АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
"ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ
ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ"

ИСКОПАЕМЫЕ ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ

Основные направления изучения

Ответственный редактор
академик *В.В. Меннер*

МОСКВА
"НАУКА"
1985

УДК 564.53

В.В. Друщиц, Е.С. Муравин, В.Н. Баранов

МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИН ПОЗДНЕВОЛЖСКИХ АММОНИТОВ CRASPEDITES И KACHPURITES ИЗ ЯРОСЛАВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

Два рода краспедитид — Craspedites и Kachpurites, морфогенез скелета которых описан в настоящей статье, относятся к семейству Craspeditidae, надсемейству Perisphinctoidea. Аммониты были собраны В.Н. Барановым и Е.С. Муравиным на правом берегу р. Волги у с. Глебово Ярославской области. Здесь на протяжении 8—9 км обнажаются отложения двух зон (Virgatites virgatus и Epivirgatites nikitini) средневолжского подъяруса, перекрытые маломощным (0,15—0,30 м) слоем фосфоритов, относимым к нижнему готериву (Аристов, Иванов, 1979). В горизонте фосфоритов встречаются перемытые конкреции разного возраста, в том числе и с поздневолжскими аммонитами, относимыми к родам Craspedites и Kachpurites; несколько экземпляров собрано на р. Черемухе из верхневолжских отложений (зона Kachpurites fulgens). Аммониты представлены преимущественно мелкими экземплярами диаметром 10—25 мм, реже крупнее. Мелкие экземпляры в большинстве своем были определены до рода, очень редко до вида. У многих полости гидростатических камер не заполнены ни осадком, ни вторичным минеральным веществом. Внутри фрагмокона сохранились септы, сифон и сопровождающие его структуры, цекум, фиксатор. Описание внутреннего строения аммонитов проводится по плану, принятому при описании средневолжских аммонитов (Друщиц и др. 1983), тем более, что формы сохранности одних и других очень близки (Баранов, и др., 1978). Часть описанных экземпляров хранится в монографическом отделе Музея землеведения МГУ под N 82, часть — в кабинете геологии Ярославского педагогического института.

Род Craspedites Pavlow, 1892

Материал. 50 экз., диаметром 1,68 — 25 мм (2—6 оборотов, иногда с частично сохранившейся жилой камерой), из отложений зон V.virgatus и E.nikitini (Craspedites ivanovi —16 экз., Craspedites sp. — 3 экз.) и из нижнеготеривского конгломерата (Craspedites sp. — 31 экз.). Гидростатические камеры обычно полые. Хорошо сохранились многие скелетные элементы, а у одного экземпляра — остатки кровеносных сосудов.

Протоконх средних или крупных размеров, веретеновидный шириной 0,77—0,84 (все измерения даны в миллиметрах), $Д^1$=0,42 — 0,64, $Д^2$=0,39—0,52; в медиальном сечении круглый, в поперечном — эллипсовидный (рис. 1, *а, е—ж*; 4, *а*).

Фиксатор средней длины (0,14—0,32) в форме конуса, ленты или трубки (рис. 1, *а,д—ж*).

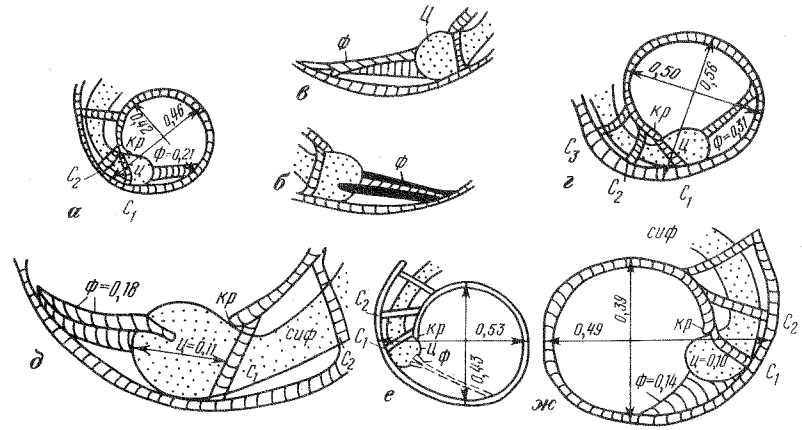


Рис. 1. Формы протоконха и фиксатора у представителей волжских краспедитид

а,д,ж, — Craspedites sp. (N 404/78, N 1/82, N 406/78); *е* — C.cf. ivanovi (N 399/78); *б—г* — Kachpurites fulgens (N 2/82, 3/82)

Цекум каплевидный или шаровидный, мелкий или средний, реже крупный, $Ц_1$=0,10—0,15, $Ц_2$=0,08—0,14; расположен почти целиком в полости протоконха и обычно за просептой переходит в сифон.

Сифон на 1-м обороте от центрального до субцентрального, в конце 2-го оборота — привентральный и на 3-м — вентрально-краевой (рис. 2.) Абсолютный размер сифона на 1-м обороте изменяется от 0,08 до 0,17, в конце 2-го составляет 0,13—0,21, 3-го — 0,17—0,35, 4-го — 0,28—0,42. Относительный диаметр уменьшается от 0,32—0,48 в конце 1-го оборота до 0,14—0,20 в конце 4-го. У одного экземпляра C.cf.ivanovi (Друщиц, Догужаева, 1981, табл. 25, фиг. I; N 399/78, изображен как Epivirgatites sp.) на 3-м обороте сохранились минерализованные остатки кровеносных сосудов. Оболочка сифона толщиной 0,01 обызвествлена и имеет призматическую структуру, снаружи она покрыта тонкой пленкой с гранулированной поверхностью. Сифон поддерживается вертикальными привентральными связками, межсептальными и покровными мембранами.

