МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР

ЯРОСЛАВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИМ. К. Д. УШИНСКОГО

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ

Выпуск 87

ГЕОЛОГИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ЯРОСЛАВЛЬ 1971

В. Н. БАРАНОВ

К ИСТОРИИ ПОЗДНЕЮРСКИХ МОРЕЙ В ВЕРХНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Верхнеюрские отложения в пределах Ярославского и Костромского Поволжья получили широкую известность еще в конце XIX столетия благодаря работам Г. Е. Щуровского, С. Н. Никитина и К. О. Милашевича. В начале XX века эти отложения изучались А. П. Ивановым, Н. Г. Зоновым и др. На протяжении последних 20 лет верхнеюрские слои в Верхнем Поволжье успешно изучаются П. А. Герасимовым, А. Н. Ивановым, Н. Т. Сазоновым и др.

В результате работ упомянутых и многих других исследователей была разработана стратиграфия верхнеюрских отложений, изучены некоторые группы животных (преимущественно аммониты). Вопросы же палеоэкологии, тафономии, фациального анализа, палеогеографии оставались почти не изученными.

Пытаясь восполнить этот пробел, автор данной статьи на протяжении почти 10 лет проводил комплексные литолого-палеоэкологические наблюдения. Полученный материал позволил выделить и охарактеризовать определенные фации среди верхнеюрских отложений. При этом были изучены почти все известные и доступные для исследования естественные обнажения верхнеюрских отложений в Верхнем Поволжье, многочисленные буровые скважины и литературные данные. Тщательный анализ выделенных фаций позволил воспроизвести историю позднеюрских морей в пределах Верхнего Поволжья, чему и посвящается эта статья.

Верхнеюрские отложения в Верхнем Поволжье представлены келловейским, оксфордским, кимериджским и волжским ярусами.

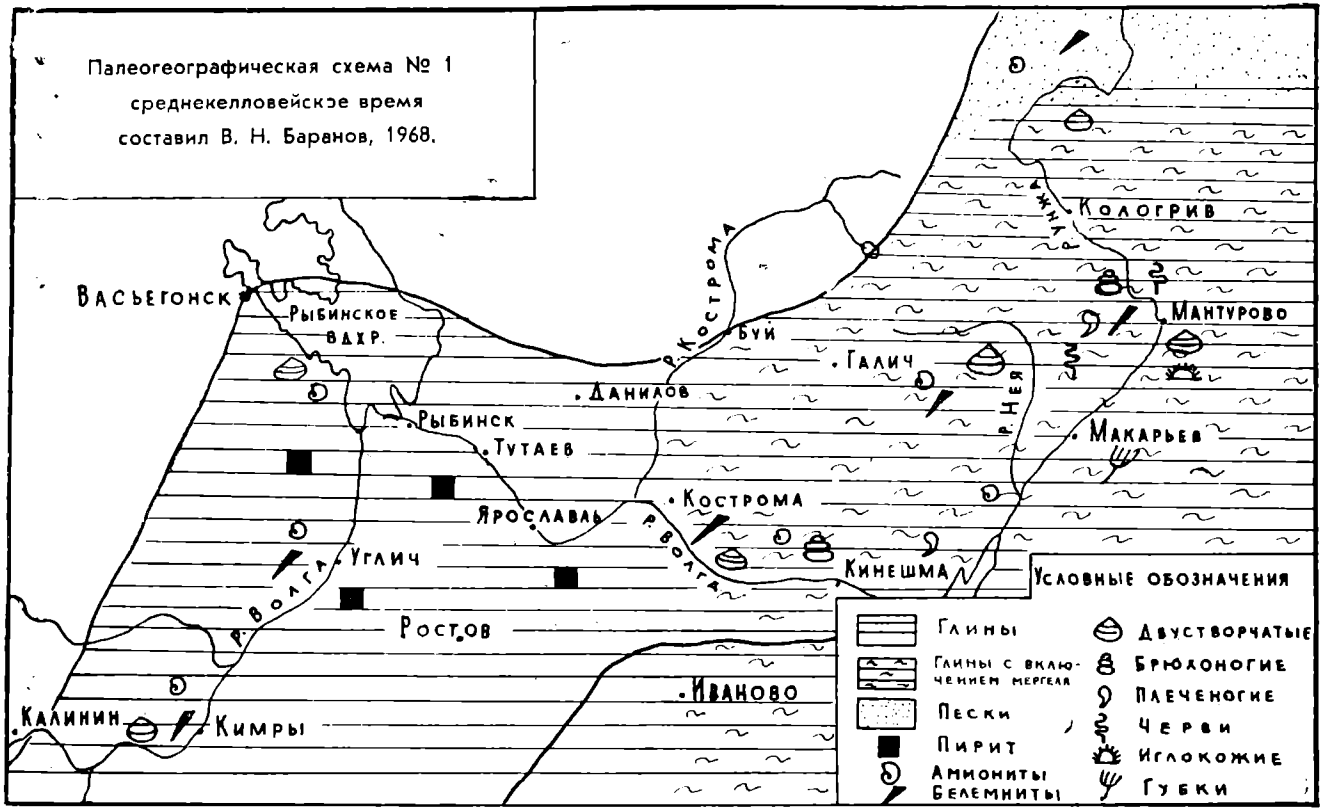
Келловейское время

В начале келловейского века произошла трансгрессия моря на территорию Верхнего Поволжья из Арктического бассейна. Первоначально под водой оказалась восточная часть Костромской области. Наступление моря шло постепенно, что выразилось в последовательности отложения осадков: сначала отлагались грубые кварцевые пески, затем песок средне- и мелкозернистый и, наконец, алевриты и серые глины. Территория Ярославской области в раннекелловейское время, вероятно, представляла собой пониженный участок суши.

В среднем келловее трансгрессия моря продожается и захватывает всю территорию Верхнего Поволжья. Об этом наглядно свидетельствует широкое распространение среднекелловейских морских отложений (см. схему 1). Различные типы осадков указывают на то, что рельеф морского дна был неровным. Наиболее мелководным море было в северо-восточной части территории, в верховьях р. Унжи и на Волго-Двинском водоразделе, где наблюдаются среднезернистые светлые пески с тонкими прослоями грубозернистых песков. К юго-западу отсюда море становилось относительно более глубоким, в нем отлагались глины, причем на Костромской территории глины содержат включения стяжений мергеля, к которым приурочена богатая фауна, в то время как в Ярославском Поволжье, где море было глубже, глины не имеют известковистых включений; в них увеличивается содержание серного колчедана. Фауна бедна и представлена главным образом аммонитами. В целом глубина среднекелловейского моря, вероятно, была не более 100 метров. В рельефе дна имелись отдельные пониженные участки, которые отличались застойностью. Отмершие организмы, разлагаясь здесь, обогащали окружающую среду сероводородом, что отрицательно сказывалось на развитии органического мира, особенно на развитии придонных форм.

Береговую линию моря можно провести только предположительно, так как явных признаков близости берега ни с северной, ни с восточной стороны не наблюдается. Судя по распространению фации глин с включением мергеля, северная граница проходила по линии Весьегонск — Буй — Судай и далее на север; западная — в районе Весьегонск — Калинин, а далее на запад Среднерусское море соединилось с Польско-Литовским бассейном.

В позднекелловейское время положение береговой линии несколько изменилось. В частности, на северо-востоке территории море сильно мелеет и появляются отдельные острова.


Палеогеографическая схема № 1
среднекелловейское время
составил В. Н. Баранов, 1968.
Васьегонск
Рыбинское вдхр.
р. Кострома
Буй
Галич
Данилов
Рыбинск
Тутаев
Ярославль
Кострома
р. Волга
Углич
Ростов
Иваново
Калинин
Кимры
Кинешма
р. Унжа
Кологрив
Мантурово
р. Нея
Макарьев
Условные обозначения
Глины
Глины с включением мергеля
Пески
Пирит
Аммониты
Белемниты
Двустворчатые
Брюхоногие
Плеченогие
Черви
Иглокожие
Губки

Большая часть Костромской территории занята мелководным морем, в котором отлагались пески (в бассейне р. Унжи и Неи) или песчанистые глины с включением стяжений мергеля (к востоку от р. Неи). В мелководьи за счет течений осадки подвергались размыванию, в результате чего позднекелловейские отложения в бассейне рр. Унжи, Неи, в районе г. Галича сохранились лишь в виде отдельных островов и представлены ржавыми глинистыми песками, в которых часто встречаются фосфотизированные конгломераты, состоящие из ядер двустворок, белемнитов, аммонитов. В когломератах нередки гальки кварца. Среди верхнекелловейских аммонитов (Quenstedticeras lamberti Sow и др) нередко встречаются и среднекелловейские формы (Cadoceras tschefkini Orb).

Размывание позднекелловейских (а частично и среднекелловейских) отложений происходило в конце келловейского века. Стратиграфически келловейские отложения сменяются отложениями нижнего оксфорда.

Относительно более глубоким море сохранилось на Ярославской территории, где отлагались светло-серые глины. Основные черты этого моря унаследованы от среднекелловейского времени. Однако небольшая регрессия происходила и здесь, в результате чего на восточной окраине Калининской области не встречается позднекелловейских отложений.

В северо-западной части Верхнего Поволжья, в пределах Рыбинского района, светло-серые глины включают в себя стяжения мергеля и глинистого известняка, в которых захоронена фауна аммонитов, белемнитов и двустворчатых, брюхоногих. Вероятно, здесь был мелководный, прибрежный участок моря, где были подходящие условия для обитания как свободноплавающих, так и донных форм.

На большей же части Ярославской территории фауна встречается крайне редко, а в светло-серой глине часто попадаются желваки серного колчедана. Вероятно, в углубленных участках дна, где вода имела застойный характер, за счет попадавших сюда отмерших организмов происходило заражение среды сероводородом, что и тормозило повсеместное развитие донной фауны.

В позднем келловее, в связи с положительными движениями, которые испытывала территория Верхнего Поволжья, возможно, наблюдалось временное нарушение связи Ярославского бассейна с Польско-Литовским.

Оксфордское время

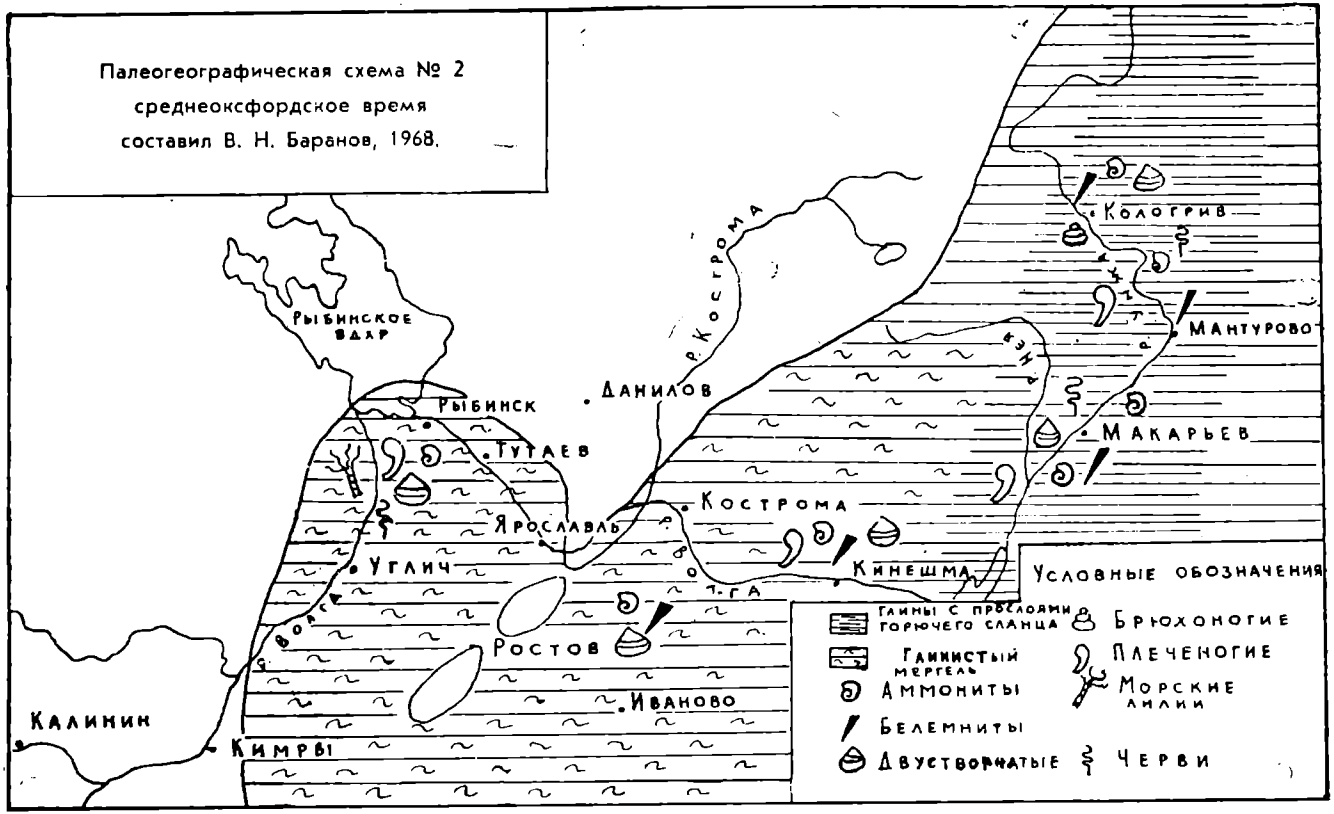
В начале оксфордского века вся территория Верхнего Поволжья испытывала слабое прогибание, что привело к некоторому расширению моря. Береговая линия достигает границ среднекелловейского моря. Отложения начала оксфордского века почти на всей рассматриваемой территории представлены серыми известковистыми глинами.

Принимая во внимание особенности размещения фауны, можно предполагать, что наиболее мелководными участками были значительная часть Костромской области и северная и восточная окраины Ярославско-Калининской территории.

Во вторую половину раннего оксфорда вся территория Верхнего Поволжья испытывает положительные тектонические движения. Море сильно мелеет, сокращаются его границы, на месте Ростовско-Костромского поднятия, вероятно, образуется цепочка островов (см. схему 2). В мелководных условиях происходит отложение желтовато-серого глинистого мергеля с крупными мергельными конкрециями. В мергеле встречаются отдельные конкреции фосфорита светло-серого цвета. Поверхность фосфоритовых конкреций часто несет на себе следы жизнедеятельности сверлящих моллюсков. На изучаемой территории глинистые мергели сохранились в двух крупных участках, которые разделялись между собой цепочкой островов по линии протяжения Ростовско-Костромского вала и к северу от него в направлении на Данилов — Любим. Один участок занимает центральную и северно-западную часть Ярославской области, другой — западную часть Костромской области. По составу мергеля обоих участков существенно не различаются между собой. Повсюду богата и разнообразна фауна. Хаотическое скопление и захоронение в отдельных местах представителей различных групп животных (как в систематическом, так и в экологическом отношении) свидетельствуют о сильных донных течениях, вызывавших размыв отложений.

Тектонические поднятия, происшедшие в конце нижнего оксфорда, сильно затруднили (а возможно, на короткое время и совершенно прекратили) связь рассматриваемых бассейнов с водами северных и западных морей. В полузамкнутом бассейне, воды которого на всю глубину могли прогреваться солнечными лучами, происходило увеличение концентрации кальция и магния и отложение карбонатных пород — глинистого мергеля с значительной примесью карбоната магния.

В восточном направлении доломитовые мергели распрост-


Палеогеографическая схема № 2
среднеоксфордское время
составил В. Н. Баранов, 1968.
Рыбинское вдхр
Рыбинск
Данилов
р. Кострома
Тутаев
Ярославль
Кострома
Углич
Кинешма
Ростов
Иваново
Калинин
Кимры
Кологрив
Мантурово
Макарьев
Условные обозначения
Глины с прослоями горючего сланца
Глинистый мергель
Аммониты
Белемниты
Двустворчатые
Брюхоногие
Плеченогие
Морские лилии
Черви

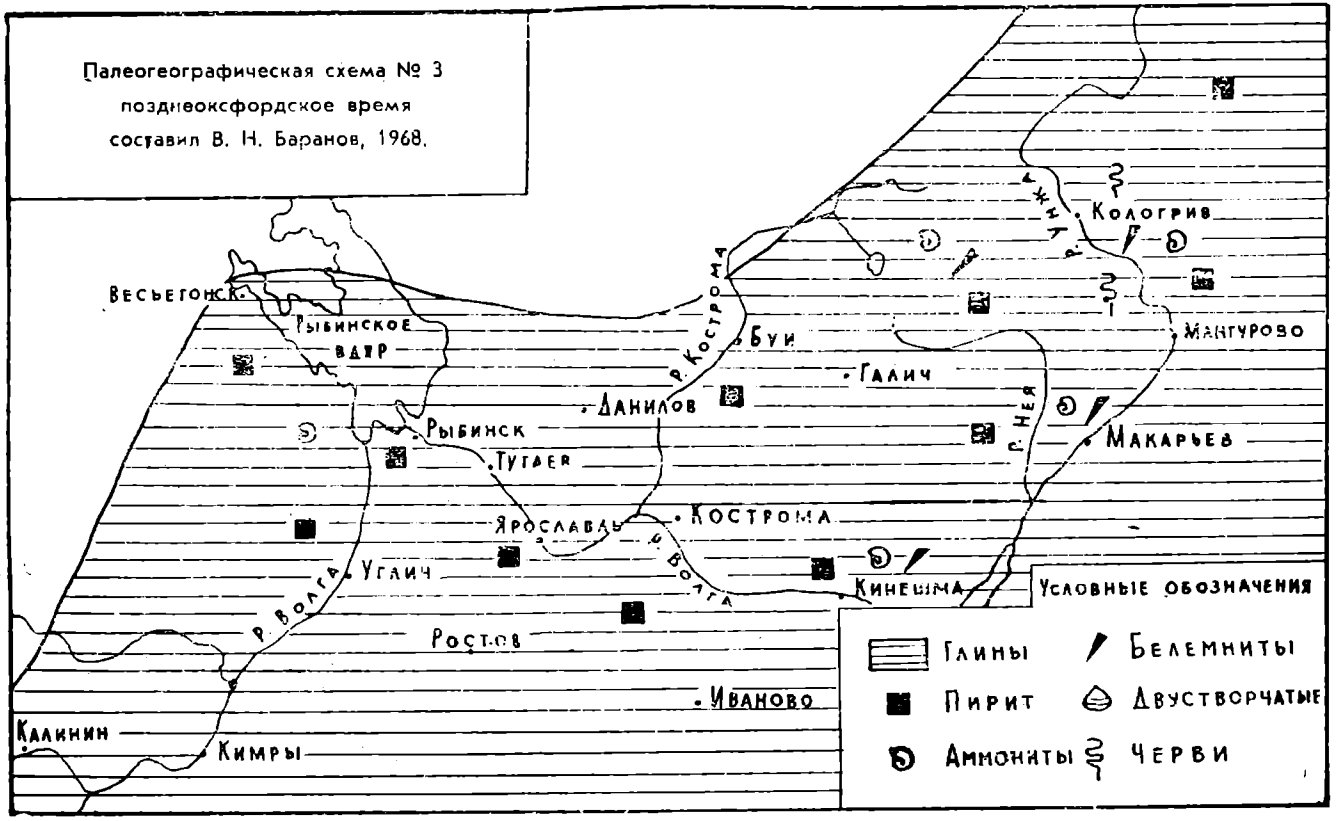
раняются примерно до линии Кинешма — Нея, где они сменяются маломощным слоем глинистого битуминозного сланца. Материалом для образования битума служили как животные, так и (главным образом) растительные организмы (водоросли). Пышный расцвет водорослей говорит о мелком море, воды которого на всю глубину просвечивались и прогревались солнечными лучами. Обилие кислорода, растительности, температурный режим создали оптимальные условия для развития животного мира, в частности, в большом количестве развиваются рыбы (чешуи рыб часто встречаются в сланце). В тектоническом отношении этот участок был неустойчивым. В конце нижнего оксфорда здесь происходит прогибание земной коры. Углубление моря приводит к массовой гибели водорослей, которые заносятся глинистым материалом и в условиях отсутствия кислорода дают начало образованию битуминозных сланцев.

С начала позднеоксфордского времени территория Верхнего Поволжья и прилежащих к ней районов подвергалась прогибанию, что определило широкое распространение однообразных темно-серых до черных глин в Костромской, Ярославской, Московской, Владимирской и северо-западной части Рязанской области. Глины содержат чешуйки слюды и редкие желваки серного колчедана. Широкое распространение глин и их однообразие на всей территории, зараженность среды сероводородом и связанная с этим бедность фауны, а также характер ее захоронения (в основном белемнитов и аммонитов) свидетельствуют об относительной глубоководности бассейна. Можно предполагать, что в центральных районах рассматриваемой территории глубина моря достигала 200 метров.

Северная граница моря проходила по южной окраине Вологодской области. На западе море занимало большую часть Калининской области и к юго-западу от нее широким проливом соединялось с Польско-Литовским бассейном. Широкая связь сохранилась и с Полярным бассейном (см. схему 3).

Кимериджский век

Кимериджский век был началом общей регресии моря с Русской платформы. В начале этого века полностью осушается южная часть Днепровско-Донецкой синеклизы; море отступает к северу (Сазонов, 1967). Смена гидрохимического режима, вызванная обмелением Среднерусского моря, отразилась на характере его осадков в Подмосковье и западной части Верхнего Поволжья. Если в келловей-оксфордское вре-


Палеогеографическая схема № 3
позднеоксфордское время
составил В. Н. Баранов, 1968.
Весьегонск
Рыбинское
вдхр
Рыбинск
Тутаев
Ярославль
Кострома
Данилов
Буй
Галич
Р. Кострома
Р. Волга
Угич
Ростов
Иваново
Калинин
Кимры
Кинешма
Р. Унжа
Р. Нея
Кологрив
Мантурово
Макарьев
Условные обозначения
Глины
Пирит
Аммониты
Белемниты
Двустворчатые
Черви

мя здесь отлагались глинистые осадки, то, начиная с кимериджа, в основном происходит накопление песчаных пород. Так, на Москве-реке близ Рузы нижнекимериджские отложения представлены глинистыми глауконитовыми песками, в Калининской (окрестности г. Кимры) и Ярославской областях — зеленовато-черными глауконитовыми песками с конкрециями фосфорита.

В восточной части Верхнего Поволжья (Костромская область) и более северных районах море сохраняет свое прежнее положение. Здесь отлагаются серые глины с редкими мелкими конкрециями фосфорита. Однако по сравнению с келловей-оксфордским временем и в этой части платформы связь с Арктическим бассейном в кимеридже затрудняется. Она осуществлялась через Мезено-Вычегодский водораздел. В Печорской синеклизе, как указывает Н. Т. Сазонов (1967), в кимеридже «существовал самостоятельный бассейн, открытый к северу и только временами к югу...» (стр. 156).

Нижнекимериджские отложения в Верхнем Поволжье, особенно на Ярославской территории, отличаются бедностью фауны. Встречающиеся здесь аммониты (Rasenia stephanoides Opp., Desmosphinctes pralairei Favre и др) — мелких размеров, обладают особенностями угнетенной фауны. Представители других групп животных крайне редки. На Костромской территории наряду с аммонитами нередко встречаются двустворчатые (Loripes scaphoides Kr., Loripes Kostromensis Geras).

К северу от Костромской области, на Волго-Двинском водоразделе и далее в бассейне реки Сысолы и на Мезенско-Вычегодском водоразделе, фауна становится значительно богаче. Таким образом, начавшаяся в кимеридже в центральной части платформы регрессия моря находит свое отражение в распространении фауны по площади бассейна и в ее качественном составе. Именно в кимеридже исчезают последние представители аммонитов из группы Cardioceratidae и появляются, а затем бурно развиваются виргатиты и краспедиты.

Верхнекимериджские отложения в Верхнем Поволжье представлены тонким прослоем окатанных галек темного фосфорита. Слабо они представлены и в Московской и Рязанской областях. В Горьковской и Кировской областях верхнекимериджские отложения неизвестны. Сравнительно широко отложения этого времени распространены на севере Русской платформы (бассейн р. Сысолы, Мезенско-Вычегодской водораздел, Западное Притиманье), где они представлены темно-серыми и зеленоватыми глауконитовыми глинами с аммонита-

ми — Aulacostephanus volongensis Khug, Aulacostephanus syssolia Khug, двустворчатыми — Aucella, Ostrea и др., плеченогими — Rynchonella, многочисленными рострами белемнитов.

