

УДК 564.53

ДРУЩИЦ В. В., МЕСЕЖНИКОВ М. С., АЛЕКСЕЕВ С. Н.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СИФОННОЙ СИСТЕМЫ
У ВОЛЖСКИХ АММОНИТОВ

Описаны остатки сосудов, сохранившиеся внутри сифона у *Virgatites virgatus* Buch, рассмотрено функциональное значение сифона у современных и вымерших головоногих моллюсков.

Сифонная система у аммонитов, обладавших наружной раковиной, состояла из фиксатора, цекума и собственно сифона. Предполагалось, что эта система выполняла ту же роль гидростатического аппарата, которую она выполняет у современных раковинных головоногих. Строение сифона и его функциональные свойства у современных наутилуса, спидулы, сепии были недавно переописаны [8—11]. Опубликованные данные представляют исключительный интерес для понимания строения и функциональной деятельности сифонной системы у аммонитов.

В предлагаемой статье рассматриваются новые данные о строении сифона у *Virgatites virgatus* Buch и проводится сравнение с сифонной системой современных головоногих.

Материал. Пять фрагментов раковины указанного вида были собраны П. А. Герасимовым из глин волжского яруса, обнажавшихся вдоль берега р. Москвы на Ленинских горах, и любезно переданы авторам для обработки. Теперь обнажение закрыто гранитом набережной.

Все полости гидростатических камер и протоконха полые. У одного экземпляра (№ 253/78¹) сохранились цекум, сифон и частично фиксатор. У трех экземпляров внутри сифонной оболочки обнаружены остатки обызвествленных, по-видимому, кровеносных сосудов, что является большой редкостью и у аммонитов обнаружено впервые.

Образцы были рассмотрены в сканирующем электронном микроскопе JSM-2 В. В. Друщицем совместно с инженером-оператором Р. А. Конишевой, которой авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в просмотре образцов и фотографирование.

У экз. № 253/78 протоконх валиковидной формы, шириной 0,77 при $D^1=0,59$ (рис. 1, а; все измерения на рисунках и в тексте даны в миллиметрах). Низкая просепта отделяет протоконх от фрагмокона. Просептура трехлопастная, в плоскости симметрии расположены вентральное и дорсальное седла, между ними по три лопасти с каждой стороны (LU: I). Цекум в форме шара диаметром 0,17 (в медианном сечении) лежит в вершине центрального седла (табл. VI, фиг. 16; рис. 1, б), занимая почти все пространство между вентральной стенкой и апикальным концом протоконха.

Фиксатор имеет вид двух трубочек, отходящих от цекума (табл. VI, фиг. 16; рис. 1, б), которые на коротком расстоянии соединяются в одну; конечный диаметр трубки 0,06; длина сохранившейся части фиксатора 0,11.

Цекум, сужаясь, во второй гидростатической камере переходит в сифон, который на протяжении первого оборота занимает субцентрально положение и даже несколько приближен к дорсальной стенке; диаметр сифона 0,08, расстояние от дорсальной стенки 0,07, от вентральной 0,14. В конце первого оборота диаметр сифона увеличивается почти вдвое (0,17) и он приближен к вентральной стенке; первое расстояние стапо-

¹ Коллекция хранится на кафедре палеонтологии МГУ.