Фрагмокон преимущественно малосептальный (10—15 септ на оборот). На 1-м обороте насчитывается от 9 до 13 септ, причем 9 септ только у 2 экземпляров из 11 исследованных, на 2-м обороте — 8—13, на 3-м — 10—17 (у одного экземпляра N12/82 — 16, у другого — N 9/82 — 17), на 4-м — 13—17. У самых крупных фрагмоконов, состоящих из пяти оборотов, установлено 60 (N 4/82) и 66 (N 8/82) септ; у остальных число септ на четырех—пяти оборотах варьирует от 46 до 56. У большинства экземпляров на пятом обороте расположено несколько септ (от 3 до 14) и начало жилой камеры, занимающей и часть 6-го оборота.

Расстояние между просептой и примасептой изменяется от 0,08 до 0,15, расстояние между септами в конце первого оборота составляет

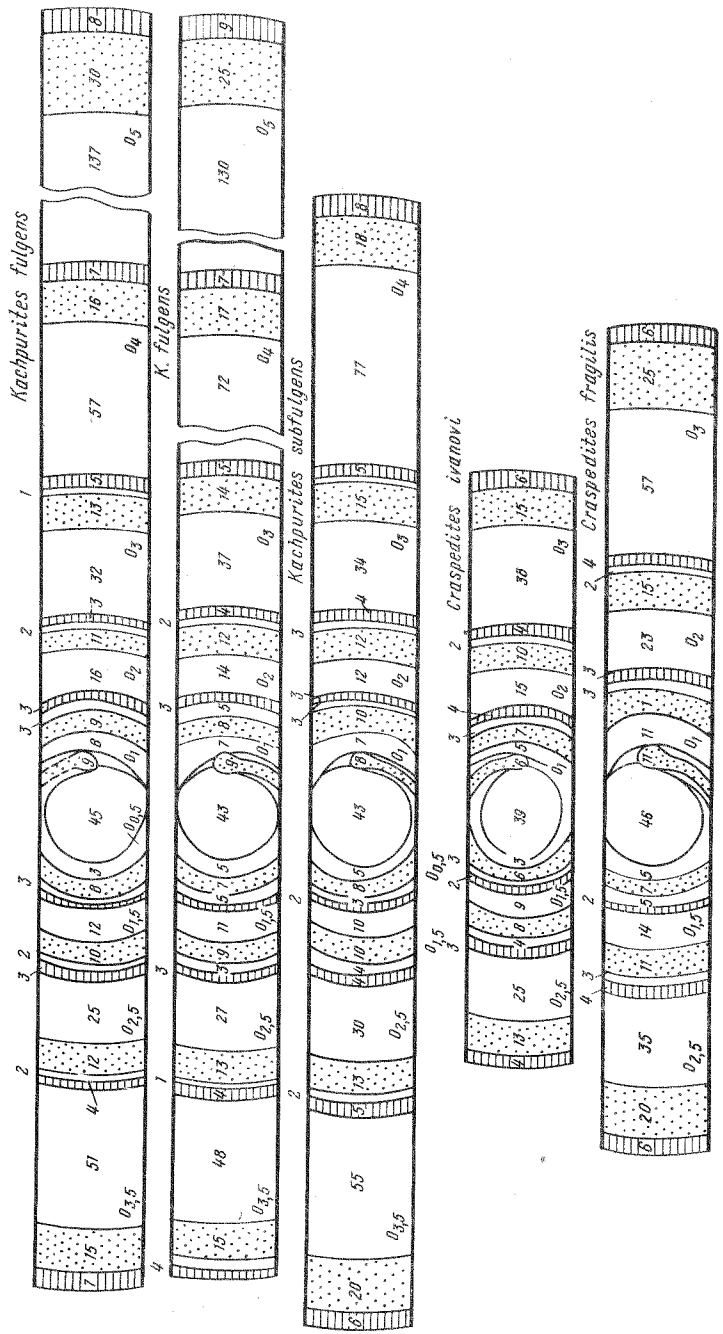


Рис. 2. Сифонограммы Craspedites (N 4/82, N 403/78) и Kachpurites (N 5/82, 6/82, 7/82)

0,18—0,46, 2-го — 0,35—0,70, 3-го — 0,56—1,40, 4-го — 1,68—3,00 (рис. 3).

Септальные трубки короткие, прохоанитовые, что хорошо видно уже на второй септе. Длина трубок на 1-м обороте составляет 0,03—0,05, на 2-м — 0,04—0,07, на 3-м — 0,11—0,15, на 4-м — 0,32—0,50; манжеты короткие, едва выступают сзади септальных трубок, но проследить их строение детально не удалось. О.Шиндевольф (Schindewolf, 1967, рис. 2) изображает у описываемого рода очень короткие септальные трубки, относительная длина которых на 5—6-м оборотах составляет 0,09 общей длины гидростатической камеры (на схематическом рисунке Шиндевольф изображает только септальные трубки без манжет).