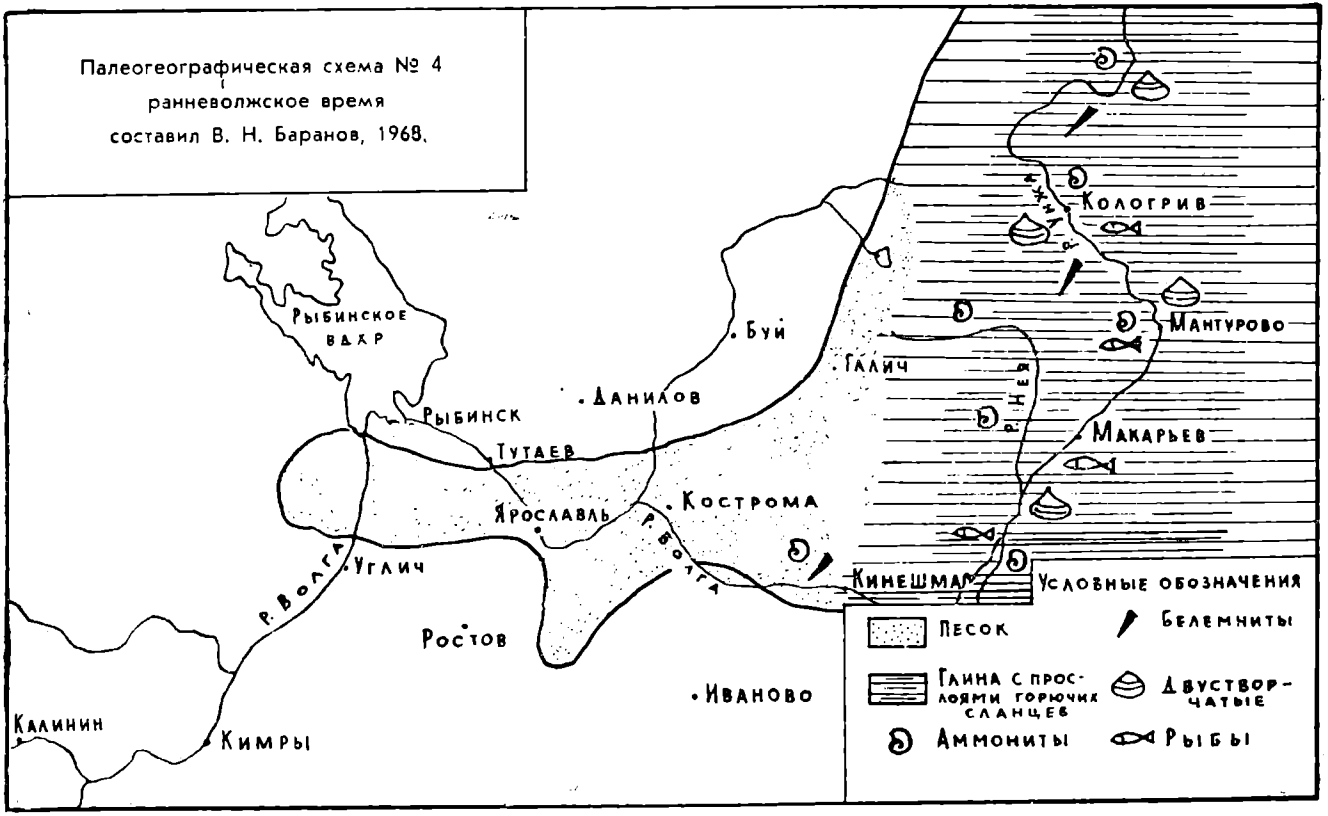
Частичное или полное отсутствие верхнекимериджских отложений в центре Русской платформы связано с тектоническими движениями, происходившими на границе кимериджского и волжского веков. Поднятия земной коры приводят к сильному обмелению моря. Возможно появление отдельных островов. В условиях мелководья происходило сильное размывание не только верхнекимериджских, но частично и нижнекимериджских отложений, сократились размеры морских бассейнов.

Волжское время

В начале волжского века вся территория Верхнего Поволжья, вероятно, представляла область размыва. Об этом свидетельствует отсутствие на ней отложений времени «Gravesia gravesiana» и «Subplanites pseudoscythica».

Во время «Dorsoplanites panderi» мелководное море занимало территорию Костромской области (см. схему 4). В этом море происходило накопление темно-серых песчанистых глин с прослоями горючих сланцев. (количество прослоев от 5 до 7). Особенности образования горючих сланцев дают интересный материал по палеогеографии этого района. Образование горючих сланцев происходило в обширных пониженных участках морского дна, или, по Н. М. Страхову (1934), в «иловых впадинах». Эти «иловые впадины» протягивались вдоль всего моря-пролива — от бассейна р. Печоры на севере до оз. Эльтон на юге. На всем протяжении море было очень мелководным, вся толща воды просвечивалась и прогревалась солнечными лучами; в результате бурно развивалась донная растительность — водоросли. Соответственно изменялась и фауна, в частности, появилось много рыб. Наличие в глине нескольких слоев горючего сланца указывает на то, что эта область неоднократно испытывала опускания и поднятия, которые приводили к изменениям условий существования органической жизни, к периодическому отмиранию растительности (во время прогибания территории) и новому их появлению (во время её поднятия).

По данным А. Н. Розанова (1927), образование горючих сланцев могло происходить на глубине в пределах 28—72 метров, т. е. море было весьма мелким. Органический мир гово-


Палеогеографическая схема № 4
ранневолжское время
составил В. Н. Баранов, 1968.
Рыбинское вдхр
Рыбинск
Тутаев
Данилов
Буй
Галич
Ярославль
Кострома
р. Волга
Углич
Ростов
Иваново
Калинин
Кимры
Кологрив
Мантурово
Макарьев
Кинешма
р. Унжа
р. Нея
Условные обозначения
Песок
Глина с прослоями горючих сланцев
Аммониты
Белемниты
Двустворчатые
Рыбы

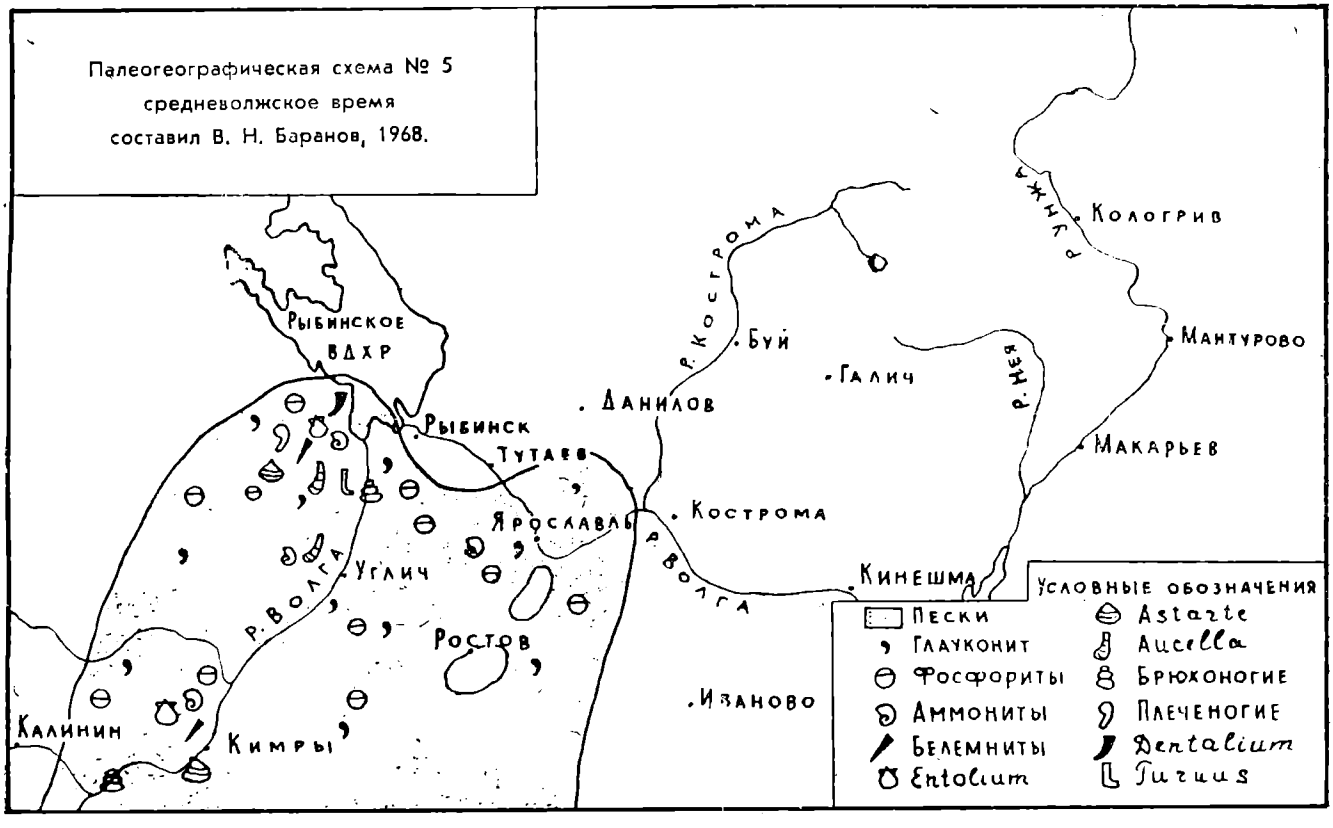
рит о том, что море имело нормальную соленость и нормальный газовый режим. Связь Среднерусского моря с Арктическим бассейном сохраняется, но ясно намечается тенденция к её ослаблению. Это повлияло и на состав фауны, в частности, аммонитов. Если до волжского века среди аммонитов преобладали северные формы, то начиная со времени Dorsoplanites panderi» в центре Русской платформы широко развивается местная фауна аммонитов (роды Virgatites, Lomonossovella, позднее — Craspedites и др.).

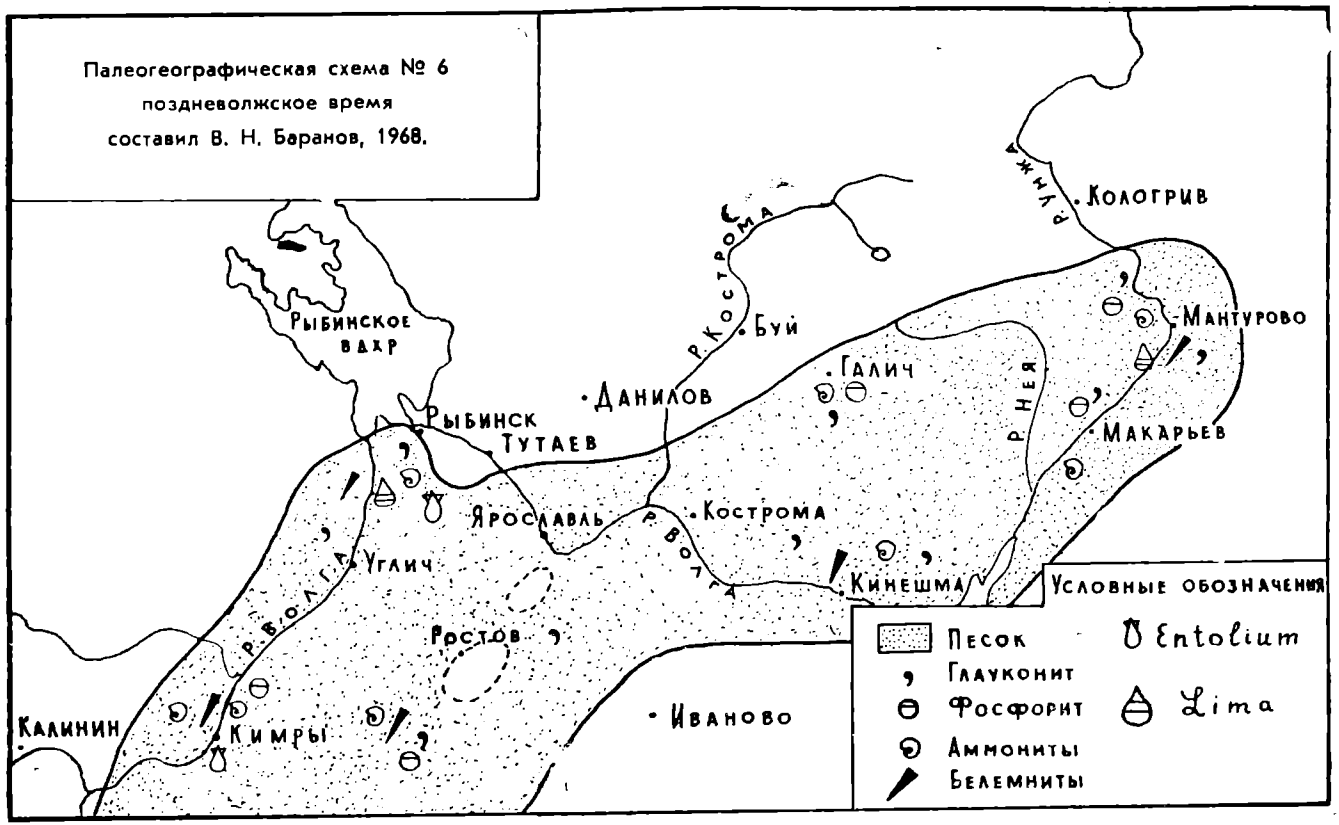
В середине волжского века, начиная со времени «Virgatites virgatus», происходит поднятие костромской территории, которая постепенно осушается. Море же сосредоточивается в Ярославском Поволжье. «Ярославское» море не имело прямого сообщения с Арктическим и Польско-Литовским бассейном, т. е. было полузамкнутым (см. схему 5). Это обязательство оказало определенное влияние на тип отлагаемого материала, температурный и газовый режим бассейна, развитие фауны в нем.

Отложения среднего и верхнего подярусов волжского яруса широко распространены на ярославской территории. Представлены они среднезернистыми кварцево-глауконитовыми песками или песчаниками с включением конкреций фосфорита. В толще песков (песчаников) в большом количестве захоронена фауна, которая весьма разнообразна в родовом, видовом и экологическом отношениях. Создается впечатление, что в «Ярославском» море различные животные находили оптимальные условия для существования. Такими условиями являлась мелководность бассейна (глубина не превышала 70—100 метров), нормальная соленость, хорошая аэрация. Известные в литературе данные палеотемпературного анализа показывают, что температура воды была в пределах 20—24 градусов.

На протяжении времени «Virgatites virgatus», «Epivirgatites nikitini» и «Kaspurites fulgens» границы моря мало изменялись. Предположительно эта граница проходила по линии несколько восточнее г. Калинина—Сонково—Рыбинск—с. Дунилово—Ярославль и далее на юг за пределы Ярославской области.

В конце волжского века (время «Craspedites subditus» и «Craspedites nodiger») имело место некоторое расширение моря, в частности, под водой оказывается западная часть Костромской области (см. схему 6). Море оставалось мелководным, причем имело тенденцию к дальнейшему обмелению. Принимая во внимание тот факт, что нижнемеловые отложе-


Палеогеографическая схема № 5
средневолжское время
составил В. Н. Баранов, 1968.
Рыбинское вдхр
Рыбинск
Тутаев
Ярославль
Углич
Ростов
Калинин
Кимры
Данилов
Буй
Галич
Кострома
Кинешма
Иваново
Кологрив
Мантурово
Макарьев
р. Волга
р. Кострома
р. Унжа
р. Нея
Условные обозначения
Пески
Глауконит
Фосфориты
Аммониты
Белемниты
Entolium
Astarte
Aucella
Брюхоногие
Плеченогие
Dentalium
Turrus


Палеогеографическая схема № 6
поздневолжское время
составил В. Н. Баранов, 1968.
Рыбинское вдхр
Рыбинск
Тутаев
Данилов
Буй
р. Кострома
Галич
Кологрив
р. Унжа
Мантурово
р. Нея
Макарьев
Ярославль
Кострома
р. Волга
Углич
Кинешма
Ростов
Иваново
Калинин
Кимры
Условные обозначения
Песок
Глауконит
Фосфорит
Аммониты
Белемниты
Entolium
Lima

ния в Ярославской области начинаются слоем фосфоритового конгломерата, можно предполагать, что на границе юры и мела ярославская территория была сушей.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В. Н. Верхнеюрские фации Верхнего Поволжья и некоторые вопросы палеогеографии. ЛГПИ им. А. И. Герцена. XIX «Герценовские чтения», краткое изложение докладов, 1968.

Баранов В. Н. История геологического развития территории Верхнего Положья в подзнеюрское время. Автореферат кандидатской диссертации. Ленинград, 1970.

Герасимов П. А. и др. Юрские и меловые отложения Русской платформы. В кн. «Очерки регион. геол. СССР», вып. 5. МГУ, 1962.

Иванов А. П. О перерыве между оксфордом и секваном. Зап. геол. отд. ОЛЕАЗ, вып. 1, 1911—1913.

Мазарович А. Н. К истории юрских и нижнемеловых морей Среднего Поволжья. Сборник Ярославского государственного университета. Вып. 2, 1923.

Розанов А. Н. О зонах Подмосковного портланда и о вероятном происхождении портландских фосфоритовых слоев под Москвой. Матер. к позн. геол. строен. Росс. импер., вып. 4, 1913.

Сазонова И. Г., Сазонов Н. Т. Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время. Л., «Недра», 1967.

Страхов Н. М. Горючие сланцы зоны Perisphinctes panderi (Orb). Бюллетень МОИП, отд. геол., т. 12 (2), 1934.

В. Н. АРИСТОВ и А. Н. ИВАНОВ

О ЗОНАЛЬНОМ ДЕЛЕНИИ НИЖНЕГОТЕРИВСКОГО ПОДЪЯРУСА НИЖНЕГО МЕЛА В БОРЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ СССР

В последнее время получен ряд новых материалов о фауне в отложениях нижнего готерива бореальной области СССР. Среди них новые виды и роды аммонитов, переходных от валанжинских полиптихитид к готеривским симбирскитидам, в окрестностях г. Ярославля (Аристов, 1966; Иванов и Аристов, 1969), и впервые обнаруженные в СССР амонисты североамериканского рода *Homolsomites* Crickmay (Сакс, Шульгина и др., 1963). Вместе с амонитами встречены сопутствующие им другие бореальные элементы ископаемой фауны (двустворки, брахиоподы, белемниты). Биостратиграфическое изучение фаунистических комплексов позволило выделить две новые зоны (Иванов и Аристов, 1966, Шульгина, 1965): *Homolsomites bojarkensis* и *Pavlovites polyptychoides*. Вопрос о зональном делении нижнеготеривского подъяруса в бореальной области СССР в настоящее время сводится к определению возраста упомянутых зон.

На севере Сибири, в Хатангской впадине (Шульгина, 1965), и на Северном Урале, в басс. р. Сев. Сосьвы (Сакс и Климова, 1967), в разрезах нижнего мела представлена одна из этих зон — *Homolsomites bojarkensis*. В Ярославском Поволжье в составе нижнеготеривских отложений присутствуют обе зоны: нижняя — зона Homolsomites bojarkensis, верхняя — зона *Pavlovites polyptychoides*.

В песчаном карьере у бывшего с. Крест, в окрестностях г. Ярославля, вскрываются белые пески с глыбами известковистого «сливного песчаника», заключающего *Homolsomites sp* и *Aucella crassicollis* Keys. Они отнесены к нижнеготеривской зоне *Homolsomites bojarkensis*. Эти слои покрываются зеленовато-бурыми песками и песчаниками с ауцеллами и аммонита-

ми, переходными от полиптихитов к симбирскитам. Аммониты описаны как новые виды (Speetoniceras polyptychoides Arist., Sp. inversioides Aristow, 1967) и отнесены к трем новым родам (Иванов и Аристов, 1969): *Pavlovites* gen. nov. Ivan. et Atist. с типовым видом *Pavlovites polyptycoides* (Arist), *Subspeetoniceras* g. n. Ivan. et Arist. с типовым видом *Subspeetoniceras inversioides* (Arist.) и *Gorodzovia* g. n. Ivan. et Arist. с типовым видом *Gorodzovia mosquitini* Ivan. et Arist. Слои с аммонитами — предшественниками симбирскитов выделены в особую нижнеготеривскую зону *Pavlovites polyptychoides*. Они образовались на Русской платформе несколько ранее отложений известной зоны *Speetoniceras versicolor*.

Нижнемеловая толща в Ярославском Поволжье подстилается фосфоритовым конгломератом, в котором был обнаружен *Dichotomites* aff. *bidichotomus Leym*. Исследование разрезов нижнего мела в берегах р. Волги и ее притоков Сутки, Ильдь, Сить и др. показывает, что здесь имеются следы размытых нижнеготеривской трансгрессией отложений зоны Dichotomites bidichotomus. К сожалению, конгломерат и эти слои карьером в районе с. Крест не вскрываются. В упомянутом фосфоритовом конгломерате найдены плохо сохранившиеся остатки раковин аммонитов с весьма высокими оборотами и скульптурой, свойственными роду *Homolsomites*.

Слои с хомолсомитами на севере Сибири подстилаются слоями с *Dichotomites, Bochianites*, *Neocraspedites* и выделены Н. И. Шульпиной (1965) в самостоятельную нижнеготеривскую зону *Homolsomites bojarkensis*. В бассейне р. Сев. Сосьва она подстилается слоями зоны *Dichotomites bidichotomus* и отнесена также к нижнему готериву (Сакс и Климова, 1967; Климова, 1970).

Следует отметить, что слои с хомолсомитами в Северной Америке отнесены Р. Имли (R. Imlay, 1960) к верхнему валанжину. Зону *Homolsomites stantoni* и *Olcostephanus pecki* Тихоокеанского побережья США Имли сопоставляет с верхневаланжинскими зонами *Neohoploceras arnoldi* и *Olcostephanus psilostomus* ФРГ, что, на наш взгляд, не совсем удачно.

Во-первых, Р. Имли проводит границу между валанжином и готеривом не только по исчезновению аммонитов (*Olcostephanus, Sarasinella, Thurmanniceras*) и появлению рода *Wellsia*, а скорее по исчезновению ауцелл. Но ауцеллы, оказываются, могут присутствовать и в нижнем готериве вплоть до зоны *Speetoniceras versicolor*. Во-вторых, вместе с хомолсомитами, по Имли, встречены нижнеготеривские криоцератиты, в слоях зоны Homolsomites stantoni найден нижнеготерив-

ский *Phylloceras* cf. *trinitense And,* а еще стратиграфически ниже — *Acanthodiscus* cf. *radiatus* Br. В-третьих, виды *Neohoploceras arnoldi* и *Olc. psilostomus* имеют ограниченное распространение (в ФРГ). И. Г. Климова (1970) считает, что зона *Homolsomites bojarkensis* соответствует зонам *Lyticoceras noricum* и *Acanthodiscus ebergensis* северной части ФРГ и Северо-Восточной Англии, нижней части слоев с *Endemoceras* ex gr. *noricum* Северной Польши и слоям с *Lyticoceras* sp. Восточной Гренландии. О раннеготеривском возрасте зоны *Homolsomites bojarkensis* в СССР свидетельствует тот факт, что слои названной зоны постепенно переходят в глауконитовые пески и песчаники вышележащей зоны *Pavlovites, pylyptychoides,* несомненно, принадлежащей нижнему готериву.

Таким образом, в нижнеготеривском подъярусе бореальной области СССР выделяются следующие зоны: нижняя — *Homolsomites bojarkensis,* средняя — *Pavlovites polyptychoides* и верхняя—*Speetoniceras versicolor.* Нижняя зона охарактеризована следующим комплексом ископаемой фауны: *Homolsomites bojarkensis* Schulg., H., aff. *bojrkensis* Schulg., *H. golberti* Klim, H., *indistinctus* Schulg., *Homolsomites sp., Aucella crassicollis* Keys., A. *sublaevis* Keys., *Modiolus sibiricus Bodyl., Liostrea anabarensis* Bodyl., *Camptonectes imperialis asiaticus* Zakh., *Culindroteuthis subporrecta* Bodyl., *C. pashaensis Sachs* et Naln.

В средней зоне присутствуют *Pavlovites polyptychoides* (Arist.), P. *krestensis* Ivan. et Arist., *Subspeetoniceras inversioides* (Arist.), *Gorodzovia mosquitini* Ivan. et Arist., *Aucella* ex gr. *sublaevis* Keys., *A.* ex gr. *bulloides* Lah. *Inoceramus* sp., *Pholadomya* aff. *gigantea* Sow., *Terebratula* sp.

Зоны охарактеризованы исключительно бореальными элементами фауны. Присутствие каких-либо форм, характерных для альпийского нижнего готерива, в бореальной области не доказано. Это затрудняет корреляцию нижнеготеривских отложений альпийской и бореальной областей. В составе нижнеготеривского подъяруса обеих областей выделяется по три аммонитовых зоны, но в какой мере они соответствуют друг другу, остается неясным.

В 1963 г. на Лионском коллоквиуме объем нижнеготеривского подъяруса был определен в составе трех зон: нижней — *Lyticoceras* s. l., средней — *Acanthodiscus radiatus,* верхней — «*Crioceratites duvali*». Нижняя зона *Lyticoceras* s. l. в ряде стран выражена плохо, зачастую не выделяется вовсе. Род *Lyticoceras Hyatt,* 1900, в последнее время подвергся критике. Он оказался синонимом рода *Leopoldia* Mayer-Eymar,

1887. А. Тирмани (1964) дал аммонитам прежнего рода *Lyticoceras* новое родовое название *Endemoceras s. l.* Это зона хорошо выражена лишь в стратотипическом разрезе в районе пос. Отрив (Швейцария) у железной дороги, в 700 м от ст. Невшатель; в окрестностях Отвиля (департамент Эн, Франция) и некоторых других пунктах Западной Европы (Busnardo R. и др. 1966). Но аммониты рода *Endemoceras* встречаются не только в основании готеривского яруса. Например, *End. noricum* Koen встречен в Польше (A. Witkovski, 1967), вместе с верхневаланжинскими *Saynoceras verrucosum* Orb. и *Astieria bachelardi* стратиграфически ниже слоев с Dichotomites bidichotomus Leym. (Томашовская мульда, пос. Вомвал).

Довольно хорошо аммонитовые зоны валанжина и готерива прослеживатюся в Воконтской впадине (Франция). Здесь выше верхневаланжинской зоны *Saynoceras verrucosum* выделены (Moullade M., Thieuloy J. — P. 1967) с некоторым интервалом новая зона *Himantoceras trinodosum* и зона с *Sarasinella ambigua* (Uhl.), *Neocomites scioptychus* (Uhl.). Последняя сменяется затем бесспорно нижнеготеривской зоной *Acanthodiscus radiatus*. Сам вид *Himantoceras trinodosum* Thieuloy, характерный для верхних горизонтов валанжина альпийской области, является предшественником *Crioceratites nolani* Kil., впервые появляющимся в зоне *Acanthodiscus radiatus*.

Приведенные данные свидетельствуют о наличии новых аммонитовых зон между нижнеготеривской зоной *Acanthodiscus radiatus* и верхневаланжинской зоной *Saynoceras verrucosum*, до недавнего времени определявшими границу между валанжинским и готеривским ярусами альпийского мела. Следует также отметить, что из пограничных горизонтов альпийского валанжина и готерива в последнее время описано несколько новых родов аммонитов: *Eleniceras* Breskovski, 1967, из зоны *Acanthodiscus radiatus* Болгарии, род *Himantoceras* Thieuloy, 1965, из основания готерива (Дром, Франция) и ближайший предшественник аммонитов рода Acanthodiscus — род *Discotella* Busnardo et Eney, 1966, из окрестностей Отвиля (Франция).