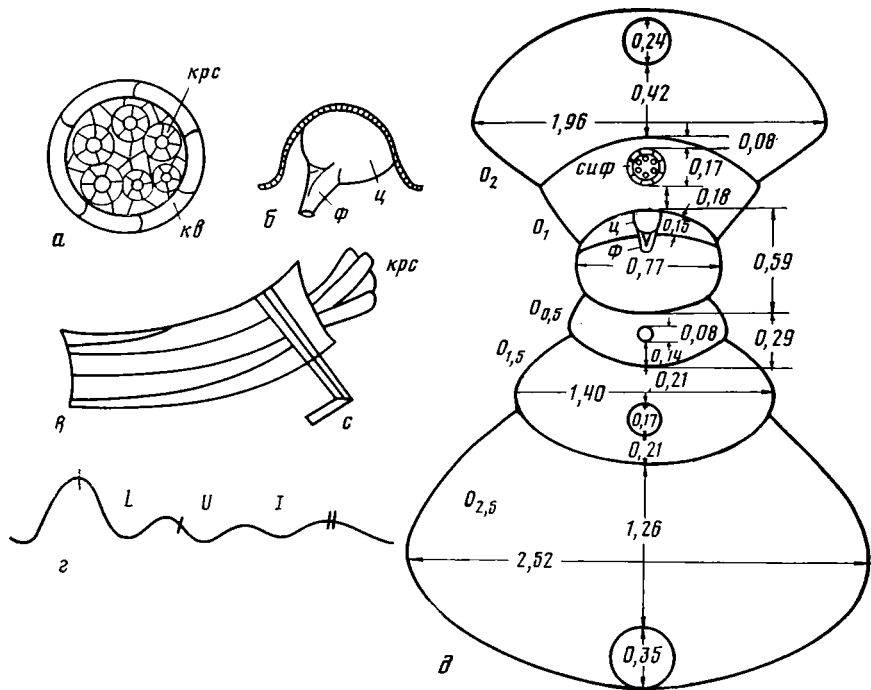


Рис. 1. Схема строения раковины и сифона *Virgatites virgatus* Buch: а — строение сифона; б — цекум, фиксатор и часть первой септы; в — часть септы и сифона с остатками сосудов (табл. VI, фиг. 1б); г — просутора с тремя лопастями; д — поперечное сечение трех первых оборотов и протоконха. Обозначения: кв — кольцевой валик, крс — кровеносные сосуды, $O_{0,5}$ – $O_{2,5}$ — обороты спирали, с — септа, сиф — сифон, ф — фиксатор, ц — цекум

вится равным 0,18, а второе 0,08. Входное отверстие сифона окружено аннулярным (кольцевым) валиком шириной на втором обороте 0,02 (табл. VI, фиг. 1д; рис. 1, а). Внутри сифона сохранились остатки шести круглых в сечении сосудов — четырех крупных и двух диаметром поменьше (табл. VI, фиг. 1д). Стенки сосудов обызвестлены, кристаллы карбоната кальция ориентированы радиально. Диаметр сохранившегося внутреннего канала составляет примерно 0,30 диаметра сосуда. В конце второго оборота сифон занимает привентральное положение, но не прилегает плотно к вентральной стенке. В середине третьего оборота сифон равен 0,35, на остальных оборотах сифон не наблюдался. Относительный диаметр сифона (отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота) в конце первого оборота составляет 0,39, в конце второго — 0,34, в середине третьего — 0,28, т. е. диаметр сифона на первых трех оборотах равен около 0,3 высоты оборота.

Стенка протоконха и первого оборота призматическая (табл. VI, фиг. 1а). В начале спирали первый оборот, окружающий протоконх, имеет форму трубки, у которой кроме боковых имеются вентральная и дорсальная стенки; последняя перекрывает протоконх и по толщине равна размерам стенки протоконха. В начале второго оборота стенка двухслойная, состоит из пластинчатого и наружного призматического слоев, внутренний призматический появляется на втором обороте, и стенка становится трехслойной.

Форма поперечного сечения оборотов на первых стадиях развития от начала фрагмокона примерно до середины третьего оборота (рис. 1, д) широкоовальная: ширина превышает высоту.

Первая септа очень низкая, ее высота 0,15, ширина 0,77; размеры первых оборотов показаны на рис. 1, д: внутренняя высота первого оборота 0,43, второго — 0,70 при ширине 1,96, в середине третьего оборота высота

1,61, ширина 2,52. На четвертом обороте высота резко увеличивается и превышает ширину и поперечное сечение оборота становится удлинено-овальным.

Первые три-четыре оборота гладкие, скульптура возникает в конце четвертого — начале пятого оборота.

У экз. № 251/78 сохранились несколько оборотов фрагмокона; на втором обороте сифон занимает привентральное положение, его диаметр равен 0,21; входное отверстие сифона окружено аннулярным валиком шириной 0,04. Септальные трубки второго оборота прохеоанитовые, длиной 0,08, с небольшой манжетой, выступающей сзади септальной трубки на 0,02. На втором обороте сохранились два обызвествленных сосуда диаметром 0,04; один из них прослеживается в пяти камерах, второй только в двух.

У экз. № 254/78 сохранились часть протоконха, остатки сдавленной трубки фиксатора, часть первого оборота и несколько септ. Сифон расположен посередине первого оборота, его диаметр 0,11, расстояние от дорсальной стенки 0,07, от вентральной — 0,10, т. е. так же, как у экз. № 253/78, сифон вначале приближен к дорсальной стенке.

У экз. № 252/78 сохранились часть септы и сифон с остатками сосудов (табл. VI, фиг. 2; рис. 1, в).

Полученные результаты. Протоконх валиковидной формы, шириной 0,77 при диаметре 0,59, разность Ш—Д составляет 0,18. Протоконх относится к группе крупных; подобные размеры протоконхов имеют симбирскитиды (0,53—0,70 [4]), парагоплитиды (0,55—0,70). Валиковидная форма протоконха характерна для большинства аммонитид.