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика имеет призматическую структуру; кромка закругленная, как у виргатитес (Друщиц и др., 1982), толщина стенки протоконха у кромки 0,002—0,004, посередине 1-го оборота — 0,005—0,0075. Длина первичного валика 0,12—0,28, его максимальная толщина 0,017—0,07; за первичным валиком расположен слабо выраженный первичный пережим; угол первичного пережима, соответствующий устьевому краю аммонителлы, варьирует от 300 до 330°. На внутренней поверхности дорсальной стенки, изнутри перекрывающей протоконх и 1-й оборот, а также на вентральной стенке 1-го оборота, видна своеобразная мелкобугорчатая скульптура; бугорки вытянуты вдоль спирали. На внешней стороне вентральной стенки подобного типа скульптуру удалось наблюдать только на 1-м обороте. Возможно, она возникла за счет сморщивания после захоронения органической оболочки, выстилающей полости камер, или перекрывающей снаружи первые обороты (периострак). В одном месте на 3-м обороте удалось наблюдать трехслойность вентральной стенки. У большинства аммонитов структура стенки раковин не сохранилась; чаще всего она перекристаллизована или разрушена.

Умбиликальные бугорки появляются на 2-м обороте, на 3—4-м — слабо выраженные тонкие радиальные ребрышки; не 5-м обороте они слегка наклонены вперед и на боковой стороне, почти посередине, разделяются на две ветви; на 6-м обороте появляются двух- и трехразветвленные ребрышки; они начинаются от умбиликального перегиба и направлены вперед. Затем посередине боковой стороны ребра слегка изгибаются назад и переходят вентральную сторону с изгибом вперед.

Форма раковины и размеры. Поперечное сечение первых трех оборотов широкоовальное; обороты умеренно объемлющие; умбилик сравнительно широкий, стенки его в начале пологие, затем крутые (рис. 4, а). После 4-го оборота сечение становится высокоовальным, бока уплощаются, умбилик становится узким и глубоким.

Диаметр раковины аммонителлы варьирует от 0,84 до 1,16 (коэффициент вариации около 10%), $Д_1$=0,92—1,33; $Д_2$=1,54—2,45, $Д_3$=2,75—4,62, $Д_4$=6,13—10,50, $Д_5$=15,5—17,0, $Д_6$=21,0—25,0. Соответствен-

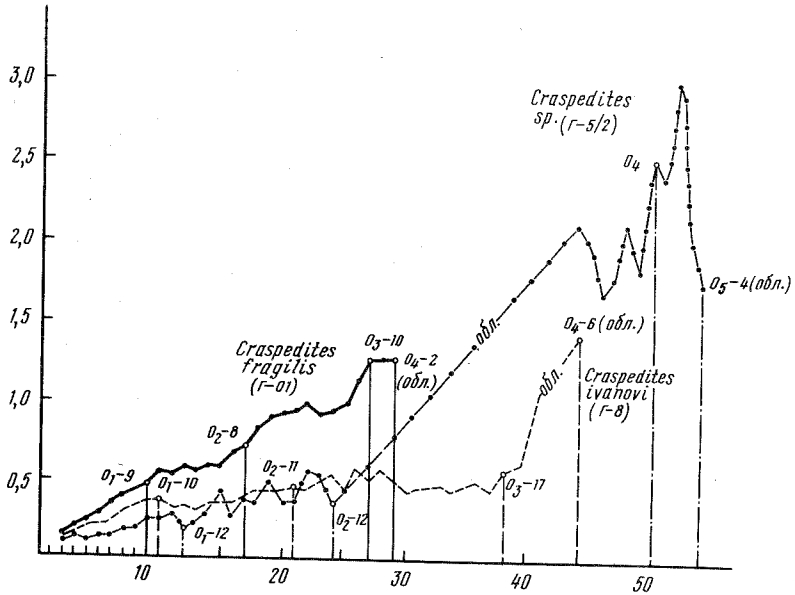


Рис. 3. Межсептальные расстояния у Craspedites (N 403/78, N 8/82, N 9/82)

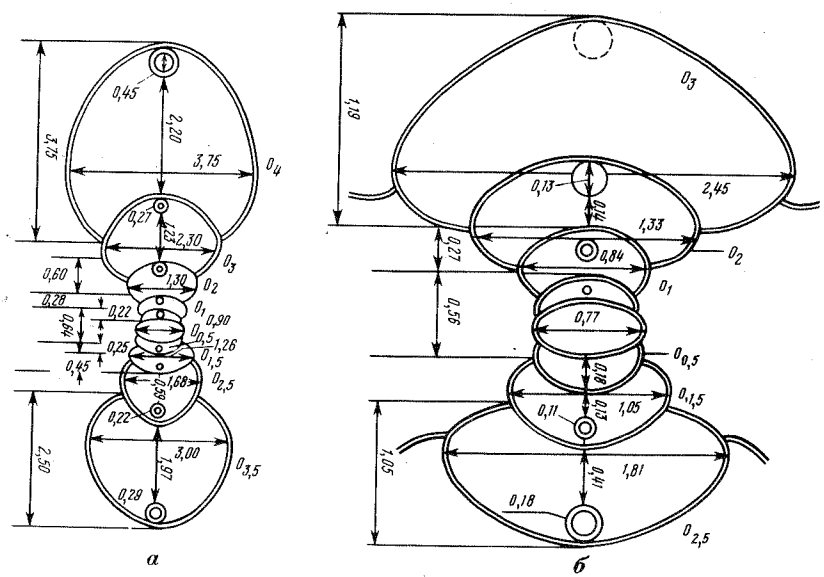


Рис. 4. Схема поперечного сечения оборотов

а — Kachpurites fulgens (N 11/82) *б* — Craspedites ivanovi (N 10/82),

но внутренняя высота (в) изменяется следующим образом: $в_1$=0,21—0,36, $в_2$ — 0,38—0,63, $в_3$ — 0,73—1,18, $в_4$ — 1,47—2,37.