Надо надеяться, что новые данные о распространении аммонитов помогут в решении вопроса о границе валанжина с готеривом. Несомненно, что ниже зоны *Acanthodicus radiatus* должна быть еще нижнеготеривская зона, для которой требуется подыскать зональный вид. В качестве бореальных аналогов альпийских зон «*Lyticoceras*» s. l. и *Acanthodiscus radi-*

Схема сопоставления биостратиграфии нижнего готерива Альпийской и Бореальной областей

Подъярус	Альпийская область			Бореальная область			
	Решения Лионского коллоквиума 1963	Воконтская впадина (Франция) 1967	Северный Кавказ (по Друшицу, 1966)	Ярославское Поволжье (Аристов, Иванов, 1971)	Среднее Поволжье	Север Сибири, Хатангск. впадина, (по Саксу и др., 1963)	Зап. Сибирь (по Климовой, 1970)
НИЖНИЙ ГОТЕРИВ	Зона Crioceratites duvali		Зона Crioceratites duvali и Speetonicoras versicolor	?	Зона Speetoniceras versikolor	?	Зона Speetoniceras versicolor
	Зона Acanthodiscus radiatus	Зона Acanthodiscus radiatus	Зона Acanthodiscus radiatus (с Lyticoceras)	Зона Pavlovites polyptycholdes	Отсутств.	Зона Homolsomites bojarkensis	Зона Homolsomites bojarkensis
	Зона Lyticoceras s. l.	Зона Sarasinella ambigua зона Himantoceras trinodosum		Зона Homolsomites bojarkensis	Отсутств.		
Верхний валанжин	Зона Sanyaceras verrucosum	Зона Saynoceras verrucosum		Зона Dichotomites bidichotomus	Зона Dichotomites bidichotomus	Зона Dichotomites spp.	?

tus предлагаются соответственно зоны: *Homolsomites bojarkensis* и *Pavlovites polyptychoides*.

Относительно верхней зоны «*Crioceratites duvali*» альпийского нижнего готерива на Лионском коллоквиуме было оговорено, что для нее требуется подыскать зональный вид. Как и аммониты рода *Endemoceras* вид *Crioceratites duvali Lev.* обладает довольно широким стратиграфическим распространением. В Воконтской впадине встречен (Moullade, Thieuloy, 1967) в нижнем готериве лишь подвид *Crioceratites duvali loryi* (Sark), а подвид *Crioceratites duvali duvali* Lev. характерен здесь уже для верхнего готерива. Поэтому несмотря на то, что в слоях зоны *Crioceratites duvali* Северного Кавказа (Друшиц, Михайлова, 1966) встречены спитоницерасы (*Sp. versicolor* Tr., *Sp. inversum* M. Pavl. и др.), вопрос о том, следует ли зону Speetoniceras versicolor относить к нижнеготеривскому подъярусу, и о границе между подъярусами бореального готерива вообще нельзя считать решенным. Он требует специального изучения.

А. Е. Глазунова (1959, 1963) защищает мнение о принадлежности симбирскитовых глин с аммонитами в классических разрезах Среднего Поволжья одному подъярусу, а именно верхнему готериву с зонами *Speetoniceras versicolor, Simbirskites decheni*; границу же между подъярусами бореального готерива следует проводить под слоями со *Speetoniceras versicolor*. Ту же точку зрения приняли В. Л. Егоян и Г. А. Ткачук (1965), изучавшие разрезы валанжина и готерива Северго Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

Аристов В. Н. Нижний готерив Ярославского Поволжья и его фауна. Автореферат канд. дисс. Л., 1966.

Аристов В. Н. О бореальном нижнем готериве и его фауне в СССР. «Геология и геофизика», № 9, 1967.

Брешковски С. Eleniceras — новый род аммонитов из готерива. «Извест. геолог. ин-т» Бълг. АН, сер. палеонт., № 16, 1967.

Глазунова А. Е. Расчленение нижнемеловых отложений Поволжья. «Тр. ВСЕГЕИ», нов. сер., т. 91, 1963.

Глазунова А. Е. О границе готерива и баррема в Ульяновском Поволжье. Инф. Сб. ВСЕГЕИ, № 11, 1959.

Друщиц В. В., Михайлова И. А. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. М., изд-во Моск. универс., 1966.

Егоян В. Л., Ткачук Г. А. К стратиграфии готерива Северного Кавказа. «Труды Краснодарского филиала ВНИИ», вып. 16, Л., 1965.

Иванов А. Н., Аристов В. Н. К проблеме бореального нижнего готерива. «ДАН СССР», т. 171, 1966, № 6.

Иванов А. Н., Аристов В. Н. Новые роды аммонитов из нижнемеловых отложений окрестностей Ярославля и происхождение симбирскитид. «Бюллетень МОИП», отд. геологич., 1969, № 6.

Климова И. Г. Биостратиграфия морских отложений неокома Зап. Сибири по аммонитам. Автореферат канд. дисс. Новосибирск, 1970.

Сакс В. Н., Шульгина Н. И. и др. Стратиграфия юрской и меловой систем Севера СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Сакс В. Н., Климова И. Г. О зональном расчленении нижнего мела бассейна р. Сев. Сосьвы по головоногим моллюскам. «Геология и геофизика», 1967, № 7.

Шульгина Н. И. Новая зона Homolsomites bojarkensis в неокоме Севера Сибири. Сб. «Стратиграфия и палеонтология мезоз. отложений Сев. Сибири». М., «Наука», 1965.

Imlay R. W. Ammonites of Early Cretaceous Age (Valanginian and Hauterivien) from the Pacivic Coast States. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. 334—F, 1960.

Tiermann A. Die Ammonitengattung Endemoceras gen. nov. aus dem Unter-Hauterive von Nordwest-Europa. Geol. Jahrb. (BRD), Bd. 81, Hannover, 1964.

Busnardo R., Eney R., Pitre B. L'Hauterivien inferieur et ses ammonites pres de Hauteville (Ain). Trav. Labs geol. Fac. sci Lyon, № 13, 1966.

Witkovski A. O gatunki Endemoceras (Lyticoceras) noricum (Roém.) z kredy dolney niecki tomaszowskiej. Kwart. geol., 11, № 13, 1967.

Moullade M., Thieuloy J.—P. Nouvelle contribution a l'etude biostratigraphique de l'Hauterivien vocontien, caracterisation et extension de la zone a radiatus. Comp. rend. Sec. geol. France. № 2, 1967.

Thieuloy J.—P. Un cephalopode remarquable de l'Hauterivien basal de la Drome: Himantoceras g. n. Bull. Soc. geol. France, 6, № 2, 1965.

А. Н. ИВАНОВ

ВОПРОСЫ ПЕРИОДИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА У АММОНИТОВ

В руководствах по палеонтологии обычно приводятся некоторые сведения из истории изучения начальных стадий онтогенеза аммонитов. По истории же периодизации всего онтогенеза в лучшем случае можно встретить лишь указания на А. Хайетта как автора, систематизировавшего и наименовавшего возрастные подразделения у ископаемых наружнораковинных головоногих. Об этом говорится, например, в русском Циттеле (1934:721). Сам же А. Хайетт (1866—1869: 1—2) считал, что его предшественником был только А. д'Орбиньи (1840—1841), которому принадлежит «замечательный, оригинальный и единственный ряд наблюдений» и попытка «описать систематически все изменения индивида от яйца до смерти».

Возрастные изменения у аммонитов по А. д'Орбиньи

Описание возрастных периодов аммонитов помещено А. д'Орбиньи в обширной статье под названием «Зоологическое, геологическое и геолого-географическое рассмотрение аммонитов меловой формации», которая была представлена 23 августа 1841 года в Академию наук и напечатана в томе, посвященном головоногим моллюскам меловой формации (1840—1841), его монументального труда «Палеонтология Франции». Работа эта основана на многолетних наблюдениях автора, бывшего знатоком не только мезозойских моллюсков, но и всех беспозвоночных, а также современных моллюсков, и сейчас читается с огромным интересом. К сожалению, она мало известна. Это объясняется отчасти и тем, что она оказалась механически вставленной среди описаний видов. В издании 1860 года статья занимает 87 страниц.

В начале раздела, посвященного возрастной изменчивости, А. д'Орбиньи (1860:376—381) отмечает, что «никто и никогда не приступал к рассмотрению этой проблемы». Для изучения возрастных изменений он отламывал оборот за оборотом и так до начала раковины. Только «после многочисленных исследований и сравнений, жертвуя огромным числом образцов», он мог установить, что «аммониты при росте чаще всего проходят через пять модификаций», которые не зависят от случая и проявляются как закономерные превращения. Эти модификации он описал под именем «периодов».

Эмбриональный период соответствует очень молодому возрасту, когда аммонит имеет «несколько миллиметров в диаметре». В это время раковина всегда гладкая, с округлой «спиной» (брюшной стороной), хотя позже может появиться киль. Различить виды по форме раковины в этом периоде невозможно. Только «спиральная свернутость» является признаком, наиболее определенным для эмбрионального состояния. Сходство форм в эмбриональном периоде известно и у других групп и должно быть общим, зоологическим законом.

Первый период роста характеризуется тем, что ранее гладкая роковина приобретает скульптуру, если она вообще имеется у вида. Гладкие во всех возрастах формы остаются гладкими и в этом периоде. Скульптура возникает в виде легких бугорков вокруг пупка. Они растут и остаются более или менее длительное время. Вместо бугорков порой могут появиться ребра или бороздки. У килевых уже просматривается киль.

Последний период роста является тем периодом, когда скульптура, свойственная виду, достигнет наивысшего развития. «Это состояние наиболее продолжительное; оно охватывает обычно три четверти существования и роста аммонитов. После чего мало-помалу начинается ослабление скульптуры», она теряет свое совершенство, хотя рост (раковины) еще продолжается «Многие аммониты остаются до и в их наивысшем росте в состоянии третьей модификации», только ребра делаются реже, а бугорки резче. В качестве примера А. д'Орбиньи называет меловых *Ammonites interruptus, A. denarius, A. asterianus, A. aturites,* описанных и изображенных в том же томе.

Первый период дегенерации очень часто выражается в том, что у старых (пожилых) аммонитов ребра и бороздки на спине (брюшной стороне) мало-помалу стушевываются и полностью исчезают, в то время как бугорки и ребра на боках становятся более редкими и выпуклыми и остаются

«в течение длительного, более или менее ограниченного роста». Аммониты в таком состоянии похожи на те, которые находятся в «первом периоде роста». Поскольку аммониты в описываемом периоде потеряли свои некоторые «внешние свойства», его можно назвать первым периодом дегенерации. Примером могут служить из меловых и юрских *A. dispar, A. clementinus, A. radiatus, A. bicurvatus, A. lewessiensis, A. lamberti, A. mutabilis, A. plicomphalus, A. triplicatus, A. decipiens, A. banksii, A. instignis*. Среди них многие остаются в охарактеризованном состоянии, несмотря на большой диаметр.

Последний период дегенерации выражается в том, что ребра и бугорки на боках удаляются друг от друга еще более, уменьшаются и мало-помалу исчезают полностью. Раковина делается «в ее последнем обороте» гладкой и как бы возвращается к тому состоянию, в котором она была при рождении. Для примера, кроме упомянутых аммонитов, назван еще *A. mammillaris*.

Позже А. д'Орбиньи касался возрастных изменений у аммонитов в общей характеристике этих явлений у моллюсков в целом. Такая характеристика дана им сначала в «Элементарном курсе палеонтологии и стратиграфической геологии» (1849) и потом в книге «Ископаемые и современные моллюски» (1855).

У моллюсков вообще А. д'Орбиньи (1949:264—268) различает три главных возрастных периода — эмбриальный, рост и дегенерация. Ниже приводится их характеристика.

В эмбриальном периоде большинство моллюсков имеет более простую раковину, чем во взрослом состоянии. Украшения для нее исключения. Гладкая раковина характерна для головоногих, хотя во взрослом состоянии она может быть «перегружена украшениями». Когда эмбриальная раковина приобретает свои особенности еще в яйце, то она представляет часть, отделенную от остальной раковины валиком или бороздкой, как это наблюдается у разных брюхоногих и «безголовых» (двустворок), и носящую специальное название нуклеус. При образовании после выхода из яйца, как это будто бы бывает у головоногих, некоторых брюхоногих и двустворок, эта раковина не обозначена никакими признаками нарастания.

Период роста протекает по-разному. У одних рост ограничен. Это относится главным образом к брюхоногим. У других он продолжается, «пока существует животное»; такой неограниченный рост наблюдается у головоногих, брюхоногих и у всех двустворок без исключения. Моллюски с огра-

ниченным ростом растут, пока не достигнут предела, характерного для вида. Тогда вокруг устья за счет отложения извести уже после прекращения роста образуется валик, пальцеобразный и другие выступы. Одни формы перед концом роста постепенно теряют «украшения» и становятся гладкими, а другие сохраняют их. При неограниченном росте, например, у аммонитов и некоторых наутилид, скульптурные образования могут сохраняться длительное время; у брюхоногих и двустворок происходит то же самое, а некоторые из них «украшаются, еще более изощряясь в этом».

Период дегенерации «особенно отмечается у головоногих». Он редок у брюхоногих, «так как нельзя называть дегенерацией момент, когда ограниченные в своем росте раковины начинают толстеть вместо того, чтобы расти». У головоногих скульптура ослабляется постепенно по мере роста и в конце концов сглаживается так, что раковина делается «на последнем обороте» такой же гладкой, как в эмбриальном состоянии.

Нетрудно видеть, что возрастные периоды у аммонитов выделены А. д'Орбиньи на основании изменения скульптуры и отчасти формы раковины. «Эмбриональный период» выделяется им условно по аналогии с действительно эмбриональной раковиной у других моллюсков. По представлениям А. д'Орбиньи, аммониты начинали строить раковину после выхода из яйца. Полное развитие скульптуры, свойственной виду, во «второй период роста» оценивалось им как достижения взрослого состояния, хотя рост как таковой продолжался у аммонитов и в двух последующих периодах старческой дегенерации. Впрочем, дегенерация скульптуры наблюдается не у всех видов аммонитов. Большим достоинством рассмотренной периодизации онтогенеза у аммонитов было то, что она строилась А. д'Орбиньи с учетом данных индивидуального развития современных моллюсков других классов.

В отечественной литературе возрастные модификации, выделенные А. д'Орбиньи, были кратко охарактеризованы А. П. Павловым (1965:255). При этом он отметил, что Пиктэ упростил схему возрастных изменений А. д'Орбиньи, соединив первые два периода в один «эмбриональный» и последние два — в «дегенеративный» период».

А. Хайетт (1866—1869:194—195) не без оснований упрекал А. д'Орбиньи за игнорирование лопастной линии. А. д'Орбиньи считал, что лопастная линия, достигнув взрослого состояния, далее не изменяется. Наблюдения А. Хайетта противоречили этому. Поэтому он сделал попытку переработать периодиза-

цию А. д'Орбиньи, на основе развития лопастной линии. Для большего веса он сослался на Р. Оуэна (1861:99), обратившего внимание на существование в онтогенезе настоящих аммонитов стадий, соответствующих гониатитам, цератитам и, наконец, аммонитам. По состоянию лопастных линий А. Хайетт (1866:194—195) выделил у аммонитов «два периода развития, один период взрослого состояния, один период старости», отвечающий двум периодам дегенерации А. д'Орбиньи.

Первый период совпадает с эмбриональным периодом А. д'Орбиньи. Здесь септы простые, как у гониотитов или некоторых наутилид. Сифон занимает вентральное положение и «вызывает образование абдоменальной» (вентральной) лопасти.

Второй период может начинаться еще тогда, когда раковина гладкая, то есть он не вполне совпадает со вторым периодом А. д'Орбиньи, но соответствует цератитовому периоду Оуэна. Здесь вентральная лопасть становится глубже и усиливаются боковые части септ.

Третий период начинается «с момента приобретения септами аммонитовых лопастей» и продолжается до начала их дегенерации. Захватывает не только третий, но и часть четвертого периода Орбиньи.

Четвертый период хорошо различается на аммонитах, у которых в старческой стадии уменьшается «радиус спирали», и вместе с тем «размер оборота», что сближает лопасти друг с другом, «сокращая ширину камер и предупреждая возникновения новых дополнительных лопастей», например, у *Planulati* и *Macrocephali*. То же аммониты, «которые обычно увеличивают радиусы спирали на протяжении всей жизни, показывают не очень резкие признаки деградации лопастных линий в старческой части раковины». Объясняется это тем, что «сложность и количество лопастей, кажется, целиком зависит от непрерывного роста завитка раковины. У них тогда больше месте, и они или расширяются или дают ряд вспомогательных лопастей, как в старческом возрасте многих инволютных видов *Arietes, Falciferi, Dentati, Embriati*, или *Heterophylli*».

Возрастные периоды аммонитов охарактеризованы А. д'Орбиньи и Хайеттом как ступени морфологических изменений, скульптуры (у первого) и перегородок (у второго) в жизненном цикле аммонитов. Их периодизацию можно назвать морфобиологической. Некоторые наблюдения и соображения обоих авторов не потеряли своего значения доныне.

Филогенетическая периодизация

В последней трети XIX века увлечение теорией рекапитуляции и применение основного биогенетического закона Геккеля как метода филогенетических исследований привело к тому, что в онтогенезе аммонитов искали прежде всего признаки предков. Вопросы биологической периодизации онтогенеза отошли на задний план, хотя именно это время ознаменовалось большими достижениями в изучении «эмбриональной раковины», а И. Помпецкий (1894) показал, что «аномальные жилые камеры» — нормальные последние жилые камеры некоторых аммонитов. В работах филогенетического направления практикуется выделение стадий с названиями по предковым родам, признаки которых повторяются в онтогенезе. Под условными названиями выделяются стадии «предков», которые пока не найдены или вообще не сохранились.

Родовыми названиями для онтогенетических стадий пользуется, например, А. П. Карпинский (1890) в классической монографии об аммонитах артинского яруса пермской системы. Так, в онтогенезе *Medlicottia* он выделяет, в основном по состоянию лопастных линий, стадии: *Ibergiceras, Paraprolecanites, Pronorites, Sicanites* и стадию *Promedlicottia* с оговоркой, что «самостоятельного рода, соответствующего этой стадии, не существует» (стр. 57).

М. Неймайр (1892), разбирая онтогенез рода *Kepplerites*, выделял в нем, преимущественно по скульптуре и форме, паркинсониевую, рунцинатную и макроцефалитовую стадии. Первая и последняя получили название по конкретным родам.

Даже в тех случаях, когда филогенетическое происхождение того или иного вида остается еще неясным, исследователи предпочитают обозначать стадии в развитии признака по родам — типичным носителям этого признака. Так, А. О. Михальский (1890), описывая возрастные изменения скульптуры у виргатитов, выделяет наряду со стадиями, носящими чисто «морфологические названия», «олькостефановую» и «полиплековую» стадии.

Родовые названия для стадий онтогенеза, отражающих признаки родов-предков, применялись и в первой половине XX века, применяются они и в наше время. Такая периодизация онтогенеза, которую можно назвать филогенетической, не имеет прямого отношения к периодизации онтогенеза самого по себе. Но изучение эволюции раковины аммонитов способствует, конечно, и познанию эволюции самого онтогенеза. Онтофилогенетические исследования главным образом лопастных

линий у палеозойских аммонитов подтвердили в основном правильность старого закона К. Бэра о зародышевом сходстве. Многие аммониты последовательно образуют в онтогенезе признаки сначала высших систематических категорий, потом семейства, рода, и, наконец, вида. Но при этом же некоторые признаки низших систематических категорий могут возникать и на ранних стадиях онтогенеза. Это осложняет филогенетическую периодизацию онтогенеза.

Формально-биологическая периодизация онтогенеза, предложенная А. Хайеттом, и ее судьба

Широкий размах исследований онтогенеза в свете основного биогенетического закона Геккеля, то есть для познания филогенеза, способствовал усвоению взгляда на онтогенез как на своего рода хранилище древностей, к которому нужно обращаться, когда нужно восстановить предков формы или группы. Своеобразной реакцией на односторонность такого взгляда была идея А. Хайетта о возможности находить в онтогенезе не только черты прошлого, но и указание на будущую эволюцию группы. Она основывалась на представлениях «О параллелизме между различными стадиями жизни индивидуума и стадиями жизни группы молюсков Tetrabranchiata» (1866—1869). Так называлась работа, в которой он впервые изложил свой взгляд об «общем совпадении жизни индивида с жизнью группы». Взгляд этот был своеобразным сочетанием идей Дж. Брокки (1814) о предопределенности существования вида и рода, «умирающих» подобно особям, и «закона» Л. Агассица о параллелизме между эмбриональными стадиями современной группы и иерархией геологических предшественников той же группы. Поскольку, по Хайетту (1894:390), «явления индивидуальной жизни параллельны явлениям в филуме и подчиняются одному и тому же закону морфогенеза», то изучение явлений старения (парапластических явлений) в развитии индивида дает возможность для «пророчества того, что будет происходить в будущей истории типа».

Соглашаясь с критикой «брокизма» (Давиташвили, 1948, 1966) как идеалистической теории, несовместимой с дарвинизмом, следует отметить по крайней мере одну положительную сторону описательных работ брокистов, особенно работ А. Хайетта и его последователей в Америке и Англии (Ф. Базсер, Ч. Бичер, С. Бэкман, Р. Т. Джексон, А. Гробау, А. С. Пакард, Д. П. Смитт и др.). В поисках черт параллелизма в жиз-

ни индивидуума и «эволюции» филума как проявления хайеттовского «закона морфогенеза» они тщательно изучали онтогенез, и в частности признаки старения, которые мало интересовали поклонников теории рекапитуляции.

Из потребностей учения о параллелизме индивида и филума родилась классификация и терминология стадий онтогенеза. Для наглядности они не раз изображались А. Хайеттом (1889, 1894, 1897) в виде таблицы, которая приводится ниже:

Условия	Стадии	Стадии	Подстадии
Анаплазис	Эмбриональная	1. Эмбриональная	Несколько
	Личиночная или детская	2. Непионическая	Ананепионическая Метанепионическая Паранепионическая
	Незрелая или юношеская	3. Неаническая	Ананеаническая Метанеаническая Паранеаническая
Метаплазис	Зрелая или взрослая	4. Эфебическая	Анэфебическая Метэфебическая Парэфебическая
Параплазис	Дряхлая или старческая	5. Геронтическая	Анагеронитическая Метагеронитическая Парагеронтическая

В колонке — «условия» названы три основные фазы онтогенеза. Термины анаплазис и метаплазис заимствованы у Э. Геккеля (1866:70), понимавшего под первым «образование (эволюцию)», под вторым — «преобразование (трансволюцию)». Последнюю фазу Геккель называл «катаплазисом», что значит — «обратное развитие (инволюция)». Это название А. Хайетт заменил своим — «параплазис», чтобы терминологически еще более сблизить фазы онтогенеза с фазами развития филума, которые Э. Геккель (1866:320—366) называл: эпакме, акме, паракме. Первая — начало развития нового типа, вторая — период наибольшего распространения и разнообразия и третья — упадок, ведущий к вымиранию. Кроме того, А. Хайетт (1894:394) считал, что термин катаплазис слишком фиксирует внимание на явлениях «возврата», тогда как в старческих изменениях можно видеть лишь некоторую аналогию с ранними стадиями онтогенеза.

Как видно из таблицы, каждая из шести стадий онтогенеза одинаково и чисто априорно разделяется на три подстадии: начальная, средняя и поздняя. А. Хайетт (1894:391) подчеркивал необходимость выявления этих подстадий при исследовании развития каждой группы. Это требование, на наш взгляд, справедливо. При описании, например, зрелого со-

стояния у аммонитов явно напрашивается выделение ранне-, средне- и позднезрелой стадий.

Для «эмбриональной стадии» Хайетт (1894:391) в таблице не назвал подстадий, но сослался на свою статью «Ценное в классификации», в которой предложил следующие подстадии: проэмбриональная, мезоэмбриональная, метаэмбриональная, неоэмбриональная и типэмбриональная. А. П. Павлов (1901), назвав термины А. Хайетта, не без основания заметил, что «эта скрупулезная теоретическая разработка номенклатуры стадий развития пока, по-видимому, превосходит то, что с пользой может быть применено при практическом изучении, особенно в палеонтологии» (1965:256).

О подразделениях истории филума, которые Хайеттом ставятся в параллель с подразделениями индивидуального развития, дает представление следующая таблица:

	Филогенез (Хайетт, 1894:397)	
Филанаплазис	Филэмбрионическая Филонепионическая Филонеаническая	Эпакме
Филометаплазис	Филэфебическая	Акме
Филолараплазис	Филогеронтическая (стадия)	Паракме

Хотя названные выше подразделения онтогенеза разрабатывались на ископаемых головоногих моллюсках, знатоком которых был А. Хайетт, предназначались они для общебиологического употребления и формально применимы к любой группе организмов. Только названия стадий не забыты доныне и время от времени встречаются в литературе, но для наименования стадий постэмбрионального онтогенеза авторы чаще пользуются средствами родного языка. «Фазы» и «подстадии» не выдержали испытания времени.

И. А. Коробков (1966:47) в общем руководстве для палеонтологического описания рекомендует исследователю «знать признаки личиночной стадии (лавральной), младенческой (непионической), юношеской (неанической), взрослой (эфебической) и старческой (геронтической)». В отличие от Хайетта (1894), широко понимавшего непионическую стадию как стадию, следующую непосредственно за эмбриональной и представленную у одних животных личинкой, а у других (с прямым развитием), детской особью, И. А. Коробков личиночное и младенческое состояние рассматривает в ранге самостоятельных стадий.

Ж. Сигаль (1956:8) в онтогенезе фораминифер, а Фишер

(1947:1—24) и Пугачевская (1961:118) у белемнитов различают стадии, которые соотвествуют делению Хайетта.

Среди исследователей аммонитов наиболее видным последователем Хайетта, пользовавшимся его подразделениями онтогенеза, был Д. Смит. В отечественной литературе по аммонитам мне известна лишь докторская диссертация В. Е. Руженцева (1940), в которой при описании онтогенеза лопастной линии у родов и видов применяются те же подразделения и терминология для стадий и частью для подстадий. Во вступительной части В. Е. Руженцев (1940:27—28) приводит «таблицу онтогенетических стадий» Хайетта. При этом непионическая стадия определяется только как личиночная.