Фиксатор сохранился таким, каким он был при жизни моллюсков. Он имеет вид двух трубочек, отходящих от цекума, которые быстро соединяются в одну трубку (табл. VI, фиг. 16), диаметр которой составляет 0,06, длина сохранившейся части около 0,11. Е. Мунье-Шальма [17] описал подобную структуру, назвав ее просифоном. Он изобразил ее в виде трубки, соединяющей цекум со стенкой протоконха, и считал, что на стадии эмбриогенеза просифон выполнял функцию сифона. Ф. Гранжан [13] изобразил просифон в виде ленточки, М. И. Шульга-Нестеренко [7] — в виде бокала и ножки, от него отходящей. Типы строения просифона подробно рассмотрел один из авторов [1] и на основании морфофункционального анализа пришел к выводу о прикрепительной функции просифона. Спустя 20 лет этот термин было предложено заменить новым названием — фиксатор, подчеркивая тем самым его прикрепительную функцию [2]. На основании изучения фиксаторов у разных групп аммонитов удалось выделить два основных типа — сложный и простой. Сложный тип фиксатора состоит из многочисленных коротких связок, прикрепляющих цекум к вентральной стенке протоконха; этот тип фиксатора обнаружен у филлоцератид и литоцератид на основании наблюдений в СЭМ. В световом микроскопе обычно наблюдаются одна или две короткие связки. Простой фиксатор состоит из бокала, в той или иной степени охватывающего цекум и переходящего в связку; последняя может быть в форме ленты или трубки. В медианных сечениях фиксатор имеет форму ленты. У симбирскитид фиксатор может лежать вне плоскости симметрии. Тип фиксатора в виде раздваивающейся трубочки обнаружен впервые и, возможно, в дальнейшем будет использован в качестве систематического признака.

Цекум до сих пор наблюдался в медианном сечении или в протоконхе, просветленном в глицерине. Впервые у рода *Virgatites* удалось наблюдать цекум таким, каким он был при жизни моллюска: он имеет форму шара диаметром 0,17 (табл. VI, фиг. 16). Подобной формы цекум описан и изображен у рода *Pavlovia* из кимериджа Англии [12]; его стенка построена из темно-коричневого, почти черного конхиолина с блестящей поверхностью. На апикальном конце цекума сохранился след обломанного фиксатора, состоящего из двух сближенных параллельных конхиолиновых мембран. Недавно Ц. Кулицкий [14] описал у рода *Quenstedtoceras* шаровидный цекум, от которого отходит фиксатор в виде сложной системы связок, внешне напоминающих усеченную четырехгранную пирамиду. По данным

Кулицкого, цекум соединен органическими связками также с дистальным концом кромки.

Цекум в первой или второй гидростатических камерах переходит в сифон, представляющий суженный задний конец внутренностного мешка моллюска. На первом обороте сифон у аммонитов может занимать три основных положения — центральное, привентральное и придорсальное. Придорсальное положение сифона характерно для позднедевонских климениид и для современной спидулы и сохраняется у них в течение всего онтогенеза. Привентральное положение установлено у агониатитид, некоторых цератитид и у всех планоспиральных литоцератид. Центральное положение обнаружено у филлоцератид и аммонитид, существовавших в юре и мелу, у ряда гониатитид и многих цератитид (сибиритиды). У изученного рода сифон, как у всех аммонитид, занимает в начале субцентральное положение и даже несколько приближен к дорсальной стенке; диаметр сифона в начале первого оборота составляет 0,08, к концу оборота увеличивается до 0,17, на втором 0,21, на третьем 0,35; в то же время относительный диаметр (отношение диаметра сифона к внутренней высоте) на протяжении первых трех оборотов колеблется около 0,30, составляя на первом обороте 0,40, на третьем 0,28. Такой же относительный размер сифона был установлен у симбирскитид. Внутри сифона у изученного вида сохранились остатки шести сосудов: четырех более крупных и двух диаметром поменьше (табл. VI, фиг. 1д). Входное отверстие сифона в начале второго оборота окружено кольцевым валиком шириной от 0,02 до 0,04. Подобный кольцевой валик обнаружен впервые. Стенки сосудов обызвествлены, кристаллы карбоната ориентированы радиально; диаметр канала, сохранившегося внутри сосуда, составляет примерно около 0,30 от общего диаметра сосуда. Остатки сосудов прослеживаются в гидростатических камерах на втором обороте у экз. № 253/78 и обнаружены у других экземпляров (табл. VI, фиг. 2).

Анализ результатов. На основании сравнительного анализа можно предположить, что обнаруженные обызвествленные трубки внутри сифона представляют собой кровеносные сосуды — артериальный, венозный и целомический. Освобождение полости протоконха, заполнение ее газом, закрепление тела аммонителлы в эмбриональной раковине при помощи фиксатора было одним из важнейших событий в эмбриогенезе аммонитов, за которым следовало формирование первой септы (просепты). В отличие от остальных септ просепта имеет вентральное и дорсальное седла с различным числом (от одной до четырех) парных лопасти между ними в зависимости от уровня филогенетического развития. У изученного вида три парные лопасти — латеральная, или боковая (L), умбиликальная (U) и внутренняя боковая (I) (рис. 1, з). Структура просепты призматическая, тогда как у остальных септ пластинчатая (табл. VI, фиг. 1г, 1д), иногда вторая септа, или примасепта, также отличается призматической структурой. Все септы, кроме первой, имеют отверстие, или форамен, для прохождения сифона. Форамен сопровождается септальными трубками, ретрохоанитовыми у палеозойских аммонитов, прохоанитовыми на взрослой стадии у всех мезозойских; переход первых во вторые был проанализирован ранее [3], хотя остается до сих пор неясным вопрос — в чем преимущество прохоанитовых септальных трубок? В протоконхе расположен цекум, окруженный известковой оболочкой, изолирующей полость протоконха от первой гидростатической камеры (на табл. VI, фиг. 1б видны остатки известковой оболочки). Просепта, а иногда и примасепта (если она имеет призматическую структуру) секретировались в эмбриональном, все остальные септы — в постэмбриональном периоде. Во второй септе вместо седел возникали вентральная и дорсальная лопасти, которые сохраняются во всех последующих септах. В онтогенезе и в филогенезе аммонитов происходило усложнение лопастной, или септальной, линии, по которой септа изнутри прикреплялась к стенке раковины. У изучаемого вида изменение лопастной линии в онтогенезе не прослеживалось.