Представители рода появились в конце зоны Virgatites virgatus, были широко распространены в верхневолжских отложениях и, по-видимому, в конце юрского периода полностью вымерли. Они существовали в морях бореальной области европейской части СССР, восточного склона Урала, на севере Сибири, Новой Земле и в Гренландии.

Род Kachpurites Spath, 1924

Материал. Около 60 экз., диаметром от 4,5 (3 оборота) до 50 мм (8 оборотов), преобладают диаметром 7—16 мм (4—5 оборотов) с частично сохранившейся жилой камерой. Жилая камера обычно заполнена осадком, гидростатические камеры полые. Образцы собраны преимущественно из отложений зоны Kachpurites fulgens в Ярославском Поволжье.

Протоконх средний и крупный, веретеновидный, шириной 0,84—1,12 (3 измерения), $Д^1$=0,56—0,67, $Д^2$=0,45—0,56. Медианное сечение овальное или круглое, поперечное — эллипсовидное (рис. 1, *г*).

Фиксатор средний или длинный (0,17—0,32), разнообразной формы — в виде тонкой трубочки или рогатки, раздвоенный у места прикрепления к цекуму, а также у места соединения с внутренней частью протоконха; у отдельных экземпляров имеет вид одной или двух лент, или двух трубочек, соединенных между собой мембраной, реже — форму пирамидки (рис. 1, *б—г*).

Цекум каплевидный или шаровидный, как у Craspedites, средних и крупных размеров; поперечное сечение овальное, с длинной осью, параллельной ширине протоконха. $Ц_1$=0,11—0,17, $Ц_2$=0,07—0,15, $Ц_3$=0,14—0,20. У одного экземпляра (N 13/82) цекум в плане имеет вид двух бобовидных структур, от которых отходят фиксаторы. За просептой цекум резко сужается и переходит в сифонный тяж.

Сифон на 1-м обороте занимает почти центральное положение, на первой половине 2-го — становится привентральным, на 3-м — приближается к вентральной стенке и на 4-м занимает вентрально-краевое положение (рис. 2).

Абсолютный диаметр сифона в конце 1-го оборота варьирует от 0,11 до 0,17, 2-го — 0,14—0,21, 3-го — 0,18—0,35, 4-го — 0,22—0,29. Некоторое уменьшение диаметра сифона на 4-м обороте связано, скорее всего, с некоторым "усыханием" сифона при захоронении. Относительный диаметр уменьшается от 0,34—0,59 на 1-м обороте до 0,13—0,26 на 4-м.

Сифон прикрепляется к раковине органическими мембранами, среди которых сохранились привентральные, межсептальные, септальные и покровные.

По числу септ фрагмоконы относятся к типу мало- и среднесептальных. На 1-м обороте — 10—13 септ, на 2-м — 11—15, на 3-м — 12—16, на 4-м и 5-м — по 13—19, на 6-м — 16—19, на 7-м — 12—18. У описываемых экземпляров 8-й оборот занят жилой камерой. У двух экземпляров (N 6/82, 5/82), имевших по 7 оборотов,

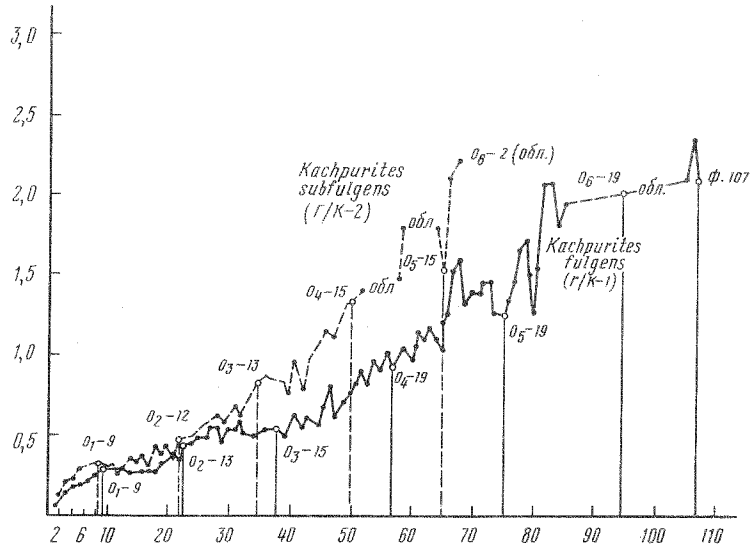


Рис. 5. Межсептальные расстояния у Kachpurites (N 7/82, 6/82)

было по 107 септ; у одного экземпляра септы по оборотам распределялись следующим образом: 10 — 13 — 15 — 19 — 19 — 19 — 12 + жилая камера, у второго — 10 — 12 — 14 — 17 — 18 — 18 — 18 + жилая камера. Две особи погибли, построив по 6 оборотов, причем пятый оборот был занят фрагмоконом (10 и 16 септ) и частично жилой камерой. Всего же оба аммонита построили 66 и 78 септ (13 — 13 — 16 — 14 — 10 — + жилая камера и 12 — 15 — 16 — 19 — 16 + жилая камера). Тело моллюсков занимало часть 5-го и 6-го оборотов.