Основываясь на данных А. Хайетта, П. Смита и собственных наблюдениях по пермским аммонитам, В .Е. Руженцев охарактеризовал стадии онтогенеза следующим образом:

Эмбриональная — лишь начальная камера (протоконх).

Непионическая, или личиночная — «с момента возникновения первой перегородки до появления признаков, характеризующих семейство», с подстадиями: а) ананепионическая — раковина с первой перегородкой наутилоидного типа; б) метанепионическая — раковина в момент образования второй перегородки с широкой сифонной лопастью; в) паранепионическая — начинается с третьей перегородки, в ее ранней фазе сифонная лопасть еще не расчленена, в поздней фазе расчленена средним седлом.

Неаническая, или юношеская, — «с момента возникновения первых признаков данного семейства до момента появления всех сутурных элементов данного рода». Подстадии не выделяются, так как «не всегда имеют существенное филогенетическое значение».

Эфебическая или взрослая, — «с момента полного формирования признаков данного рода» и до старости; образуются видовые и индивидуальные признаки.

Геронтическая, или старческая, «угасание жизнедеятельности организма; перегородки сближаются, лопастные линии становятся неправильными и более примитивными» и как бы подчеркивают тот факт, что угасающий индивидум уже не в состоянии был поддерживать свою организацию на той высоте, которая была достигнута им за время предыдущего существования».

Стадии получили у В. Е. Руженцева (1940:28) оценку с точки зрения значения их для выявления филогенеза. Непионическая стадия в поздней фазе «показывает» ближайший

род анцестрального семейства, неаническая важна для выяснения филогенеза «внутри данного семейства». Геронтическая стадия «не имеет значения для онтофилогенетических исследований», поэтому в описаниях родов и видов она отсутствует.

В последующих работах В. Е. Руженцев уже не описывал роды и виды по названным стадиям и терминологией А. Хайетта не пользовался. Охлаждение в отношении к периодизации А. Хайетта рано или поздно наступало у последователей потому, что его формально-биологические возрастные стадии, в той или иной мере свойственные всем живым существам от амебы до человека, у аммонитов не подкреплялись ни содержательным морфологическим, ни тем более биологическим анализом, что необходимо для проведения границ между стадиями. В результате от периодизации А. Хайетта уцелел лишь набор тяжеловесных названий.

Периодизация А. Хайетта требовала от исследователей дифференцированного описания всего цикла возрастных изменений по стадиям. О том, что в этом состоит ее рациональное зерно и что потребность в описании возрастных изменений по общебиологическим стадиям осталась, свидетельствует выступление А. А. Савельева (1969) на всесоюзном палеонтологическом совещании при палеонтологическом институте АН СССР. Он демонстрировал таблицу «стадий роста аммонитов», как бы возрождающую периодизацию А. Хайетта. Стадии относятся к постэмбриональному периоду. В таблице, иллюстрированной изменениями скульптуры и формы раковины у альбских аммонитов Leymerilla и Neoleymerilla, выделяются следующие стадии: 1) детство (гладская раковина), 2) отрочество (зачатки скульптуры в виде ребер-бугорков вокруг пупка), 3) юность (на боках — ребра, на брюшной стороне — бороздки), формируется характерное для группы сечение оборота, 4) зрелость (скульптура и сечение достигают полного развития), 5) стадия взрослого животного (скульптура еще более усиливается), 6) старость (внешние бороздки прерываются, ребра исчезают, внешняя сторона округляется, спираль развертывается). Достигнув «зрелости», аммонит продолжает расти до старости.

Морфологическое деление онтогенеза (раковины) в практике описаний

Отсутствие единства во взглядах на существование у аммонитов некоторых стадий, например личиночной и старческой, на границы и объем различных возрастных стадий по-

родили стремление в практике описания онтогенеза обходиться без деления на возрастные стадии, заменить их подразделениями морфологического характера.

Морфологические определения существуют бок о бок с возрастно-биологическими, всегда содержащими известный элемент субъективизма. Так, например, говорят о «начальной камере», «первичном пережиме», «конечной жилой камере».

Поскольку у аммонитов обычно приходится иметь дело со спиральной раковиной, то идеальным в морфологическом смысле был бы способ изучения и описания по оборотам с первого до последнего. Есть основание предполагать, что этот способ получит развитие в связи с тенденцией к выражению изменений раковины на языке метаматики. Повышению интереса к выяснению числа оборотов и их особенностей косвенно способствовала работа Г. Маковского (1952), доказывающего, что половой диформизм у аммонитов выражается в разном числе оборотов у самцов и самок.

Точное определение числа оборотов и изучение признаков по оборотам требует изготовления продольных шлифов, а также последовательного снятия оборотов. И то и другое возможно при хорошей сохранности. Но в монографиях по аммонитам теперь не редкость встретить сведения о состоянии признаков по оборотам. Так, например, К. Д. Клаузен (1969), описывая род *Manticoceras* по образцам из верхнего девона Рейнских сланцевых гор, указывает диаметры оборотов и число перегородок на каждом обороте для всех видов. Объем последовательных стадий изменения скульптуры у рода выражен в оборотах: гладкая раковина — $1^1/_4$ оборота, ранние ребра $1^1/_2$—$2(2^1/_2)$ оборота, внутренние ребра $2(2^1/_2)$—$3(3^1/_2)$ оборота, ослабление ребер — после $3^1/_2$ оборотов, старческая стадия — на 5 *м* и 6 *м* оборотах (стр. 102—103).

Сведения о тех или иных изменениях, точно отнесенных к определенному обороту, можо найти у В. В. Друщица (1956), Б. И. Богословского (1969) и других отечественных авторов.

В практике описания аммонитов авторы чаще характеризуют не отдельные обороты раковины, а группы оборотов. Так поступали в прошлом, так поступают и сейчас. При этом группы фигурируют под возрастными названиями — «молодые (ранние), средние, взрослые (поздние, последние)», обороты или те же группы оборотов по положению их в спирали соответственно называют — «начальные, средние, внешние». Многие авторы пользуются сразу и теми и другими названиями. А. П. Карпинский (1890) предпочитал возрастные названия. Он описывал «молодые», «средние по возрасту», «взрослые»

обороты, раковины, экземпляры. А. П. Павлов (1901) употреблял те же возрастные названия, но тут же писал и о «внутренних оборотах». А. О. Михальский (1890) в описании одного вида выделял «внутренние, средние и внешние» обороты и тут же у другого вида, сохраняя два первых названия, описывает «взрослые обороты», а у третьего — «внутренние сбороты» названы уже «молодыми». Такое смешение чисто морфологических названий с возрастными названиями, содержащими элемент предположения, — распространенное явление и в современных монографиях.

Г. Я. Крымгольц (1960:75), исходя из того, «что вполне достоверных данных для суждения об индивидуальном возрасте аммонитов нет», советует избегать таких терминов, как «молодая» или «взрослая раковина», «старческие» признаки. «Гораздо лучше будет ,если отнесем наблюдения, касающиеся изменения тех или иных особенностей, к определенному диаметру раковины». Так обычно и делается.

Стремясь к морфологической объективности и четкости, нельзя все же вовсе исключить привычную и удобную в практике описания группировку оборотов. Заслуживает внимания опыт Н. П. Михайлова (1964, 1966). Он нашел выход в том, что, не употребляя других возрастных названий, кроме «взрослые раковины», описывает «начальные», «внутренние», «средние» и «внешний» или «внешние» обороты. Сведения о их особенностях в скульптуре, а иногда в форме раковины обычно даются им в родовом диагнозе, исключая мало специфичные начальные обороты. Так, в диагнозе *Subplanites* сказано: «Внутренние обороты покрыты частыми двураздельными ребрами, а на средних и внешних — к ним присоединяется большее количество или меньшее количество трех- и четырехраздельных виргатитового ветвления пучков и вставные ребра» (Михайлов, 1960:42). В диагнозе видов главное место занимает внешний оборот. У сравнительно мелких *Subplanites schaschkovae* Ilov. et Flor «начальные обороты», по определению Н. П. Михайлова (1960:51), простираются до диаметра 5—6 мм, «внутренние» — до диаметра 20 мм, «средние» — до 40 мм; у более рослого S. *pavida* (Ilov. et Flor) «внутренние» — до диаметра 60 мм, а средние — до 100 мм (стр. 50).

Деление оборотов на группы, примененное Н. П. Михайловым (1960:1964) в пределах надсемейства перисфинктид, еще далеко от совершенства, в частности, мало уделено внимания «внешним» оборотам. И все же, если распространить его с необходимыми коррективами, скажем, на всех мезозойских аммонитов, то тем самым будет обеспечено морфографи-

ческое накопление сопоставимых сведений о возрастных изменениях раковин. Это поможет в дальнейшем перейти к всесторонне обоснованной морфобиологической периодизации онтогенеза.

Возрастные стадии аммонитов в «Основах палеонтологии» (1960)

В «основах палеонтологии» — многотомном труде советских палеонтологов, подводящем итоги нашим знаниям об ископаемых организмах, головоногие моллюски — единственный класс, занимающий два тома (1958, 1960). В «Общей части» по аммонитам, составленной В. Е. Руженцевым (1960), в разделе «Внешняя форма раковины» имеются страницы, посвященные возрастным изменениям (248—259). Ими как важной вехой в истории периодизации онтогенеза аммонитов мы закончим наш обзор по этому вопросу.

Здесь выделяются три «резко различные стадии» в развитии раковины, а затем четыре сменяющие друг друга состояния: эмбриональная, личиночная, взрослых аммонитов и терминальная раковины. Если последние разместились по соответствующим «стадиям», то получатся следующие возрастные подразделения:

Первая стадия протекает в «яйцевой капсуле» и заканчивается образованием *эмбриональной раковины*. Её размеры колеблются в среднем между 1,5 и 0,6 мм в диаметре. Устье эмбриональной раковины фиксируется первичным пережимом. Она включает в себя первую (протоконх) и вторую газовые камеры и жилую камеру. Две перегородки, их разделяющие, «структурно не отделены» от протоконха. Возможно, они выделялись в яйце «одновременно и как одно целое с протоконхом» (стр. 266). В ходе филогенетического развития у аммонитов эмбриональная раковина уменьшалась, изменялась ее форма от согнутой до плотно завитой, увеличивалась длина жилой камеры от четверти оборота до целого оборота. Данные об эмбриональных раковинах, полученные при онтогенетических исследованиях, подтверждаются находками эмбриональных раковин, например, в аптских отложениях под Ульяновском.

Вторая стадия охватывает время длительного роста и постепенных преобразований формы оборота, совершенно изменивших облик животного. В течение этой стадии личинка становилась взрослым животным. Стадия распадается на два периода: личиночный и период взрослого состояния. Им соот-

ветствуют личиночная раковина и раковина взрослых аммоноидей.

Личиночный период начинался с момента выхода из яйца, когда животное переходило к свободному существованию в морской среде, и продолжался до вступления во взрослое состояние. В течение периода не происходило резких изменений «внешней формы», зато происходили большие и быстрые преобразования в строении перегородки и лопастной линии. Обычно *личиночная раковина* — эволютная с оборотами поперечно-эллиптическими или округлого сечения. По ней трудно, почти невозможно, различать даже крупные таксономические категории.

Взрослое состояние с взрослой раковиной трудно отделимо от предшествующего периода. Вероятно, «у аммонитов половая зрелость наступала задолго до прекращения роста». Условно можно считать, что взрослое состояние начинается с момента, «когда особенности данного вида выражены достаточно определенно», то есть когда «уже были развиты по крайней мере четыре-пять оборотов».

В третьей, заключительной стадии развития происходит формирование *терминальной,* или *конечной* формы *раковины.* Стадия непродолжительна, «большие изменения происходили» в области жилой камеры и особенно устья, форма «которого была тесно связана с образом жизни животного». Жилая камера вблизи устья испытывала сужение или расширение, приобретала дополнительные желобки и кили, образовывала или, наоборот, теряла бугорки. Терминальная раковина, особенно ее устье, у мезозойских аммонитов — несравненно разнообразнее, чем у палеозойских. В заключение отмечается, что некоторые авторы рассматривают различия в строении устья, соединенные с различиями в размерах и другими особенностями, как проявление полового диморфизма.

Как можно видеть, периодизация онтогенеза в «Основах палеонтологии» строится на морфологических изменениях, которым дается биологическая интерпретация. Эмбриональной, то есть образуемой еще в яйце, считается раковина от начальной камеры до первичного пережима. За эмбриональной стадией следует продолжительный личиночный период, в течение которого моллюск строит еще три или четыре оборота раковины. Постепенное появление признаков вида рассматривается как переход во взрослое состояние. Но рост продолжается и после наступления половой зрелости и заканчивается у всех аммонитов образованием терминальной раковины. Биологический смысл её не раскрывается, хотя отмечается, что харак-

терные для нее особенности «формы устья и прилегающей части жилой камеры имеют большое значение для понимания организации и условий существования различных родов». Из этого можно заключить, что особенности терминальных раковин не рассматриваются как признаки старческой деградации. Явления деградаций вообще не отмечается.

Стремление основать подразделение онтогенеза на существенных морфологических изменениях не избавило от необходимости биологической интерпретации. В ней, как будет видно из последующего, много проблематичного.

Эмбриональный период и эмбриональная раковина у аммонитов

В сведениях и материлах о начальной части раковины аммонитов полезно различать две стороны дела: успехи в чисто морфологическом изучении этой части раковины и их биологическую интерпретацию. При интерпретации возникают прежде всего два вопроса: 1) о морфологических границах эмбриональной раковины и 2) об организации выходившего из яйца моллюска. Последний вопрос обычно конкретизируется, как вопрос о том, была ли у аммонитов личинка.

Изучение начальной части раковины аммонитов имеет уже, по меньшей мере, столетнюю историю. Нередко оно сочеталось с изучением начальной части раковины наутилоидей и на этом пути было наиболее плодотворным. Познанию строения начальной камеры, первых перегородок (септ), цекума, первого оборота с первичным пережимом и других морфологических деталей начальной части раковины аммонитов немало содействовали работы А. Хайетта (1872, 1889), В. Бранко (1879—1880), Е. Мюнье-Шальма (1873), Ф. Гранжана (1910), М. И. Шульга-Нестеренко (1926), О. Шиндевольфа (1929, 1933), И. Бемерса (1936), В. Е. Руженцева и В. Н. Шиманского (1954), М. Ф. Богословской (1959), В. Н. Шиманского и Ф. А. Журавлевой (1961), Г. Эрбена (1962, 1964, 1969), Б. И. Богословского (1969) и других авторов. В последние годы исследования начальной части раковины под электронным микроскопом провели в Дании — Т. Биркелунд и Г. Гансен (1967, 1968), в ФРГ — Г. Эрбен, Г. Флайс и А. Силь (1968, (1969), в СССР — В. В. Друщиц и Н. Хиами (1969, 1970).

Не останавливаясь на хорошо известных, вошедших в сводки и руководства фактах, напомним лишь о главных результатах упомянутых исследований с электронным микроспокопом (рис. 1).

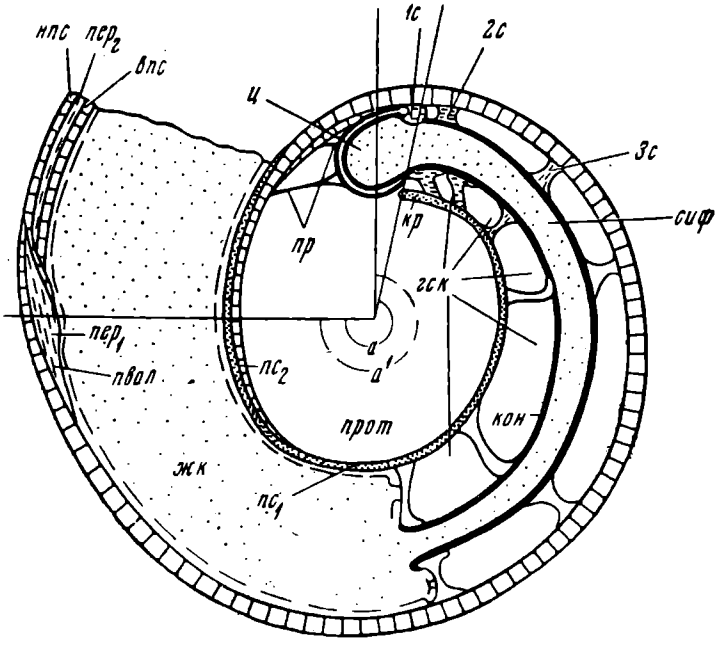


Рис. 1. Схема строения протоконха и первого оборота аммонитов. Обозначения: *а* — угол первичного валика (до Друщицу и Хиами), a^1 — угол первичного пережима (по Гранжану), *1с* — просепта, *2с* — вторая септа, *3с* — третья септа, $пс_1$ — первый призматический слой; $пс_2$ — второй призматический слой, *нпс* — наружный призматический слой, *впс* — внутренний призматический слой, *кон* — конхиолиновый слой, *пвал* — первичный валик, $пер_1$ — первичный перламутровый слой; $пер_2$ — вторичный перламутровый слой, *гкс* — гидростатические камеры, *жк* — жилая камера, *прот* — протоконх, *пр* — просифон, *кр* — кромка, *ц* — цекум, *сиф* — сифон. (по Друщицу и Хиами 1970).

У спирально свернутых аммонитов начальная камера и стенка первого оборота до первоначального пережима, который справедливо предлагается называть первичным валиком, «построены из призматического слоя». Первичный валик «образуется за счет внезапного появления и резкого уголщения пластинчатого, или перламутрового, слоя при одновременном выклинивании призматического слоя». После первичного валика, который можно условно считать концом первого оборота, стенка второго оборота уже построена из «трех слоев — наружного призматического, пластинчатого и внутреннего приз-

матического». Последний может появляться и несколько позднее. Просепта и вторая перегородка построены из призматического слоя и отличаются, особенно первая, несколько большей толщиной от третьей перегородки, которая, как, и все последующие, построена уже из перламутрового слоя; она «значительно тоньше первых двух» (Друшиц и Хиами, 1970:36—41).

Как было показано выше, А. д'Орбиньи выделял «эмбриональный период» у моллюсков чисто морфологически и условно относил к нему начальную часть раковины, лишенную скульптуры и более простую по форме, чем взрослая раковина. У головоногих, по его предположению, раковина начинала строиться только по выходе зародыша из яйца. Вот почему у аммонитов раковина «эмбрионального периода» диаметром в несколько миллиметров не имеет четких границ с раковиной последующего периода. В зоологии термин «эмбриональная раковина» применительно к моллюскам сохранил свою неопределенность до наших дней. Как правило, у двустворок и брюхоногих моллюсков раковина возникает уже после выхода зародыша из яйца, на стадии личинки — велигер. Значит, под названием «эмбриональная раковина» подразумевается вообще первичная раковина, отличающаяся от взрослой раковины рядом особенностей. У брюхоногих для нее применяется также название протоконх. Известно, что у одних родов он сохраняется, а у других может отпадать. Все это не означает, что у моллюсков вообще не бывает настоящей эмбриональной раковины, образующейся в яйцевых оболочках. Она известна у хитонов, некоторых брюхоногих, а также и головоногих, например, у сепий. Ниже термин употребляется только в таком узком смысле.

Некоторые исследователи аммонитов отрицают возможность существования у них эмбриональной раковины. В. Аркелл (1957) даже начальную камеру считал постэмбриональным образованием. Того же мнения придерживался Вестерман (по Эрбену, 1964:166). Подавляющее же большинство палеонтологов предполагает, что у аммонитов была эмбриональная раковина и что она сохраняется на апикальном конце раковины. Но исследователи расходятся в определении её границ.

Как принято считать, выход моллюска из яйца должен был замедлить или даже временно остановить рост его раковины. Это нарушение в росте должно быть морфологически запечатлено в раковине. Соответственно двум морфологическим рубежам, имеющимся в начальной части раковины, возникло

два взгляда. Одни проводят границу эмбриональной камеры по оральному сужению начальной камеры, другие — по первичному валику. У первых она соответствует лишь начальной камере — протоконху, у вторых включает в себя еще и первый оборот, до первичного валика.

Первый взгляд по времени возникновения является более старым. Он ведет начало от А. Хайетта и долгое время был соединен с представлением о резком отличии аммоноидей, раковина которых начинается протоконхом, и наутилоидей, у которых протоконх будто бы отпадал. Для него характерно также представление о том, что аммониты проходили личиночную стадию. Из яйца выходила личинка с протоконхом. Она пристраивала к нему первый оборот и претерпевала метаморфоз, во время которого происходила новая задержка роста. О ней свидетельствует свойственный всем аммонитам первичный валик. Правда, ученик и последователь А. Хайетта П. Смитт (1897) допускал, что при выходе из яйца личинка имела не только протоконх, но и часть первого оборота, служившего ей жилой камерой. В СССР популяризации рассматриваемого взгляда в известной мере способствовала М. И. Шульга-Нестеренко (1926). Протоконх в качестве эмбриональной камеры фигурирует в учебнике М. В. Павловой (1927). Во всеоружии новых данных старый взгляд в наше время защищает и развивает в ряде работ Г. Эрбен. Прежде чем перейти к разбору его доводов и соображений, следует кратко охарактеризовать второй взгляд.

Второй взгляд, видящий границу эмбриональной раковины в первичном валике, не так стар, как первый. Среди его сторонников были Ф. Нойтлинг (1906), А. Кнапп (1098), Э. Кэрри (1944). К мнению первого сочувственно отнесся В. И. Бодылевский (1926:68). Большой вклад в обоснование и развитие этого взгляда сделали В. Е. Руженцев и В. Н. Шиманский (1954). В их совместной работе был пересмотрен вопрос об эмбриональной раковине в широком плане, охватывающем всех наружнораковинных головоногих моллюсков.

Необходимость такого пересмотра назрела особенно после того, как в серии работ, начатых капитальным исследованием О. Шиндевольфа (1933), была отвергнута старая теория об отпадающем протоконхе у наутилоидей. Выяснилось, что существующая первая воздушная камера в раковине наутилуса и других наутилоидей гомологична протоконху аммонитов, что никакого рогового протоконха не было. Оказалось, что некоторые прямые наутилоидеи обладают полусферической, обособленной пережимом, начальной камерой, которую по аналогии

с начальной камерой аммонитов в отечественной литературе стали также называть протоконхом (Палеонтологический словарь, 1965:279). Уже в работе «Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих» В. Н. Шиманский (1948) подтвердил справедливость теории А. Вилли (1897) о непионической раковине у наутилуса. Из яйца наутилуса размером 25×16 мм выходит особь на младенческой (непионической) стадии развития с раковиной диаметром до 25 мм. Она способствует первому обороту взрослых раковин, которой заканчивается легким пережимом, обладает своеобразной скульптурой и несколькими воздушными камерами. Вместе с тем В. Н. Шиманский положил почин особому методу установления границы между воздушными камерами, образовавшимися в первичной раковине наутилоидей еще в яйце (эмбриональные камеры), и теми, которые образуются вскоре после выхода из яйца и отличаются уменьшением, редукцией, из высоты. Редукция высоты камер — важный признак замедления роста в новых условиях развития, вне яйца.

В. Е. Руженцев и В. Н. Шиманский (1954), последовательно переходя от современных головоногих моллюсков к мезокайнозойским наутилидам, от них к свернутым наутилоидеям позднего палеозоя, и, наконец, к аммоноидеям, убедительно показали, что у всех у них в яйце должна была развиваться эмбриональная раковина, с несколькими или хотя бы одной воздушными камерами и жилой камерой. У аммоноидей она состояла «из протоконха и жилой камеры, разделенных перегородкой». Положение устья определяется первичным пережимом. У разных групп первичный пережим находится на разном расстоянии от первой перегородки, но в общем оно составляет около оборота. Большое значение для доказательства изложенного представления о строении эмбриональной раковины у аммонитов авторы придают находкам скоплений мельчайших раковин в образцах мергеля из аптских отложений Ульяновской области и артинских известняков (стр. 39). К сожалению, сведения об аптских «эмбрионах», опубликованные в цитируемой работе и позже в работах В. В. Друщина и Н. Хиами (1969, 1970), еще далеки от необходимой полноты, что снижает доказательную силу этих уникальных образцов. Так, не ясно, например, погибли ли «эмбрионы» еще в яйце или после выхода из яйца, есть ли у них первичный валик, и другое.

Основной вывод В. Е. Руженцева и В. Н. Шиманского о первичном пережиме как границе эмбриональной раковины аммонитов был поддержан рядом исследователей, изучавших

начальную часть раковины как у палеозойских, так и мезозойских аммонитов (Богословский, 1958; Богословская, 1959; Друщиц, 1956; и другие). Он вошел в «Основы палеонтологии» (1962) и в учебники по палеонтологии.

В. Е. Руженцев и В. Н. Шиманский (1954), подчеркивая большую разницу в размерах первого оборота раковины, а значит, и эмбриональной раковины, у аммоноидей и свернутых наутилоидей, сделали заключение, что уровень развития моллюска, выходящего из яйца, у тех и других должен быть различным. У наутилоидей из яйца выходила молодая особь, отличающаяся лишь размерами и от взрослой формы. У аммонитов с их мелкими, имеющими около одного миллиметра в диаметре эмбриональными раковинами должны быть мелкие яйца. Это стало будто бы причиной сильной недоразвитости аммонитов, покидавших яйцевые оболочки. Именно из-за недоразвитости, как считают авторы, «в эмбиональной стадии по раковине аммонита нельзя определить не только вид, но даже род и семейство».

Следующим в цепи рассуждений является предположение о «ином строении мягкого тела», наподобие личинки велигер у брюхоногих моллюсков, а также об отличиях в «образе жизни и питания» от взрослых форм и, наконец, вывод о том, что среди всех головоногих «только аммоноидеи имели в своем индивидуальном развитии личиночную стадию» (стр. 41).