Сифон у наутилуса, в отличие от аммонитов, начинается в первой камере и прикрепляется непосредственно к началу спирали; протоконх,

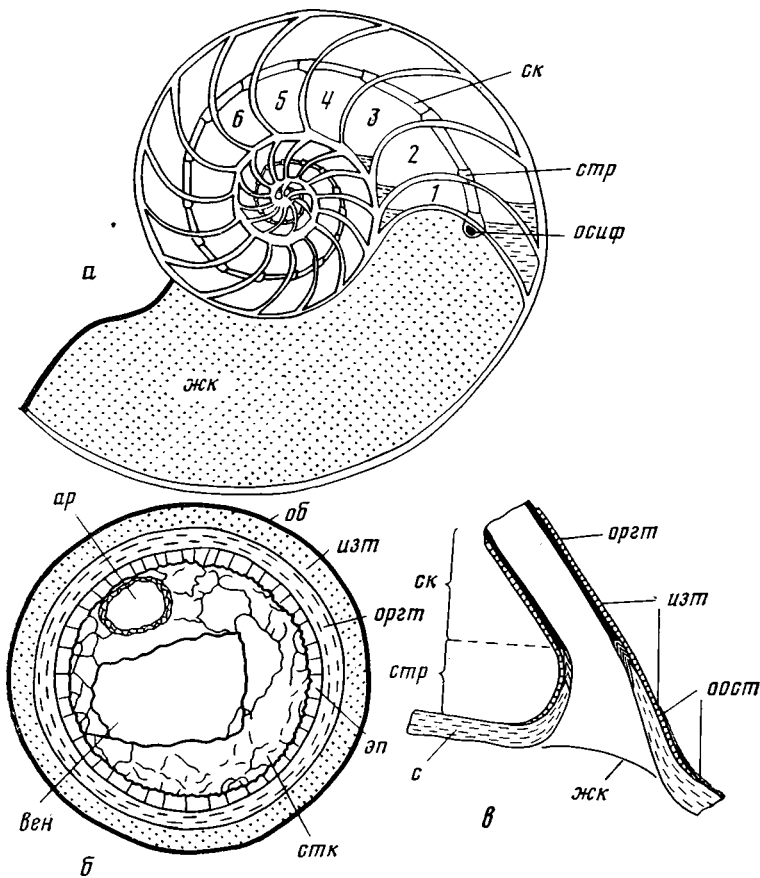


Рис. 2. Современный *Nautilus* sp. [9]: а – схема строения раковины, медианный разрез; б – поперечный разрез через сифон; в – септальная трубка. Обозначения: ар – артерия, вен – вена, жк – жилая камера, изт – известковая трубка, об – оболочка сифона, осиф – отверстие для сифона, оост – органическая оболочка септальной трубки, оргт – органическая трубка, с – септа, ск – соединительное кольцо, стр – септальная трубка, стк – соединительная ткань, эп – эпителий

фиксатор, ясно выраженный цекум у современного наutilusа, а также у спиральнозвернутых вымерших наutilusид отсутствуют. Этими чертами наutilusиды резко отличаются от аммонитов.

Сифон у современного наutilusа имеет вид тонкого тяжа, который тянется от задней части тела через все камеры и поддерживается в срединном положении в течение всего онтогенеза при помощи ретрохоанитовых, относительно коротких септальных трубок (рис. 2, а, в). По данным цитированных в начале статьи авторов [9], эпителий сифона наutilusа толщиной 90 мкм (рис. 2, б) образует его внешнюю оболочку. Внутренний край эпителия покрыт тонкими ресничками. В эпителии расположены продольные протоки, соединенные дренажными каналами. Сифонный эпителий формирует органическую конхиолиновую оболочку, состоящую из многочисленных конхиолиновых мембран, между которыми лежит ряд полостей, связанных с полостями в эпителии. По этим полостям жидкость с растворенными солями из камеры может перемещаться в сифон и обратно. В центре сифона расположена сифональная вена (гемоцель), окруженная сложно переплетенной сетью трабекул, пространства между которыми связаны с веной и между собой. Рядом с веной расположены сифонная артерия и одна или несколько артериолей, окруженных плотной соединительной тканью, а также целомическая трубка с эпителиальными стенками.