Расстояние между просептой и примасептой колеблется от 0,07 до 0,14, примерно в тех же пределах, что и у предыдущего рода. Расстояние между септами в конце 1-го оборота составляет 0,25—0,35, 2-го — 0,35—0,49, 3-го — 0,56—1,05, 4-го — 0,70—2,0, 5-го — 1,33 — 1,82 (рис. 5).

Септальные трубки короткие, прохоанитовые, манжеты, выступающие сзади септальных трубок, также очень короткие. Длина септальных трубок на 5-м обороте 0,14, на 6-м — 0,21, на 7-м — 0,42.

Стенка раковины и скульптура. Стенка протоконха и 1-го оборота до первичного валика, как у всех ранее изученных аммонитов, однослойная с призматической структурой. Первичный валик образован за счет пластинчатого слоя; его длина 0,28, толщина до 0,06; угол первичного пережима от 300 до 330°. В некоторых местах на 2-м и 3-м оборотах можно наблюдать трехслойное строение вентральной стенки и ее перекрывающий тонкий дорсальный слой следующего оборота. Судить о толщине стенки каждого оборота трудно в связи с перекристаллизацией первичного вещества карбонатного скелета.

Протоконх и первые три оборота гладкие, но при сильном увеличении видны продольные мелкие бугорки, расположенные вдоль спирали. На 4—5-м оборотах появляются тонкие радиальные ребрышки, более четкие на привентральной и приумбиликальной сторонах жилой камеры.

Форма раковины и размеры. На первых трех оборотах поперечное сечение широкое, ширина оборота превышает высоту (рис. 4, *а*) в дальнейшем, по мере увеличения диаметра раковины, сечение оборотов изменяется от округлоовального до высокоовального или клиновидного, с округленной вентральной стороной. Умбилик широкий, мелкий, с пологой умбиликальной стенкой. Раковина становится толстодисковидной; жилая камера занимает почти целый оборот. Диаметр раковины аммонителлы от 0,98 до 1,22, $Д_1$= 1,12—1,37, $Д_2$=1,68—2,52, $Д_3$=3,50—4,88, $Д_4$=5,5—10,0, $Д_5$=10,0—12,0, $Д_6$=18,7—22,0, $Д_7$=24,0—35,0, $Д_8$=50 мм (одно измерение). Внутренняя высота (в) соответственно возрастает: $в_1$=0,25—0,38, $в_2$=0,38—0,66, $в_3$=0,62—1,12, $в_4$=1,02—2,17.

Представители рода появились в средневолжское время (зона Virgatites virgatus) и были широко распространены в течение хронозоны Kachpurites fulgens в бореальной области европейской части СССР.

Таким образом род Craspedites объединяет до 20 видов, род Kachpurites — только два (K.fulgens, K.subfulgens); иногда второй род рассматривается в качестве подрода первого. Отличия между родами основывались на внешней форме раковины, ее инволютности и характере скульптуры. Для первого рода, по данным американских основ палеонтологии (Treatise on Invertebrate Paleontologie, 1957), характерна сжатая инволютная раковина с тонкоребристыми внутренними и гладкими наружными оборотами; по данным "Основ палеонтологии" (1958), характерна раковина с овальным, расширяющимся книзу поперечным сечением оборотов. У второго рода раковина более эволютная с редкими крупными ребрами и тонкими нитчатыми ребрышками в промежутке между крупными. У представителей первого рода поперечное сечение первых трех оборотов широкоовальное, обороты умеренно-объемлющие со сравнительно широким умбиликом, стенки которого вначале пологие, затем более крутые (рис. 4, *б*). В дальнейшем сечение изменяется у разных видов по-разному — до высокоовального уплощенного или до расширяющегося книзу с уплощением к вентральной стороне, которая во всех случаях остается округленной; умбилик становится узким, глубоким с крутыми стенками, раковина — инволютной. У второго рода (рис. 4, *а*) широкоовальное сечение имеют первые полтора оборота, но затем оно изменяется до округло- и высокоовального или клиновидного с округленной вентральной стороной; высота приближается к ширине со 2-го оборота и на 4-м равна ей, а на 8-м вдвое превышает ее. Умбилик на всем протяжении остается широким, открытым, с пологими стенками, раковина — эволютной (рис. 4,*а*).

Первый род появляется в средневолжское время в хронозоне Virgatites virgatus и существовал до конца волжского века, второй — появился в поздневолжское время в хронозоне Kachpurites fulgens

и вымирает также в конце поздневолжского времени. Как уже было выше отмечено, большинство изученных аммонитов встречено в гальке конденсированного нижнеготеривского конгломерата, залегающего в Ярославском Поволжье на породах зоны Epivirgatites nikitini. В нижнеготеривском конгломерате, состоящем из песчанисто-фосфоритовых галек, в переотложенном состоянии встречены аммониты средневолжского подъяруса (зона Epivirgatites nikitini), верхневолжского подъяруса, берриаса, валанжина и нижнего готерива.

Внутреннее строение обоих родов имеет много общего и отличается отдельными деталями, ранг этих отличий установить пока трудно.