Такое резкое противопоставление аммоноидей по способу развития всем головоногим и в частности наутилоидеям не смогло выдержать испытание времени. Успехи в изучении раннего онтогенеза у разных групп наутилоидей привели к открытию здесь разных путей и способов развития (Стамбур, 1960; Шиманский и Журавлева, 1962; Эрбен, 1964). Один из путей оказался очень близким к способу развития аммоноидей. Так, например, для некотрых ортоцератид характерны мелкие эмбриональные раковины с одной обособленной эмбриональной камерой при заметном общем отличии от взрослых раковин (Журавлева, 1959). Пришлось допустить для такого пути если и не настоящих личинок, то все же «неполный метаморфоз». Особенности эмбриональных раковин в связи с разными путями развития у наутилоидей были отмечены в «Основах палеонтологии» (1962:54—56) разными названиями для выходящих из яйца молодых особей: наута и семинаута при прямом развитии и наутелла при «неполном метаморфозе».

В. В. Друщиц (1956, 1970) и другие палеонтологи, признающие эмбриональную камеру у аммоноидей в границах, очерченных первичным валиком, вопреки изложенному выше мне-

нию, предполагают у них прямое развитие, которое исключает возможность прохождения личиночной стадии. Следует, однако, иметь в виду, что расхождения в мнениях по этому вопросу нередко связаны с разным пониманием терминов «личинка» и «метаморфоз», к чему мы вернемся ниже.

Вопросы раннеонтногенетического развития аммоноидей подверглись специальному и очень обстоятельному рассмотрению в работах Г. Эрбена (1962, 1964, 1969). Определение границ эмбриональной и личиночной раковин у него тесно связано с биологической трактовкой раннего онтогенеза. При этом, в отличие от других авторов, он особое значение придает изменениям линий роста. Резкое отличие в строении первой перегородки — просутуры от второй — примасутуры (термины по О. Шиндевольфу, 1929) рассматривается им как следствие преобразований — метаморфоза в строении мягкого тела.

Представления Г. Эрбена о трех фазах в раннем онтогенезе аммоноидей — эмбриональной, личиночной и послеличиночной сложились при изучении древнейших аммоноидей. Эти представления он перенес затем на всех аммоноидей, а потом и на некоторых наутилоидей. Уже у предковой для аммоноидей группы — у бактритоидей он обнаружил два «изменения в скорости роста», выражающихся в сужении трубки раковины. Первое, образующее границу с протоконхом, представляет собой довольно резкий пережим; второе, расположенное на некотором расстоянии от первого, лишено этой резкости и отличается плавностью перехода к сужению и снова к расширению (Эрбен, 1964:163, рис. 2 — *Pseudobactritus bicorinatum*). Первому соответствует у аммоноидей сужение на оральном конце протоконха, второму — первичный валик.

Эти две постоянные точки «изменения морфогенеза» служат границами трех фаз онтогенеза. Первая фаза отвечает протоконху (протоконхом Эрбен называет первую воздушную камеру у всех наружнораковинных, какое бы строение она не имела). Поскольку на протоконхе обычно не обнаруживается линий роста, предполагается его образование еще в яйцевой капсуле. Следовательно, протоконх определяется как эмбриональная раковина. Сужение протоконха на оральном конце истолковывается как следствие падения скорости роста при выходе из яйца. Вторая фаза отвечает следующему участку раковины, до второго изменения скорости роста. К ней относится образование просепты. Иногда обнаруживаются слабые линии роста с вентральным вырезом. Они истолковываются Г. Эрбеном как несомненный признак наличия на устьевом краю раковины органа движения, а следовательно, и свобод-

ного образа жизни в виде личинки. Заканчивается эта фаза вторым изменением скорости роста, которое уже обусловлено метоморфозом личинки. Только в третьей послеличиночной фазе, после прошедшего метаморфоза тела, молодой аммонит делается способным строить перегородки с вентральной лопастью и строит вторую перегородку, за которой по мере роста образуются последующие. Только в третьей фазе линии роста образуют синус, свидетельствующий об образовании воронки.

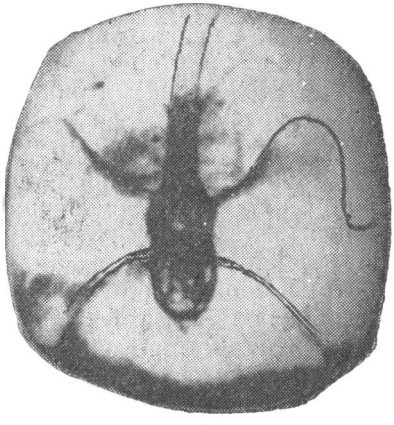


Рис. 2. Начальная часть раковины *Sakmarites vulgaris* (Karp.) с вентральной стороны (по Богословской, 1959)

Г. Эрбен (1964) основывает интерпретацию намеченных им трех фаз в раннем онтогенезе аммоноидей на сопоставлении с личинками морских брюхоногих и двустворок. Поскольку линии роста в первичной раковине брюхоногих появляются лишь на стадии личинки-велигер, он считает, что вторая фаза в онтогенезе аммонитов соответствует велигер. При выходе из яйца личинка аммонита не имела органов локомоции и была, вероятно, планктонной. Её раковина — протоконх образовалась еще в яйце на стадии, соответствующей поздней стадии трохофора или ранней стадии велигер. Но Эрбен (1964) все же учитывает, что протоконх аммонитов (0,6—0,75 мм) был гораздо крупней трохофора морских гастропод (0,18 мм) и потому допускает, что эмбрион аммонитов был более дифференцированным. Только во второй фазе образуется нечто подоб-

ное парусу велигер и личинка становится активноплавающей. В этой фазе она соответствует и полностью развитой личинке велигер двустворок (Эрбен, 1964:168).

Обращаясь к наутилоидеям, Г. Эрбен (1964) и здесь находит формы, которые, подобно аммоноидеям, имеют обособленный протоконх, а также в той или иной форме второе изменение скорости роста. У таких форм протоконх соответствует эмбриональной фазе, за которой следовала личиночная стадия (способ А). Формы же, лишенные как первого, так и второго изменений в скорости роста, да к тому же с поздней редукцией высоты камер, не раньше пятой камеры, по мнению Г. Эрбена, не имели в онтогенезе свободной личиночной стадии (способ В).

Сопоставление степени метаморфоза у разных групп наружнораковинных приводит Г. Эрбена (1964:175) к выводу о том, что у наутилоидей (способ А) личинка мало отличается от взрослых форм и метаморфоз выражен слабо, у бактритоидей — несколько сильнее, а у аммоноидей еще более сильно. Если этот ряд считать генетическим, то эволюция в нем шла, следовательно, в направлении усиления метаморфоза. Новые данные, полученные при исследовании начальной части раковины под электронным микроскопом у аммоноидей и наутилоидей, существенно не изменили представлений Г. Эрбена о раннеонтогенетическом развитии наружнораковинных. Об этом свидетельствует недавно опубликованная коллективая работа с его участием (Эрбен, Флайс, Силь, 1969). В ней дана следующая характеристика стадий морфогенеза начальной части раковины аммоноидей.

«До первого изменения роста еще нет органа локомоции. Эпителий выделяет лишь субпризматические кристаллы (первичная стенка протоконха). Мягкое тело толстое и короткое. Еще нет сифона.

При первом изменении роста эпителий получает способность выделять полнопризматические кристаллы (вторичная стенка протоконха). Мягкое тело дорзовентрально вытягивается и делается более низким.

После первого изменения роста возникает вентральный орган локомоции (парус?). Вентрально фиксируется просифо. Сзади боковой эпителий образует путем инвагинации просепту и кромку. Апикальная часть мягкого тела отшнуровывается как цекум.

При втором изменении роста на вентральной стороне образуется воронка, передний эпителий получает способность выделять сзади мантийного края кристаллиты перламутра.

Мантийный край при этом отступает назад (перерыв роста при устье). Перламутровый слой образует утолщение стенки.

После второго изменения роста мантийный край опять возобновляет рост при устье. Между цекумом и апикальной частью мягкого тела образуется первый сегмент сифона. Апикальный эпителий образует примасепту. Апикальный отдел эпителия получает способность выделять перламутр. Апикальный эпителий образует первую накросепту (из перламутра) и строит затем фрагмакон как гидростатический плавательный аппарат. Наконец, остальной (перифрактовый) участок эпителия получает способность выделять внутренний перламутровый слой» (стр. 42).

Попытки определить последовательность образования структур начальной части раковины у аммонитов делались и раньше, но изложенная схема, безусловно, является самой полной, хотя далеко не все в ней бесспорно и многое требует уточнения, особенно группировка признаков по стадиям. Сказывается стремление Г. Эрбена ограничить эмбриональную раковину протоконхом. Ниже приводятся главные возражения, против такого ограничения с позиций более широкого понимания эмбриональной раковины, до первичного валика. Некоторые из них уже были высказаны Б. И. Богословским (1969) и В. В. Друщицем и Н. Хиами (1970).

Трактовка сужения протоконха, которое, кстати сказать, у аммонитов заметно лишь в продольном (медиальном) сечении, как замедления скорости роста в связи с вылуплением из яйца, по меньшей мере, сомнительна. Строго говоря, сужение протоконха начинается уже в его средней части, а значит, из яйца выходил не весь протоконх, а лишь его половина, в форме открытого колпачка.

Между протоконхом и первым оборотом не существует явной структурной границы, которую следовало бы ожидать, если предполагать здесь рубеж между эмбриональным и постэмбриональным периодами развития. Нет изменения в составе и структуре, нет ни утолщения, ни хотя бы черепитчатого налегания.

Если вентральный вырез в линиях роста на первом обороте действительно свидетельствует об органе движения, то не обязательно предполагать его в действии (у личинки), возможно лишь его проспективное формирование в эмбриональном периоде. У современного наутилуса и других наутилоидей на эмбриональной раковине имеется даже скульптура.

Просепта могла образоваться лишь при наличии жилой камеры в первом обороте, то есть относительно поздно. Следо-

вательно, то тесное структурное единство между просептой и внутренней стенкой протоконха, которое подчеркивается Эрбеном (1969), свидетельствует против раннего и обособленного формирования протоконха как эмбриональной раковины. «Личинка», по Эрбену, мало правдоподобна. В первый период существования (в протоконхе) она не имела гидростатического аппарата, что снижает ее жизнеспособность и возможность планктонного существования. И в этот и в последующий период «личинка» не обладала способностью образовывать перламутровый слой, нужный для починки случайных повреждений в раковине.

Если из яиц вылуплялись личинки в известковых протоконах, то они должны были бы хотя изредка встречаться в ископаемом состоянии. Однако этого не отмечалось, тогда как раковины, имеющие один оборот, встречаются и сохраняются, по-видимому, не так редко.

Если принять, что «второе изменение роста» (первичный валик) связано не с метаморфозом свободно существующей личинки, как считает Эрбен, а с окончанием эмбрионального периода, как считают советские палеонтологи, то совокупность деталей строения начальной части раковины получает более убедительное во всех отношениях истолкование, особенно если вообще отказаться от допущения личиночной стадии у аммонитов. Стадии морфогенеза, разбитые Г. Эрбеном между эмбриональной и личиночной стадиями, становятся лишь стадиями эмбрионального развития в яйцевой капсуле. Оно должно в главных чертах обеспечить формирование мягкого тела моллюска и его раковины.

Думается, что моллюск, выйдя из яйца, уже был способен выделять перламутровый слой всей поверхностью мантии. Возможность образования перламутрового слоя уже в эмбриональной раковине доказывается современным наутилусом. У него и у других форм этот слой имеется от апикального конца и участвует в образовании септ, начиная с первой (Эрбен и др., 1969). Следовательно, две первые септы аммонитов, состоящие из призматического слоя, должны быть построены в эмбриональный период. Их сближенность между собой и изгибы навстречу друг другу (седло у просепты и лопасть у второй септы) хорошо служат для поддержания цекума, переходящего в сифон (см. Богословская, 1959, таб. 2, ф. 6). Стремление Эрбена разобщить их построение и отнести просепту к «личиночной», а вторую септу к «послеличиночной» фазам, искусственно и не может быть поддержано. Обе септы имеют, по-видимому, эмбриональное происхождение. Нет необходи-

мости предполагать, что их построение обязательно должно быть разделено стадией «метаморфоза» задней части тела. По-видимому, первая септа отличается от последующих не столько из-за того, что после ее образования произошел «метаморфоз», сколько от того, что она (просепта) в своей форме приспособлена к цекуму, хотя, конечно, нельзя отрицать некоторых изменений в строении задней части тела. Если бы просепта уподобилась второй септе и образовала бы вместо седла вентральную лопасть, то цекум оказался бы без поддержки и вне протоконха. Таковы их соотношения, например, у некоторых пермских аммонитов (рис. 2).

Третья септа, состоящая из перламутрового слоя, по-видимому, строилась уже в постэмбриональный период. Небезынтересно отметить, что отличие в строении двух первых септ от всех последующих отмечалось задолго до применения электронного микроскопа. Это четко показано на рисунке разреза аммонита у А. Хайетта (1872).

Мнение авторов о числе септ, возникающих в эмбриональной раковине, расходятся и меняются. В. Е. Руженцев и В. Н. Шиманский (1954:39) писали об одной септе, позже первый автор (1962) — уже о двух (см. стр. 89). В. В. Друщиц (1958:43) допускал сначала построение двух-трех перегородок. Он же в учебнике палеонтологии (1962:149) наделяет раковину, выходящую из яйца, двумя перегородками, а в недавней статье — только одной (1970::46). Б. И. Богословский (1969:66) предполагает одну септу у древних аммоноидей и две у более молодых.

Протоконх не был «жильем» личинки. Главное значение протоконха состоит, видимо, в том, что при выходе аммонита из яйца он служит гидростатическим аппаратом, обеспечивающим плавучесть аммонита. Относительно большие его размеры обусловлены необходимостью создать достаточную подъемную силу для раковины, имевшей, кроме него, лишь незначительную по размерам, вторую воздушную камеру. Если эмбриональная раковина у аммоноидей простиралась до первичного валика и включала в себя приблизительно один оборот, не считая протоконха, то размер вмещающего ее яйца не может быть меньше диаметра раковины, при котором отмечается валик. Диаметр этот значительно отличается у разных групп и даже видов. Например, у восьми видов раннемеловых аммонитов он находится в пределах от 0,57 до 1,10 мм, а ширина протоконха — от 0,43 до 0,80 мм (Друщиц и Хиами 1970:40).

Литература пока еще очень бедна сведениями о находках предполагаемых яиц аммонитов. В. Ветцель (1959:45, Табл. 22,

ф. 9) кратко описал обнаруженную им в шлифах швабской породы (Falciferenbank) неизвестного местонахождения хитиноподобную оболочку диаметром 0,6 мм. Она находилась среди очень мелких аммонитов разного диаметра (Кильский музей). Л. Леман (1966:50, табл. 4, ф. 6) сообщил о находке в жилой камере аммонита (предполагаемой самки) из рода *Eleganticeras* около 50 шариков с тонкой пиритовой оболочкой диаметром около 0,5 мм. Они образуют мешковидные скопления размером 8×6 мм. Аммонит этот обнаружен в «аренбургских лейасовых конкрециях», известных хорошей сохранностью фауны. Размеры описанных «яиц» несколько меньше ожидаемых. Но ведь они могли быть еще незрелыми (?). Впрочем, я привел эти еще очень далекие от надежности сведения только для того, чтобы напомнить о важности поисков как самих эмбриональных раковин, так и яиц. Их изучение поможет решить проблему эмбриональной раковины у аммонитов.

Была ли личинка у аммонитов?

В современной биологии принято выделять три типа эмбриогенеза, которые обстоятельно охарактеризованы, например, в недавней работе Г. А. Шмидта (1968). Большинство морских животных развивается по свободно личиночному типу, для которого характерно наличие особой, как бы вставочной фазы — личинки, приспособленной к самостоятельному существованию. Личинка значительно отличается от молодой формы и превращается в нее путем метаморфоза. Животные, развивающиеся по этому типу, обычно откладывают мелкие яйца.

Нелиниочный тип, или прямое развитие, имеет место при относительно крупных яйцах. Зародыш длительное время развивается под защитой яйцевых оболочек. Молодая особь покидает яйцо настолько сформированной, что самостоятельно добывает себе пищу (или пища доставляется материнским организмом). Характерен для беспозвоночных, переселившихся в пресные воды, и позвоночных, вышедших на сушу (рептилии, птицы), так как обеспечивает защиту зародыша от вредных влияний среды. Является более совершенной противоположностью исходного свободного личиночного типа.

При третьем типе эмбриогенеза — вторично личиночном, как и при первом типе, развивается личинка, имеет место метаморфоз, но личинка оказывается несвободной или на-

делена другими особенностями. У многих животных, развивающихся по этому типу, зародыш, достигнув стадии личинки, не выходит наружу, а остается в капсуле или теле материнского организма, где ей обеспечивается питание. Своеобразную несвободную личинку представляет и зародыш млекопитающих. Широко распространены паразитические личинки, существование и развитие которых происходит в тесной зависимости от хозяина. И все же характерная для многих групп несвободность личинки не является определяющей в данном типе. Главное — во «вторичности» личинки, приспособленной к жизни и питанию в особой среде. При этом у насекомых личинка может стать наиболее длительной частью жизненного цикла.

Было бы ошибкой рассматривать вторично личиночный тип как связующее звено между свободным личиночным и неличиночным типами эмбриогенеза. Эволюционно «вторичные» личинки являются производными главным образом от второго и отчасти от первого типов эмбриогенеза. По мнению большинства энтомологов, насекомые произошли от форм со свободной личинкой, достигли прямого развития (современные бескрылые), а в дальнейшем создали вторичную личинку. Эволюция шла от прямого развития через неполное превращение с имагообразными личинками к онтогенезу с полным превращением. Термин неполное правращение подчеркивает неполноту прежде всего в смысле числа фаз — три вместо четырех, так как нет фазы куколки.

В пределах одного и того же класса, иногда рода, например, у рода немертин *Lineus*, и даже вида, например, у рака *Palaeomonetes varians* (Шмидт, 1968:100), в связи с различиями в условиях жизни могут иметь место все три или два типа эмбриогенеза. Но к классу головоногих моллюсков это не относится. В руководствах по зоологии, сравнительной анатомии и эмбриологии (Кондаков, 1940; Догель, 1940; Иванов, 1945; Шмидт, 1951, 1968) неизменно подчеркивается, что современные головоногие в отличие от прочих моллюсков и других морских беспозвоночных имеют неличиночное, или прямое, развитие. К тому же им свойственно дискоидальное дробление яйца, тогда как у прочих моллюсков — спиральное. Это отличие, вероятно, обусловлено не столько более значительным количеством желтка в яйце у головоногих, сколько тем, что спиральное дробление сопряжено с развитием личинки трохофора, а у головоногих и их предков, как полагает И. П. Иванов (1945), не было ни того, ни другого. По его мнению», головоногие начали очень давно эволюционировать с

неизменной установкой на взрослую форму. Это видно из того, что не только расположение бластомер, но и самое строение яйца до начала развития имеет отчетливый билатериально-симметричный характер, а оси и плоскости симметрии яйца отвечают осям и плоскостям симметрии взрослого животного» (1945:140).

Конкретные причины возникновения неличиночного эмбриогенеза у головоногих моллюсков неизвестны. Приходится ограничиваться общими соображениями о том, что совершенная группа среди беспозвоночных должна иметь и совершенный эмбриогенез, что прямое развитие у головоногих «стало одной из предпосылок эволюционного прогресса в этой группе, сделав возможным приспособление к любой области моря» (Шмидт, 1968:194). Среди морских животных прямое развитие имеют еще и вековечные враги аммонитов — поперечноротые рыбы (акулы, скаты), а также кистеперые рыбы. Если считать, что названные рыбы приобрели прямое развитие в борьбе за жизнь «особенно с головоногими моллюсками» (Шмидт, 1968:71), то придется допустить, что эти последние не уступали им в совершенстве эмбриогенеза и приобрели его не позже, чем упомянутые рыбы, известные с девона.

Трудно себе представить, чтобы аммоноидеи, успешно развивавшиеся и выдержавшие конкуренцию с рыбами до конца мезозоя, были лишены важнейшего свойства современных головоногих моллюсков — прямого развития. Между тем уже сто лет пишут о личинке у аммонитов, и большинство палеонтологов ее признает. Впрочем, преобладание среди палеонтологов сторонников выделения личиночной стадии у аммонитов над противниками ее выделения создается лишь благодаря неопределенности самого термина «личинка».

При переходе к более точному и узкому пониманию «личинки», которое получило отражение выше в характеристике трех типов эмбриогенеза, круг возможных сторонников личинки у аммонитов сужается. Явное право на это предположение имеют только те, кто ограничивает эмбриональную раковину аммонитов протоконхом. Протоконх в качестве самостоятельной раковины столь отличен от последующей раковины, что без личинки здесь не обойтись. По Г. Эрбену (1962, 1964, 1969), выходящая из яйца личинка с протоконхом сначала была планктонной, а затем плавала с помощью особого органа движения типа паруса у велигер брюхоногих. Только после построения целого оборота раковины с просептой и цекумом происходит метаморфоз, т. е. превращение личинки в молодую

особь. Он сопряжен с остановкой роста, запечатленной в первичном валике, в конце первого оборота. Только в результате предполагаемого метаморфоза моллюск приобретает способность строить септы с вентральной лопастью, сифон, перламутровый слой и образует воронку. В предыдущей главе уже была показана несостоятельность ограничения эмбриональной раковины аммонитов протоконхом, которое у Г. Эрбена по необходимости сочеталось с поисками аналогий у брюхоногих моллюсков и двустворок, а не у современных головоногих моллюсков.

Если эмбриональная камера аммонитов принимается в границах, очерченных первоначальным валиком, как понимают ее советские палеонтологи, то предположение личиночной стадии делается излишним. Те органы и способности, которые Г. Эрбен связывает с метаморфозом личинки, аммонит должен был приобрести еще до выхода из яйца в ходе нормально протекающего неличиночного эмбриогенеза. В результате из яйца выходила молодая особь с организацией, не так уж сильно отличающейся от взрослых аммонитов. Она имела раковину с гидростатическим аппаратом из двух воздушных камер, сифоном, жилой камерой и мантию, способную выделять перламутровый слой. Первые две перегородки, структурно связанные с протоконхом, должны были строиться еще в эмбриональный период. Значит, уже тогда была приобретена способность строить вентральную лопасть. Первичный валик стоит не на границе личиночной и послеличиночной фаз, а на границе эмбрионального и послеэбрионального периодов развития аммонита.

У наутилуса, как известно, яйца очень крупные, размером 25×16 мм. В них образуется эмбриональная раковина диаметром до 25 мм, которая по форме мало отличается от взрослой. Если у аммонитов эмбриональная раковина имеет диаметр около 1 мм, то и яйца, следовательно, были не многим крупнее. При таких мелких яйцах, как считают В. Е. Руженцев и В. Н. Шиманский (1954:41), у аммонитов не могло быть обеспечено прямое развитие. Из яйца вылуплялась сильно недоразвитая особь, у которой еще не выражены признаки вида, рода и даже семейства. «Поэтому не будет большой ошибкой называть юные особи аммоноидей личинками». Они должны были иметь отличающиеся от взрослых строение мягкого тела, образ жизни и питания. Как уже отмечалось выше (стр. 90), в «Основах палеонтологии» Е. И. Руженцев (1962) охарактеризовал «личиночный период» как длительный период, продолжающийся до наступления взрослого состояния,

когда раковина имела уже 4—5 оборотов и получали свое выражение видовые признаки.

Если обратиться к сведениям о размерах яиц у современных головоногих моллюсков, то оказывается, что крупные яйца наутилуса, пожалуй, являются исключением. По данным К. Монгольд-Вирц (1963:195), у 16 видов, живущих в Средиземном море и относящихся к 12 родам, размер яиц колеблется от 1 до 15 мм. При этом у 8 видов яйца не превышают 3 мм. Яйца размером в 1 мм имеет *Illex coindeii*, в 1,2 мм — *Todoropsis ebanae*, 2 мм — у *Lolige vulgaris*, 2,4 мм — у *Octopus vulgaris*.

Небызынтересно отметить, что К. Мангольд-Вирц, изучая размеры яиц у головоногих, пришла к выводу об отсутствии строгой зависимости между размерами яиц и температурой воды, а также глубиной и характером грунта в море. Зато у декапод обнаруживается определенная связь размеров яиц с образом жизни. Формы, ведущие во взрослом состоянии более или менее бентонный образ жизни, обладают крупными, изобилующими желтком яйцами. У форм, живущих во взрослом состоянии пеллагически, яйца мелкие. Но у октопод, в большинстве бентонных, яйца особенно разнообразны по размерам.

Резкое отличие аммонитов от современных четырехжаберных в размере яиц и, наоборот, очевидное сходство их в этом отношении с некоторыми двужаберными отвечают современным представлениям о систематическом положении аммоноидей. Как известно, А. Колб (1961) описал следы волочения рук аммонита рода *Subplanites* в золенгофенских сланцах и пришел к выводу, что аммониты имели, вероятно, восемь, но никак не более десяти рук (рис. 4).

Что касается морфологических отличий раковины молодых аммонитов от взрослых, то с точки зрения того узкого взгляда на личинку, который проводится в настоящей статье,

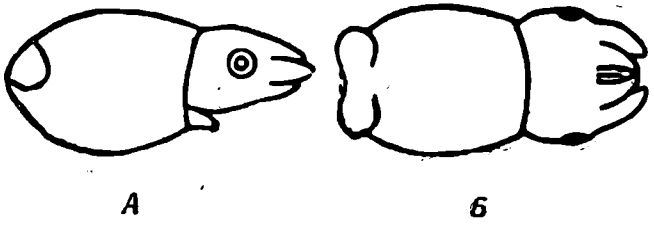


Рис. 3. «Личинка» кальмара *Loligo forbesi Steen* А — сбоку, Б — сверху. (по Зуеву, 1966).

они не настолько велики, чтобы давать право для выделения личиночной стадии у аммонитов. Они не позволяют предполагать существенных отличий в организации «личинки». К тому же между «личиночной» стадией и взрослой стадией нет морфологического рубежа, который соответствовал бы моменту метаморфоза.