У современных головоногих кровеносная система почти замкнутая; ее строение имеет важное таксономическое значение [5]. На основании

строения сердца и коррелятивно связанной с ним системы жабр все современные головоногие разделены на два подкласса — четырехжаберных и двужаберных. К первым относится только один род наутилус, ко вторым все остальные современные головоногие. У наутилуса сердце представляет большой мускулистый целиком артериальный орган, состоящий из желудочка и четырех предсердий. Кровь поступает в предсердия из четырех жабр, затем передается в желудочек. От последнего отходят две аорты — головная и брюшная, снабжающие все внутренние органы артериальной кровью. По артериальному сосуду кровь движется по сифону. Венозная кровь собирается по системе венозных сосудов, в том числе и по венозным сосудам сифона, и затем поступает в жабры; здесь кровь обогащается кислородом и вновь возвращается в сердце. Кровообращение у цефалопод происходит быстрее, чем у других моллюсков. У двужаберных сердце состоит из желудочка и двух предсердий и соответственно имеются только две жабры.

Кровеносная система сифона играет важную роль в регулировании содержания газа и жидкости в гидростатических камерах. При постройке новой камеры вся ее полость заполнена жидкостью. Когда постройка новой септы полностью завершена, начинается откачка жидкости из новой камеры. Процесс откачки протекает с помощью особого фермента $\text{Na}^+ - \text{K} - \text{ATP}$ азы, находящегося в эпителии сифона, который переводит одновалентные ионы натрия и хлора из камерной жидкости в кровеносные сосуды сифона; вслед за ними частично обессоленная вода поступает в сифон и по нему через почки выводится из тела моллюска. Подобный процесс происходит при подъеме наутилуса из глубины в поверхностные слои. При погружении с помощью того же фермента одновалентные ионы тем же путем поступают в камерную жидкость и вслед за ними проникает вода в камеры и плавучесть становится отрицательной [6].

У современной спироулы сифон, так же как у аммонитов, начинается цекумом. Цекум прикреплен изнутри к стенке фиксатором («просифоном»). В отличие от наутилуса у спироулы сифон с самого начала занимает внутреннее краевое положение, проходит через все септы фрагмокона, состоящего из двух с половиной оборотов, и входит в полость тела (рис. 3, б). Внутри сифона расположены артериальный, венозный и целомический сосуды, лежащие в соединительной ткани. Раковина у спироулы внутренняя, септальные трубки длинные, достигают предшествующей септы (рис. 3, в). По наличию протоконха, цекума, фиксатора раковины спироулы сходны с начальными оборотами аммонитов.

Внутренний скелет (сепион) у современных сепий внешне резко отличается от раковины наутилуса и спироулы. Его можно представить как выпрямленную, сильно уплощенную раковину аммонита, у которой две стенки — вентральная и дорсальная — сближены, септы, разделяющие раковину (фрагмокон), направлены косо (рис. 3, а). В сепионе насчитывается до 100 камер, высотой каждая около 0,7. Каждая камера дополнительно разделена столбиками и вторичными пластинками на более мелкие камерки. Сифон расположен под сепионом внутри тела сепии (участок $x-y$ на рис. 3, а). Газ и жидкость внутри каждой камеры свободно перемещаются [15]. Сепии живут на глубинах 30–80, реже 150 м, и при этом давление газа независимо от глубины обитания остается постоянным — около 0,80 атм; газ в камерах состоит преимущественно из азота (97%), кислорода (2%), двуокиси углерода и инертных газов. Состав жидкости в камерах близок к составу морской воды, из солей преобладает хлорид натрия; жидкость выделяется из тканей тела; ее давление также несколько ниже атмосферного, в то время как давление крови соответствует давлению воды. При погружении сепии давление крови увеличивается с глубиной; на глубине около 70 м разница между давлением камерной жидкости и крови может достигать 7 атм. Чтобы сепия находилась в горизонтальном положении, передние камеры заполнены газом, а задние жидкостью. Содержание газов и жидкости в камерах регулируется при помощи сифона. Вес скелета сепии составляет примерно 9% общего веса тела каракатиц, в то время как у наутилуса вес скелета достигает 80% общего