У обоих родов протоконх веретеновидный (в дальнейшем при сравнении цифровые данные будут приводиться вначале для рода Craspedites, затем для рода Kachpurites), примерно одинакового диаметра — 0,42—0,64 и 0,56—0,67, но ширина протоконха у второго рода больше, чем у первого — 0,77—0,84 и 0,84—1,12. Фиксатор у обоих родов отличается большим разнообразием: у первого он имеет форму конуса, трубки, ленты, у второго — трубки, раздвоенной трубки (типа рогатки), двух трубок, соединенных мембраной, но с одинаковой изменчивостью общей длины (0,14—0,17 до 0,32). Цекум овальный или шаровидный с близкими диаметрами: $Ц_1$=0,10—0,15 и 0,11—0,17. Сифон относительно толстый с центральным положением на 1-м обороте, субцентральным на первой половине 2-го и привентральным в конце 2-го — начале 3-го у краспедитов и в конце 3-го — начале 4-го у кашпуритов. Диаметр сифона увеличивается у обоих родов от 0,08—0,11 — 0,17 в конце 1-го оборота до 0,28—0,42 в конце 4-го. Отличия между двумя родами наиболее четко выражены в числе септ на каждом обороте, особенно начиная с 4-го, и в расстояниях между септами. У первого рода число септ на каждом обороте несколько меньше, чем у второго. Например, у первого рода число септ изменяется следующими образом: 12 — 12 — 15 — 16 — 11 + жилая камера, у второго — 10 — 13 — 15 — 19 — 19 — 12 + жилая камера. Расстояние между септами возрастает быстрее у первого рода и соответственно кривая расстояний у этого рода более крутая.

Можно предположить, что второй род возник от первого и в дальнейшем они существовали параллельно. Диаметр раковины аммонителлы у первого рода несколько меньше, чем у второго (0,84—1,16 и 0,98—1,22); здесь устанавливается прямая зависимость с диаметром протоконха; угол первичного пережима одинаков — 300—330°. Безусловно, важным признаком в дополнение к изученным является изменение лопастной линии в онтогенезе. Однако из-за сохранности материала до сих пор изучить это изменение не удалось.

Частично некоторые детали внутреннего строения рода Craspedites описал О. Шиндевольф (Schindewolf, 1967). Он сделал несколько медиальных пришлифовок, обратил внимание на строение септ, септальных трубок и межсептальных мембран.

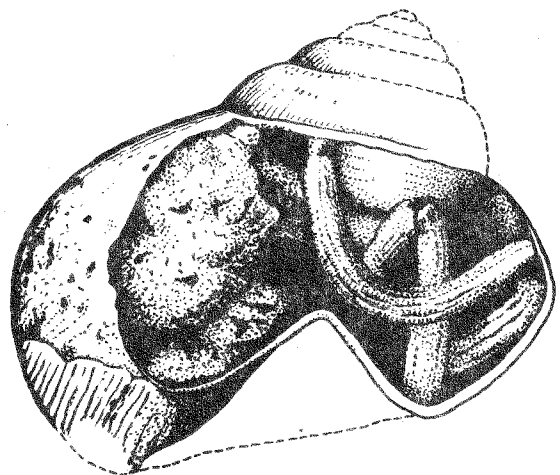
Сохранившиеся остатки раковины, по данным рентгеноструктурного анализа (Schindewolf, 1967, с. 10—11), состоят из кальцита и апатита. Никаких следов первичной структуры скелета не сохранилось. Септы наших образцов также состоят из перекристаллизованного кальцита; они покрыты с обеих сторон конхиолиновой пелликулой, пропитанной окислами железа. Специальных минералогических исследований раковин и септ нами не проводилось.

По данным Шиндевольфа (Schindewolf, 1967), на дорсальной стенке раковины на септах и септальных трубках обнаружены следы сверления, оставленные, как предполагается, мицелием грибов. Гидростатические камеры, ближайшие к жилой камере, часто заполнены осадком, но здесь он был более тонкий, чем в жилой камере, так как мелкие частицы в составе водной суспензии поступали в камеры через узкое сифонное отверстие в септе.

Сифон, таким образом, был основным транспортным путем, по которому поступал при фоссилизации раствор с минеральными солями. В бореальных морях морская вода содержит небольшое количество карбоната кальция и поэтому гидростатические камеры оставались полыми, незаполненными кальцитом. Об этом кратко упоминалось в одной из статей (Друщиц и др., 1983). Но все внутренние структуры, в том числе оболочка сифона, мембраны, соединяющие сифон с септами и стенкой раковины, частично сохранились. Удалось наблюдать вертикальные привентральные мембраны или связки; они соединяют оболочку сифона с вентральной стенкой и особенно хорошо сохранились на первых оборотах; в некоторых местах от них остались отдельные связки, но чаще они полностью разрушены. Вентральные мембраны прочно прикрепляли сифон к стенке раковины. Кроме этих мембран, у описанных родов, так же как и у симбирскитов (Друщиц, Догужаева, 1981), были развиты горизонтальные мембраны, отходившие от средней части сифона с обеих сторон и также соединявшиеся с вентральной стенкой. Они создавали своеобразное, как бы чердачное, перекрытие, отделявшее часть привентральной полости камеры от всей остальной камеры. Основная функция мембран также была прикрепительной; они служили для создания неподвижного положения сифона при пульсирующем реактивном движении моллюска, осуществляемом с помощью воронки. При рассмотрении снимков, снятых при помощи сканирующего электронного микроскопа, удалось наблюдать также покровные мембраны, которые располагались в области вентральной лопасти и служили для герметизации отверстия, через которое в септе проходил сифон. Покровные мембраны строились, вероятно, одновременно с задней органической оболочкой септы. Покровная мембрана наблюдалась у родов Epivirgatites (Друщиц, Догужаева, 1981, табл. 25, фиг. 3), а также описана (Erben, Reid, 1971, фиг. 2) у рода Pavlovia из кимериджа Англии под названием сифонная мембрана.