Слишком широкое и потому теряющее свой смысл понимание и употребление термина «личинка» зоологами, а вслед за ними и палеонтологами вызывало и вызывает протест у морфологов. Так, И. И. Ежиков (1938:261) в специальной статье, посвященной этому вопросу, писал: «Существо личинки заключается... в эмбриональном характере ее организации; поэтому нужно считать совершенно нецелесообразным наименование личинками таких молодых форм, которые имеют в основном организацию взрослых животных и отличаются от последних величиною тела, наличием незначительных признаков недоразвития и немногочисленными приспособлениями, отсутствующими во взрослом состоянии. Эти последние молодые формы лучше называть иначе (например, «нимфами», как это иногда и делается)». Так и поступили недавно В. В. Друщиц и Н. Хиами (1969:30). По их мнению, аммониты, выходя из яйца, вступают «в стадию, напоминающую нимф насекомых». Ей предлагается название аммонителла.

В «незаконном» применении термина личинка к современным головоногим повинны многие зоологи. И. И. Акимушкин (1963:57; 1968:167) отмечает, что термин прочно укоренился в тевтологической литературе, но имеет условный характер, так как «никакого превращения эти животные не совершают и их личинки (за немногим исключением) отличаются от взрослых особей лишь меньшими размерами» (1968). Это в основном правильное заключение несколько упрощает дело. Главное не в том, что молодь головногих до 10 мм в длину вовсе не имеет никаких отличий от взрослых, кроме размеров. Отличия имеются, и на на них правильно обращают внимания зоологи. Но они совершенно недостаточны для истинной личинки. Живучесть термина «личинка» применительно к головоногим во многом объясняется тем, что отсутствуют система периодизации онтогенеза у беспозвоночных с прямым развитием и общепринятые названия для стадий этого развития.

В целом молодь головоногих отличается от взрослых иными пропорциями тела, а нередко и недоразвитием отдельных органов и признаков. В работах Г. В. Зуева (1964; 1966) имеется немало данных о морфологических и функциональных отличиях «личинок» некоторых головоногих. Так, например, ему

удалось наблюдать в аквариуме от выклева в течение 5 дней личинки кальмара *Loligo forbesi* Steen из Красного моря. При длине 3,3—3,7 мм они имели толстое округлое тело с большой головой и всего лишь тремя парами мало развитых рук с немногочисленными присосками. Небольшой желточный мешок личинка сбрасывает в первые минуты после выклева. Сразу же она стремится подняться к поверхности и движется толчками задом наперед, но происходит это хаотично. При необходимости способна плыть и головным концом вперед, но вороночного клапана еще не имеет. Удельный вес превышает удельный вес воды, и личинка, чтобы не потонуть, все время находится в активном движении (рис. 3).

К. Мангольд-Вирц (1963) в своей капитальной работе по биологии головоногих моллюсков обращает внимание не столько на морфологические отличия «личинок», сколько на их образ жизни. С «личинкой» она связывает «планктонную

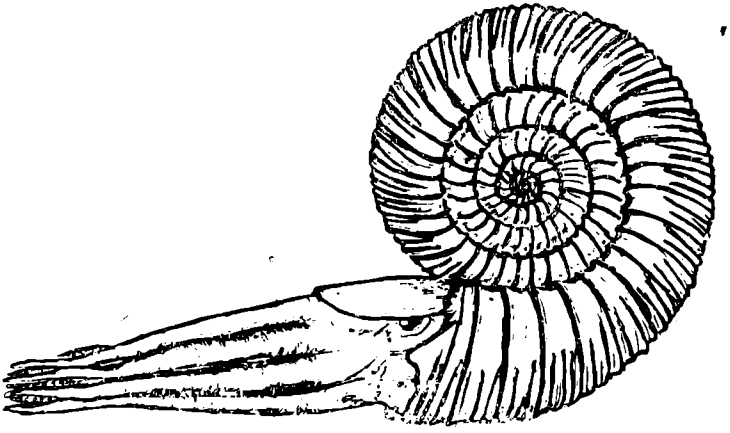


Рис. 4. Реконструкция аммонита. Показаны аптихи и восемь рук с присосками (по Колбу, 1961)

фазу» в развитии головоногих, которая будто бы способствует их расселению. По ее наблюдениям, у бентонных декапод с характерными для них крупными яйцами — «развитие прямое, без планктонной фазы». У пеллагических — яйца мелкие, и для них уже характерна «личиночная планктонная фаза». У преимущественно бентонных октопод при сравнительно крупных яйцах «молодые животные тотчас по вылуплении из яйца адаптируются к бентонной жизни взрослых без планк-

тонной фазы». Те же, которые рождаются из мелких яиц, «проходят планктонную переходную фазу» (стр. 211).

К сожалению, ранняя фаза постэмбрионального развития многих головоногих остается неизученной, а «планктонная фаза» — спорной. Даже у такого распространенного вида, как осьминог обыкн., одни ее отрицают, другие считают кратковременной. Как пишет К. Мангольд-Вирц (1963:31), никто не мог заставить «личинок» осьминогов жить в аквариуме дольше нескольких дней. После вылупления они активно плавают и находятся на освещенной стороне сосуда. К 4—5 дню оседают на дно и умирают через 2—3 дня.

Подобно молоди современных головоногих, имеющих мелкие яйца, молодые аммониты, вероятно, отличались некоторой недоразвитостью по сравнению с взрослыми формами. Но это не мешало процветанию аммоноидей. Более того, в ходе геологической истории диаметр эмбриональной камеры, а следовательно, и размер яйца, неуклонно сокращался: от 2,5 мм у нормально свернутых среднедевонских агониотитов до 0,6 мм у некоторых меловых аммонитов. Это уменьшение размера сопряжено с увеличением свернутости, инволютности эмбриональной раковины.

Если аммоноидеи с их мелкой эмбриональной раковиной имели неличиночный тип развития, то тот же тип развития нужно принять и для всех наутилоидей, несмотря на то, что колебания в размерах эмбриональной раковины у них очень велики. Ведь они не менее велики и у современных октопод. В том, что современный наутилус и мезокайнозойские наутилины имели прямое, неличиночное развитие, ныне никто не сомневается, хотя и в этой группе, у рода *Aturia,* диаметр первого оборота находится в пределах от 2 до 3 мм. А вот у более древних наутилоидей, как отмечалось выше (стр. 96), наряду с «наутилидным» типом развития выявился и «аммонитовый» тип с относительно мелкой эмбриональной раковиной, которая значительно отличается в своих признаках от взрослой раковины. Те, кто допускают личинку и метаморфоз у аммонитов, соответственно выделяют их и здесь (Эрбен, 1964:175) или предполагают хотя бы «неполный метаморфоз» (Шиманский, 1964:54).

Термину «неполный метаморфоз» уже при первом его употреблении (Руженцев и Шиманский, 1954:41) был придан смысл этапа в эволюции эмбрионального развития наутилоидей, которая будто бы прошла путь от метаморфоза, через неполный метаморфоз к прямому развитию. У насекомых (см. стр. 104), наоборот, эволюция эмбриогенеза, по-видимому,

шла от прямого развития через неполное превращение с имагообразной личинкой к полному превращению с личинкой, совершенно отличной от имаго. Уже это различие в смысле настораживает и заставляет сомневаться в целесообразности перенесения термина «неполное превращение» из энтомологии в палеонтологию головоногих моллюсков хотя бы и в трансформированном виде — «неполный метаморфоз». То же нужно сказать и об упоминавшемся выше (стр. 108) специфичном и к тому же неопределенном термине «нимфа». Большинство энтомологов называют нимфами старший возраст личинок при неполном правращении, когда после одной-двух линек личинка приобретает зачатки крыльев (Иванов, 1945:182). Но нимфами называют иногда не только старший возраст, но и вообще имагообразных личинок (Бей-Биенко, 1969:131). А И. И. Ежиков (1939:265) предлагает даже не считать нимф личинками.

Стремление палеонтологически доказать усовершенствование эмбриогенеза в эволюции наутилоидей потеряло свою заманчивость с тех пор, как пришлось признать, что «уже в раннем палеозое были группы цефалопод с прямым развитием», в частности тарфицератиды, у которых «были все типы развития, известные у более поздних групп: аммонитовый («личиночный»), наутилидный с выходом неразвитой особи и наутилидный с выходом сформированной особи» (Шиманский и Журавлева, 1962:140). По-видимому, разные «типы» эмбрионального развития у наутилоидей были выражением лишь разных темпов онтогенеза вообще и эмбриогенеза в частности, но все они были вариациями неличиночного, прямого развития.

А. П. Найдин (1969:256) в работе, посвященной морфологии и палеобиологии верхнемеловых белемнитов, пришел к выводу, что ископаемым эндокохлиям был присущ такой же характер развития, как и современным головоногим, у которых оно «в основном заканчивается внутри яйца». Таким образом, есть основание считать, что ископаемые головоногие моллюски всех известных нам групп обладали прямым, неличиночным эмбриогенезом. Это вовсе не означает, конечно, что в течение длительной истории существования головоногих не возникало у разных их групп различий в характере онтогенеза и не эволюционировал онтогенез в целом. Так, аммоноидеи при мелких яйцах и быстром эмбриональном развитии определенно выделяются среди других головоногих растянутой ювенильной стадией постэмбрионального развития, которая предшествует наступлению половой зрелости. В результате эмбриональная и взрослая (обладающая признаками данного

вида) раковины разделены тремя-четырьмя оборотами, падающими на упомянутую фазу.

История головоногих моллюсков подтверждает правильность той общей закономерности эволюции животного мира, о которой недавно справедливо писал Г. И. Шпет (1968). Процветающие группы обычно обладают относительно высокой скоростью роста и созревания. Они имеют «больше шансов размножиться и захватить места обитания и средства питания, чем формы, медленно растущие и размножающиеся» (стр. 273). Современные головоногие моллюски обладают поразительной быстротой роста и полового созревания, что наряду с другими преимуществами и обеспечило их победу над более древними предшественниками. Быстрым ростом отличается, например, осьминог обыкновенный. По А. Нефу (1923), вес моллюска при благоприятных условиях может удваиваться за неделю. По К. Мангольд-Вирц (1963) в Средиземном море самцы растут в среднем со скоростью не менее 10 мм в месяц и становятся способными к размножению, когда имеют длину 80—90 мм, в возрасте 8—10 месяцев, при среднем возрасте популяции около 2 лет. Самец кальмара обыкновенного созревает в возрасте 8—10 месяцев при длине 130 мм и живет 3—4 года, продолжая расти.

Как правило, относительно более поздние группы в геологической истории отрядов головоногих моллюсков развивались быстрее, чем их вымершие предшественники. Так, по Д. П. Найдину (1969:271), продолжительность жизни белемнителлид, живших в верхнем мелу, «составляла два года». Их же предшественники в юре жили дольше. У современного наутилуса и мезокайнозойских наутилин молодая особь по выходе из яйца была сходна с взрослой и, построив еще два-три оборота, заканчивала свой жизненный цикл. Все прочие наутилоидеи, с другими «типами» развития и, по-видимому, замедленным онтогенезом, вымерли уже на рубеже палеозоя с мезозоем.

По некоторым данным, в обсуждение которых я не имею возможности входить здесь, мезозойские аммоноидеи, отличаясь замедленным онтогенезом, жили до десяти лет и более.

Схема периодизации онтогенеза аммонитов

Выше были рассмотрены проблемы раннего онтогенеза аммонитов. В определении и разграничении стадий постэмбрионального онтогенеза также много неясного и спорного. Особенно это относится к заключительной стадии онтогенеза. Не

имея возможности дать здесь подробную характеристику подразделений постэмбрионального онтогенеза, ограничусь лишь общей схемой, которая сложилась у меня в результате изучения преимущественно юрских и меловых аммонитов (Иванов, 1945, 1960, 1969, 1971) и в отношении к более ранним группам аммоноидей, возможно, требует некоторых корректив.

Рис 5. Макроконх с конечной жилой камерой (устье и приустьевая часть не сохранились) — Kepplerites sp. Мангышлак. Коллекция автора

На основании анализа морфологических изменений, роста и других данных биологическая периодизация онтогенеза, по меньшей мере, должна наметить границы предрепродуктивного, репродуктивного и, если необходимо, послерепродуктивного периодов. У аммонитов, подобно современным головоногим моллюскам и рыбам, размножение, вероятно, начиналось задолго до окончания роста. Впрочем, у названных групп

рост, замедляясь с наступлением половой зрелости, не прекращается до конца жизни. (У рыб он продолжается и в пострепродуктивный период).

Возможно, так было и у древних аммоноидей. Правда, признаки прекращения или резкого замедления роста в виде учащения последних перегородок и других особенностей нередко обнаруживаются как у палеозойских, так и триасовых аммоноидей. Они известны и у наутидоидей. Но только начиная с юры, выявляется четкая дифференциация на формы непродолжительного резко ограниченного роста — микроконхи, среднего, но тоже ограниченного роста — макроконхи и, наконец, крупные формы с неограниченным ростом — мегаконхи. Первые две формы в связи с предполагаемым половым диморфизмом были охарактеризованы Калломоном (1955) и позже многими палеонтологами. Мегаконхи выделены мной в докладе о возрастных изменениях у аммонитов на палеонтологической секции МОИП 15 мая 1970 г. (Иванов, 1971).

I Эмбриональный период

1. *Эмбриональная стадия.* Протекает в яйце, где возникает эмбриональная раковина, состоящая из двух воздушных камер (протоконх и вторая камера) и жилой камеры длиной около оборота, при устье которой возникает первичный валик (пережим). Он служит границей между эмбриональной и постэмбриональной частями раковины. Свидетельствует о задержке роста молодой особи при выходе из яйца.

II Постэмбриональный период

2. Стадия *аммонителлы* (преювенильная, детская) начинается по выходе из яйца. Раковина этой стадии является продолжением эмбриональной раковины, от первичного валика, и охватывает второй оборот с характерным для него превышением ширины над высотой, округлой вентральной стороной и всегда гладкой раковиной. Однообразна почти у всех аммоноидей.

Название аммонителла предложено В. Н. Друщицем и и Н. Хиами (1969, 1970) для особи, выходящей из яйца, без указания границ стадии.

3. *Ювенильная* стадия (юношеская) относится, по-видимому, к предрепродуктивному периоду, охватывает два-три оборота, предшествующих появлению видовых (и вторичных половых) признаков. По форме раковины и скульптуре (у скуль-

птивированных форм) у некоторых родов очень сильно отличается от взрослой стадии. Ей свойственна наибольшая эволюционная пластичность, выражающаяся в образовании новых признаков проспективного значения.

4. *Взрослая* стадия требует разделения, по крайней мере, на две подстадии: а) *зрелую* и б) *позднезрелую,* или сенильную (старческую, геронтическую).

В *зрелой,* или собственно взрослой, подстадии аммонит достигает полного морфологического развития и половой зрелости, но не прекращает роста, хотя он и замедляется. Эта подстадия имеет разную продолжительность у микро-, макро- и мегаконхов, охватывая от части оборота до нескольких оборотов, а у некоторых микроконхов, видимо, совсем не выражена.

В позднезрелой подстадии, которая четко выделяется лишь у микро- и макроконхов, строится *конечная жилая камера* с рядом особенностей, наиболее резко выраженных у первых форм. Эти особенности свидетельствуют о полном прекращении роста раковины. «Торможение» роста вплоть до полной его остановки, по-видимому, на первых порах содействовало усилению функции размножения, но вместе с тем оно было началом общего ослабления жизнедеятельности и предвестником смерти. Вот почему эта подстадия лишь отчасти, условно, может считаться старческой. Поскольку изменения, характерные для конечной жилой камеры, бывают заметны уже и на последней части фрагмокона, то не будет ошибкой относить к подстадии весь последний оборот раковины, когда жилая камера — меньше оборота. У форм с постоянным ростом, в частности, у некоторых мегаконхов, подстадия трудно отделима от предшествующей, хотя у них-то как раз следует ожидать истинную старческую стадию, соответствующую пострепродуктивному периоду.

ЛИТЕРАТУРА

Акимушкин И. И. Головоногие моллюски морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963, 235 с.

Акимушкин И. И. Класс головоногие (Cephalopoda). В кн.: «Жизнь животных» в 6 томах, т. 2. М., «Просвещение», 1968, стр. 156—193.

Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М., «Высшая школа», 1966, 496 стр.

Богословская М. Ф. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммонитов. «Палеонтологический журнал», 1959, № 1, стр. 49—57.

Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи Рудного Алтая. «Труды палеонтологического института АН СССР», т. 64. М., Изд-во АН СССР, 1958, 151 стр.

Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи. 1. Агониотиты. «Тру-

ды Палеонтологического института АН СССР»; т. 124. М., «Наука», 1969, 311 стр.

Бодылевский В. И. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik. «Ежегодник Русского палеонтол. об-ва», т. V. Л., 1926, стр. 61—90.

Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948, 575 стр.

Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционного учения. М., «Наука», 1966, 242 стр.

Догель В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Л., Учпедгиз, 1940.

Друщиц В. В. Нижнемеловые аммонисты Крыма и Северного Кавказа. М., Изд-во Моск. университета, 1956, 147 стр.

Друщиц В. В., Обручева О. П. Палеонтология. М., Изд-во Моск. университета, 1962, 379 стр.

Друщиц В. В., Хиами Н. Некоторые вопросы изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов. — Совещание по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». Тезисы докладов. Секция аммонитов. М., АН СССР. Палеонтологический институт, 1969, стр. 26—30.

Друщиц В. В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. «Палеонтологический журнал», 1970, № 1, стр. 35—47.

Ежиков И. И. О типах развития многоклеточных из яйца. Сб.: «Памяти академика А. Н. Северцова», т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 260—275.

Журавлева Ф. А. Об эмбриональных стадиях развития наутилоидей. «Палеонтологический журнал», 1959, № 1, стр. 36—48.

Зуев Г. В. О способности личинок головоногих к активному движению. «Зоологический журнал», т. 43, 1964, № 10, стр. 1440—1445.

Зуев Г. В. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Киев. «Наукова думка», 1966, 139 стр.

Иванов А. Н. Изменчивость в скорости онтогенеза и общее значение этого явления. «Палеонтологическое обозрение», вып. 5. М., Изд-во АН СССР, 1945, стр. 3—7.

Иванов А. Н. К вопросу о так называемой «профетической фазе» в эволюции Kosmaceratidae. «Бюллетень МОИП», отд. геологич., 1945, № 1—2, стр. 11—32.

Иванов А. Н. О неотеническом происхождении келеловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras*. «Сборник трудов по геологии и палеонтологии». Сыктывкар (АН СССР, Коми филиал), 1960, стр. 378—392.

Иванов А. Н. О некоторых возрастных изменениях раковин аммонитов (автореферат доклада). «Бюллетень МОИП», отд. геологич., № 2, 1971, стр. 155.

Иванов А. Н., Аристов В. Н. Новые роды аммонитов из нижнемеловых отложений окрестностей Ярославля и вопросы происхождения симбирскитид. «Бюллетень МОИП», отд. геологич., 1969, № 6, стр. 84—97.

Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Л., Учпедгиз, 1945, 351 стр.

Карпинский А. П. Об аммонеях артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. «Зап. СПб. Минер. общ-ва», вторая серия, часть 27, 1890. А также: Собр. соч., т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945, 32—151.

Кондаков Н. И. Класс головоногих моллюсков (Cephalopoda). «Руководство по зоологии», т. 2. Беспозвоночные, кольчатые черви, моллюски. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 548—609.

Коробков И. А. Палеонтологическое описание. Л., Изд-во Ленингр. университета, 1966, 126 стр.

Крымгольц Г. Я. Методика определения мезозойских головоногих. Л., Изд-во Ленингр. университета, 1960, 89 стр.

Михайлов Н. П. Бореальные позднеюрские (нижневолжские) аммониты (Virgatosphinctinae). «Труды геологич. института АН СССР», вып. 107. М., «Наука», 1964, стр. 1—88.

Михайлов Н. П. Бореальные юрские аммониты (Dorsoplanitinae) и зональное расчленение волжского яруса. «Труды Геологич. ин-та АН СССР», вып. 151. М., «Наука», 1966, 116 стр.

Михальский А. О. Аммониты нижнего волжского яруса. «Труды геологического комитета», т. VIII, № 2. С-Петербург, 1890, 330 стр.

Найдин Д. П. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. М., Изд-во Московс. университета, 1969, 290 стр.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Моллюски — головоногие. М., Изд-во АН СССР, I — 1962, 425 стр., II — 1958, 190 стр.

Павлов А. П. Нижний мел России и его фауна, 1901. В кн.: А. П. Павлов. Сравнительная стратиграфия бореального мезозоя Европы. М., «Наука», 1965, стр. 204—288.

Павлова М. В. Палеозоология, ч. 1. Беспозвоночные. М.—Л., Госиздат, 1927, 315 стр.

Палеонтологический словарь. Под редакцией Г. А. Безносовой и Ф. А. Журавлевой. М., «Наука», 1965, 616 стр.

Руженцев В. Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов. «Труды Палеонтологического института АН СССР», т. 11, вып. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940, 132 стр.

Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea, аммоноидеи. Общая часть. «Основы палеонтологии». Моллюски — головоногие, 1. М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 243—333.

Руженцев В. Е. и Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. «Труды Палеонтологического института», т. 50. М., Изд-во АН СССР, 1954, 146 стр.

Савельев А. А. Методы филогенетических исследований на палеонтологическом материале и их классификация. Совещание по проблемам «Пути и закономерности историч. развития животн. и раст. организмов». Тезисы докладов. Пленарное заседание. М., Палеонтологический институт АН СССР, 1969, стр. 38—41.

Сигаль Ж. Отряд фораминиферы. Перевод с французского. Л., Гостехиздат, 1956, 221 стр.

Стамбур Х. А. О разных путях развития наутилоидей. «Изв. Ак. наук Эстонской ССР», сер. физ.-мат. и техн. наук, 1960, № 4, стр. 368—377.

Циттель К. Основы палеонтологии (палезоология). Переработано палеонтологами СССР под редакцией А. Н. Рябинина. Ч. 1. Беспозвоночные. Л.—М. Грозный. Новосибирск, ОНТИ, 1934, 1056 стр.

Шиманский В. Н. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих. «Уч. зап. Моск. гос. пед. инс-та им. В. И. Ленина», т. 52, кафедра геологии, вып. 3, 1948, стр. 77—151.

Шиманский В. Н. Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи. Общая часть. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. 1. М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 33—72.

Шиманский В. Н., Журавлева Ф. А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. «Труды Палеонтологического института АН СССР», т. 90, 1962, стр. 1—171.

Шмидт Г. А. Эмбриология животных, ч. 1. Общая эмбриология. М., «Советская наука», 1951, 354 стр.

Шмидт Г. А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М., «Наука», 1968, стр.

Шпет Г. И. Об ускорении роста в эволюции некоторых групп животных. В сб.: «Темпы индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции». М., «Наука», 1968, стр. 266—276.

Шульга-Нестеренко М. И. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. «Бюллетень МОИП», отд. геологич., т. IV, 1926, № 1—2, стр. 81—100.

Arkell W. J. Introduction Mesozoic Ammonoidea. In: Treatise on invertebrate paleontology, part L. Mollusca 4. Geol. Soc. America. Lawrence (Univ. Kansas. Press.), 1957, p. 81—129.

Birkelund T. and Hansen H. J. Earfy shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. — Madd. Dansk. geol. Foren., Bd. 18, H. 1, 1968, s. 71—78.

Branco W. Beiträge zur Entwickelung der fassilen Cephalopoden. — Palaeontogrophica, Bd. 26, 1879, S. 15—50; Bd. 27, 1880, S. 12—81.

Brocchi G. Conchiliologia fossile Subapennina. Milano, 1814.

Böhmers J. C. A. Bau und Strucktur von Schale und Sipho bei permischen Ammonoidea. Diss. Amsterdam. Apeldorn, 1936, 25 S.

Callomon J. H. The Ammonite succession... — Philosophical transactions of the Royal Societe of London, Ser. B. Biological sciences, N 664, vol. 239. London, 1955, p. 215—264.

Clausen C. D. Oberdewoniische Cephalopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge. II. Gephuroceratidae. Beloceratidae. — Paleontographica, Abt. A, Bd. 132, Lief. 4—6. Stuttgart, 1969, S. 95—178.

Currie E. D. Growth stages in some jurassic ammonites. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 61. Edinburg, 1944, p, 171—178.

Erben A. K. Über den Prosipho, die die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. — Paläontologische Zeitschrift, Bd. 36, 1962, S. 99—108.

Erben H. K. Die Evalution der ältesten Ammonoidea. — Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen, Bd. 120, N. 2. Stuttgart, 1964, S. 107—212.

Erben H. K., Flajs G. und Siehl A. Die frühontogenetische Entwickling der Schalenstruktur Ectocochleater Cephalopoden. — Paleontographica, Abt. A, Bd. 132, Lief 1—3. Stuttgart, 1969. 54 s.

Fischer A. G. A. Belemnoid trom the Late Permian of Greenland. — Med. Grönl. 133, N 5. Kobenhavn. 1947, p. 1—24.

Grandjean F. Le siphon des Ammonites et des Bèlemnites. — Bull. Soc. gèol. France, 4 str., t. 10, (1910). Paris, 1911, p. 496—519.

Haeckl E. Generelle Morphologie der Organismen, Bd. 2, Berlin, 1866.

Hyatt A. On the Parallelism between the different stages of Life in the Individual and those in the entire group of the Molluscous order Tetrabranchiata. — Memoirs reud before the Boston society of Natural History, vol. 1, Boston, 1866—1869, p. 193—909.

Hyatt A. Genesis of the Arietidae. Smithsonian contributions to knoweldge, 673, Waschington, 1889, 383 p.

Hyatt A. Phylogeniy of an acquired characteristic. — Proc. Amer. Philos. Soc., 32, N 143, 1894, p. 349—647.

Hyatt A. Cycle in the life of the individual (ontogeny), and in the evolution of its own group (phylogeny), — Procedings of the Amer. acad. of Arts and Sciences, vol. 32, N 10, 1897, p. 209—224.

Knapp A. Über die Entwicklung von *Oxinoticeras oxinotum* Qu. — Geol. u. palaeont. Abhandl., n. F., Bd. 8, H. 4. Iena, 1908, S. 215—248.

Kolb A. Die Ammoniten als Dibranchiata. — Geol. Bl. NO-Bayern. Bd. 11, H. 1. Erlangen, 1961, S. 1—21.