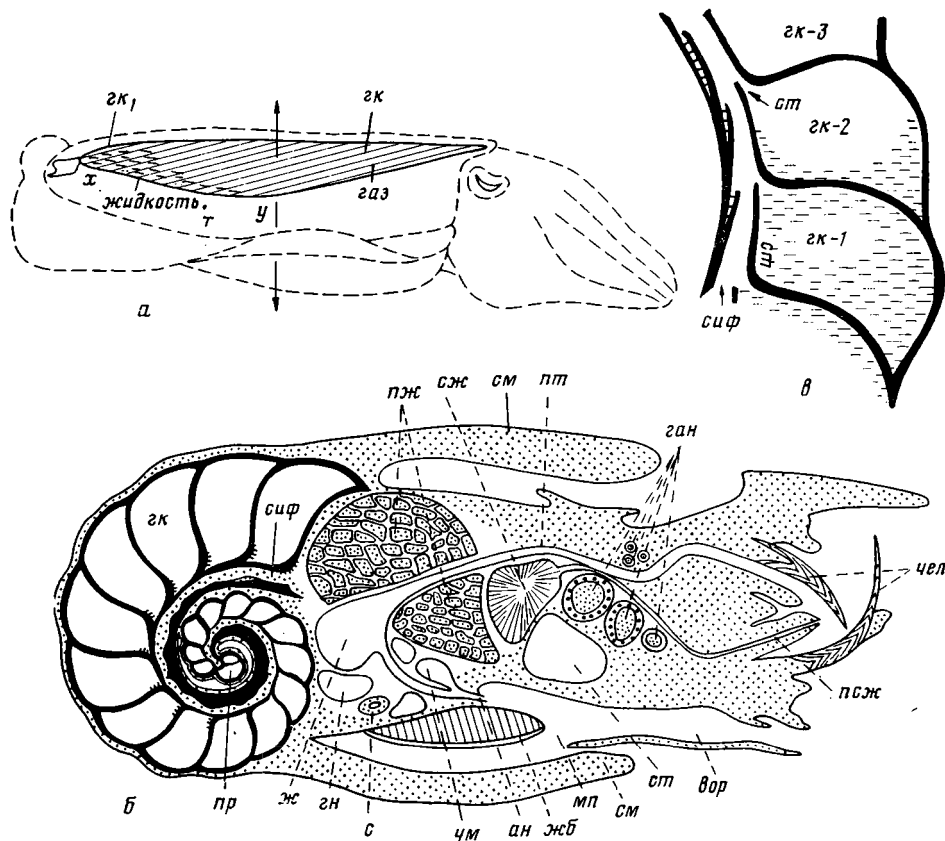


Рис. 3. Современные *Seria* и *Spirula*: *а* — схема положения раковины сепии в задней части тела [15], *б* — схема строения спидулы, *в* — медианное сечение через три конечные гидростатические камеры спидулы [41]. Обозначения: *ан* — анус; *вор* — воронка; *ган* — ганглии; *гн* — гонада; *гк* — гидростатические камеры, заполненные газом; *гк₁* — камеры, заполненные жидкостью; *ж* — желудок; *жб* — жабры; *мп* — мантийная полость; *пжж* — пищеварительная железа; *пр* — протококс; *пт* — пищеварительный тракт; *с* — сердце; *сж* — слюнная железа; *сиф* — сифон; *см* — складка мантии; *ст* — статоцист; *псж* — проток слюнной железы; *т* — тело моллюска; *х-у* — область сифона; *чел* — челюсти; *чм* — чернильный мешок. Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 2

веса. Глубина погружения современного наутилуса ограничена тем давлением, которое способна выдержать раковина. Как показали опыты [9], раковина разрушается при давлении 60–70 атм., соответствующем глубине в 600–700 м. Как сообщается [18], 46 экземпляров *N. pompilius* были пойманы в Тихом океане на глубинах от 50 до 550 м, из них 36 оказались самцами; имевшими раковины диаметром 131–150 мм с фрагментом из 28–32 камер. В камерах была обнаружена жидкость общим объемом до 13,5 мл, у нескольких экземпляров жидкость в камерах отсутствовала. Раковина спидулы выдерживает давление до 170 атм, что позволяет ей опуститься на глубину до 1700 м.

