium* и следы захоронения белемнитов в виде конусовидных полостей в породе, оставшихся здесь после растворения ростров. Вмещающая порода — песчаник — менее ожелезнена и сравнительно рыхлая. Обращает на себя внимание тот факт, что аммониты, *Entolium* и белемниты лежат строго горизонтально, т. е. раковины отмерших животных не подвергались активному перемещению придонным течением.

Неравномерное и качественно разное распределение фауны вверх по разрезу мы связываем с постепенным углублением моря. Это согласуется и с выводами Циглера. Он считает, что для глубин в 40—70 м наиболее характерны двустворчатые и аммониты. Аммониты составляют около 20—30% фауны. Это в основном перисфинктиды и аспидоцератиты. Среди двустворок характерны *Entolium*. На глубинах же в 80—100 м аммониты преобладают, двустворчатые сильно отстают назад. В бентосе играют роль брахиоподы, частично морские ежи, в отдельных местах нередко кремневые губки.

Некоторые расхождения между нашим материалом и данными Циглера в фаунистическом составе участков моря с различной глубиной, в частности, отсутствие в приглубой зоне брахиопод, иглокожих, губок, вероятно, связано с особенностями сохранности фауны в песчаных породах. Известно, что пески не являются хорошей средой для сохранности

в них фауны. Вода, легко проникая в них, растворяет известковые образования. Сохраняются лишь те раковины, вещество которых в процессе фоссилизации замещается фосфатом кальция, окислами железа или пиритом. В этом случае песок, окружающий раковину, превращается в плотный, сильно ожелезненный и фосфатизированный песчаник, который сохраняет раковину от дальнейшего разрушения. Такие железистые образования мы наблюдаем лишь вокруг крупных раковин или в раковинных скоплениях. По-видимому, на глубинах в 80—100 м густых поселений брахиопод, двустворчатых и др. не наблюдалось.

Изучение крупных аммонитов показывает, что захоронение их происходило в условиях малой подвижности воды. Об этом говорит горизонтальное положение раковин в слое (как аммонитов, так и *Entolium*), а также тот факт, что почти у всех аммонитов сохраняется жилая камера, а порой — и устьевые образования.

### Литература

Баранов В. Н. Фаунистический состав зоны *Epirvirgatites nikitini* в Ярославском Поволжье как один из показателей батиметрического режима бассейна. ЛГПИ им. А. И. Герцена. XIX Герценовские чтения. География и геология. Программа и тезисы докладов. Л., 1966.

Баранов В. Н. К истории позднеюрских морей в Верхнем Поволжье. Уч. зап. ЯГПИ им. К. Д. Ушинского, вып. 87. Геология и палеонтология. Ярославль, 1971.

Баранов В. Н., Иванов А. Н. К вопросу о тафономии верхнеюрских аммонитов и причинах недостаточной изученности жилых камер. «Тафономия, ее экологические основы. Следы жизни и их интерпретация». Тезисы докладов XX сессии Всесоюзного палеонтологического общества. Л., 1974.

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири. «Наука», М., 1966.

Берлин Т. Е., Найдин Д. П., Сакс В. Н., Тейс Р. В., Хабаров А. В. Климаты в юрском и меловом периоде на севере СССР по палеотемпературным определениям. Ж. Геология и геофизика, № 10, 1966.

Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию. Госгеолтехиздат. М., 1957. Основы палеонтологии. Моллюски-головногие. I. АН СССР. М., 1962.

Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. «Мир». М., 1974.

Ziegler В. Ammoniten — Ökologie am Beispiel des oberjura. Geologische Rundschau. 56, N 2, 1967.

Е. С. МУРАВИН

### ОСОБЕННОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ МЕЛКИХ АММОНИТОВ СРЕДНЕВОЛЖСКОГО ВРЕМЕНИ ПО НАБЛЮДЕНИЯМ У СЕЛА ГЛЕБОВО РЫБИНСКОГО РАЙОНА

Полевые наблюдения и сбор образцов проводились в Рыбинском районе у с. Глебово, д. Захарьино, д. Мостово в отвесных стенках песчаника зоны *Epirvirgatites nikitini*. Его мощность — от 3 до 6 метров, окраска темно-бурая, иногда зеленоватая, плотность средняя, минералогический и гранулометрический состав постоянный; преобладают мелкие окатанные зерна кварца и окислы железа. Кровлей песчаника служит нижнеготеривский фосфоритовый конгломерат. На расстоянии около двух метров и ниже от кровли встречаются конкреции более плотного и сильнее ожелезненного песчаника с разнообразной фауной беспозвоночных. Иногда эти конкреции изобилуют мелкими аммонитами; встречаются остатки сопутствующих беспозвоночных и древесина со следами сверлений древоточцев *Turnus waldheimii* (Ogd.) (Герасимов, 1955, Баранов, 1971). Из двустворок в конкреции характерны раковины *Entolium*, для которых мелкие аммониты, возможно, были пищей. В песчанике обычные *Epirvirgatites nikitini* (Mieh.), *E. bipliciformis* (Nik.), *E. lahusei* (Nik.), *Lomonossovella lomonossovi* (Visch.), *Laugites stschurowskii* (Nik.). Эпивиригатины достигают 0,5—0,8 м в диаметре (Герасимов, 1971). Захоронение крупных аммонитов описывалось ранее (Баранов, 1966; Баранов, Иванов, 1974). Заключенные в конкрециях мелкие раковины, по-видимому, принадлежат названным видам.

Для примера приводим описание одной из конкреций. Она имеет овальноуплощенную форму; длина — 20 см, высота — 15 см, ширина — 10 см. Состоит преимущественно из окатанных зерен кварца и его разновидностей, заключенных