Lehmann U. Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Gesciebe. — Paläontol. Zeitschr., Bd. 40, N 1—2. Stuttgart, 1966, S. 26—55.

Makowski H. Problem of sexual dimorphism. — Palaeontologica Polonica, N 12, 1962, 92 p.

Mangold-Wirz K. Biologie des Cèphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Paris, 1963, (Laboratoire Arago), 258 p.

Naef A. Die cephalopoden. Fanna u. Flora Neapel. Monogr. 35, 1921—1928.

Neumayr M. und Uhlig V. Über die von Abich im Kaukasus gesammelten Jurafossilien. — Denkschr. der mat.-nat. Classe der Akad. Wissenschaften, Bd. 59. Wien, 1892.

Noetling F. Die entwickelung von *Indoceras baluchistanense* Noetling. — Geol. und palaeont. Abhandl, n. F., Bd. 8. Jena, 1906, 96 S.

D'Orbigny. Considérations zoologiques, géologiques et géologico-géographiques sur les Ammonites du terrain cretacé. — Paleontologie Francaise. Terrains cretaces, tome premier, Cephalopodes (1840—1848). Paris, 1860, p. 369—456.

D'Orbigny A. Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques. Paris, 1849, 299 p.

D'Orbigny A. Mollusques vivants et fossiles. Paris, 1855, 605 p.

Owen R. Paleontology, 2 ed., 1861, 103 p.

Pompeckj J F. Ueber Ammonoideen mit "anormaler Wohnkammer".— Jahreshefte des Vereins für faterländisch Naturkunde in Würtemberg. Bd. 50. Stuttgart, 1894, S. 220—290.

Pugaczewska H. Belemnoids from the Jurassic of Poland. — Acta Palaeontologica Polonica, VI, N 2, Warszawa, 1961.

Schiendowolf O. H. Vergleiohende Studien zur Phylogenie, Mophogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. — Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., n. F, H. 115. Berlin, 1929, 102 S.

Schindewolof O. H. Vergleichende Morphologie und Phylogenil der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. — Abhandl. preuss. geol. Landesans, n. F, H. 148. Berlin, 1933, 115 S.

Smith J. P. The Development of *Glyophioceras* and the Phylogeny of the Glyphioceratidae. — Proc. Calif. Acaad. Sci. ser. geol., vol. 1, N 3, 1897, p. 105—122.

Wetzel W. Über Ammoniten-Larven. — Neues Jahrbuch geol. und Paläont. Abhandl., Bd. 107, N 2. Stuttgart, 1959, S. 240—252.

Willey A. The embryology of the Nautilus. — Nature, vol. 55, N 1426, 1897, p. 402—403.

В. Н. БАРАНОВ

СЛЕДЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЛЛЮСКА *TURNUS WALDHEIMII* (ORB.) В ДРЕВЕСИНАХ ИЗ ПОЗДНЕЮРСКИХ СЛОЕВ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

Среди немногочисленных сверлящих организмов, следы которых встречаются в позднеюрских отложениях Ярославского Поволжья, наиболее частыми являются представители семейства Pholadidae — Turnus waldheimii (Orb). Раковина у этого моллюска небольшая, равностворчатая, овально ромбического очертания, сильно зияет спереди и значительно меньше сзади. Передний край косо усеченный, слегка выемчатый, макушки мало выдаются, массивные, приближены к переднему краю. Небольшая выпусклость створок в нижней части макушечной области. Две радиальные борозды, косо идущие от макушки назад, подразделяют каждую створку на три неравные доли, из которых срединная — более узкая, уплощенная, гладкая килеватая сзади. Очень резко отделена глубокой изогнутой бороздой от остальной части створки, килеватой со стороны борозды. Передняя и задняя доли покрыты частыми тонкими концентрическими ребрышками, значительно более рельефными на передней доле. Продолжение этих ребрышек прослеживается и в передней, сравнительно неглубокой борозде. Замочный край слабо выпуклый, без зубцов.

Наиболее крупные экземпляры достигают 22 мм длиной при высоте 14 мм и толщине 12 мм; чаще встречаются более мелкие (по Герасимову, 1955).

В Ярославском Поволжье следы работы этого древоточца встречаются в песках (песчаниках) нижнего подъяруса волжского яруса (зоны Virgatites virgatus и Epivirgatites nikitini), которые обнажаются по правому берегу г. Волги на участке с. Глебово — с. Коприно (в настоящее время слои зоны Virgatites virgatus почти целиком подтоплены водами Рыбинского водохранилища).

Сами раковины моллюска сохраняются редко, чаще находят куски древесины с глубокими червеобразными трубочками, обычно целиком заполненными породой, эти трубки-ядра и представляют собой следы жизнедеятельности древоточца Turnus waldheimii (Orb).

В нашей коллекции имеются 24 образца такой древесины. Все они взяты из зелено-бурого глауконитового песчаника, составляющего нижнюю треть песчаной толщи зоны Epivirgatites nikitini. Размеры образцов различные, чаще всего они имеют 10—15 см в длину, 8—10 см в ширину и 5—8 см в высоту.

При обработке этого материала подсчитывалось количество «ходов» в каждом образце, измерялись длина и ширина каждого «хода», отмечалось положение «ходов» относительно направления волокон древесины.

Измерения и подсчеты дали следующие результаты:

1. В различных образцах древесины имеется от 1 до 40 «ходов». При этом от 1 до 5 «ходов» имеют 14 экземпляров, от 5 до 10 «ходов» — 6 экземпляров, 12 «ходов» имеет 1 экземпляр, 21 «ход» — 2 экземляра, 40 «ходов» — 1 экземпляр.

2. Длина каждого «хода» чаще всего варьирует в пределах 15—30 мм, наиболее длинные «ходы» достигают 90 мм.

3. Диаметр отдельных «ходов» варьирует от 2 до 20 мм. Диаметр от 2 до 10 мм имеют 72 «хода», 10—15 мм — 72 «хода», 15—20 — 15 «ходов».

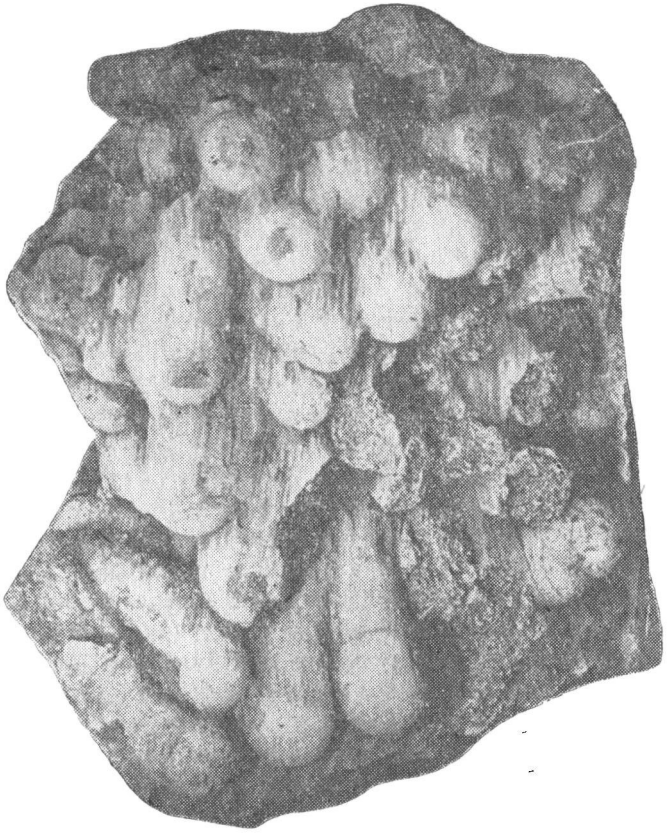
На многочисленных образцах можно хорошо пронаблюдать, как менял моллюск свое направление при сверлении древесины.

Всверливаясь в ствол дерева, моллюск первоначально проходил 1—1,5 см поперек направления волокон древесины. Затем делал угол, и дальнейшее сверление производилось вдоль волокон, параллельно их направлению. С удалением от начала «ходов» ширина его несколько увеличивается.

Все «ходы», имеющиеся на образце древесины, направлены в одну сторону. Если при этом учитывать направление сучков, которые иногда имеются в древесине, то можно сделать вывод, что «ходы» сверлились в сторону вершины дерева, однако этот вывод не является неоспоримым.

Интересен и тот факт, что даже при очень большом количестве «ходов» в одном образце (см. фото) эти «ходы» никогда не пересекаются и не соединяются.

Рассматривая «ходы», нельзя не обратить внимания на пережимы, которые подобно узлам хвоща делят породу, выполняющую «ход», как бы на «междоузлия». Причины образова-



Ходы древоточца Turnus waldheimii (Orb). в куске древесины, выполненные песчаником. Правый берег Волги у с. Мостова, Рыбинск, р-н, Ярославской обл., Натур. велич.

ния этих пережимов неизвестны. Возможно, они связаны с определенными циклами в жизни моллюска или обусловлены тем, что животное встречало на своем пути материал разной твердости и несколько замедлило свое продвижение, что отражалось на строении «хода».

В заключение следует отметить, что встречающиеся в слоях зоны Epivirgatites nikitini следы жизнедеятельности древоточца Turnus waldheimii (Orb) оставлены формами крупных размеров, то есть на данной территории условия жизни древо-

точца были оптимальными. В том же районе (с. Глебово — с. Коприно) в нижнемеловом фосфоритовом конгломерате, лежащем на песках зоны Epivirgatites nikitini, иногда встречаются плотные, окатанные фосфатизированные куски древесины с аналогичными следами жизнедеятельности древоточца. Из современных моллюсков наиболее близкими к роду Turnus являются Teredo, для которых наиболее благоприятной является прибрежная зона теплых морей. Допуская аналогию, можно предположить, что Turnus waldhimii (Orb) обитали в мелководной зоне моря, температура воды которого была в пределах 20°.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимов П. А. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части СССР, часть I. Госгеолтехиздат. М., 1955.

В. А. НОВСКИЙ и А. Н. ИВАНОВ

ПРОБЛЕМАТИЧНЫЕ ОКАМЕНЕЛОСТИ В ВАЛУНАХ ДОКЕМБРИЙСКОГО КВАРЦИТА

В Ярославской области, среди валунов, вымываемых из морены и скапливающихся по берегам рек, в оврагах и балках, значительную долю составляют кварцито-песчаники. Большинство из них имеет окраску от бледно-розовых до малиново-красных тонов с лиловым оттенком. Происходят они, по-видимому, из шокшинской свиты, распространенной в Прионежье. Шокшинские песчаники получили название от с. Шокша. Свита относится к иотнию и, по данным А. И. Тугаринова, имеет возраст 1800—1900 млн. лет.

Во время экскурсий по Ярославской области при проведении полевой геологической практики со студентами Ярославского педагогического института авторам ежегодно приходилось иметь дело с валунами как образцами горных пород. Во множестве образцов шокшинских песчаников, прошедших через наши руки, попалось несколько с необычными включениями и образованиями, которые можно причислить к проблематичным окаменелостям. Одна из них изображена на рис. 1. Валун найден в русле р. Эдома, близ с. Артемьева Тутаевского района, летом 1965 г. Размер: 1700 мм×235 мм.

При первом взгляде на структуру, рельефно выступающую на поверхности валуна с крупными волноприбойными знаками, может показаться, что её происхождение обязано трещинам. Однако трещины должны были бы уходить клином в глубь породы. Но этого нет. Перед нами неправильной формы цилиндры или палочки, несколько сплюснутые сверху вниз с плавно изменяющейся шириной. Наибольшая видимая ширина — 6 мм. Образованы, как и вмещающая порода, мелкозернистым кварцитопесчаником, но с еще более тонкой зернистостью. Сосредоточены во впадинах волноприбойных знаков.

Иногда сближены до соприкосновения (на рис. вверху), иногда налегают друг на друга (внизу).

Наиболее характерным свойством является ветвление структуры. При кажущейся беспорядочности ветвей все же можно выделить основные побеги, от которых вправо и влево отходят боковые ветви. Они перед окончанием в свою очередь разветвляются. Не всегда ясно, где имеет место истинное вет-

Рис 1. Проблематичная структура на поверхности валуна из шокшинского песчаника с волноприбойными знаками. Найден в Тутаевском районе Ярославской области. Натуральная величина.

вление, а где — только соприкосновение самостоятельных побегов. На протяжении побегов и ветвей обычно заметна, но не всегда одинаково внятно, средняя, как бы осевая линия. Иногда она совпадает с бороздкой. В некоторых случаях заметна и вторая линия, параллельная первой. Возможно, эти линии соответствуют перегородкам.

В целом рассматриваемая структура отдаленно напоминает колонию гидроидных полипов, выброшенную на мелководье. Кутикулярный мешок полипов оказался заполненным мелким песком, который образовал их внутреннее ядро. Заполнение не всегда было полным. Местами происходило сморщивание и как бы перекручивание. Имеется и второй валун с подобной, но более мелкой структурой, также на фоне волноприбойных знаков.

Надеясь на новые находки и подтверждение органической природы описанной структуры, предлагаем ей название *Archeopolypus erraticus*.

Возможность находок проблематичных окаменелостей в шокшинских песчаниках в коренном залегании недавно была доказана Д. И. Габером, описавшим в «Докладах АН СССР» (1969, т. 186, № 3, стр. 653—655) следы жизнедеятельности червей (?) из Ровского карьера на правом берегу р. Свири.

А. Н. ИВАНОВ

К ВОПРОСУ О РИТМЕ ПОСТРОЕНИЯ ПЕРЕГОРОДОК В РАКОВИНЕ АММОНИТОВ И ДРУГИХ ГОЛОВОНОГИХ

Одной из быстро развивающихся областей биологии является область исследования ритмов, которым следует в росте и физиологических процессах живые существа разных уровней организации. Уже возникла особая наука биоритмология. Она убедительно показывает, что ритмы жизни теснейшим образом связаны с вековечно происходящим вращением Земли вокруг оси и вокруг Солнца, с вращением Луны вокруг Земли. Соответственно у организмов выработались суточные, годовые (сезонные) и лунные ритмы.

Благодаря ритмичности в нарастании некоторых скелетных структур создаются так называемые регистрирующие структуры, например, кольца нарастания в раковине двустворок, в чешуе рыб и другие. Они сохраняются в ископаемом состоянии и позволяют судить о колебаниях скорости роста и его продолжительности у ископаемых животных. Появляются работы, оперирующие суточными, месячными и годовыми ритмами роста раковин моллюсков, скелетов кораллов и других ископаемых беспозвоночных. Выявляются новые регистрирующие структуры. Назрела необходимость для анализа и оценки перегородок наружнораковинных головоногих как регистрирующей структуры.

Почти столетие изучается онтогенез и филогенез лопастных линий. Но лишь в последние два десятка лет стали накапливаться данные о числе перегородок на обороте, о изменении расстояний между ними в ходе онтогенеза. Давно известное сближение перегородок перед началом конечной жилой камеры у аммоноидей и наутилоидей ныне истолковывается как результат процесса замедления (вплоть до прекращения) роста и верный признак взрослого состояния. Редукция высоты нескольких воздушных камер в начальной части раковины

наутилоидеи рассматривается как следствие замедления ее роста после выхода из яйца. Временным нарушениям темпа роста приписывают внезапные учащения перегородок на внутренних оборотах. Более частые перегородки у карликовых форм по сравнению с прародителями объясняют замедленным ростом карликов (Фогель, 1959). Характер истолкованяи этих фактов свидетельствует о том, что построение перегородок не является лишь механическим следствием роста раковины и происходит в своем собственном ритме. Этот ритм, а не величина прироста раковины, определяет момент построения очередной перегородки в растущей раковине. При замедленном росте она располагается ближе, а при ускоренном — дальше от предыдущей перегородки. Следовательно, расстояние между перегородками позволяет судить о темпах роста раковины, и в этом смысле воздушные камеры могут быть причислены к регистрирующим структурам. Но какому же промежутку времени соответствует одна камера? Число перегородок в раковине аммонитов в целом и по оборотам, их сложность, размеры и другие факты делают самым вероятным *предположение о лунном ритме в построении перегородок.*

По определению Х. Кауэншильда (1964:682), «биологический ритм можно назвать лунным, если максимумы и минимумы данного ритмического процесса проявляются один или два раза в определенной фазе луны. Другими словами, периоды таких процессов составляют около 30 и 15 суток».

Ф. Браун (1964) отмечает, что биологические ритмы точно соответствующие лунному (синодическому) месяцу, «встречаются повсеместно». Скорее всего у аммонитов построение перегородок происходило с месячным интервалом. Это означает, что общее число перегородок в раковине взрослого аммонита соответствует числу месяцев, прожитых им от момента заложения просепты до построения последней перегородки фрагмокона. Если, например, у германских цератитов в среднем имеется около 150 перегородок, то время, затраченное на построение фрагмакона и раковины в целом, будет составлять 12,5 лет.

При лунном ритме биологических процессов, датчиками времени, синхронирующими эти процессы с фазами луны у разных организмов служат сизигийные приливы, степень освещенности (новолуние, полнолуние), воздействие изменяющегося в зависимости от фаз луны магнитного поля. Использование электро-магнитных полей для информации и современным взглядам играет «существенную роль в функционировании живой природы» (Пресман, 1971:3).

Лунный ритм в построении перегородок раковины возник, по-видимому, еще на заре истории головоногих моллюсков и в процессе их эволюции был прочно закреплен наследственностью. Представление о построении 12 перегородок в год у аммонитов в общем согласуется с данными о скорости роста их раковины, полученными другими методами. Д. Мэйшнер (1968: 172, рис. 1) описал на внешнем обороте *Ceratites semipartitus* диаметром около 40 см прикрепившихся к нему раковин двустворок *Placunopsis ostracina*. Они принадлежат четырем поколениям последовательно, в течение четырех лет поселившихся на выраставшей за год раковине цератита. Исходя из этого, Д. Мэйшнер заключил, что последний оборот цератита построен за время около 4 лет. На видимой части фрагмокона (первая половина оборота) имеется 24 перегородки с прогрессирующим сближением. Согласно развиваемой здесь гипотезе, их построение совершалось в течение 2 лет и соответствует времени роста конечной жилой камеры, составляющей вторую половину оборота. Первая же половина оборота должна была расти несколько скорее, и на ее построение ушло видимо менее двух лет, а в целом на весь оборот — около 3,5 лет.

При определении палеотемператур по изотопным анализам арагонитовых перегородок среднеюрской *Staufenia staufenis* из Саксонии В. Стэл и Р. Джордан (1969) обнаружили, что сезонное падение температур повторялось приблизительно через 12 перегородок, занимающих около 2/5 оборота. Иными словами, в год строилось 12 перегородок. Но у келловейского *Quenstedtoceras sp.* из Польши тоже за годовой цикл изменения температуры будто бы было построено лишь 5 перегородок, что уже не соответствует гипотезе лунного ритма.

Следует ожидать, что во время построения перегородки вследствие затрат энергии и вещества раковина на устьевом краю не может расти в прежнем темпе, что должно получить отметку в линиях нарастания. Отметки эти должны повторяться в том ритме, в каком строятся перегородки. Если они строились через полмесяца, что также допустимо при лунном ритме, то это обстоятельство должно получить отражение в линиях нарастания. К сожалению, исследования структуры раковины аммонитов с целью выявления суточных линий (слоев) нарастания пока не проведены. Имеются указания о наличии двух типов ритмичности линий нарастания у нижнепенсильванских наутолоидей (15 и 30 слойков) и сходной периодичности (14 и менее слойков) у современного наутилуса (Пеннель и Макклингток, 1968:12).

Известно, что у современных головоногих моллюсков рост протекает неравномерно, в явной зависимости от размножения. У них, как и у рыб, хорошо выражен годовой ритм роста, сопряженный с ритмом размножения. По К. Мангольд-Вирц (1963), у средиземноморских головоногих зимой замедление скорости роста сопряжено не с понижением температуры (она здесь меняется незначительно), а с фазой созревания половых продуктов. А после кладки наступает фаза ускоренного роста. Явления замедления роста, а значит, и временное учащение перегородок в период созревания половых продуктов могло иметь. место у аммонитов. Особенно у макро- и мегаконхов, созревавших задолго до окончания или старческого замедления роста (Иванов, 1971). На медиальных разрезах раковин *Cadoceras, Kopplerites* и других родов я наблюдал сближение двух-трех перегородок задолго до начала жилой камеры. Оно, повидимому, связано с циклом размножения. На фотографии, разреза *Qenstedtoceras vertumnum,* приведенной Г. Маковским (1962, таблица 19, ф. 1), видно, что повторяющееся учащение трех перегородок на последнем и предшествующем оборотах разделено интервалом в 12 перегородок, то есть соответствует годовому циклу жизни особи.

Нет сомнения, что в свете гипотезы лунного ритма построения перегородок получат объяснения многие уже известные факты и вместе с тем изучение морфологии, биологии и эволюции аммонитов и других головоногих поднимется на более высокий уровень.

ЛИТЕРАТУРА

Браун Ф. Геофизические факторы и проблема биологических часов. В кн.: «Биологические часы». М., изд-во «Мир», 1964, стр. 103—125.

Иванов А. Н. О некоторых возрастных изменениях раковин аммонитов. Бюллетень МОИП, отд. геологич., № 2, 1971, стр. 155.

Пресман А. С. Электромагнитные поля в биосфере. М., изд-во «Знание», 1971, 63 стр.

Хауэншильд К. Лунные ритмы. В кн.: «Биологические часы». М., изд-во «Мир», 1964, стр. 682—691.

Makowski H. Problem of sexual dimorphismus in ammonites. — Palaeotologia Polonica, № 12. Warszawa, 1962, 92 p.

Mangold-Wirz K Biologie des Céphalopodes... Paris, 1963, (Laboratoire Arago), 258 p.

Meischner D. Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites.* — Lethaia, v. 1, № 2. Oslo, 1968, S. 156—174.

Pannel G., Macclintock C. Mollusk Shells and the Hystory. — Discovery, 4, № 1, p. 3—12.

Stahl W., Jordan R. General considerations on isotopic paleotemperature determinations and analyses on jurssic ammonites. — Earth and planetary science letters, v. 6, № 3. Amsterdam, 1969, p. 173—178.

БИБЛИОГРАФИЯ ТРУДОВ А. Н. ИВАНОВА

(Палеонтология, геология, история науки, краеведение)

Анатолий Николаевич Иванов (р. 1910 г.) окончил Московский государственный педагогический институт по биологическому отделению (1935) и аспирантуру по кафедре геологии (1938) у профессора В. А. Варсанофьевой, кандидат геолого-минералогических наук, доцент. Работал в Мордовском педагогическом институте, а затем в Палеонтологическом институте АН СССР. С 1940 г. работает в Ярославском педагогическом институте в начале в качестве заведующего кафедрой геологии и минералогии, а после ее присоединения к кафедре физической географии — доцентом этой кафедры. Читает историческую геологию и ведет практические занятия по палеонтологии на биолого-географическом факультете.

Научные работы посвящены палеонтологии, геологии, истории науки, педагогике, краеведению.

В работах по мезозойским аммонитам А. Н. Иванову удалось подойти к выяснению механизмов эволюции при так называемых «профетических фазах», к выявлению эволюционного значения колебаний в скорости онтогенеза и различных форм задержек в развитии. В последние годы он трудится над обобщающей работой по вопросам взаимоотношения онтогенеза и филогенеза у мезозойских аммонитов.

Существенный вклад в стратиграфию нижнемеловых отложений центра Русской платформы вносят работы о готеривских слоях в Ярославской области А. Н. Иванова и его ученика В. Н. Аристова. Ими открыты и описаны новые роды аммонитов, характеризующих особую, ранее не известную зону нижнего готерива. Уточнению стратиграфии и палеогеографии поздней юры с палеоэкологическими наблюдениями по-

священы работы В. Н. Баранова, его ученика. Работа А. Н. Иванова о неогеновых кварцевых песках суммирует многолетние наблюдения о проблематичной толще, подстилающей плейстоценовые отложения в Ярославской области. Совместно с В. А. Новским им составлена краткая сводка по геологии и полезным ископаемым области для сборника «Природа и хозяйство Ярославской области» (1960). Для учителей и краеведов А. Н. Ивановым изданы популярные книжки «Геологические экскурсии» (1950) и «Геологическое прошлое» (1955) Ярославской области.

Уже в аспирантские годы А. Н. Иванов написал обширную статью о геологических взглядах Ломоносова (1939), которой началась серия его работ по истории науки. Вопреки распространенному мнению он доказал, что геологические труды Ломоносова не были забыты и имели своих последователей в России. В работах А. Н. Иванова о В. Н. Татищеве он впервые охарактеризован как естествоиспытатель и предшественник Ломоносова. Много нового в историю краеведения внесла статья о исследованиях карста в России в первой половине XVIII века. Совместно с И. В. Батюшковой А. Н. Ивановым были составлены геологические главы в «Истории естествознания в России», изданной АН СССР. Параллельно с изучением истории геологии он готовил материалы для задуманной им «Истории палеонтологии в России», но опубликовал лишь статьи по проблемам палеонтологии XVIII века в связи с трудами М. В. Ломоносова, В. Н. Татищева, И. Г. Гмелина и вопросам истории новейшей палеонтологии. Какими бы делами и исследованиям не занимался А. Н. Иванов, интерес к истории палеонтологии никогда не оставлял его. Недавно он сделал общий обзор истории этой науки в трех главах для «Истории биологии», подготовленной к печати в Институте истории естествознания и техники АН СССР.

Как историк науки, А. Н. Иванов считает своим долгом изучение и освещение в печати деятельности ученых-естествоиспытателей и краеведов в Ярославском крае. Им написаны статьи и заметки о Л. С. Ценковском, П. Ф. Лесгафте, В. И. Кайданове, А. Е. Фигурине, краеведах — А. Е. Богдановиче, П. А. Критском, Н. В. Чижикове, деятелях естественно-исторического общества. Не без его участия учениками и товарищами опубликованы очерки о А. А. Ухтомском, Б. Л. Бернштейне, С. Г. Лепневой, М. Е. Кадеке.