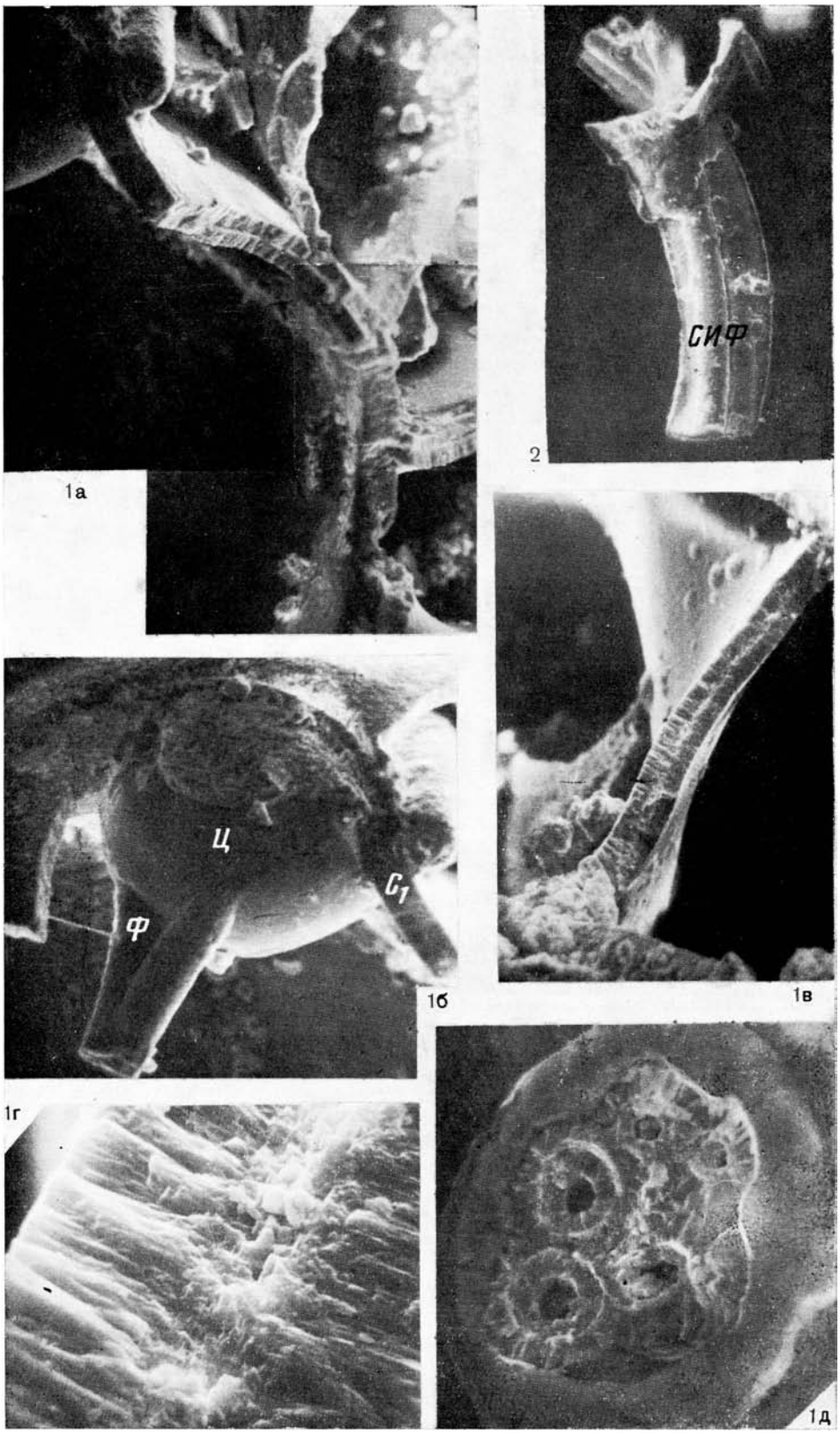
Новые камеры у наутилид и спидулид образуются примерно одинаковым путем. У спидулы вначале строится передняя часть раковины, затем тело моллюска подтягивается и пространство между старой септой и задней частью тела заполняется жидкостью, после этого эпителий выделяет новую септу. Количество солей в жидкости в новой камере заметно сокращено. После того как полностью завершена постройка новой септы, часть жидкости отсасывается при помощи сифона из камеры и начинается секреция передней части раковины. Полость новой камеры по мере удаления жидкости заполняется газом, содержание солей уменьшается до 0,2–0,3 нормальной солености. Давление газа вначале очень низкое, но постепенно повышается, пока не достигнет 0,8 атм. По наблюдениям Е. Дентона

и Дж. Джильпин-Брауна [9], каждую новую септу наутилус строил в течение 13 дней.

По новым сведениям, которые получили А. Мартин, И. Катала-Стуки и П. Вард [16], наблюдая наутилусов в аквариумных условиях, постройка гидростатической камеры занимает около 30 дней, но на ранних и более поздних стадиях онтогенеза септы могли формироваться быстрее. Для достижения половой зрелости моллюску требуется 2,5–5 лет; за этот период он строил 27–32 септы. Самка в течение 15 дней (июнь – сентябрь) откладывала 10–11 яиц весом в 2,0–2,5 г, длиной 30–45, шириной 20–25 мм. Предполагается, что в течение эмбриогенеза в яйцевых оболочках формировались раковина и шесть – восемь камер; число их определяется по сближению септ, которое, вероятно, происходило перед или сразу после выклева моллюска. К сожалению, до сих пор эмбриогенез наутилид не удалось проследить, так как яйца, отложенные самками в аквариумных условиях, оказались стерильными. Предполагается, что температура воды была слишком высокой; в естественных условиях развитие происходит, очевидно, при более низких температурах. Эмбриогенез у аммонитов, как уже отмечалось [1], происходил иначе; яйца аммонитов были значительно мельче (1,0–2,5 мм), и соответственно раковина аммонителлы была во много раз меньше. Сифонная система аммонитов входила в состав гидростатического аппарата и играла ту же роль, которую, она играет у современных камерных головоногих моллюсков (наутилуса, спидулы, сепии). В отличие от наутилуса сифон у аммонитов, кроме первых оборотов, как уже отмечалось, занимает вентрально-краевое положение и прикрепляется к вентральной стенке при помощи серии мембран. Септальные трубки у юрско-меловых аммонитов на взрослых стадиях у всех прохоанитовые.