Жилая камера у поздневолжских краспедитов и кашпуритов обычно заполнена осадком, как в свое время уже отметил Шиндевольф (Schindewolf, 1967). Кроме жилой камеры, обычно осадок заполнял несколько примыкающих к ней гидростатических камер, причем

а



б

Рис. 6. Схема сохранившегося пищеварительного тракта
а — верхневолжский Kachpurites fulgens (N 14/82), *б* — меловой брюхоногий моллюск (R. Casey, 1960)

в этих случаях септы бывали разрушенными. Часть жилой камеры иногда оказывалась полой, не заполненной осадком, так же как и остальные гидростатические камеры. Внутри полой жилой камеры иногда наблюдаются червеобразные стяжения темного цвета, напоминающие экскременты брюхоногих моллюсков (?), но природа их пока неизвестна, так как они обнаружены и в гидростатических камерах. У одного экземпляра кашпурита (N 14/82) в области жилой камеры около последней септы сохранились фоссилизированные остатки, возможно, мягкого тела моллюска, образующие три петлеобразных изгиба; длина изгиба петли составляет около 5,5 мм (рис. 6).

Моделью роста раковины у аммонитов может служить наутилус, единственный представитель головоногих моллюсков, доживший до наших дней, имеющий подобно аммонитам наружную раковину. В последние годы появилось много статей, в которых наутилус рассматривается с различных точек зрения — образа жизни, строения раковины, динамики ее роста и постройки септ. Но до сих пор нет ни одной статьи, в которой были бы описаны эмбриогенез и онтогенез этого реликтового моллюска. Остановимся на одной из последних статей (Ward et al., 1981), в которой проанализированы процесс постройки новых септ и время, затрачиваемое на их постройку, наполнение и удаление жидкости из гидростатических камер и процесс контроля за постройкой новых камер. Объектом исследования явились живые Nautilus macromphalus, выловленные на глубине 300—400 м вблизи г. Нумея, о-ва Новая Каледония. Наблюдение за ростом раковины и постройкой септ 43 взрослых наутилусов велось с помощью рентгеновского аппарата (Min—X—Ray 110) в течение 12—77 дней, два из них наблюдались соответственно 105 и 135 дней. Устьевой край ежедневно прирастал от 0,15—0,152 до 0,175 мм. При постройке новой гидростатической камеры авторы статьи выделяют 4 стадии: 1 — постройка мурального валика, 2 — секреция септы до откачки жидкости из камеры, 3 — откачка жидкости, 4 — полное освобождение камеры от жидкости. Из 43 пойманных особей 18 находились на 1-й и 2-й стадиях, остальные 25 — на 3-й и 4-й; число камер варьировало от 24 до 31; жилая камера занимала от 85° до 117°. На первую стадию — постройку мурального валика новой септы требовалось от 12 до 18 дней. Одновременно шла выкачка жидкости из предыдущей камеры; когда удаляется примерно несколько больше половины жидкости из камеры и она перестает контактировать непосредственно с проницаемой оболочкой сифона, тогда начинается образование мурального валика. После окончания постройки валика септальная мантия и задний конец тела подтягиваются вперед, закрепляются около мурального валика и эпителий мантии начинает выделять известковую септу; вновь возникшая гидростатическая камера заполняется жидкостью. После того как толщина известковой части септы достигнет 1/3 — 2/3 ее конечной толщины, вновь начинается освобождение вновь созданной камеры от жидкости. Вторая стадия — секреция септы — происходила в две фазы, первая до выкачки жидкости из новой камеры, в течение которой шло образование известковой септы (18—34 дня), и вторая связана с началом откачки жидкости из новой камеры; выкачивалось примерно 0,73% в день и на выкачку 50% жидкости требовалось примерно 67 дней; для полного освобождения новой камеры — 135 дней. Из наблюдений над 5 животными было установлено, что на полное обызвествление новой септы уходило в среднем от 70 до 120 дней. Процесс постройки раковины у современного наутилуса, таким образом, распадается на 4 стадии: 1 — рост устьевого края для увеличения объема жилой камеры, 2 — увеличение размеров тела моллюска и подтягивание его вперед в жилой камере, 3 — формирование новой септы, 4 — удаление камерной жидкости из пос-

ледней камеры через сифон. По мнению цитируемых авторов, наутилус относится к животным медленно растущим, долгожителям, организмам ведущим глубоководный нектобентонный образ жизни.