По мнению А. Н. Иванова, умело поданные сведения по истории науки и биографии ученых имеют большую силу воспитательного воздействия в средней и высшей школах и служат

возбуждению интереса к научной деятельности. Одна из лучших статей А. Н. Иванова посвящена значению истории науки в преподавании (1969). Философских вопросов истории науки он касается в работе о ленинских высказываниях по этому предмету (1960) и особенно подчеркивает значение действия закона отрицания в истории познания.

При подготовке к 50-летию института (1959) А. Н. Иванов взял на себя труд составления библиографии изданий института и краткого очерка истории высшей школы в Ярославле. При этом обнаружилось, что о ярославском периоде жизни К. Д. Ушинского, имя которого носит институт, известно очень мало. Отложив все дела, он несколько лет отдал разыскиванию архивных и литературных материалов о К. Д. Ушинском ярославского периода. Особенно важным достижением было открытие девяти неизвестных статей Ушинского в Ярославских губернских ведомостях. Документы, материалы и исследования при содействии руководителей местного архивного управления и председателя педагогического общества А. В. Порейкова были опубликованы в книге «К. Д. Ушинский в Ярославле» (1963), объем свыше 30 печатных листов. Исследования А. Н. Иванова получили высокую оценку и поддержку у знатока наследства Ушинского — В. Я. Струминского. Президиум АПН РСФСР присудил А. Н. Иванову за его монументальный труд премию имени К. Д. Ушинского (1964). В 1966 году вышла книга А. Н. Иванова, посвященная учителю Лермонтова — А. З. Зиновьеву, который как профессор Ярославского лицея и педагог был предшественником Ушинского в Ярославле. Недавно появился составленный А. Н. Ивановым сборник географических очерков К. Д. Ушинского под названием «Поездки по России» (1969), в котором впервые опубликованы разысканные составителем путевые записки педагога во время поездки в Самарскую губернию в 1861 г.

Будучи действительным членом Всесоюзного палеонтологического общества (с 1940), Московского общества испытателей природы (с 1941) и Географического общества Союза ССР (с 1950), А. Н. Иванов нередко выступает с докладами и сообщениями, которые частью опубликованы в изданиях названных обществ.

СПИСОК
ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. Н. ИВАНОВА

1939

1. О Ломоносове как геологе и его сочинении «О слоях земных». «Уч. зап. кафедры геологии», вып. 1. М., (МГПИ), с. 3—40.
2. Биогенетический закон и исследование филогении в палеонтологии. Там же, с. 175—194.
3. Kepplerites из келловея Мангышлака и вопросы эволюции Kosmoceratidae (тезисы кандидатской диссертации). Издание Ленинградского университета, 4 с.

1943

4. Шире использовать местное минеральное сырье. «Северный рабочий», 4 апреля, № 74.

1944

5. Происхождение Земли. «Северный рабочий», 11 августа, № 158.
6. На берегу р. Неи — на дне юрского моря. «Костромская правда», 19 сентября, № 186.
7. Развитие жизни на Земле и происхождение человека. «Северный рабочий», 26 сентября, № 191.
8. Материалы о полезных ископаемых Ярославской области. «Уч. зап.», вып. 2, Естествознание (ЯГПИ), с. 101—140.

1945

9. О задачах и методах работы школьных краеведческих кружков по геологии на территории Яросл. области. В сб.: «Краеведческая работа в школе». Ярославль (Областная детск. экскурсионно-турист. станция), с. 9—13 и 6—17.
10. Из геологической летописи Ярославского края. «Северный рабочий», 10 января, № 6.
11. Полезные ископаемые Ярославской области. «Северный рабочий», 7 марта, № 45.
12. Ломоносов и геология. «Уч. зап.», вып. 6, География и естествознание. Ярославль (ЯГПИ), с. 1—24.
13. Антидарвинизм и метафизика в немецкой палеонтологии. Там же, с. 1—16.
14. Великие и грозные явления природы. «Северный рабочий», 13 июня, № 134.
15. К вопросу о так называемой «профетической фазе» в эволюции Kosmoceratidae. «Бюллетень МОИП», отд. геологии, № 1—2, с. 11—32.
16. Изменчивость в скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления. «Палеонтологическое обозрение», вып. 5. М., Изд-во АН СССР, с. 3—7.

1946

17. Сколько лет Земле. «Северный рабочий», 5 марта, № 47.
18. Использовать полезные ископаемые торфяных болот. «Северный рабочий», 20 марта, № 58.
19. Отец русской геологии [А. П. Карпинский]. «Северный рабочий», 17 июля, № 142.
20. С геологическим молотком по области. «Северный рабочий», 26 июля, № 148.

1948

21. Были ли забыты труды М. В. Ломоносова по геологии и минералогии. «Бюллетень МОИП», отд. геологии, № 3, с. 89—96.
22. История Земли. «Северный рабочий», 18 апреля, № 78.
23. Землетрясения и их причины. «Северный рабочий», 17 октября, № 207.
24. Внутреннее земное тепло и его происхождение. «Северный рабочий», 20 ноября, № 230.
25. Отец русского почвоведения [В. В. Докучаев]. «Северный рабочий», 14 декабря, № 247.
26. Памятка об известковых туфах для участников туристических походов по Ярославской области. Ярославль (Яросл. туристс. станция), без года.
27. П. Ф. Лесгафт в селе Красном. «Яросл. альманах», стр. 284—286.

1950

28. В. О. Ковалевский — выдающийся биолог-дарвинист. «Северный рабочий», 9 апреля, № 71.
29. Геологические экскурсии по Ярославской области. Ярославль, Яросл. обл. изд-во., 94 с.

1951

30. М. В. Ломоносов об ископаемых организмах. «Труды МОИП», отд. геологии, т. 1. М., с. 19—45.

1952

31. (Совместно с В. А. Новским). О куполообразовании в Подмосковной впадине. «Уч. зап.», вып. 4, Естествознание. Ярославль (ЯГПИ), с. 223—225.
32. М. В. Ломоносов об ископаемых организмах, органогенных породах. Там же, с. 139—191.
33. Об отношении М. В. Ломоносова к идее горизонтального передвижения материков. «Бюллетень МОИП», отд. геологии, № 4, с. 61—67.

1953

34. В. Н. Татищев как естествоиспытатель и исследователь ископаемых организмов. [Автореферат доклада]. «Бюллетень МОИП», отд. геологии, № 2, с. 89—90.
35. Исследователь Ярославского края [Г. Е. Щуровский]. «Северный рабочий», 15 февраля, № 33.
36. Ценная книга о М. В. Ломоносове [Рецензия на книгу А. А. Морозова]. «Северный рабочий», 5 апреля, № 69.

1954

37. Геологическое прошлое Ярославской области. Ярославль (Яросл. областное лекционное бюро). Напечатано на ротаторе, 43+2 с.
38. Книга о М. В. Ломоносове [Рецензия на книгу А. А. Морозова]. «Природа», № 1, с. 118—121.

1955

39. Геологическое прошлое Ярославской области. Ярославль, Яросл. книжн. изд-во, 46 с.

1956

40. (Совместно с В. А. Новским). О характере залегания юрских отложений в Ярославской области. «Краеведческие записки», вып. 1. Ярославль (Яросл. обл. краеведч. музей), с. 49—66.

41. Заметки и наблюдения по Ярославскому краю (1733) в материалах Второй камчатской экспедиции. Там же, с. 134—150.

1957

42. В. Н. Татищев как исследователь карстовых явлений. «Вопросы истории естествознания и техники», вып. 4. М., Изд-во АН СССР, с. 86—93.

43. Жизнь камней. «Юность», 25 августа, № 98.

44. И. А. Двигубский и его роль в развитии геологических идей Ломоносова. «Труды ин-та истории естествознания и техн. АН СССР», т. 9. М., с. 155—183.

45. (Совместно о И. В. Батюшковой). Глава по истории геологии в XVIII веке в кн.: «История естествознания в России», т. 1, ч. 1. М., Изд-во АН СССР, с. 385—408.

46. (Совместно с И. В. Батюшковой). Глава по истории геологии в первой половине XIX века в кн.: «История естествознания в России», т. 1, ч. 2. М., Изд-во АН СССР, с. 215—248.

47. К истории производства изразцов в Ярославском крае. «XII научная конференция». Тезисы докладов. Ярославль (ЯГПИ), с. 119—121.

48. Карл Линней. «Северный рабочий». 22 мая, № 101.

1958

49. (Совместно с И. В. Сырейщиковой) Ярославский педагогический институт, его история и издания. «Уч. зап.», вып. 20, ч. 1, География. Ярославль (ЯГПИ), с. 143—171.

50. (Совместно с И. В. Сырейщиковой). Указатель статей, опубликованных в «Трудах» и «Ученых записках» Ярославского педагогического института (1925—1956). Там же, с. 172—191.

51. Вопросы геологии в сочинениях И. А. Двигубского и его журнале «Новый магазин». «Уч. зап.», вып. 20, ч. 1, География. Ярославль (ЯГПИ), с. 51—121.

52. Исследование карстовых явлений в России в первой половине XVIII века. «Уч. зап.», вып. 20, ч. 2, География. Ярославль (ЯГПИ), с. 167—195.

53. О невозможности абиогенного возникновения живого на Земле в послепротерозойское время. «Уч. зап.», вып. 33. Ярославль (ЯГПИ), с. 297—300.

54. История высшей школы в Ярославле. «Уч. зап.», вып. 33. Ярославль (ЯГПИ), с. 9—14.

1959

55. Комментарии к соч. И. А. Двигубского «О нынешнем состоянии земной поверхности» в кн.: «Избр. произведения русских естествоиспытателей перв. половины XIX века». М., с. 585—591.

56. (Совместно с В. А. Новским) Геологическое строение и полезные ископаемые. В кн.: «Природа и хозяйство Яросл. области», ч. 1. Ярославль, книжное изд-во, с. 38—141.

57. Новое о деятельности К. Д. Ушинского в Ярославле. «Уч. зап.», вып. 23, Ярославль, (ЯГПИ), с. 371—386.

1960

58. О некоторых закономерностях истории естествознания в связи с ленинскими заметками в «Философских тетрадях». «Уч. зап.», вып. 45. Ярославль (ЯГПИ), с. 113—122.

59. О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода Pseudocadoceras. «Сб. Трудов по геологии и палеонтологии». Сыктывкар, (АН СССР, Коми филиал), 1960, с. 378—392.

60. Л. С. Ценковский в Ярославле (1850—1854 гг.). «Краевед. зап. Гос. Ярославо-Ростов. историко-архитектурного и художественного музея-заповедника», вып. 4. Ярославл., с. 297—316.

61. Учитель Лермонтова А. З. Зиновьев в Ярославле. «Стрелка» (Ярославль», № 1, с. 62—63.

1961

62. (Совместно с И. И. Макковеевой). Книга о родной природе [Рецензия на кн. М. А. Папоркова]. «Северный рабочий», 23 мая, № 120.

63. Проблемы геологии в трудах М. В. Ломоносова [Дополнение к очерку С. И. Вавилова]. В кн.: «Люди русской науки». Математика, механика, астрономия, физика, химия. М., Физматгиз, с. 30—33.

1962

64. Василий Михайлович Севергин. В кн.: «Люди русской науки». Геология, география. М., Физматгиз, с. 7—15.

65. Василий Никитич Татищев. Там же, с. 306—316.

66. Значение научного наследства М. В. Ломоносова в геологии. «Доклады на научн. конф.». Ярославль (ЯГПИ), т. 1, вып. 4, с. 91—95.

67. Важнейший вопрос биологии]Рецензия на кн. Л. Ш. Давиташвили, 1961]. «Природа, № 4, с. 120—121.

68. Литературные выступления К. Д. Ушинского в Ярославских губернских ведомостях. «Архив К. Д. Ушинского», т. 4. М., Изд-во АПН РСФСР, с. 9—38, 622—641.

69. Материалы и документы о К. Д. Ушинском как редакторе неофициальной части «Ярославских губернских ведомостей». Там же, с. 613—621, 696—706.

70. Письмо К. Д. Ушинского к В. А. Черкасскому. Там же, с. 609—610, 695—696.

1963

71. Борьба науки и религии. Глава в кн.: «Основы научного атеизма». Пособие для студентов педагогических вузов и учителей средн. школ. Ярославль (ЯГПИ), с. 197—213.

72. О первой инструкции по изучению пещер. «Пещеры», вып. 3. Пермь, с. 91—92.

73. Константин Дмитриевич Ушинский в Ярославле. Исследования и документы о научно-педагогической и литературной деятельности. Ярославль, с. 492.

74. О путевых заметках К. Д. Ушинского во время поездки в Самарскую губернию летом 1861 года. «Докл. на науч. конференциях», т. 11, ч. 2, вып. 1. Ярославль (ЯГПИ), с. 93—101.

1964

75. О петрашевце В. И. Кайданове и скважине, пробуренной им в Ростове Ярославском. «Доклады на научн. конф.», т. 2, вып. 4. Ярославль (ЯГПИ), с. 135—143.

76. (Совместно с В. А. Новским и В. Л. Рохмистровым). Геологическая карта. «Атлас Ярославской области». М., с. 4.

77. (Совместно с А. А. Степановой). Карта полезных ископаемых. Там же, с. 6.

78. Энтузиасты народного просвещения. К 100-летию создания Яросл. естеств.-об-ва. «Северный рабочий», 30 декабря, № 308.

1965

79. Вопросы топонимики в работах Ярославского краеведа А. Е. Богдановича. Вопросы ономастики. Тезисы докладов на совместном заседании кафедры русского языка ЯГПИ им. К. Д. Ушинского и топонимической комиссии Московского филиала ВГО СССР 23—24 мая 1965 г. Ярославль, с. 10—12. Напечатано на ротаторе.

60. Вопросы динамической геологии в сочинениях В. Н. Татищева. «Вопросы истории естествозн. и техн.», вып. 19. М., «Наука», с. 132—135.

81. Петр Андреевич Критский. (К 100-летию со дня рождения). «Яросл. календарь». Календарь памятных дат по Яросл. обл. на 1965. Ярославль, с. 51—54.

82. (Совместно с П. И. Козловым) Адам Егорович Богданович (К 25-летию со дня смерти). «Яросл. календарь». Календарь памятных дат по Яросл. обл. на 1965 год. Ярославль, с. 8—11.

83. Вторая родина ученого. (А. Е. Богданович в Ярославле). «Северный рабочий», 30 апреля, № 101.

84. Краевед П. А. Критский. К 100-летию со дня рождения. «Северный рабочий», 30 октября, № 257.

1966

85. Учитель Лермонтова А. З. Зиновьев и его педагогическая деятельность в Ярославле. Ярославль, Верхне-Волжское книжн. изд-во, 134 с.

86. (Совместно с В. Н. Аристовым). К проблеме бореального нижнего готерива. «ДАН СССР», т. 171, № 6, с. 1402—1404.

1967

87. Изменчивость в скорости онтогенетических превращений аммонитов и систематика. Тезисы докладов к XIII сессии ВПО. Ленинград (Всесоюзное палеонтол. об-во), с. 26—28.

88. В. Н. Татищев и проблемы изучения ископаемых организмов в первой половине XVIII века. В сб.: «Проблемы истории геологич. наук. Междунар. геологич. конгресс. 23 сессия. Доклады советск. геологов. М., «Наука», с. 32—40.

89. Неокомские отложения Ярославского Поволжья и проблема бореального нижнего готерива. «Краеведческий сборник». Ярославль, (ЯГПИ), с. 3—24.

90. К истории изучения природы Псковского края. Путевые наблюдения академика И. И. Лепехина и В. М. Севергина. Материалы X научн. конференц., вып. 6, кафедра географии. Псков. (ПГПИ), с. 15—18.

91. Успехи и проблемы эволюционной палеонтологии. «Материалы научн. юбил. сессии ЯГПИ, посвященной 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции». Ярославль, с. 215—234.

92. Вопросы палеонтологии в работах В. Н. Татищева. «Очерки по истр. геолого-географич. знаний». Ярославль (ЯГПИ), с. 23—58.

93. Ярославские краеведы — друзья писателя [Горького]. «Северный рабочий», 27 марта, № 72.

94. Предисловие в кн.: А. В. Шлюпикова. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский. Ярославль, Верхне-Волжское книжн. изд-во, с. 3—7.

1969

95. По ленинскому декрету [к 50-летию открытия Ярославского университета]. «Северный рабочий», 26 января.

96. О воспитательном значении сведений по истории науки и биографий ученых в средн. школе и педвузе. В кн.: «Некот. вопросы научн, организации труда в педагогическое института». Ярославль (ЯГПИ), с. 260—275.

97. (Совместно с В. Н. Аристовым). Новые роды аммонитов из нижнемеловых отложений окрестностей Ярославля и вопросы происхождения симбирскитид. «Бюллетень МОИП», отдел. геолог., № 6, с. 84—97.

98. О значении неотении и других видов задержек развития в эволюции мезозойских аммонитов. Совещание по проблеме «Пути и закономерности истор. развития животн. и раст. форм». Тезисы докладов. М. (Палеонтологич. ин-т АН СССР), с. 31—35.

99. О неогеновых кварцевых песках Ярославской области. «Уч. зап.», вып. 75, География и геология. Ярославль (ЯГПИ), с. 25—40.

100. Пятьдесят лет геологии в Ярославском педагогическом институте (1919—1969). Там же, с. 212—220.

101. Список работ по геологии, почвоведению и смежным вопросам географии, опубликованных сотрудниками, аспирантами и студентами Ярославского педагогического института в 1919—1969 гг., там же, с. 221—234.

102. (Совместно с К. В. Воробьевым). А. Е. Фигурин — натуралист экспедиции Анжу. География центра, вып. 1. Материалы Моск. филиала геогр. об-ва СССР. М., с. 50—51.

103. О географических очерках К. Д. Ушинского. В кн.: К. Д. Ушинский, Поездки по России. Ярославль, Верхне-Волжское книжн. изд-во, с. 5—29.

104. Примечания (О географических очерках К. Д. Ушинского). Там же, с. 133—143.

1970

105. Краевед Н. В. Чижиков. В кн.: «Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования». Ярославль (ЯГПИ), с. 373—385.

1971

106. О некоторых возрастных изменениях раковин аммонитов (автореферат доклада). «Бюллетень МОИП», отдел. геологич., № 2, с. 155

107. Ф. Энгельс о значении палеонтологии в истории научного мировоззрения. «Палеонтологический журнал», № 1, с. 3—6.

108. (Совместно с В. Н. Аристовым). О зональном делении нижнеготеривского подъяруса нижнего мела в бореальной области СССР. «Уч. зап.», вып. 87, Геология и палеонтология (ЯГПИ), т. 64—70.

109. Вопросы периодизации огногенеза у аммонитов. Там же, т. 76—119.

110. (Совместно с В. А. Новским). Проблематичные окаменелости в валунах докембрийского кварцита. Там же, с. 124—126.

111. (Совместно с А. В. Шлюпиковой). Новые материалы об А. А. Ухтомском и его связях с Ярославским краем. Материалы IV межвузовск. конфер. физиологов и морфологов педагогич. инс-тов. Ярославль, стр. 414—415.

112. К. Д. Ушинский в Ярославле. «Северный рабочий». 4 февраля, № 29.

113. «Ярославские губернские ведомости» (К 140-летию со дня выхода первого номера). В кн.: «В помощь краеведческой работе». Ярославль, 1971 (Яросл. област. библиотека им. Н. А. Некрасова), с. 19—21.

114. Великий русский педагог К. Д. Ушинский (К 125-летию со дня назначения в Ярославль), там же, с. 48—52.

115. (Главы по истории палеонтологии) В кн.: «История биологии (Развитие биологии с древнейших времен до начала XX века). М., «Наука», 1971 (Инст. истории естествозн. и техники АН СССР).

116. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих. «Уч. зап.», вып. 87. Геология и палеонтология (ЯГПИ) с. 127—130.

ЛИТЕРАТУРА О ТРУДАХ А. Н. ИВАНОВА

Амоношвили Ш. Новые документы о К. Д. Ушинском. «Сахалхо ганалеба», 4 ноября 1959 [статья в газете «Народное образование», Тбилиси, на грузинском языке].

Аранский В. С., Наумкин К. И. Новое исследование о К. Д. Ушинском. «Советская педагогика», № 10, 1964, с. 134—138.

Астафьев А. В. К. Д. Ушинский в Ярославле. «Северный рабочий» 21 декабря 1963 г.

Астафьев А. Учитель Лермонтова «Северный рабочий» 30 ноября 1966 г. (Ярославль).

Борисяк А. А. Палеозоология. В кн.: «Успехи биологических наук в СССР за 25 лет». М. — Л., изд. АН СССР, 1945, с. 187, 197.

Варсанофьева В. А. Алексей Петрович Павлов и его роль в развитии геологии., М., изд. МОИП, 1941, с. 226.

Венедиктов Н. Н. Виноградов Н. К. Ценное учебное пособие. «Сталинская смена» 7 июня 1955 (Ярославль).

Высоцкий Б. П. Проблема актуализма и униформизма и система методов в геологии. «Вопросы философии» № 3, 1961, с. 141.

Габуния Л. К. Палеонтология. В кн.: «Развитие биологии в СССР». М., «Наука», 1967 ,с. 284.

Геология СССР, т. IV, Центр Европейской части СССР. М., изд-во «Недра», 1971, с. 369, 435—438.

Гвоздецкий Н. А. Карст, изд. второе. М., Географгиз, 1954. с. 12—14.

Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М. — Л., АН СССР, 1948, с. 299, 318, 321—324, 347, 376.

Дитмар А. Б. Книга о геологическом прошлом Ярославского края. «Северный рабочий», 5 июня 1955 (Ярославль).

Дитмар А. Б. Геологическое строение Ярославской области. «География в школе», № 2, 1956.

Доброхотин Р. Б., Тихомиров В. В., Амлинский И. Е. История естествознания в России. М., АН СССР, 1959, т. I (рецензия). «Вестник АН СССР», № 10, 1958, с. 118—126.

Зейлигер-Рубинштейн Е. Н. Новый труд о великом русском педагоге. «Народное образование», № 2, с. 107—109.

Келер В. В капле — море. Раздумья после экзаменов. «Учительская газета», 7 февраля 1967.

Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммонитов. М., АН СССР, 1960, с. 28, 49.

Кадулин В. Биография города. «Литературная газета» 26 ноября 1963.

Келлер Б. М., Меннер В. В. Стратиграфия. В кн.: «История естествознания в России», т. 3, геол. — геогр. и биол науки. М., АН СССР, 1962, с. 50.

Лебедев Н. В. Курс лекций по дарвинизму. М., Изд.-во Моск. университ. 1962, с. 195—196.

Мирзоян Э. Н. Инидивидуальное развитие и эволюция. М. изд-во АН СССР, 1963, с. 168, 197—198.

Микулинский С. Р. К. Ф. Рулье и его учение о развитии органического мира. М., АН СССР, 1957, с. 30, 102—103, 133.

Новский В. А. Книга о нашем крае. «Щербаковская правда», 23 августа 1950 (Рыбинск).

Премии за лучшие научные работы 1964 года. «Советская педагогика», № 2, 1965, стр. 156.

Соколов Н. Н. Краеведческие записки, вып. I. Ярославль, 1965 (рецензия). «Известия Всесоюзного географического общества», т. 90, № 1, 1958, с. 98—99.

Степанов Д. Л. Неотенические явления и их значение для эволюции. «Вестник Ленинградского университета», № 18, сер. геол. и географ. вып. 3, 1957, с. 25.

Строк Н. И. Стратиграфия нижнетриасовых отложений западной части Московской синеклизы. «Матер. по геол. и полезн. ископ. центр. районов Европейской части СССР», вып. 6, М., 1970, с. 150—152.

Сухоруков П. Тропою исканий. Сыктывкар. Коми книжн. изд-во, 1964, с. 40—43.

Тихомиров В. В. Геология в России первой половины XIX века, ч. I. М., АН СССР, 1960, с. 8, 13, 24, 28.

Хабаков А. В. Примечания к статье «О слоях земных» в Полн. собр. сочин. М. В. Ломоносова, т. V. М.—Л., АН СССР, 1954, с. 717—718.

Химшиашвили Н. Г. Верхнеюрская фауна Грузии. Тбилиси, АН ГССР, 1957, с. 253—255.

Химшиашвили Н. Г. К вопросу об изменчивости некоторых келловейских аммонитов. «Общие вопросы эволюц. палеонтологии». IV. Тбилиси, «Мецниереба», 1968, стр. 33.

Чернова Е. С. К вопросу о систематике симбирскитов. «Бюллетень МОИП», отд. геологич. т. 6, 1952, с. 52.

[О защите кандидатской диссертации А. Н. Ивановым] «Палеонтологическое обозрение», вып. 4. М.—Л., А. Н. СССР, 1941, с. 93.

Составили В. Баранов и А. Шлюпикова.

СОДЕРЖАНИЕ

В. А. Новский. Верхний плейстоцен Ярославского Поволжья 3

В. Н. Баранов. К истории позднеюрских морей в Верхнем Поволжье 49

В. Н. Аристов, А. Н. Иванов. О зональном делении нижнеготеривского подъяруса нижнего мела в бореальной области СССР 64

С. С. Наумов. О новом местонахождении межледниковых отложений близ ст. Лютово 71

В. Л. Рохмистров. О периодичности в многолетних наблюдениях минимального стока малых рек Ярославского Поволжья 73

А. Н. Иванов. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов 76

В. Н. Баранов. Следы жизнедеятельности моллюска *Turnus waldheimii (Orb)* в древесинах из позднеюрских слоев Ярославской области 120

В. А. Новский, А. Н. Иванов. Проблематичные окаменелости в валунах докембрийского кварцита 124

А. Н. Иванов. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих 127

Библиография трудов А. Н. Иванова (Палеонтология, геология, история науки, краеведение) 131

Ярославский ордена Трудового Красного Знамени государственный педагогический институт им. К. Д. Ушинского

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ

ВЫПУСК 87

ГЕОЛОГИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Редактор *Г. Каргина*

Технический редактор *В. Ходинова*

АК07723 Сдано в набор 22 марта 1971 г. Подписано к печати 29 июля 1971 г.
Формат 60×90 1/16. 9 печ. л. Бумага газетная. Тираж 500 экз. Заказ 1377. Цена 63 коп.

Типография № 2 Росглавполиграфпрома, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.