Сифон формировался в задней части тела и, если можно судить по остаткам оболочки сифона, обнаруженной в жилой камере у филлоцератид, его длина внутри тела равнялась длине двух гидростатических камер. Образование новых камер, вероятно, шло таким же путем, каким идет у современного наутилуса. После медленного подтягивания задней части тела и остановки эпителий задней части тела выделял органическую оболочку и отделял новую камеру. Затем секретировался перламутровый слой, который прикреплялся изнутри к стенке раковины, следуя изгибам края органической оболочки, которая служила как бы матрицей для выделения пластинчатых кристаллов арагонита. Септа прикреплялась своей муральной частью; в этих местах для более прочного соединения септы с раковиной органическая оболочка, выстилающая жилую камеру, резорбировалась. Вокруг сифона формировалась септальная трубка, охватывая со всех сторон оболочку сифона, сжимая его и уменьшая его диаметр. Соединительное кольцо, представляющее вторичную оболочку сифона, переходит в манжету, лежащую внутри септальной трубки. Соединительное кольцо новой камеры начинается внутри септальной трубки; оно прикрепляется при помощи аннулярного валика к манжете. Септальная трубка вместе с манжетой образуют известковый футляр для сифона; сифонный футляр закреплял сифон жестко в раковине в определенном положении, препятствуя его смещению при разнообразных перемещениях аммонита в толще воды. Сифон прикреплялся также к вентральной стенке и септам при помощи дополнительных мембран; подобного типа мембраны были обнаружены у симбирскитид [4] и у некоторых других аммонитов. По-видимому, они существовали и у виргатитов.

Сифон играл важную роль в жизнедеятельности аммонитов: он регулировал содержание жидкости и газа в камерах, способствовал удалению жидкости из вновь образованной камеры и заполнению ее газом, играл роль при вертикальном перемещении аммонита в толще воды, а также был связан с кровеносной системой моллюска, выполнявшей функцию газообмена в гидростатических камерах.



1. Друщиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. М.: Изд-во МГУ, 1956. 150 с.
2. Друщиц В. В. Строение раковины и стадии онтогенеза аммонитов по данным электронной микроскопии.— В кн.: Материалы симпозиума «Экспериментальная экология морских беспозвоночных». Тез. докл. Владивосток, 1976, с. 57–60.
3. Друщиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Эволюция септалных трубок у аммоноидей.— Палеонтол. ж., 1976, № 1, с. 41–56.
4. Друщиц В. В., Михайлова И. А., Кабанов Г. К., Кнорина М. В. Морфогенез симбирских аммонитов.— Палеонтол. ж., 1980, № 1, с. 55–71.
5. Кондаков Н. Н. Класс головоногих моллюсков.— В кн.: Руководство по зоологии, т. 2. Под ред. Догеля В. А. и Зенкевича Л. А. М.: Сов. наука, 1940, с. 548–609.
6. Несис К. Н. Наутилус в аквариуме.— Природа, 1978, № 7, с. 43–50.
7. Шульга-Нестеренко М. И. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1926, т. 4, вып. 1, 2, нов. сер., т. 34, с. 81–100.
8. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1961, v. 41, p. 319–342.
9. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. On the buoyancy of the pearly Nautilus.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1966, v. 46, p. 723–750.
10. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. Floatation mechanism in modern and fossil cephalopods.— Advances marine Biol., 1973, 11, p. 197–268.
11. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B., Howarth J. V. On the buoyancy of *Spirula spirula*.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 1967, v. 47, p. 181–191.
12. Erben H. K., Reid R. E. H. Ultrastructure of shell, origin of conelle and siphuncular membranes in an ammonite.— Biomineralisation, 1971, v. 3, p. 22–31.
13. Grandjean F. Le siphon des ammonites et des belemnites.— Bull. geol. Soc. France, 1910, t. 4, fasc. 10, p. 496–519.
14. Kulicki C. The ammonite shell: its structure, development and biological significance.— Palaeontol. polon., 1979, v. 39, p. 97–142.
15. Lehmann U. Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt. Stuttgart, 1976. 171 S.
16. Martin A., Catala-Stucki J., Ward P. The growth rate and reproductive behaviour of *Nautilus macromphalus*.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1978, B. 156, H. 2, S. 207–225.
17. Munier-Chalmas E. C. P. Sur le developement du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologique des Ammonites aux les Spirulidae.— Compt. rend. acad. sci. France, 1873, t. 77, p. 1557–1559.
18. Ward P., Stone R., Westermann G., Martin A. Notes on animal weight, cameral fluids, swimming speed and color polymorphism of the cephalopod.— Paleobiology, 1977, v. 3, pt 4, p. 377–388.

Московский государственный университет

Поступила в редакцию
12.VIII.1981

Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт Ленинград

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1, 2. *Virgatites virgatus* Buch; 1 — экз № 253/78: 1а — стенка протоконха в начале первого оборота; видны вторая, третья и четвертая септы и часть протоконха (×300); 1б — фиксатор и цекум с остатками известковой оболочки цекума и просептой (×300); 1в, 1г — септа на втором обороте с частично сохранившейся пластинчатой структурой: 1в — (×300), 1г — (×3000); 1д — входное отверстие в начале второго оборота с остатками сосудов, окруженное кольцевым валиком; 2 — экз. № 252/78, часть сифона с остатками сосудов и часть септы (×160); г. Москва, Ленинские горы; верхняя юра, волжский ярус.

Обозначения: с₁ — первая септа, сиф — сифон, ф — фиксатор, ц — цекум.