В течение формирования новой септы рост устьевого края продолжается; когда количество жидкости в новой камере сокращалось на 50% начиналась постройка нового мурального валика и цикл формирования новой гидростатической камеры повторялся. В аквариумных условиях на постройку каждой новой камеры уходило от 70 до 120 дней. Это значительно больше, чем предполагали многие исследователи (Иванов, 1971). Одним из важных выводов, к которому пришли цитируемые выше авторы, заключается в том, что жидкость накапливалась только в последней гидростатической камере, а все остальные камеры были практически пустые. Авторы считают, что жидкость в гидростатических камерах не играет никакой роли при вертикальных перемещениях современных наутилид и не играла подобной роли у всех вымерших раковинных головоногих. Замедленный рост раковины (малая скорость роста) позволяет и позволял головоногим моллюскам прошлых геологических эпох избегать критического момента в их жизни, связанного с опасным нарушением плавучести при постройке новых камер и новых частей жилой камеры (Denton, Gilpin-Brown, 1966).

Изучение изотопного состава углерода $\delta^{13}C$ и кислорода $\delta^{18}O$ (Cochran et al., 1981) привело авторов цитируемой статьи к выводу, что из яйцевых оболочек выходит наутелла — молодой наутилус — диаметр раковины которого составлял 25—27 мм; раковина имела 7 камер. Резкое изменение изотопного состава углерода и кислорода после седьмой септы, вероятно, связано с выходом молодого наутилуса из яйцевых оболочек. Однако этот вывод нуждается в проверке и в первую очередь в непосредственном наблюдении над эмбриогенезом современных наутилид.

ЛИТЕРАТУРА

Аристов В.Н., Иванов А.Н. О пограничных с юрой слоях мела в Ярославском Поволжье — В кн.: Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск: Наука, 1979, с. 28—34.

Баранов В.Н., Иванов А.Н., Муравин Е.С. К вопросу о тафономии верхнеюрских аммонитов и причинах недостаточной изученности жилых камер. — В кн.: Вопросы тафономии и палеобиологии. Душанбе: Дониш, 1978, с. 48—55.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ, 1981, 238 с.

Друщиц В.В., Месежников М.С., Алексеев С.Н. Строение сифонной системы у аммонитов. — ДАН АН СССР, 1982, т. 264, N 1, с. 225—229.

Друщиц В.В., Муравин Е.С., Баранов В.Н. Морфогенез раковин средневолжских аммонитов родов Virgatites, Lomonossovella, Epivirgatites. — Вестн. МГУ, Сер. 4. Геология, 1983, N 4, с. 35—44.

Иванов А.Н. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих. — Учен. зап. Яросл. гос. пед. ин-та, 1971, в. 87, с. 127—130.

Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. II.,М.: Госгеолтехиздат., 1958, с. 91—93.

Шульгина Н.И. Обзор аммонитов Бореального пояса. Аммониты севера Средней Сибири. — В кн.: Граница юры и мела и берриасский ярус в бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972, с. 117—174.

Cochran J.K., Rye D.M., Landman N.H. Growth rate and habitat of Nautilus pompilius inferred from radioactive and stabe isotope studies. — Paleobiology, 1981, vol. 7, N 4, p. 469—480.

Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. On the buoyancy of the pearly Nautilus. — J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1966, vol. 46, p. 723—759.

Erben H.K., Reid R.E.H. Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. — Biomineralisation, 1971, vol. 3, p. 22—29.

Schindewolf O.H. Analyse eines Ammoniten-Gehauses. — Abh. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Lit., 1967, N 8, S. 1—54.

Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Mollusca 4. N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1957, p. 341—344.

Ward P., Greenwald L., Magnier J. The chamber formation cycle in Nautilus macromphalus. — Paleobiology, 1981, vol. 7, N 4, p. 481—493.

УДК 564.53

Т.Н. Богданова, Н.П. Луппов, И.А. Михайлова

РОД TRANSCASPIITES LUPPOV, GEN. NOV. И ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Н.П. Луппов в 1949 г. опубликован вид Protacanthodiscus transcaspius Luppov, основанный на двух экземплярах из нижнего валанжина (в современном понимании берриаса) Мангышлака. В дальнейшем коллекционный материал был пополнен и после изучения особенностей скульптуры и формы раковины на разных стадиях роста Н.П. Луппов пришел к мнению о необходимости установления нового рода.

В настоящее время в распоряжении авторов имеется шесть экземпляров, относящихся к двум видам. Четыре из них найдены в самых древних слоях берриаса Мангышлака. Нижняя лона берриаса Neocosmoceras и Septaliphoria semenovi в районе колодцев Карасязь, откуда происходят находки аммонитов рода Transcaspiites, сложена в основании слабо известковистыми песчаниками, в средней части — слоистыми мергелями и в верхней рыхлыми алевролитами и песчаниками с конкрециями песчаника и линзами ракушняков (рис. 1). Из песчаников нижней части лоны (мощность около 3,5 м) происходят: Subalpinites aff. fauriensis Mazen., Jabronella sp., Berriasella sp. (ex gr. privasensis Pict.), Transcaspiites transcaspius (Lupp.), T. hundesianus (Uhl.).

В нижней части мергелей найдены ядра аммонитов рода Neocosmoceras. Представители родов Euthymiceras и Surites в других разрезах горного Мангышлака приурочены к средней лоне берриаса Buchia volgensis (хребет Восточный Каратау), и, наконец, в джармышском известняке найдены рязаниты — лона Riasanites и Pygurus rostratus.

Таким образом, уровень находок аммонитов, включающих представителей рода Transcaspiites, является наиболее древним в разрезе берриаса Мангышлака. Этот стратиграфический уровень с указанным выше комплексом родов и видов, скорее всего, отвечает подзоне Berriasella privasensis зоны Tirnovella occitanica стратотипа берриаса (Le Hegarat, 1973).

1 210. Зак. 85